

УЧРЕЖДЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ
«ВИТЕБСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ П.М. МАШЕРОВА»

Факультет биологический
Кафедра экологии и охраны природы

СОГЛАСОВАНО

Заведующий кафедрой экологии и охраны природы

 И.А. Литвенкова

27 мая 2016 г.

СОГЛАСОВАНО

Декан биологического факультета

 В.Я. Кузьменко

27 мая 2016 г.

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС
ПО УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЕ

ГИДРОЭКОЛОГИЯ

для специальности (направление специальности)

1-33 01 01 Биоэкология

Составитель: И.А. Литвенкова

Рассмотрено и утверждено

на заседании научно-методического совета 17.06.2016 г., протокол № 6

УДК 574.5(075.8)
ББК 28.082я73
Г46

Печатается по решению научно-методического совета учреждения образования «Витебский государственный университет имени П.М. Машерова». Протокол № 4 от 28.04.2017 г.

Составитель: доцент кафедры экологии и охраны природы ВГУ имени П.М. Машерова, кандидат биологических наук
И.А. Литвенкова

Рецензенты:
заведующий кафедрой географии ВГУ имени П.М. Машерова,
кандидат географических наук, доцент *М.Ю. Бобрик*;
заведующий кафедрой ботаники и экологии УО «ВГМУ»,
кандидат биологических наук, доцент *Н.П. Кузнецова*

Гидроэкология для специальности (направление специальности) 1-33 01 01 Биоэкология : учебно-методический комплекс по учебной дисциплине / сост. И.А. Литвенкова. – Витебск : ВГУ имени П.М. Машерова, 2017. – 138 с.
ISBN 978-985-517-615-3.

Учебно-методический комплекс по курсу «Гидроэкология» подготовлен в соответствии с типовой учебной программой для студентов, обучающихся по биологическим специальностям вузов. Рассматриваются вопросы структурно-функциональной организации водных экосистем. Материал изложен в соответствии с модульно-рейтинговой системой и разбит на четыре модуля.

Предназначен для студентов, обучающихся по специальности 1-33 01 01 «Биоэкология» дневной и заочной форм обучения, учителей биологии и экологии, а также лиц, ведущих исследования в различных областях гидроэкологии.

УДК 574.5(075.8)
ББК 28.082я73

ISBN 978-985-517-615-3

© ВГУ имени П.М. Машерова, 2017

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	4
Модуль 1. Введение. Водная среда и ее характеристики	5
Лекция 1. Гидроэкология как наука	5
Лекция 2. Температура как абиотический фактор среды водоемов	13
Лекция 3. Экологическое значение факторов абиотической среды водоемов	17
Лабораторная работа № 1. Распределение температуры воды в озере по вертикали	28
Контроль по модулю 1: тест	32
Модуль 2. Водные системы и их экологическая зональность	34
Лекция 4. Экосистемы озер и их зональность	34
Лекция 5. Экосистемы рек и их зональность	45
Лекция 6. Экология водохранилищ, болот, грунтовых, пещерных и интерстециальных вод	54
Лекция 7. Экологическая зональность Мирового океана	66
Лабораторная работа № 2. Цикломорфоз у пресноводных планктонических организмов	71
Лабораторная работа № 3. Характеристика и типизация водоемов по характеру и степени их зарастания	79
Контроль по модулю 2: тест	84
Модуль 3. Сообщества водных экосистем	86
Лекция 8. Основные сообщества водных экосистем, их структура, особенности существования, методы определения	86
Лекция 9. Биологическая продуктивность водных сообществ	94
Лабораторная работа № 4. Адаптивные особенности планктона к сохранению взвешенного состояния в воде	102
Контроль по модулю 3: тест	117
Модуль 4. Экологические проблемы и пути управления водными ресурсами	119
Лекция 10. Особенности функционирования водных экосистем в условиях антропогенного стресса	119
Лекция 11. Самоочищение и восстановление водоемов	125
Лабораторная работа № 5. Оценка процессов самоочищения по гидробиологическому режиму малых рек	128
Контроль по модулю 4: устный опрос	131
Разноуровневые задания по КУСР	132
Вопросы к экзамену по курсу «Гидроэкология»	135
Литература	137

ПРЕДИСЛОВИЕ

Данный учебно-методический комплекс разработан согласно типовой и учебной программ по курсу «Гидроэкология». Дисциплина читается на 3 курсе в 5 семестре для студентов дневной и заочной форм обучения по специальности 1-33 01 01 «Биоэкология». Цель курса – раскрыть основные вопросы структурно-функциональной организации водных экосистем. Материал комплекса разбит на 4 модуля. Каждый модуль включает лекционный материал, лабораторные работы, контроль по модулю. Представлены разноуровневые задания по контролируемой управляемой работе студентов, вопросы к экзамену.

В первом Модуле теоретическая часть включает изучение абиотических факторов в различных типах водоемов, рассмотрение особенностей адаптации гидробионтов к факторам внешней среды. Во втором Модуле изучаются вопросы экологического зонирования и населения различных типов экосистем. Модуль три направлен на изучение сообщества гидробионтов; методов учета численности и продуктивности гидробионтов. Четвертый Модуль посвящен вопросам по оценке загрязнения и самоочищения водоемов.

Практическая часть модулей направлена на закрепление теоретических знаний и приобретение опыта гидроэкологических исследований на практике. В издании рассмотрены работы, посвященные оценке абиотических факторов исследуемого водоема, рассматриваются особенности адаптации гидробионтов к факторам внешней среды. УМК включает лабораторную работу, в которой отрабатываются основные методы оценки самоочищения рек по гидробиологическим показателям.

При подготовке учебно-методического комплекса использован опыт других вузов, научная и методическая литература, основной список которой приводится.

МОДУЛЬ 1. ВВЕДЕНИЕ.

ВОДНАЯ СРЕДА И ЕЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ

Лекция 1. Гидроэкология как наука

1. Определение и содержание гидроэкологии
2. История возникновения и развития гидроэкологии
3. Методы гидроэкологических исследований

1. Определение и содержание гидроэкологии

Гидроэкология (*водная экология*, экология гидросферы) – биологическая наука, *изучающая водные экосистемы как совокупность трех взаимодействующих компонентов: водной среды, водных организмов и деятельности человека*. Водная экология тесно связана, прежде всего, с науками о гидросфере – гидрохимией, гидрофизикой, гидрологией. Близка гидробиология и к таким географическим дисциплинам, как *океанология* и *лимнология*. В последнее время важное значение приобрели составные части гидроэкологии – водная радиоэкология и водная токсикология. Гидроэкология опирается на базовые дисциплины – ботанику, зоологию, микробиологию.

Гидроэкология – не только биологическая наука, это и социально-экологическая дисциплина, имеющая большое социальное значение, поскольку она рассматривает влияние хозяйственной деятельности человека на качество воды, состояние и функционирование водных экосистем в целом как составляющих окружающей среды.

В настоящее время водоемов с антропогенно неизменными экосистемами практически нет. Речь может идти лишь о степени и характере таких изменений. Антропогенное воздействие приводит к резкому ухудшению состояния экосистем и потере их естественной устойчивости, а также к снижению качества воды и биологической продуктивности водоемов.

Важнейшая проблема современной гидроэкологии – это **КАЧЕСТВО ВОДЫ**, в частности экологические основы его формирования в экосистемах разных водных объектов – реках, озерах, водохранилищах, морях и океанах. Это процессы загрязнения – самоочищения, реакции экосистем на различные антропогенные воздействия, такие как эвтрофикация, органическое загрязнение, подогрев сбросными водами атомных и тепловых электростанций (термофикация), кислотные дожди (ацидификация), токсическое загрязнение (токсификация), радионуклидное загрязнение и др. Огромное значение имеет также изучение изменений в водных экосистемах в результате гидростроительства.

Вторая важная проблема гидроэкологии, – это **БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ВОДОЕМОВ**, с которой связано решение многих проблем рыбного хозяйства и рыбного промысла – рыбоводство в естественных водоемах, прудовое рыбоводство, воспроизводство рыбных запасов, промысловых беспозвоночных животных (раков, крабов, моллюсков) и водорослей, искусственное разведение полезных водных организмов (аквакультура) и многие другие аспекты их использования в народном хозяйстве.

В условиях антропогенного воздействия биологическая продуктивность водоемов, непосредственно связанная с качеством воды, существенно снижается. Обе эти проблемы рассматриваются в гидроэкологии во взаимосвязи, поскольку качество воды в значительной мере формируется под влиянием биологических процессов.

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

Цель гидроэкологии может быть определена как понимание экологических процессов, происходящих в водной среде, управление этими процессами с целью оптимизации использования водных ресурсов.

Основной задачей гидрэкологии является изучение экологических процессов в гидросфере и их применение в интересах освоения гидросферы и оптимизации взаимодействия человеческого общества с водными экосистемами. *Главная теоретическая задача водной экологии* – изучение общих внутренних закономерностей структурно-функциональной организации водных экосистем, зависимостей круговоротов вещества и потоков энергии от факторов внешней среды, в том числе и антропогенных.

2. История возникновения и развития гидроэкологии

Еще до возникновения гидроэкологии как науки началось накопление фактов, составляющих научный багаж. Можно отметить следующие заметные события этого процесса:

1650 г. Б. Варениус выделил четыре типа озер по присутствию или отсутствию притоков и поверхностного стока.

1674 г. Антуан ван Левенгук описал микроскопическую водоросль спирогиру, некоторые особенности динамики водорослей в озерах, влияние на нее ветра.

1730 г. де Дулье описал и измерил сейши.

1780 г. Соссюр описал тепловую стратификацию озер.

1810 г. Сэр Джон Лесли изучил формирование физической структуры водного тела некоторых шотландских озер под воздействием поступления света и тепла, ветра, температуры воды.

1819 г. Де ла Беш описал металимнион в Женевском озере.

1826 г. Де Кандолль выполнил первое научное описание цветения водорослей в озере.

Конец XVIII в и начало XIX столетия ознаменовались большими успехами в области описания водной флоры и фауны. Так, О.Ф. Мюллер описал множество видов инфузорий, коловраток, клещей, ракообразных и моллюсков; Х.Г. Эренберг прославился описанием инфузорий, коловраток и водорослей.

Становление гидроэкологии как самостоятельной науки относится к середине 19 века. Стимулом к возникновению гидроэкологии послужило:

во-первых, беспокойность сокращением рыбного промысла и возникновение в связи этого необходимости в реальной оценке запасов промысловых организмов, в выяснении особенностей их естественного воспроизводства и т.д., т.е. в экологическом изучении гидробионтов;

во-вторых, развитие промышленности и транспорта повлекло за собой загрязнение водоемов, что стало весьма заметным во второй половине 19 века. Вместе с тем в 1869–1870 гг. А. Мюллер и Ф. Кон обратили внимание на огромную роль гидробионтов в процессах самоочищения водоемов. В дальнейшем ряд ученых (Я.Я. Никитский, С.Н. Строганов и др.) отметили роль отдельных организмов в процессах биологического самоочищения водоемов; был разработан принцип индикации загрязнения по присутствию различных гидробионтов с разной потребностью к чистой воде. Стало ясно, что изучение вопросов загрязнения и самоочищения водоемов нельзя вести без учета роли гидробионтов, без знания их экологии.

Большую роль в становлении гидроэкологии 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. 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. – в Московской области на оз. Глубокое. В 1900 г. на Волге в Саратове открылась первая в Европе речная биологическая станция.

В 1922 г. организуется Государственный гидрологический институт с большим гидробиологическим отделом под руководством К.М. Дерюгина. В 30-х годах К.М. Дерюгин с сотрудниками осуществляет обширную программу исследования морей Дальнего Востока. Параллельно морским биологическим исследованиям развивалось и гидробиологическое изучение пресных вод. В 1867 г. В.И. Дыбовским

изучается фауна оз. Байкал, К.Ф. Кесслером – ихтиофауна Волги, Невы, Ладожского и Онежского озер.

В России гидробиологические и гидроэкологические исследования с 19 века проводились на базе отдела Гидробиологии, созданном при Зоологическом институте Академии наук. Идет развитие *систематико-фаунистического направления* исследований.

А.С. Скориков – изучение планктона, в связи с биологической оценкой санитарного состояния воды.

Г.Ю. Верещагин, крупный озеровед, разработал основы лимнологии. Много труда посвятил изучению и созданию коллекции ветвистоусых рачков.

В.М. Рылов, крупный планктонолог, работал в области лимнологии, систематики, экологии и географии планктонных животных. Изучал планктон разных типов пресных и солоноватых вод во взаимосвязи со средой обитания.

В течение многих лет (1936–1966 гг.) сначала Отделом гидробиологии, затем Лабораторией пресноводной и экспериментальной гидробиологии руководил крупнейший гидробиолог, заслуженный деятель науки профессор В.И. Жадин. Известны его книги по методам гидробиологических исследований, определитель моллюсков, ряд работ по нематодам.

Формирование гидробиологии и гидроэкологии как комплексной науки начинается в 30-е годы. В 1934 г. выходит известный труд академика С.А. Зернова «Общая гидробиология» имеющий исключительно большое значение как первое фундаментальное руководство, послужившее формированию гидробиологии в качестве самостоятельной науки. Развивается новое направление - изучение влияния хозяйственных сооружений (плотин, судоходных, осушительных и оросительных каналов, санитарно-технических сооружений) на условия существования водных организмов.

В 1939 г. организуется Волжская экспедиция по изучению биологического режима водохранилищ.

В 1938–1940 гг. изучалось количественное развитие планктона, донной фауны и особенно фауны растительных зарослей. Ставились эксперименты по изучению обрастания подводных предметов, и разрабатывались методы предупреждения нежелательных последствий обрастаний.

Начиная с 1957 г. значительное место отведено исследованиям, входящим в проблему «Биологическая продуктивность озер». Позже изучались изменения в экосистемах рек под влиянием загрязнений.

Профессор Г.Г. Винберг (1905–1987 гг.) заложил основы экспериментальной гидробиологии и гидроэкологии, внес крупный вклад в изучение биотического баланса вещества и энергии озер, энергетиче-

ского обмена, питания и роста водных организмов, теорию функционирования водных экосистем. Основным направлением становится *изучение структурно-функциональной организации континентальных водоемов*. Основой продукционной экологии того времени служил энергетический принцип исследований экосистем. Много внимания уделялось выяснению закономерностей трофических связей в водных сообществах: трофические связи между фито- и зоопланктоном, закономерностям взаимоотношений хищных представителей зоопланктона и их жертв.

3. Методы гидроэкологических исследований

Главным методом гидроэкологии, 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.

Гидроэкология, как и каждая естественная наука, для решения своих задач использует богатый арсенал методов: наблюдения в природе, изучение видового состава живого населения водоемов и определение количественных показателей отдельных видов, расчет их численности и биомассы, в определенных точках водоема, и их динамику в пространстве и времени, химический анализ воды и донных отложений, эксперименты на отдельных популяциях, биоценозах и экосистемах, лабораторные эксперименты и эксперименты на естественных водоемах.

Для биологических исследований водной среды используются различные орудия и приборы, как специфически гидробиологические – планктонные сети (рис. 1), дночерпатели (рис. 2), драги, планктоночерпатели, батометры (рис. 3) различных конструкций, так и многие приборы, заимствованные из арсеналов гидрохимии, гидрофизики, гидрологии. В современных гидроэкологических исследованиях применяется лабораторное и математическое моделирование водных экосистем; применение новейших технических средств – подводного телевидения, датчиков для получения оперативной информации о состоянии водных организмов. Для обработки полученной информации применяется компьютерная техника (экоинформатика). Важное значение имеет аэрофотосъемка больших водных объектов и фотографирование из космоса с помощью искусственных спутников Земли, позволяющие получить широкомасштабную панораму водных систем. Исследования и наблюдения на водоемах могут носить *стационарный характер*, т.е. проводиться на определенных постоянных объектах – реках, озерах, прудах. С этой целью организуются гидробиологические станции. При исследовании морей и океанов, больших рек и построенных на них водохранилищ применяют *экспедиционный метод*,

т.е. выезды научных коллективов по заранее намеченным маршрутам на кораблях, специально оборудованных для научных исследований. Наблюдения на естественных водных объектах наиболее информативны, если они проводятся регулярно, в определенном месте через определенные промежутки времени. Гидроэкологические наблюдения обычно носят комплексный характер, т.е. сочетают деятельность специалистов разного профиля – гидрологов, гидрохимиков, гидробиологов различных узких специализаций (гидроботаников, планктологов, бентологов и др.). Такая организация наблюдений называется мониторинг. Данные мониторинга, осуществляемого разными организациями и учреждениями, концентрируются в национальных компьютерных центрах (геоинформационных системах).

Мониторинг поверхностных вод на территории Республики Беларусь осуществляется на следующих стационарных сетях: гидрологической, гидрохимической, санитарно-эпидемиологической и гидробиологической. Все сети взаимосвязаны и интегрируются в единую целостную систему мониторинга поверхностных вод, которая дает полную картину состояния водных объектов.

Гидрологическая сеть. На гидрологических постах ежедневно осуществляются визуальные наблюдения за состоянием водных объектов (ледостав, вскрытие, деформация берегов во время вскрытия, паводки, цветение, нагон и др.), а также измерение основных гидрологических (уровень воды и др.) и гидрофизических (температура и др.) параметров.

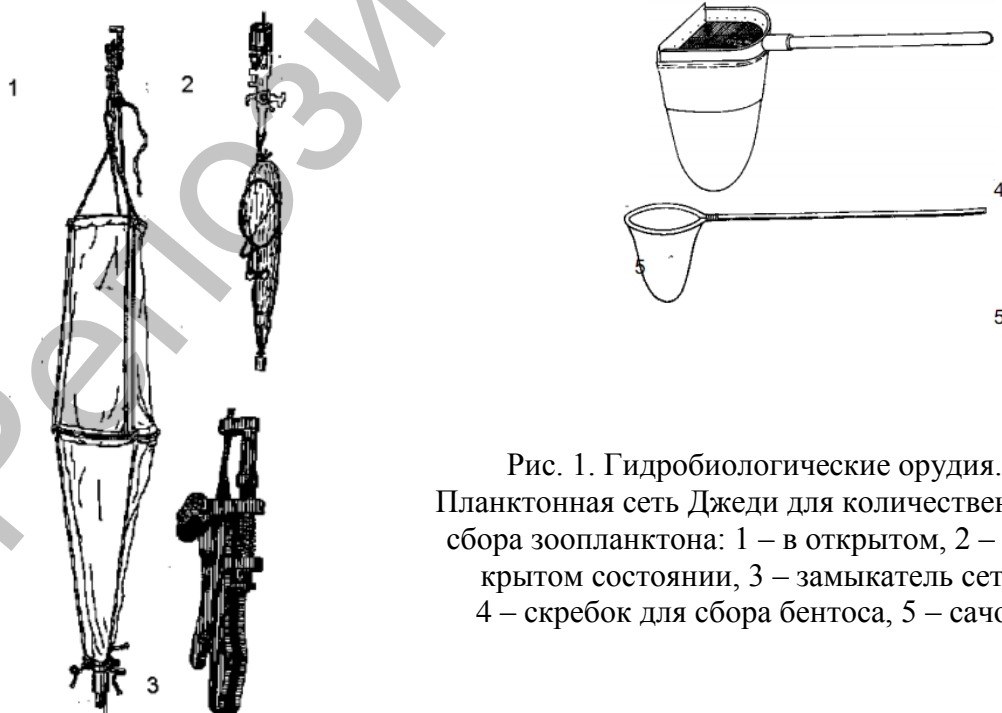


Рис. 1. Гидробиологические орудия. Планктонная сеть Джеди для количественного сбора зоопланктона: 1 – в открытом, 2 – в закрытом состоянии, 3 – замыкатель сети, 4 – скребок для сбора бентоса, 5 – сачок.

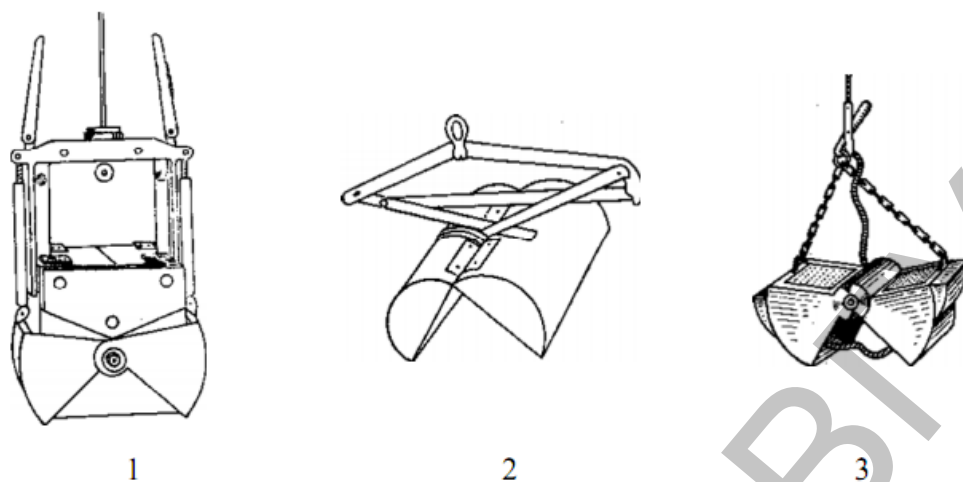


Рис. 2. Гидробиологические орудия.
 Дночерпатели для количественного сбора бентоса: 1 – Экмана-Берджа.
 2 – Петерсена. 3 – Петерсена модифицированный.

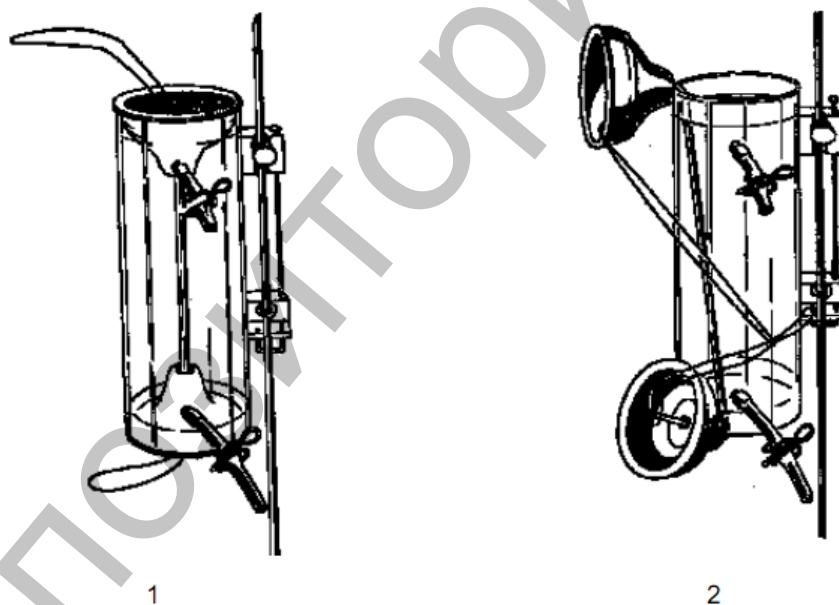


Рис. 3. Гидробиологические орудия.
 Батометр Ван Дорна для количественного сбора фито- и бактериопланктона
 с разных глубинных горизонтов: 1 – в открытом и 2 – в закрытом виде

Гидрохимическая сеть. На стационарной гидрохимической сети осуществляется наблюдение за широким спектром показателей и ингредиентов (в Беларуси – более 50), в том числе газовый (растворенный кислород, сероводород и др.) и основной солевой (калий, кальций, магний, железо и др.) состав, биогенные элементы и приоритет-

ные загрязняющие вещества. В качестве критерия для оценки загрязненности поверхностных вод используются ПДК (предельно допустимые концентрации) химических веществ, принятые для водоемов рыбохозяйственного назначения, которые предъявляют самые жесткие критерии к химическому составу природных вод.

На *санитарно-эпидемиологической сети* осуществляются наблюдения за возбудителями заболеваний и ядовитыми веществами с использованием бактериологических и токсикологических методов. Главной организацией санитарно-эпидемиологического мониторинга поверхностных вод является Минздрав.

Гидробиологическая сеть. На изменения в биотопе, в частности на антропогенное загрязнение биотопа, биоценоз реагирует изменением интенсивности и характера своего метаболизма, своего видового состава и др. В водной экосистеме особенности биоценоза определяют скорость и эффективность процессов самоочищения, условия формирования качества воды. Особенности биоценоза в полной мере отражают особенности биотопа, на чем и основаны все методы гидробиологического анализа качества вод и донных отложений. Гидробиологические наблюдения на большинстве водотоков проводятся три раза в год, а на водных объектах, не подверженных прямому антропогенному воздействию, расположенных на территории государственных заповедников и национальных парков, осуществляется комплексный одноразовый отбор проб в вегетационный период.

В пробах поверхностных вод осуществляется наблюдение за состоянием основных сообществ пресноводных экосистем (фитопланктон, фитоперифитон, зоопланктон и макрозообентос). Оценка качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям производится с применением методов биоиндикации, основывающихся на изучении структуры гидробиоценозов и их отдельных компонентов:

- качество пресных вод по гидробиологическим показателям (индексы сапробности для фитопланктона, зоопланктона и перифитона; биотический и олигохетный индексы для зообентоса; классы качества вод);
- экологические группировки гидробионтов и их функциональные характеристики (фитопланктон, зоопланктон, бактериопланктон, перифитон, зообентоса, макрофиты).

Общая оценка класса качества поверхностных вод и донных отложений в каждом конкретном случае выполняется по совокупности гидробиологических показателей с учетом экологических особенностей водных гидробиоценозов.

Лекция 2. Температура как абиотический фактор среды водоемов

1. Температурная стратификация водоемов.
2. Термические классификации озер Д. Хатчинсона.
3. Адаптации гидробионтов к температурным условиям водоема.

1. Температурная стратификация водоемов

Изменения температуры воды по акватории и глубине на протяжении определенного промежутка времени называют *температурным режимом водного объекта*. Температурный режим отличается в воде меньшим притоком тепла и большей стабильностью, чем на суше.

В озерах и прудах умеренных широт вода обладает максимальной плотностью при 4°C. Летом вода в них четко делится на три слоя: верхний – эпилимнион, температура которого испытывает резкие сезонные колебания; переходный, слой температурного скачка, – металимнион, где отмечается резкий перепад температур; глубоководный (придонный) – гиполимнион, достигающий до самого дна, где температура в течение года изменяется незначительно. Наиболее теплые слои воды располагаются у поверхности, а холодные – у дна. Данный вид послойного распределения температур в водоеме носит название *прямой стратификации*, а различие температуры с глубиной – *температурной дихотомией*. С дальнейшим повышением температуры верхние слои воды становятся все менее плотными и уже не опускаются – наступает *летняя стагнация* (период временного застоя воды).

Зимой, с понижением температуры, происходит *обратная стратификация*. Поверхностный слой воды имеет температуру близкую к 0°C. На дне температура около 4°C, что соответствует максимальной ее плотности. Таким образом, с глубиной температура повышается. В результате нарушается вертикальная циркуляция, образуется плотностная стратификация воды, наступает период зимней стагнации (рис. 4).

Осенью поверхностные воды снова охлаждаются до 4°C и опускаются на дно, вызывая вторичное в году (первый период – весенний) перемешивание масс с вертикальным выравниванием температуры, т.е. наступлением *температурной гомотермии*.

Гидрологический режим водотоков и водоемов с высокой проточностью характеризуется слабо выраженной прямой температурной стратификацией летом и отсутствием или обратным характером ее зимой. Для таких водных объектов решающую роль в характере стратификации играет температура поступающей воды.

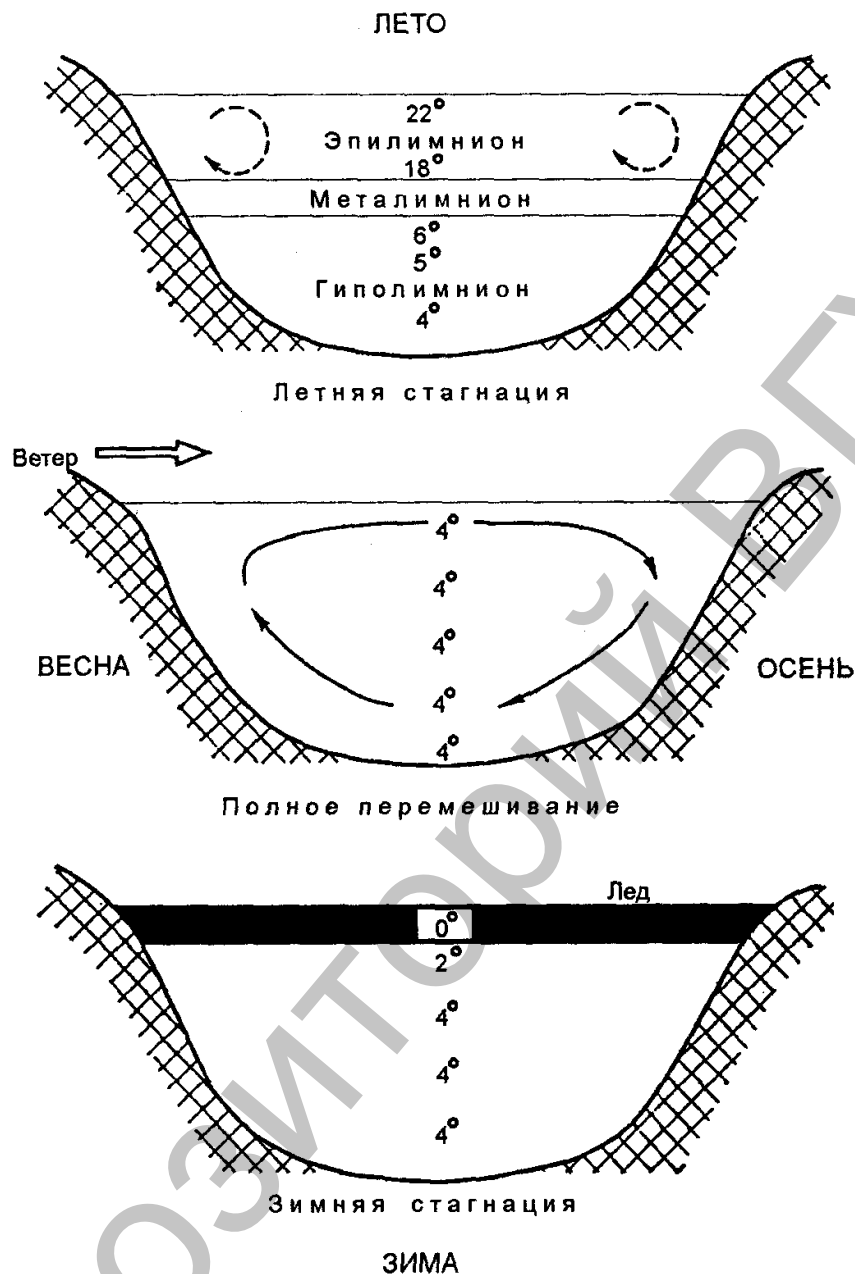


Рис. 4. Стратификация и перемешивание воды в озере

Необычный характер стратификации состоит в том, что зимой в проточных водных объектах ближе к поверхности поднимается более теплая вода. В морской среде также существует термическая стратификация определяемая глубиной. В океанах выделяют следующие слои.

Поверхностный – воды подвержены действию ветра, и по аналогии с атмосферой этот слой называют *тропосферой* или морской *термосферой*. Суточные колебания температуры воды наблюдаются здесь примерно до 50-метровой глубины, а сезонные отмечаются и глубже. Толщина термосферы достигает 400 м. *Промежуточный* –

представляет собой *постоянный термоклин*. Температура в нем в разных морях и океанах опускается до 1–3°C. Простирается примерно до глубины 1500 м. *Глубоководный* – характеризуется одинаковой температурой около 1–3°C, за исключением полярных районов, где температура близка к 0°C. В целом же следует отметить, что амплитуда годовых колебаний температуры в верхних слоях океана не более 10–15°C, в континентальных водах 30–35°C.

2. Термические классификации озер Д. Хатчинсона

В основе данной классификации лежит число полных периодов циркуляции воды в году, учитывая связь этого процесса с климатической зональностью и вертикальной поясностью.

1. *Голомиктические* – озера, в которых происходит перемешивание всей водной массы. Среди голомиктических озер выделяются во внетропической зоне: *димиктические* (характерны два сезонных периода свободной циркуляции или перемешивания); *холодные мономиктические* (характерно одно летнее перемешивание); *теплые мономиктические* (одно зимнее перемешивание).

2. *Полимиктические* – озера тропической зоны. В данном типе озер часто наблюдается полная циркуляция, возникающая вследствие сильного нагрева поверхностных слоев воды днем и охлаждения ночью. Этот тип характерен для климата саванн и горных тропических лесов (озера Альберта, Рудольфа, Виктория).

3. *Олигомиктические* – озера тропической зоны. Циркуляция происходит нерегулярно, в короткие периоды холодной погоды. Характерны эти озера для зоны влажных тропических лесов (озера Индонезии).

4. *Амиктические* – озера полярной зоны, круглый год покрытые льдом.

5. *Меромиктические* – озера, в которых в период циркуляции перемешиванием охвачена не вся водная толща, а только до некоторой глубины. Это может наблюдаться при резком солевом вертикальном расслоении озера (большей плотности нижних слоев озера по сравнению с верхними).

3. Адаптации гидробионтов к температурным условиям водоема

Как экологический фактор температура влияет на географическое распространение и зональное распределение гидробионтов, на скорость и характер протекания различных жизненных процессов, а также может иметь сигнальное значение. Виды, адаптированные к существованию в широком температурном диапазоне (более 10–15°C), называются *эвритермными* (например, моллюск *Hydrobia anopnensis* живет при температуре от 1 до 60°C), в узком – *стенотермными*. По-

следние могут быть теплолюбивыми, или *термофильными* (например, рачок *Thermosbaena mirabilis* обитает при 45–48°C, не выдерживая охлаждения до +30°C), и холодолюбивыми, или *криофильными* (многие приполярные организмы, не встречающиеся при положительных температурах). Чем переменнее термические условия в местообитании, тем эвритермнее его население. *Обычно морские организмы менее эвритермны, чем обитатели континентальных водоемов, где температурные колебания выражены резко.*

В соответствии с законом Вант-Гоффа, с возрастанием температуры тела гидробионтов на каждые 10°C скорость метаболических реакций удваивается. Влияние температуры на скорость реакций определяется уравнением:

$$\lg K_2 = \lg K_1 + \frac{t_2 - t_1}{10} \lg Q_{10}$$

где K_1 и K_2 - константы скорости реакций при температурах t_1 и t_2 , Q_{10} - коэффициент.

Величина Q_{10} (ускорение, вызываемое повышением температуры на 10°C) заметно снижается по мере приближения температур к оптимальным и неодинакова для разных физиологических процессов. Скорость развития дафний с повышением температуры от 10 до 30°C повышается в 2,5 раза, а интенсивность метаболизма - всего в 1,3 раза. В биологическом диапазоне температур величина Q_{10} для многих метаболических реакций колеблется в пределах 2–2,5. Например, у моллюска *Cardium* величины Q_{10} для активного состояния и покоя равны соответственно 1,84 и 1,2.

Имеется ряд других математических моделей, универсализирующих в широких пределах зависимость скорости биологических процессов от температуры. Им противостоит концепция «метаболической компенсации», согласно которой организмы могут избегать единообразного действия температур путем регуляции работы ферментного аппарата. Стабилизация метаболизма достигается увеличением или снижением концентрации ферментов, изменением их набора, изменением активности имеющихся ферментов. В результате эффект температурных влияний сглаживается биологическими средствами, число которых тем больше, чем длительнее срок приспособления. *У эвритермных организмов, эволюционно адаптированных к перепадам температуры, акклиматизация происходит быстрее, чем у стенотермных. Адаптация пойкилотермных гидробионтов к изменчивости температурных условий в гидросфере идет по двум линиям: одна из них - выработка эвритермности, другая - выбор мест обитания с устойчивым температурным режимом или такая их смена, при которой организмы избегают воздействия крайних температур.* Так, многие

беспозвоночные и рыбы уходят осенью из охлаждающихся вод прибрежья в открытые зоны водоемов, а весной мигрируют в обратном направлении. С той же целью могут совершаться и вертикальные перемещения для нахождения оптимальных температурных условий на той или иной глубине. В связи с неодинаковыми требованиями к температуре на разных стадиях оттогенеза может наблюдаться пространственная разобщенность мест нахождения молодых и взрослых стадий.

У многих гидробионтов, периодически подвергающихся действию отрицательных температур, вырабатываются адаптации, предупреждающие замерзание соков тела. В основном они сводятся к снижению точки замерзания соков и повышению их способности к переохлаждению. Благодаря таким адаптациям многие литоральные организмы переносят понижение температуры до -10°C . Например, такие температуры выдерживают мидии. Моллюск *Palingera polaris*, вмерзая в лед, легко выносит охлаждение до -11°C и ниже, окружая себя слизью, ингибирующей рост ледяных кристаллов. У трески *Gadus ogas* летом точка замерзания плазмы обычно равна $-0,8^{\circ}\text{C}$, а зимой снижается до $-1,6^{\circ}\text{C}$, что дает ей возможность вести активную жизнь при минимальных температурах воды. Замерзание соков тела предупреждается выработкой специальных *антифризов* - гликопротеидных молекул. *Чем чаще и сильнее периодические изменения температуры в естественных местообитаниях гидробионтов, тем выше их устойчивость к холодным и тепловым повреждениям.*

Лекция 3. Экологическое значение факторов абиотической среды водоемов

1. Кислород гидросферы и его роль в водных экосистемах.
2. Солевой состав вод и адаптация к нему гидробионтов.
3. Свет и его роль в функционировании водных экосистем.

1. Кислород гидросферы и его роль в водных экосистемах

Кислородный режим определяется химико-биологическим состоянием водоема. Обмен кислородом между водной средой и атмосферой носит динамичный характер и состоит из двух процессов: *инвазии* (поступление кислорода в воду из воздуха) и *эвазии* (переход кислорода в атмосферу при перенасыщении им поверхностного слоя воды). Круговорот кислорода в водных экосистемах состоит из нескольких связанных между собой процессов, формирующих приходную и расходную части их кислородного баланса, каждая из которых включает внешние и внутриводоемные процессы.

Приходная часть баланса. К внешним элементам относится поступление кислорода в водные объекты с водой других источников (например, речного стока), с атмосферными осадками и подземными водами, а также его инвазия, а к внутриводоемным – образование кислорода в процессе фотосинтеза водорослей и высших водных растений.

Расходная часть баланса кислорода водных экосистем включает его потребление гидробионтами в процессе дыхания, химическое окисление, вынос с водным стоком и эвазию.

Содержание кислорода в воде измеряется в абсолютных или относительных величинах - процентах насыщения. Под *процентом насыщения* понимают отклонение уровня насыщения воды кислородом от его равновесной концентрации (14,7 мг O₂/л) при определенных условиях (температура, рН, волнообразование). Максимальное насыщение кислородом за счет инвазии не может превышать 100%. Содержание кислорода более 100% увеличивается вследствие фотосинтеза водорослей и высших водных растений. При этом насыщенность воды кислородом может достигать 150–200% или даже быть выше. Насыщенность воды кислородом меньше 100% свидетельствует о неблагоприятных условиях для его инвазии, снижении интенсивности его образования за счет фотосинтеза и значительном расходе на окисление и деструкцию органического вещества. Если поверхностные и глубинные слои резко отличаются друг от друга по содержанию кислорода, говорят о *кислородной дихотомии*. Равномерное распределение кислорода во всей водной массе называется *гомооксигенией*.

Содержание кислорода от поверхности океана к более глубоким слоям постепенно снижается. Так, в высоких широтах Мирового океана (за исключением северной части Тихого океана) его концентрация в глубинных водах составляет лишь 50–70% насыщения, а в северной части Атлантического океана она несколько выше (70–80% насыщения).

В континентальных водоемах кислородный режим характеризуется определенными сезонными особенностями. Так, в летний период ведущую роль играет фотосинтез водорослей и высших водных растений, благодаря которому вода обогащается кислородом. Но в жаркие летние дни часто происходит резкое снижение насыщенности воды кислородом, обусловленное уменьшением его поглощения из воздуха, а также увеличением расхода на окисление органических веществ. Острый дефицит кислорода может наблюдаться и в водоемах с большими площадями зарослей высших водных растений, а также при «цветении» воды вследствие массового развития водорослей. В этот период в ночные часы резко тормозится фотосинтетическая деятельность, но продолжается дыхание растений и водных животных. Зимой, когда кислород расходуется на окисление отмерших и дыхание живых организмов, а инва-

зия его резко ограничена из-за наличия ледяного покрова водоемов, дефицит кислорода может достичь критического уровня и вызвать массовую гибель рыб и других водных организмов.

В реках, где есть течение и отсутствуют застойные зоны, концентрация кислорода в воде значительно выше, чем в озерах и водохранилищах. Особенно высокое насыщение кислородом характерно для горных рек с быстрым течением.

Адаптации гидробионтов к изменению содержания кислорода в воде. По отношению к кислороду организмы делятся на *эври-* и *стенноксидные* формы (эври- и стенноксидионты), способные соответственно жить в пределах широких и узких колебаний рассматриваемого фактора. Из эвриоксидных форм можно назвать рачков *Cyclops strenuus*, червей *Tubifex tubifex*, моллюсков *Viviparus viviparus* и ряд других организмов, способных жить в условиях почти полного отсутствия или высокого содержания кислорода. К стенноксидионтам относятся ресничные черви *Planaria alpina*, рачки *Mysis relicta*, личинки комаров *Lauterbornia* и другие животные, не выдерживающие падения концентрации кислорода ниже 3–4 мл/л.

Чем меньше кислорода растворено в воде, тем более развитой должна быть дыхательная система водных организмов. Пути ее развития: увеличение размеров жабр (дыхательных поверхностей); система принудительного промывания жабр, дыхательные пигменты в крови (для переноса больших доз кислорода). Все это свойственно животным стоячих водоемах; а в быстрых речках, где кислорода много, у мелких животных жабр может вообще не быть (например, у многих веснянок). Градацию жабр можно проследить на поденках: у прудовых *Cloeon dipterum*, *Siphonurus* – широкие лопасти, способные к быстрым колебаниям; у речных *Baetis*, *Cloeon ornatum* – узкие малоподвижные жаберы; у горных *Baetis inexpectatus* – совсем маленькие.

Еще один вариант – дыхание воздухом с поверхности воды, позволяет жить в воде, вообще не содержащей кислорода (и, кроме того, не иметь водных жабр с тонкими покровами, через которые в организм в первую очередь проникают яды). Особенно удобно в мелких водоемах, где поверхность всегда близко. Так живут взрослые жуки и клопы, некоторые личинки насекомых и крупные легочные улитки. Еще один способ – присасываться к воздухоносным сосудам высших водных растений – минирование. В случаях, когда адаптация гидробионтов к дефициту кислорода оказывается недостаточной, наступает их гибель.

2. Солевой состав вод и адаптация к нему гидробионтов

Суммарное содержание всех растворенных в воде минеральных веществ называют *соленостью*. Для характеристики пресных вод она выражается чаще всего в миллиграммах на дециметр кубический рас-

твор (мг/дм³), солоноватых и морских – в промилле (‰); 1‰ соответствует концентрации 1 грамм на дециметр кубический (г/дм³). Формирование солевого состава Мирового океана зависит от многих факторов, в том числе от протекания химических, физических и биологических процессов. Элементами приходной части баланса солей являются вынос ионов с поверхностным и подземным континентальным стоком в океан, извержение вулканов и выход химических элементов из земных трещин, образующихся на дне морей и океанов. С атмосферными осадками в океан поступает от 1 до 1,3 млрд т солей вулканического, морского и континентального происхождения. Из всех растворенных в океанической и морской воде солей наибольшее количество приходится на хлорид натрия (около 78%) и хлорид магния (около 11%). В пресных водах концентрация карбонатных ионов наибольшая по сравнению с содержанием других ионов. Минерализация морских (океанических) вод определяется, в основном, хлоридами натрия и магния.

Используются следующие физико-химические методы определения солености: а) оптический, основанный на измерении показателя преломления или картины интерференции; б) метод ареометрирования, позволяющий определять удельный вес морской воды при заданной температуре, а затем при помощи специальных таблиц переводить удельный вес в соответствующую ему соленость; в) измерение солености по электропроводности; г) определение содержания хлора как преобладающего элемента путем осаждения его (титрования) и вычисления по хлору общей солености; д) проведение полного химического анализа морской воды.

Классификация природных вод по солевому составу (Венецианская система). Вес природные воды подразделяются на:

- *пресные* (соленость до 1,0‰). Пресные воды, в свою очередь, подразделяются на *гипогалинные* (менее 0,5‰) и *олигогалинные* (0,5–1,0‰),
- *солоноватые* (1,0–30‰). Солоноватые делятся на *мезогалинные* (1–18‰) и *полигалинные* (18–30‰).
- *соленые*, или *морские*, (30–40‰).
- *ультрагалинные*, или *пересоленные*, (более 40‰).

Солевой состав континентальных вод (классификация О.А. Алекина). В отличие от морских вод, характеризующихся постоянством солевого состава, пресные воды разных ландшафтных зон существенно отличаются по составу основных ионов. В соответствии с классификацией О.А. Алекина, природные воды подразделяются по солевому составу на три класса:

- гидрокарбонатные (С),
- сульфатные (S),
- и хлоридные (Cl).

Каждый *класс*, в зависимости от преобладающих макрокомпонентов, разделяется на *три группы*: кальциевую, магниевую и натриевую, а каждая группа, в свою очередь на *четыре типа* (I, II, III, IV).

Воды типа I образуются в процессе химического выщелачивания вулканических пород или при обменных процессах Ca^{2+} и Mg^{2+} на Na^+ . Эти воды чаще всего мало минерализованы.

Воды типа II - смешанные. Их состав может быть связан генетически как с осадочными породами, так и с продуктами выветривания вулканических пород. К этому типу относятся воды большинства рек, озер и подземные воды небольшой и умеренной минерализации.

Тип III включает сильно минерализованные воды и воды, характеризующиеся катионным обменом $\text{Na}^+\text{Ca}^{2+}$ или Mg^{2+} . Такими свойствами обладают воды океанов, морей, лиманов, реликтовых водоемов.

К водам **типа IV**, не содержащим HCO_3^- , относятся кислые воды. Это воды болот, шахтные, вулканические или воды, сильно загрязненные промышленными стоками.

Характеристики вод обозначаются следующим образом: класс – химическим символом соответствующего аниона (C, S, Cl), группа – символом катиона (Ca, Na, Mg). Принадлежность к типу обозначается римской цифрой в нижнем индексе, к группе – символом в верхнем индексе. Например, $\text{C}_{\text{II}}^{\text{Ca}}$ – гидрокарбонатный класс, группа кальция, тип II.

Поверхностные воды суши по солевому составу характеризуются такими показателями, как общая минерализация, соотношение ионов и содержание хлоридов и сульфатов. По степени минерализации О.А. Алекин подразделяет воды на четыре ступени: малой минерализации (до 200 мг/л), средней минерализации (200–500 мг/л), повышенной минерализации (500–1000 мг/л) и высокой минерализации (более 1000 мг/л).

На большей части Европейского континента воды рек имеют гидрокарбонатному классу, кальциевой группе. Для степных и полупустынных зон характерна повышенная минерализация вод сульфатного класса такие реки занимают лишь 3–4% площади всех речных бассейнов. Еще меньше речных бассейнов, воды которых относятся к хлоридному классу, натриевой группе. Как правило, эти воды характеризуются высокой минерализацией. Минерализация и содержание отдельных ионов в воде водоемов зависят от сезона года: снижается в пик весеннего наводнения и возрастает в летнюю межень и зимой, когда в питании реки увеличивается доля грунтовых вод.

Сезонные колебания минерализации и ионного состава воды больших водохранилищ обуславливаются, главным образом, притоком речных вод, а при каскадном их расположении - поступлением воды с вышерасположенных водохранилищ и незарегулированных участков реки. В небольших водохранилищах в формировании ионного состава воды важную роль играет также смыв растворенных солей

с прибрежных склонов, поступление грунтовых вод и атмосферных осадков, испарение, забор воды для хозяйственно-бытовых нужд.

В озерах солевой состав воды и ее минерализация зависят от их зонального расположения. Солонатоводные озера чаще всего расположены в степных районах, в зонах с сухим, жарким климатом и высокой интенсивностью испарения воды. В непроточных или слабопроточных озерах в результате испарения происходит концентрирование основных ионов и частичное их выпадение в осадок (преимущественно слабо растворимых карбонатных солей кальция). Иногда образование таких озер связано с выходом на поверхность грунтовых вод с повышенной минерализацией. В воде соленых озер концентрация солей близка к океанической или превышает ее. Для таких озер характерны высококонцентрированные растворы нескольких солей, и поэтому их класс может быть определен не по одному, а по двум анионам, например хлоридно-сульфатный или сульфатно-хлоридный. В таком случае в названии класса на первом месте ставится анион, который преобладает. Выделяют следующие классы вод соленых озер: карбонатные (содовые), сульфатные и хлоридные. В карбонатных преобладает Na_2CO_3 , в сульфатных – Na_2SO_4 и MgSO_4 , а в хлоридных - NaCl , MgCl_2 и CaCl_2 .

Адаптации гидробионтов к солевому составу вод. Эвригалинные и стеногалинные гидробионты. Соленость воды является определяющим фактором в приспособлении водных организмов к условиям среды. В зависимости от содержания солей в воде, гидробионты, обитающие в ней, подразделяют на морские и пресноводные. При этом в высокоминерализованной океанической воде и в пресных водах общие виды беспозвоночных практически отсутствуют. В солонатовых водах, характерных для эстуарных экосистем, можно встретить представителей как пресноводной, так и морской флоры и фауны.

Своеобразной *солевой границей*, выше которой обитают типичные морские организмы, а ниже - пресноводные, является соленость 5–8‰. При переходе через эту границу изменяется ряд наиболее важных биологических свойств живых систем. Довольно узкий солевой диапазон, в котором обитает лишь небольшое количество беспозвоночных, получил название «парадокс соленых вод».

Исходя из адаптивных возможностей относительно выдерживания колебаний солености воды, пресноводные и морские организмы делят на эвригалинных и стеногалинных.

Эвригалинные гидробионты приспособлены к существованию в условиях значительных изменений солености воды. К ним относятся многие обитатели эстуариев, опресняющихся за счет речного стока и атмосферных осадков. Беспозвоночных эстуариев, в зависимости от солености водной среды обитания, подразделяют на четыре группы. К первой относятся организмы, выдерживающие соленость воды 15‰ и выше (полихеты, нематоды, копеподы). Вторую группу составляют

гидробионты, обитающие в диапазоне колебаний солености от 15 до 8‰ (морской анемон). В третью группу входят некоторые простейшие, сцифомедуза аурелия и другие, которые могут жить в морской воде и проникать на некоторое время в эстуарии. Они способны переносить соленость от 8 до 3‰. Четвертую группу эвригалинных морских организмов доставляют гидробионты, которые могут проникать в воду с пониженной соленостью – от 1 до 3‰. К ним относятся, в частности, плактонный ветвистоусый рачок эвадне Нордманна (*Evadne norcfmanni*), встречающийся и в неразбавленной морской воде. Типичными представителями эвригалинных организмов являются виды бурых водорослей (*Fucus* и *Ascophyllum*), брюхоногих моллюсков (*Nucella* и *Littorina*, *Acmaea*, *Patella*), двустворчатых моллюсков (*Mytilus*), полихет (*Arenicola*), раков (*Gammarus*, *Pachygrapsus*). Эти организмы обитают на литорали северных морей или псевдолиторали южных морей, где наблюдаются резко выраженные изменения солености воды. Имеются также пресноводные виды, способные жить в воде различной степени солености – от 0,1 до 5‰ (например, личинки mosкитов). К эвригалинным относятся также многие виды рыб, живущие в солоноватых водах, в частности пресноводный судак, лещ, щука, а из морских – виды семейства кефалевых.

Стеногалинные гидробионты обитают в условиях очень незначительных изменений солености воды. Большинство растений и животных, обитающих в пресноводных водоемах, относится к стеногалинным организмам. Некоторые группы встречаются преимущественно или исключительно в пресной воде - жаброногие раки, ветвистоусые раки, клоуэратки, малощетинковые черви, водяные клещи, земноводные; среди других групп имеются чисто пресноводные виды, например, среди веслоногих раков, моллюсков, рыб и т.д. Типичными морскими стеногалинными организмами являются кокколитофориэы, радиолярии, гидроидные полипы, коралловые полипы, сцифоидные медузы, многощетинковые черви, крылоногие моллюски, килеэогие моллюски, головоногие моллюски, плеченогие, щетинкочелюстные, усонogie раки, эвфауэиды, ротонogie раки, иглокожие, оболочники и ряд других групп; большое число морских видов встречается среди диатомей, перидиней, корненожек, инфузории, губок, веслоногих раков, ракушковых раков, равноногих раков, амфипод, мизид, десятиногих раков, брюхоногих моллюсков, двустворчатых моллюсков, мшанок, рыб и других групп.

Ионная адаптация у таких организмов (например, у головоногих моллюсков) может происходить лишь в очень узком диапазоне колебаний солености. Возможность поддержания осмотической концентрации и качественного состава ионов внутренней среды у этих гидробионтов обеспечивается лишь приспособленностью к постоянным условиям окружающей среды.

Ультрагалинные организмы. Число типичных ультрагалинных видов (галобионтов) очень невелико. При очень большой степени концентрации в соленых озерах живут из водорослей *Dunaliella salina* и *Asteromonas gracilis* (оба вида относятся к *Vovocaceae*), а из животных только *Artemia salina*.

Артемия обитает в соленых озерах, содержащих хлориды, карбонаты и сульфаты в различной концентрации вплоть до насыщенного состояния. Артемии представляют пример организма, легко изменяющегося под воздействием условий среды. При изменении количества солей в течении 2–3 генераций происходят соответствующие изменения морфологии организмов (варьирует общая длина тела; размеры фурки – уменьшаются при увеличении концентрации солей (рис. 5); варьируют также по форме и размерам эпиподиты ног (жаберные придатки) и выросты антенн самцов.

Приспособление гидробионтов к солености воды связано с регуляцией концентрации ионов во внутриклеточной жидкости и ее осмотического давления в очень широком диапазоне (от нуля до величин, в сотни раз превышающих их внутриклеточный уровень у гидробионтов). При этом проблема адаптации состоит в регуляции не только количественного, но и качественного различия в ионном составе клеток организма и окружающей среды. Поддержание осмотического давления цитоплазмы в условиях разной солености водной среды осуществляется двумя механизмами: изменением концентрации в цитоплазме органических осмотически активных веществ и изменением содержания в ней неорганических ионов. В зависимости от особенностей осморегуляции гидробионты делятся на гомойосмотических и пойкилосмотических.

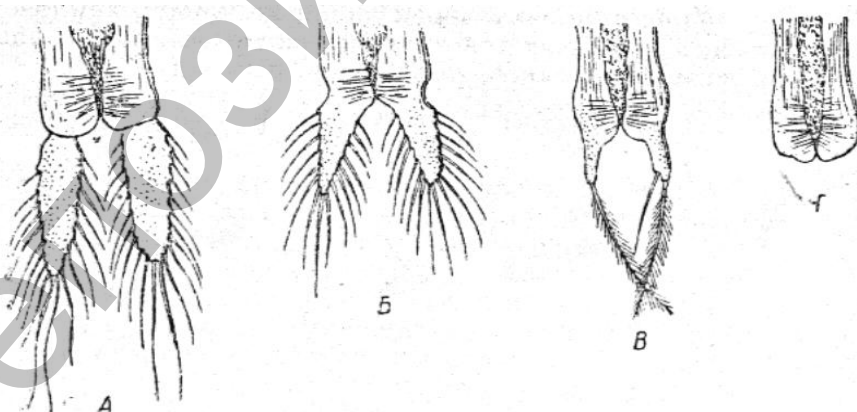


Рис. 5. Ультрагалинные организмы (число щетинок и размеры фурки варьируют в зависимости от количества растворенных в воде солей): *Artemia salina*, конец абдомена с фуркой различных вариантов: А-*var.principalis*; Б-*var.arietina*; В-*var.milhauseni*; Г-*var.koppeniana*

Пойкилосмотические организмы не способны поддерживать более или менее постоянно осмотическое давление при изменении солености водной среды. К пойкилосмотическим относятся низшие беспозвоноч-

ные, двустворчатые моллюски, многие виды кольчатых червей, иглокожие. Таких морских беспозвоночных еще называют осмоконформерами. По характеру приспособления к солености воды пойкилосматическим организмам относятся практически все водоросли. В отношении растений часто применяют другое определение – пойкилогидрические организмы, что подчеркивает степень обводнения их цитоплазмы.

К *гомоосмотическим* относятся водные животные, способные активно регулировать осмотическое давление жидкостей тела и внутренней среды независимо от изменений минерализации воды. Такие животные имеют название осморегулирующие. К ним относятся пресноводные и морские рыбы, морские млекопитающие, некоторые ракообразные.

К разной солености воды и простейшие, и более сложно организованные многоклеточные организмы приспособляются по-разному. Целью адаптивных реакций гидробионтов разных уровней филогенетического развития является обеспечение ионного и осмотического гомеостаза.

3. Свет и его роль в функционировании водных экосистем

Световой луч, падающий на водную поверхность, помимо отражения и преломления подвергается дифракции, поляризации и спектральному расщеплению. Кроме того, он поглощается во время прохождения через толщу воды (абсорбция света) и отражается от взвешенных в воде частиц, вследствие чего на разные горизонты приходится разное количество солнечной энергии, а это обуславливает снижение освещенности с глубиной.

Важным с экологической точки зрения свойством воды является способность пропускать солнечный свет. Она зависит от цвета воды и ее *прозрачности*. Последняя определяется молекулярной структурой и концентрацией растворенных органических, преимущественно окрашенных (гуминовые кислоты, фульвокислоты и т.п.) веществ, взвешенных частиц и планктонных организмов.

При гидроэкологических исследованиях относительную прозрачность воды определяют с помощью белого диска (диска Секки). Относительная прозрачность оценивается по толщине слоя воды, через который можно видеть этот диск (диаметром 30 см) при погружении его с теневой стороны плавающих средств. С помощью этого метода можно оценивать относительную прозрачность воды с точностью до 5%. В лабораторных условиях для анализа санитарно-гигиенических характеристик воды ее прозрачность определяют по высоте столба воды в мерном цилиндре, через который можно видеть стандартный шрифт. Современные оптические приборы (прозрачномеры) позволяют регистрировать интенсивность проникающей на разные глубины солнечной радиации с помощью фотоэлементов.

Прозрачность воды изменяется в зависимости от сезона, количества взвешенных частиц, глубины водоемов и многих других причин. В нестратифицированных водоемах прозрачность воды снижается в придонном слое вследствие возрастания мутности, связанной с нарушением донных грунтов, в стратифицированных наибольшая прозрачность воды наблюдается в гипolimнионе, а наименьшая – в зоне максимального развития фитопланктона. Снижается прозрачность воды в зоне термоклина за счет более высокой ее плотности и задержки детрита. Отрицательно влияют на проникновение солнечной радиации в толщу воды заросли высших водных растений. Еще меньше солнечной энергии проникает в толщу воды. Поглощение в верхних слоях воды значительной части солнечной радиации резко ограничивает распространение в толще воды фотосинтезирующих растений. Они могут развиваться на относительно небольшой глубине в континентальных водоемах, морях и океанах.

Световые зоны водоемов. 1. Верхний слой, где света достаточно для процессов фотосинтеза – *фотический слой*. Зона проникновения света, где интенсивность фотосинтеза превышает интенсивность дыхания растений – *эуфотическая зона*. Ее нижняя граница, где интенсивность фотосинтеза уравнивает дыхание – *компенсационный слой*. Выше этой глубины растения выделяют больше кислорода, чем потребляют. Ниже этой глубины фотосинтез не может обеспечить дыхание, в связи с этим организмам доступен только кислород, который поступает с водой из более поверхностных слоев озера. 2. Сумерочная, дисфотическая зона. 3. Афотическая зона, куда свет не проникает. Границы зон фотосинтеза сильно колеблются в разных водоемах, так как поглощение света в воде связано с ее прозрачностью. В самых чистых водах эуфотическая зона, достигает глубины не свыше 200 м, дисфотическая простирается до 1000–1500 м, а глубже, в афотическую зону, солнечный свет совсем не проникает.

Значение света в жизни гидробионтов. Солнечная радиация играет исключительно важную роль в функционировании водных экосистем, в первую очередь, обеспечивая процессы фотосинтеза. Сквозь толщу пресных и морских вод проникает преимущественно излучение голубой части спектра с длиной волны 475–480 нм. Фотосинтез у бактерий протекает в спектральном диапазоне 400–900 нм, высших зеленых растений – 400–700 нм, водорослей – 400–660 нм.

Свет может выступать как информативный фактор, определяющий поведение водных растений и животных. Например, фотопериодические реакции растений, синхронизирующие этапы их репродуктивного цикла, осуществляются с помощью пигмента фитохрома. У водных животных репродуктивные циклы также связаны с фотопериодическими реакциями, опосредованными через пигментные сис-

темы. Такие реакции водных организмов, как фототаксис и фототропизм, зависят от освещения водоемов.

Способность многих организмов к биолюминесценции вызывает своеобразное явление *свечения моря*. Биолюминесценция, видимое свечение организмов, связанное с процессами их жизнедеятельности: оно наблюдается у нескольких десятков видов бактерий, низших растений (грибов), у некоторых беспозвоночных животных, рыб. У многих организмов (бактерии, простейшие, ракообразные, грибы и др.) свечение происходит постоянно и непрерывно, если в окружающей среде есть кислород. У других биолюминесценция происходит отдельными вспышками и связана с условиями жизнедеятельности (голод, период размножения и др.).

Адаптивные особенности гидробионтов к изменению освещенности с глубиной. В связи с тем, что лучи разных участков солнечного спектра неодинаково поглощаются водой, с глубиной изменяется и спектральный состав света, ослабляются красные лучи. Сине-зеленые лучи проникают на значительные глубины. Сгущающиеся с глубиной сумерки в океане имеют вначале зеленый, затем голубой, синий, сине-фиолетовый цвет, сменяясь в дальнейшем постоянным мраком. Соответственно сменяют друг друга с глубиной и живые организмы.

Погруженные и особенно глубоководные растения относят к «теневой флоре». Им приходится адаптироваться не только к недостатку света, но и к изменению его состава выработкой дополнительных пигментов. В мелководных зонах, где растениям еще доступны красные лучи, которые в наибольшей степени поглощаются хлорофиллом, как правило, преобладают зеленые водоросли. В более глубоких зонах встречаются бурые водоросли, имеющие кроме хлорофилла бурые пигменты фикофеин, фукоксантин и др. Еще глубже обитают красные водоросли, содержащие пигмент фикоэритрин. Здесь четко прослеживается способность к улавливанию солнечных лучей с разной длиной волны. Данное явление получило название *хроматической адаптации*.

Для использования слабого света в процессе фотосинтеза требуется увеличенная площадь ассимилирующих органов. Так, стрелолист (*Sagittaria sagittifolia*) формирует разные по форме листья при развитии на суше и в воде. Нередко листья водных растений, погруженные в воду, сильно рассечены на узкие нитевидные доли, как, например, у роголистника, урути, пузырчаток, или имеют тонкую просвечивающую пластинку – подводные листья кубышек, кувшинок, листья погруженных рдестов. Данные черты характерны и для водорослей, таких, как нитчатые водоросли, рассеченные талломы харовых, тонкие прозрачные талломы многих глубоководных видов. Это дает возможность гидрофитам увеличить отношение площади тела к объему, а следовательно, развивать большую поверхность при сравнительно небольших затратах органической массы. У частично погруженных в воду растений хорошо выраже-

на гетерофилия, т.е. различие строения надводных и подводных листьев у одного и того же растения - водный лютик. В светлых, поверхностных слоях воды обитают ярко и разнообразно окрашенные животные, глубоководные же виды обычно лишены пигментов. В сумеречной зоне океана обитают животные, окрашенные в цвета с красноватым оттенком, что помогает им скрываться от врагов, так как красный цвет в синевioletовых лучах воспринимается как черный. Красная окраска характерна для таких животных сумеречной зоны, как морской окунь, красный коралл, различные ракообразные и др.

Лабораторная работа № 1

Распределение температуры воды в озере по вертикали (по Ремесленниковой М.Е., 2005)

Цель работы: изучить сезонную динамику распределения температур по вертикали в озерах димиктического типа.

Оборудование: миллиметровая бумага, карандаш, линейка.

Контрольные вопросы:

1. Классификация озер по Д. Хатчинсону.
2. Дать характеристику эпилимниона, металимниона и гиполимниона.
3. Что такое температурный градиент?
4. От каких факторов зависит положение термоклина в озере?
5. В какие сезоны года в озерах умеренной полосы наблюдаются конвективные и инверсионные условия, каковы их причины?
6. Что такое температурная гомотермия, дихотомия, прямая и обратная температурная стратификация?

Распределение температуры воды по глубине в пресных замерзающих озерах зоны умеренного климата обусловлено рядом закономерностей термического режима и его характерными особенностями, связанными, в первую очередь; с сезонными колебаниями теплообмена в озере и перемешиванием водной массы.

Нагревание водоема происходит в основном от поступающей на поверхность воды солнечной радиации, в соответствии с годовым ходом которой изменяется и температура водной массы. Тепло проникает в глубину в результате *конвекции*, т.е. путем вертикального перемещения частиц воды в связи с их различной плотностью, а также в результате динамических явлений (волнения, течений). Нагревание и охлаждение глубинных слоев, воды в озере путем конвекции происходит в пресных

водоемах только в том случае, когда температура верхних слоев воды ниже или выше 4°C (температура наибольшей плотности). При нагревании (в пределах от 0° до 4°C) или охлаждении (при температуре выше 4°C) верхних слоев воды увеличивается их плотность, что приводит к погружению слоев на глубину и замещению более легкими (менее плотными) глубинными слоями воды. Таким образом, возникающее вертикальная конвективная циркуляция обуславливается разной плотностью воды на различных глубинах. Конвективное перемешивание прекращается, когда вся вода в озере принимает однородную температуру, равную температуре придонного слоя воды, а для неглубоких озер $t = 4^{\circ}\text{C}$, такое состояние в озере называется *гомотермией* (рис. 1.1, кривая 2) и характерно для переходных периодов термического режима – весны и осени.

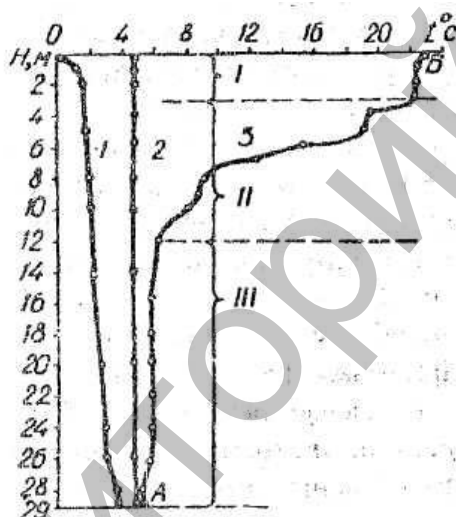


Рис.1.1. Изменение температуры воды с глубиной в оз. Кривом 1/Ш 1972 г. (1); 25/ХІ1971 г. (2); 29/VI 1970 г. (3);
I – эпилимнион; II – металимнион; III – гиполимнион.

При охлаждении воды до температуры ниже 4°C поверхностные слои ее становятся легче нижележащих более теплых и плотных слоев. Поэтому в зимний период, когда водные массы озер содержат наименьшее количество тепла, температура поверхностного слоя воды близка к нулю $^{\circ}\text{C}$. С глубиной температура увеличивается и у дна большинства водоемов находится в пределах $1,5\text{--}4,0^{\circ}\text{C}$, а при прогреве от теплоотдачи дна иногда несколько выше 4°C . Такое возрастание температуры с глубиной называется *обратной термической стратификацией* (рис. 1.1, кривая 1). После наступления весенней гомотермии при дальнейшем накоплении тепла в процессе весеннего и летнего нагревания озера верхние его слои становятся все более теплыми и легкими, а в нижерасположенных слоях вода будет холоднее и плотнее. Такое убывание температуры с глубиной называется *прямой термической стра-*

тификации (рис. 1, кривая 3). В глубоких пресных озерах зоны умеренного климата летом, при прямой термической стратификации, сильно и равномерно нагретый верхний слой воды – эпилимнион – подстилается более холодным глубинным слоем – гипolimнионом. Между эпилимнионом и гипolimнионом располагается слой температурного скачка – металимнион (термоклин), в котором температура резко понижается с глубиной (см. рис. 1.1.). В эпилимнионе создаются наиболее благоприятные условия жизни (обилие света, тепла, преобладание окислительных процессов), способствующие интенсивному развитию планктона. В металимнионе при резком падении температуры меняется газовый режим; нередко здесь отмечается массовая гибель микроорганизмов. В слое гипolimниона при отсутствии освещения погибают живые растительные организмы, уменьшается, нередко до нуля, содержание кислорода, иногда образуется губительный для всего живого – сероводород. Положение слоя температурного скачка в озере и вертикальный градиент температуры в нем зависит от глубины ветрового перемешивания и температуры вод эпилимниона и гипolimниона.

Задание.

1. По данным наблюдений за температурой воды в озере построить график распределения температуры воды по вертикали для периодов прямой и обратной термической стратификации и гомотермии.

2. Выделить горизонтальными линиями на графике распределения температуры с глубиной при прямой термической стратификации вертикальные температурные зоны: эпилимнион, металимнион, гипolimнион (рис. 1.1.). Определить вертикальный градиент температуры ($\Theta = dt/dh$) (изменение температуры на 1 м глубины) в слое температурного скачка и его наибольшее значение $\Theta_{\text{наиб}}$.

3. Вычислить среднюю температуру ($t_{\text{ср}}$, °C) воды по вертикали для периода прямой термической стратификации.

Таблица 1.1 – Распределение температуры воды с глубиной в оз. Кривом (Ушачская группа озер, Беларусь)

Глубина (м)	I/III 1972 г.	25/XI 1971 г.	29/VI 1970 г.
Поверхность	0,2	4,8	23,1
1	1,2	4,8	22,6
2	1,5	4,8	22,6
3	1,5	4,8	22,6
4	1,5	4,8	19,6
5	1,7	4,8	19,4
6	1,7	4,8	15,4
7	1,7	4,8	12,4
8	1,9	4,8	9,3

9	1,9	4,8	8,9
10	2,0	4,8	8,2
12	2,0	4,8	6,2
14	2,2	4,8	6,2
16	2,2	4,8	5,9
18	2,2	4,8	5,9
20	2,7	4,8	5,9
22	2,7	4,8	5,9
24	3,0	4,8	5,9
26	3,1	4,8	5,6
28	3,7	4,8	5,2
29	3,8	4,9	5,2

Выполнение работы: **1.** График распределения температуры воды по глубине строится на миллиметровой бумаге по данным измерений температуры на вертикали в озере (см. табл. 1.1). По оси ординат откладываются глубины в метрах, по оси абсцисс – температура °С. На график наносятся точки, соответствующие температуре воды на разных горизонтах измерения. Полученные точки соединяют плавной линией, которая, характеризует распределение температуры воды от поверхности до дна водоема. **2.** На графике – кривая 3 прямой термической стратификации - определяем участок резкого перепада температуры с глубиной, проводим горизонтальные линии, выделяя слои эпилимниона, металимниона и гиполимниона. На рис.1 (кривая 3) слой температурного скачка расположен между глубинами 3 и 12 м, выше и ниже его - слои с относительно однородной, мало изменяющейся по глубине, температурой воды. Изменение температуры в слое металимниона составляет 16,4°С (от 22,6 до 6,2°С) на 9 м глубины (12-3м), а вертикальный градиент $\Theta = 1,8$ °С на 1 м (16,4:9). Для определения наибольшего градиента температуры выбираем отрезок кривой в слое скачка с наибольшим перепадом температуры. В нашем примере $\Theta_{\text{наиб}} = 4$ °С на 1 м в слое 5–6 м. **3.** Средняя температура воды по вертикали ($t_{\text{ср}}$, °С) может быть вычислена с помощью графика распределения температуры воды по глубине; определяется как частное от деления площади эпюры, ограниченной на графике координатными осями, кривой распределения температуры воды и линией дна, на полную глубину вертикали:

$$t_{\text{ср}} = S/H, \text{ } ^\circ\text{C},$$

где S – площадь эпюры (°С м), H – глубина вертикали в метрах.

Контроль по модулю 1: тест

1. Гомотермия в озерах умеренной зоны характерна для периода: а) весенней инверсии; б) летней стагнации; в) зимнего замора рыб; г) обратной стратификации; г) периода стратификации.

2. Металимнион характеризуется: а) более или менее одинаковыми температурами, богат кислородом, фитопланктоном, хорошо освещен; б) областью высоких градиентов температур; в) низкими температурами, беден кислородом, слабым проникновением света; г) температурной гомотермией; д) температурной дихотомией.

3. Пресные воды – это воды с соленостью до: а) до 0,5 ‰; б) до 1‰; в) от 30 до 40‰; г) более 40‰; д) более 100‰.

4. Для меромектических озер характерно: а) постоянная стратификация воды; б) стратификация происходит редко и непродолжительна; в) отсутствие стратификации; г) стратификация два раза в году; д) стратификация один раз в год.

5. В классификации вод по солености О.А. Алекина отсутствует следующий класс природных вод: а) гидрокарбонатные; б) сульфатные; в) хлоридные; г) фосфорсодержащие.

6. Инвазия это: а) поступление кислорода в водоем из атмосферы; б) продукция кислорода при фотосинтезе, в) поступление кислорода в водоем с атмосферными осадками; г) отсутствие кислорода в воде; д) поступление кислорода в водоем с тальными водами.

7. Кислородная дихотомия в озерах наблюдается: а) в период осенней инверсии; б) в период весенней инверсии; в) в период стагнации; г) в утренние часы; д) в ночные часы.

8. Зона водоема, куда не проникает солнечный свет: а) сумерочная зона; б) фотическая зона; в) эпимлинион; г) афотическая зона; д) трофическая зона.

9. Наибольшей плотностью вода обладает при: а) +4°C; б) 0°C; в) -1°C; г) +1°C; д) -10°C.

10. Постоянная стратификация, обусловленная различиями в химическом составе вод наблюдается: а) в димиктических озерах; б) в полимиктических озерах; в) в меромиктических озерах; г) в олигомиктических озерах; д) в амиктических озерах.

11. Выбрать температурную зону Мирового океана, соответствующую следующей характеристике: температурные колебания составляют 8–12°C, северная граница 60°с.ш., южная – 40°с.ш.: а) тропическая зона; б) ноталяная зона; в) бореальная зона; г) арктическая зона; д) антарктическая.

12. К стенотермным организмам, не встречающимся при положительных температурах воды относят: а) криофильных гидробионтов; б) термофильных; в) стеногалинных; г) эвригалинных; д) ацидофильных.

13. Аллотропия (цикломорфоз) относится к: а) физиологическим адаптациям; б) морфологическим адаптациям; в) поведенческим адаптациям; г) не является адаптацией; д) биохимическим адаптациям.

14. Согласно термической классификации озер Ф. Фореля выделяют следующие группы: а) озера холодного типа, умеренного типа; б) холодные мономектические, теплые мономектические, димиктические; в) умеренного типа, бореального типа, тропического типа; г) полярного типа, тропического типа, умеренного типа; д) арктического, антарктического, умеренного.

15. В олигогалинных озерах содержание солей составляет: а) 0,5-1‰; б) до 16‰; в) 16-47‰; г) более 47‰; д) 16-30 ‰.

16. Компенсационный слой водоема это: а) верхний слой воды, где света достаточно для процессов фотосинтеза; б) нижний слой эвфотической зоны, где интенсивность фотосинтеза уравнивает дыхание; в) слой, куда не проникает свет; г) слой воды, где интенсивность фотосинтеза превышает интенсивность дыхания; д) слой воды, куда свет проникает только в дневное время.

17. Прозрачность воды в водоеме определяют: а) визуально; б) батометром; в) гигрометром; г) диском Секки; д) спирометром.

18. «Солевая граница», выше которой обитают типичные морские организмы, а ниже пресноводные является соленость воды: а) 25–30‰; б) 10–15‰; в) 5–8‰; г) 1–2‰; д) 0‰.

19. Соленость воды водоема выражается: а) в промилле; б) в градусах; в) в процентах насыщения; г) в килограммах; д) в Молях.

20. Солоноватые воды подразделяются на: а) ультрагалинные и сверхгалинные; б) мезогалинные и полигалинные; в) гипогалинные и олигогалинные; г) полимектические и меромектические; д) гипогалинные и сверхгалинные.

21. Гидробионты, способные к активной регуляции осмотического давления жидкости тела, поддерживающие относительное постоянство этого показателя внутренней среды, независимо от окружающей среды это: а) пойкилосмотические организмы; б) гомойосмотические организмы; в) осмоконформеры; г) все морские гидробионты; д) все пресноводные гидробионты.

22. Реки большей части Европейского континента относятся к: а) гидрокарбонатному классу; б) сульфатному классу; в) хлоридному классу; г) смешанному классу; д) карбонатному классу.

23. Артемия относится к: а) к пресноводным организмам; б) ультрагалинным организмам; в) моногалинным организмам; г) организмам наземных экосистем; д) олигогалинным организмам.

24. Соленость глубинных и придонных вод в Мировом океане зависит от: а) перемешивания вод и адвекции солей течениями; б) речного стока; в) процессов образования и таяния льда; г) количества осадков; д) все ответы правильные.

25. Мониторинг поверхностных вод на территории Республики Беларусь осуществляется на следующих стационарных сетях: а) гидрологической; б) гидрохимической; в) санитарно-эпидемиологической; г) гидробиологической; д) все ответы правильные.

МОДУЛЬ 2. ВОДНЫЕ СИСТЕМЫ И ИХ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЗОНАЛЬНОСТЬ

Лекция 4. Экосистемы озер и их зональность

1. Классификация озер по происхождению.
2. Экологические зоны бентали и пелагиали озер.
3. Население озер.

1. Классификация озер по происхождению

Озера представляют собой различной величины и формы котловины, заполненные водой. По происхождению различают озера *тектонические*, образовавшиеся в результате сдвигов и разломов в земной коре (Байкал, Телецкое, Танганьика и др.), *реликтовые* (например, Каспийское и Азовское моря – остатки Сарматского моря, отделившиеся от Черного моря после поднятия суши), *ледниковые*, возникшие при отступлении ледников в плейстоценовое время (многочисленные озера Скандинавии, Карелии и др.), *карстовые*, или *провальные*, *эоловые*, *вулканические* или иные, смотря по тому, действием каких агентов образована их котловина. Для зоны вечной мерзлоты характерны *термокарстовые озера*, образующиеся в результате протаивания льда. В долинах рек многочисленны *пойменные озера* – отшнуровавшиеся участки бывшего русла. У морских побережий встречаются озеровидные водоемы – *лагуны* и *лиманы*. Первые из них – отшнуровавшиеся морские заливы, вторые возникают в результате запруживания рек песчаными косами.

На территории Беларуси насчитывается около 10 тыс. озер. В основном это небольшие и мелкие озера. Самое глубокое озеро страны – Долгое (глубиной 53,7 м). Многие озера образуют группы (системы): Нарачанская группа озер, Браславские озера, Ушачские озера и др. Однако озера весьма неравномерно распределены по территории страны. Наиболее богата озерами северная часть Беларуси, где находятся самые большие по площади белорусские озера (Нарочь, Освейское, Дрисвяты, Лукомльское и др.). Значительно меньше озер в южной части страны, где они имеют низкие заболоченные котловины и часто носят черты деградации. Самыми большими по площади озерами южной Беларуси являются Червоное, Выгоновское и Черное. Чрезвычайно мало озер имеется в центральной и восточной частях Беларуси.

Широко распространены в Беларуси **котловины ледникового происхождения**, подразделяющиеся на следующие типы:

1) **Подпрудные озера** занимают относительно большие площади и образовались в результате подпруживания талых ледниковых вод моренными отложениями. Они имеют округлые или вычурные очертания и неровное дно (Освейское озеро, озеро Дривяты).

2) **Долинные озера** возникли в результате ледникового выпахивания и эрозионной деятельности талых ледниковых вод. Они характеризуются большой глубиной (30–50 м), незначительной площадью, обрывистыми берегами, а также вытянутостью в направлении движения ледника озеро (озеро Долгое),

3) **Эварзионные озера** образовались в результате эрозионной деятельности падающей с ледниковой поверхности воды. Площадь таких озер небольшая, они глубоки и имеют округлую форму (озеро Рудаково, озеро Воронеж, озеро Сенно).

4) **Термокарстовые озера** образовались в результате вытаявания участков древнего ледника, имеют небольшую площадь и распространены преимущественно в северной части страны (озеро Лисицкое).

5) **Остаточные озера** возникли в зоне действия четвертичных ледников и образовались на месте древних приледниковых озер.

Помимо указанных типов озер, котловины которых имеют преимущественно ледниковое происхождение, также выделяются:

Котловины речного типа, сформировавшиеся при участии нескольких процессов, имеют вычурную форму и сложное строение дна (озеро Лепельское, озеро Кривое, озеро Неспиш).

Озера-разливы (озера Полесского типа) занимают плоские понижения поверхности, их котловины слабо выражены в рельефе; они мелководны, имеют заболоченные берега и большую площадь водной поверхности (озеро Червоное, Выгоновское озеро).

Карстовые озера отличаются котловинами воронкообразной формы, значительной глубиной; встречаются в Брестском Полесье (озеро Вулька).

Озера, имеющие котловины суффозионного происхождения, находятся в районах распространения лессов и лессовидных пород (озеро Свитязь). Они образовались в результате выноса мелких минеральных частиц водой, фильтрующейся в толще горных пород.

Озера-старицы представляют собой заброшенные русла и распространены повсеместно, но особенно их много в долинах крупных рек: Днепра, Припяти, Западной Двины и др.

Биолимнологическая классификация озер, разработанная А. Тинеманом, 1921 г.:

1. Эвтрофные озера. К эвтрофным (высококормным) относятся неглубокие (до 10–15 м) равнинные озера с обильным поступлением биогенов. Летом в них в массовом количестве развивается фитопланктон и, соответственно, обильны бактерио- и зоопланктон, зообентос и

рыбы. Грунты илистые, прозрачность воды низкая, ее цвет – от зеленого до буро-зеленого. Литораль хорошо выражена, сильно зарастает макрофитами. Водная масса гипolimниона по сравнению с эпилимнионом мала, бедна кислородом, а в начале летней и зимней стагнации вовсе лишается его. Водная толща прогревается до дна.

На территории Беларуси выделяют следующие подтипы эвтрофных озер:

– *слабоэвтрофные*: неглубокие, имеют значительную площадь, температурная стратификация почти не выражена, зимой у донной поверхности ощущается дефицит кислорода – Дривяты, Лукомольское, Мястро и др.

– *среднеэвтрофные*: относительно глубокие, имеют воронкообразную котловину, способствующую установлению температурной стратификации; в гипolimнионе зимой и летом остро ощущаются дефицит кислорода и повышенная минерализация – Каймин, Глубелька, Черное и др.

– *высокоэвтрофные*: мелководные, характеризуются резким колебанием всех гидрохимических показателей на протяжении года и суток, достаточным содержанием кислорода летом и резким дефицитом его зимой, богатым органическим миром – Баторино, Освейское, Выгоновское и др.

2. Олиготрофные озера характеризуются слабым поступлением биогенов, поэтому фитопланктона в них мало и соответственно количественно бедны бактерио- и зоопланктон, зообентос и ихтиофауна. Обычно они расположены на кристаллических породах, глубокие (свыше 30 м), гипolimнион по объему превосходит эпилимнион, богат кислородом. Кислород поглощается слабо, и даже к концу летней стагнации насыщенность им воды достигает 60–70%. Прозрачность воды высокая, гуминовых веществ очень мало, литораль развита слабо, донные отложения бедны органикой. Чисто олиготрофных озер на территории Беларуси нет.

3. Мезотрофные озера. К мезотрофным относятся озера, занимающие промежуточное положение между олиго- и эвтрофными озерами. На территории Беларуси выделяют:

– *Мезотрофные озера с признаками олиготрофии*: небольшие, глубокие с прозрачной водой. Летом в озерах этого типа резко выражены прямая температурная стратификация, незначительный эпилимнион, сильный гипolimнион. Озера богаты кислородом, реакция воды нейтральная, преобладают минеральные и органические маломощные донные отложения. Ихтиофауна этих озер отличается относительно большим разнообразием: сиговые, стронга, радужная и др. Примерами озер данного типа являются: Долгое, Балдук, Саро, Рудаково, Гиньково, Кривое и др.

– *Мезотрофные озера средне глубокие с большой площадью, интенсивным перемешиванием воды и слабо выраженным гипolimнионном.* Озера этого типа весьма богаты кислородом, отличаются большой прозрачностью; их минерализация существенно не изменяется в течение года. Ихтиофауна представлена ряпушкой, сигом и т.д. Примерами озер этого типа являются: Нарочь, Мядель, Снуды, Лепельское и др.

3. Дистрофные (недостаточно кормные) озера. Озера этого типа мелководны, интенсивно зарастают, имеют низкую прозрачность. Для них характерна летняя гомотермия, резкая разница в степени минерализации, а также острый дефицит кислорода в зимний период года, что иногда вызывает заморы рыбы. Озера имеют большую мощность донных органических отложений. Планктон и бентос дистрофных озер очень бедны, часто они безрыбны или имеют сравнительно однородную ихтиофауну, в которой преобладает карась. Типичным примером дистрофирующих озер является озеро Червоное.

Ихтиологическая (рыбохозяйственная) классификация озер предложенная М.П. Сомовым предусматривает шесть главных типов озер: озера палии, сиговые озера, лещевые озера, судаковые озера, плотвично-окуневые озера и карасевые озера. Кроме того, предусматривается ряд переходных групп. Каждому типу озер автор дал название по тем рыбам, для которых условия среды наиболее благоприятны и которые могут быть объектами хозяйства в данном водоеме. Сравнение рыбохозяйственной классификации М.П. Сомова с биологической классификацией Тинемана и Наумана показывает практически полное их соответствие. Так озера палии – это олиготрофные, сиговые – мезотрофные, лещевые – эвтрофные, карасевые – дистрофные). В настоящее время для водоемов республики Беларусь разработана система рыбохозяйственной классификации озер (авторы В.А.Федоров, В.Г. Костоусов и др.), которая позволяет выделить следующие группы озер: сигово-снетковые; лещево-судачьи; лещево-щучье-плотвичные; окунево-плотвичные; карасево-линевые. В основу данной классификации положена схема М.П. Сомова с учетом особенностей региона и лимнологические характеристики водоемов.

2. Экологические зоны бентали и пелагиали озер

В озерах можно выделить четыре основные зоны со своим комплексом условий и своими сообществами организмов:

Толща воды (пелагиаль), лишенная плотных субстратов. Населяющие ее организмы составляют две группы, различающиеся по размеру и подвижности: планктон (пассивно парящие в воде или очень мелкие организмы – водоросли, протисты и беспозвоночные) и нектон (крупные активно плавающие организмы – в основном рыбы).

Дно водоема (бенталь), которую населяет бентос.

Поверхность водоема, населенная нейстоном.

Высшие водные растения (макрофиты) и макроводоросли сами являются живым компонентом водоема и, кроме того, дают приют перифитону – обрастающим их микроорганизмам и малоподвижным беспозвоночным зарослей. Кроме того, в зарослях макрофитов формируется комплекс подвижных форм, промежуточный между бентосом, планктоном и nekтоном. Это местообитание называется *фиталь*, а его обитатели – фитофилами.

Во многих случаях пелагиаль, бенталь и фиталь можно рассматривать как самостоятельные экосистемы. В каждой из них существует внутренний кругооборот вещества, хотя они и взаимодействуют между собой (тем сильнее, чем меньше изучаемый водоем).

Котловина озера обычно образована *подводной террасой*, которая характеризуется постепенным слабым понижением суши, далее следует *свал* с более крутым углом понижения и переходящий в *котел*, который занимает большую часть озерного дна. Соответственно перечисленным участкам в озерной бентали принято выделять *литораль* - прибрежное мелководье, *сублитораль*, которая простирается до нижней границы распространения донной растительности, и *профундаль*, охватывающую остальную площадь озерного дна (имеется только в глубоких озерах). *Литораль* – прибрежная область, в отличие от глубинной, имеет сравнительно однородный по вертикали температурный и кислородный режим. Частично это относится и к освещению. Вместе с тем на отдельных участках прибрежной зоны наблюдается и большее разнообразие. Суточные и сезонные колебания температуры в прибрежной зоне значительно больше, чем в глубинной. Зимой в умеренных широтах происходит замерзание воды, на отдельных участках озера до дна, летом - нагревание до 25–30° С. Разнообразие вносят геологические породы, слагающие тот или иной участок берега, различная крутизна склона дна, защищенность побережья от действия ветра, а следовательно, и волнения, большая или меньшая степень инсоляции и т.д. По этим причинам обитатели литорали отличаются от обитателей глубинной области и характеризуются большей дифференциацией. Для литорали характерно наличие высшей растительности, с которой тесно связана фауна прибрежной полосы. При наличии крупных растений задерживает волнение и создает по берегам тихие участки, в которых температурный, кислородный, световой режим оказывается чрезвычайно благоприятным для существования животных в летнее время. Условия жизни *профундали* своеобразны: амплитуда колебания температуры здесь незначительна, содержание газов испытывает значительные колебания в течение года и определяется мощностью иловых отложений; освещение дна слабое.

Пелагиаль озера делится на прибрежную, лежащую над подводной террасой, и собственно пелагиаль, расположенную над свалом и котлом.

3. Население озер

Организмы, обитающие в озерах, называются *лимнобионтами*. По видовому составу и обилию население озер сильно варьирует в зависимости от их географического положения, происхождения, особенностей строения котловины и гидрологического режима.

На формирование качества воды большое влияние оказывают *бактерии*, реагирующие на изменения проточности воды, насыщенности ее кислородом и загрязнение органическими веществами. Их численность определяется экологическими факторами среды. Так, в поверхностной пленке воды, где происходит микроконвективное перемешивание ее самого верхнего слоя (*первая экологическая ниша*), уровень насыщения кислородом и питательными веществами высокий, а общая численность бактерий составляет от 0,3 до 4 млрд. клеток в 1 см³.

Вторая экологическая ниша в водоемах находится на глубине 20–50 см. Здесь происходит массовое развитие фитопланктона, что обусловлено оптимальным освещением. Благодаря стоковым, ветровым и дрейфовым течениям, которые хорошо перемешивают этот слой, интенсивность функционирования бактериопланктона здесь высокая.

Третья экологическая ниша совпадает с зоной термоклина, где вследствие большей плотности воды задерживаются частицы детрита и отмершие планктонные организмы, опускающиеся из верхних слоев воды на дно. В зоне термоклина резко возрастает численность бактериального населения.

В придонном слое воды (*четвертая экологическая ниша*), где водообмен ограничен и имеются анаэробные застойные зоны, среди бактериального населения преобладают железобактерии, тионовые, метаноксиляющие и водородоксиляющие бактерии. Непосредственно в зоне контакта воды с дном преобладают сульфатредуцирующие бактерии и бактерии маслянокислого брожения.

В донных отложениях (*пятая экологическая ниша*) наиболее высокая общая численность бактерий, которых насчитывается десятки и даже сотни миллиардов клеток в 1 см³ влажного ила.

В мезотрофных озерах на некоторой глубине от поверхности ила происходит образование метана, редукция сульфатов и маслянокислое брожение. Этот слой ила характеризуется обедненным бактериальным населением и небольшим количеством других бентонтов, что связано с уменьшением концентрации органических веществ, биогенных эле-

ментов и высоким содержанием токсичных для гидробионтов соединений.

Планктон озер в отличие от речного, состоит почти исключительно из автохтонных элементов. Численность бактерий в 1 мл воды обычно достигает 1–3 млн. экз., актиномицетов – несколько десятков клеток. Из грибов наиболее многочисленны дрожжевые, по видовому разнообразию преобладают фикомицеты. В автотрофном планктоне наиболее обычны диатомовые, зеленые и синезеленые (рис. 1), причем в холодных озерах преобладают диатомовые, а в хорошо прогреваемых – зеленые и синезеленые (реже диатомовые и перидиниевые).



Рис. 1. Представители озерно-прудового планктона (по Одуму, 1975).

А - фитопланктон; *Б* - зоопланктон: 1 - *Spirogyra*, 2 - *Zygnema*, 3 - *Scenedesmus*, 4 - *Coelastrum*, 5 - *Richtriella*, 6 - *Closterium*, 7 - *Navicula*, 8 - *Fragilaria*, 9 - *Asterionella*, 10 - *Nitzschia*, 11 - *Anabaena*, 12 - *Microcystis*, 13 - *Gloeothechia*, 14 - *Asplanchna*, 15 - *Notolca*, 16 - *Macrocyclus*, 17 - *Diaphanosoma*, 18 - *Daphnia*, 19 - *Bosmina*, 20 - *Acantholeberis*.

Зимой наблюдается минимум фитопланктона, стратификация в его распределении не прослеживается. Наблюдается *сезонная перио-*

дичность массового появления водорослей в озерах, связанная с присутствием в воде различных биогенов.

Весной начинается массовое размножение *диатомовых* (рис. 1, 7–10). Так, диатомовые весьма требовательны к железу, недостаток которого часто ограничивает их численность. Весной железа в воде озер относительно много, летом оно исчезает, а к осени снова появляется, в соответствии с чем, изменяется численность диатомовых. Зеленые и синезеленые зимуют в виде цист и спор, для превращения которых в вегетативные формы требуется некоторое время. Поэтому они развиваются в планктоне позже диатомовых.

Массовое развитие *зеленых* водорослей (рис. 1, 3–4) наблюдается летом, когда железа становится мало, а солей азота в результате распада отмирающих организмов много.

Еще позже появляются *синезеленые* (рис. 1, 11–13), менее требовательные к солям азота, чем зеленые. Это обусловлено, с одной стороны, зимовкой в стадии спор, а с другой – большой чувствительностью к токсичному для них марганцу, который концентрируется в грунте и во время весенней циркуляции в заметных количествах переходит в толщу воды. Размножение синезеленых возможно только после установления прочной летней стагнации, когда вынос марганца в воду со дна водоемов прекращается.

Биомасса водорослей в озерах мира колеблется в пределах от 0,0003 до 300 г/м³ и скорее зависит от биолимнологического типа водоемов, чем от их широтного положения.

Зоопланктон озер в основном состоит из бесцветных жгутиковых, инфузорий, коловраток, ветвистоусых и веслоногих рачков. В холодных озерах преобладают коловратки и веслоногие рачки, в то время как ветвистоусые немногочисленны либо вовсе отсутствуют. Из отдельных форм зоопланктона в озерах умеренных широт наиболее характерны инфузории *Tintinnus*, *Tuitinnopsis*, коловратки *Asplanchna*, *Polyarthra* и *Brachtonus*, ветвистоусые рачки *Daphnia*, *Bosmina*, *Chydorus* и *Diaphanosoma*, веслоногие *Diaptomus*, *Heterocope*, *Cyclops* и *Mesocyclops*. Численность инфузорий в различных озерах обычно достигает 20–30 тыс. экз/л, реже поднимается до 100 тыс. и более. Значительно выше (в 10–100 раз) численность бесцветных жгутиковых.

Наибольшего богатства зоопланктон достигает в середине лета, когда в массе развиваются водоросли, а затем, начиная с середины лета, его биомасса и численность обычно снижаются. Коловратки, как правило, появляются в значительных количествах раньше, чем ракообразные, и раньше перестают играть ведущую роль в зоопланктоне. Наибольшая численность и биомасса планктонтов наблюдается в поверхностных слоях, причем в разные сезоны года характер вертикального распределения несколько меняется. В наибольшей степени вер-

тикальная стратификация зоопланктона выражена в теплое время года, в наименьшей – зимой.

Нейстон и плейстон в озерах представлены богаче, чем в других континентальных водоемах. На поверхностной пленке бегают клопы-водомерки *Gerris*, *Hydrometra*, *Velia*, жучки-вертячки *Gyrinus*, подуры, мухи *Ephydra*. По нижней поверхности пленки натяжения бегают жуки *Hydrophilidae* и клопы *Notonecta*, скользят моллюски *Limnaea*, *Cyclas* и рачки *Scapholeberis*, подвешиваются личинки комаров *Culex* и *Anopheles*, а также личинки многих других насекомых и рыб. На поверхности воды плавают погруженные в нее нижней частью листовой пластинки и корнями ряска, многокоренник, валлиснерия.

Бентос озер наибольшего видового разнообразия и количественного богатства достигает в литорали, меньше его в сублиторали и особенно в профундали (рис. 2). Это объясняется тем, что донные зеленые растения произрастают в озерах только на мелководье, и потому глубинные зоны беднее пищей, необходимой гетеротрофным бентонтам.

В озерах средней полосы фитобентос обычно развивается в литорали и исчезает на глубине 4–5 м. В озерах с прозрачной водой, донные растения встречаются на глубинах до 25–30 м, а в отдельных случаях – глубже 45–50 м. Скалистая и каменистая литораль озер, равно как и открытые песчаные берега, обычно лишены зарослей макрофитов, которые появляются на более мягких грунтах, не подверженных действию сильного прибоя. У самого берега до 1–2 м глубины произрастают надводные растения – тростник, камыш, стрелолист, частуха, ежеголовник, рогоз и некоторые другие. Далее следует пояс растений с плавающими листьями, представленный кувшинками, кубышками, рдестами, гречихой земноводной и другими; растут они на глубинах до 2–2,5 м. Еще глубже продвигаются растения погруженные, среди которых наиболее характерны для наших озер многие рдесты, перистолистник и водяной лютик, находящиеся под водой целиком и лишь во время цветения выставляющие над нею свои соцветия. Наконец, на глубинах до 40–50 м встречаются водоросли и мхи, в частности *Cladophora*, *Enteromorpha*, *Spirogyra*, *Chara*, *Fontinalis* и др.

Зообентос озер, подобно фитобентосу, наиболее богат в литорали и наименее – в профундали. В озерах умеренных широт на камнях прибойного побережья, покрытых водорослями, встречаются многие виды личинок насекомых, в частности хирономид *Cricotopus*, *Psectrocladius* и *Trichocladius*, ручейников *Apatelia*, *Apatania* и *Leptocerus*, поденок *Heptagenia* и веснянок *Perlodes*, а также моллюски *Radix ovata*, многие веслоногие рачки, водяные клещи, губки *Spongilla*, гидры *Pelmatohydra*, пиявки *Glossosiphonia* и *Piscicola*. Прибойная песчаная литораль заселена менее обильно и более однообразно, поскольку ус-

ловия жизни здесь малоблагоприятны из-за отсутствия растений и подвижности грунта.

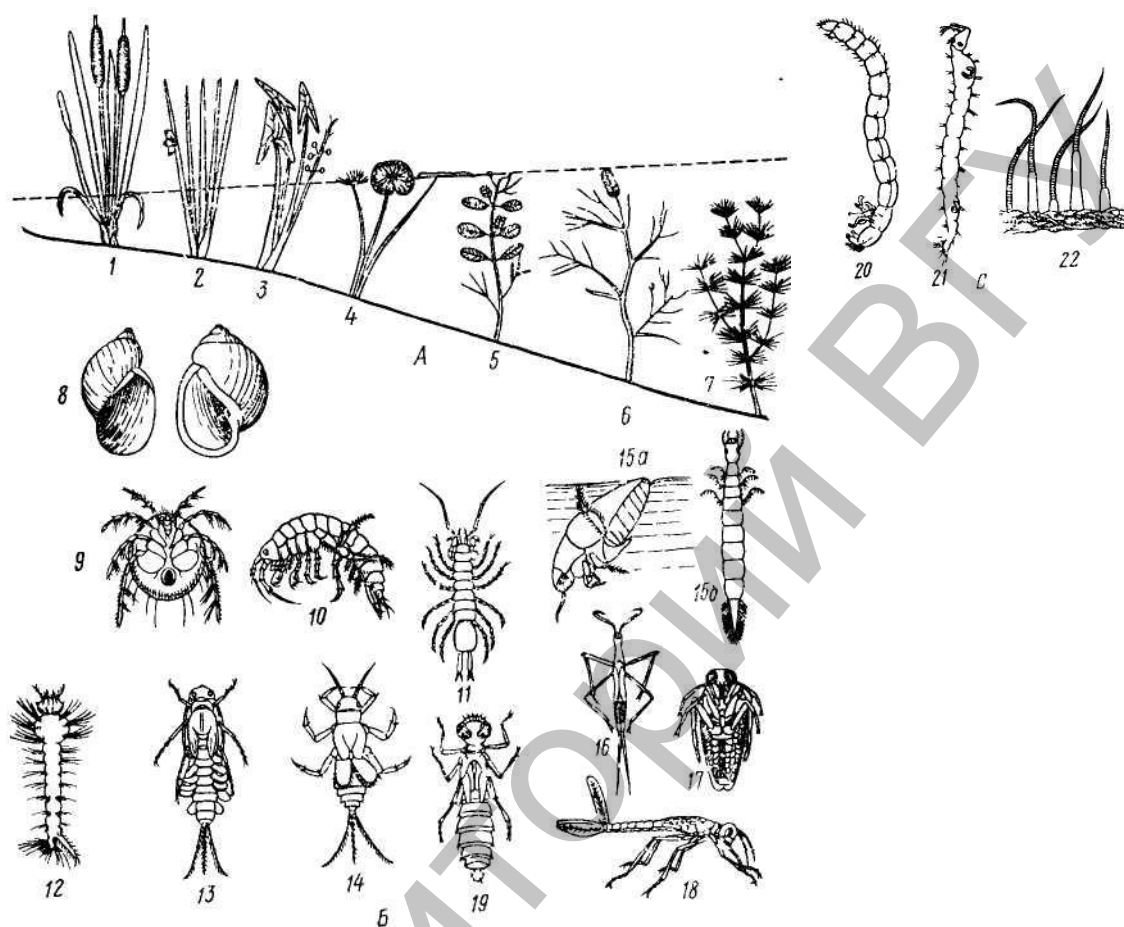


Рис. 2. Представители озерно-прудового бентоса (по Одуму, 1975)

А – фитобентос; Б – зообентос, В – характерные формы бентоса профундали:
 1 – Typha, 2 – Scirpus, 3 – Sagittaria, 4 – Nymphaea, 5, 6 – Potamogeton, 7 – Chara,
 8 – Limnaea, Physa, 9 – Hydracarina, 10 – Gammarus, 11 – Asellus, 12 – Culex pipiens,
 13 – Cloëon, 14 – Caenis, 15 – Dytiscus (а – имаго, б – личинка), 16 – Ranatra, 17 – No-
 tonecta, 18 – Lestes, 19 – Acschna, 20 – Chironomus, 21 – Chaoborus, 22 – Tubifex.

Для этого биотопа наиболее характерны олигохеты *Proparvus volki*, личинки комаров *Bezzia* и *Culicoides*, круглые черви. В местах с более слабым прибоем к перечисленным животным добавляются личинки комара *Stictochironomus*, стрекозы *Onychogomphus*, ручейников *Molanna* и *Anabolina*, а также моллюски *Anodonta*. На заиленных грунтах бесприбойного побережья зообентос становится гораздо обильнее. В большом количестве здесь встречаются олигохеты *Tubifex* и *Peloscoclex*, личинки комаров *Chironomus*, *Glyptotendipes* и *Cryptochironomus*, поденок *Ephemera*, моллюски *Pisidium*.

В сублиторали и профундали озер все большее место в донных осадках занимают илы, и соответственно возрастающему однообра-

зию грунтов качественно обедняется донная фауна. Наиболее обычны здесь личинки комаров *Chironomus*, олигохеты *Tubifex*, *Limnodrilus*, *Ilyodrilus*, *Peloscoclex* и *Lumbriculus*, моллюски *Pisidium*. Обильны в грунте инфузории и другие представители микрозообентоса (веслоногие и ракушковые рачки, нематоды и др.). Биомасса и численность бентоса в сублиторали и профундали сравнительно невелики.

Перифитон озер в значительных количествах встречается на макрофитах, особенно в местах со слабым движением воды. На стеблях и листьях высших растений образуется налет водорослей, поселяется большое количество животных, особенно личинок комаров *Cricotopus* и других хирономид.

Нектон представлен почти исключительно рыбами; в больших озерах, таких, как Байкал или Ладожское, обитает несколько видов тюленей. Ихтиофауна озер в основном представлена жилыми, озерно-речными и проходными рыбами. Северные и высокогорные озера богаты лососевыми рыбами, в южных районах наиболее обычны карповые. По видовому составу наиболее разнообразно рыбное население олиготрофных озер, хотя в количественном отношении оно беднее, чем в озерах эвтрофных. В прибрежье озер ихтиофауна богаче и численность рыб выше, чем в открытой части водоемов, где хуже условия питания, а также меньше мест, пригодных для укрытия от хищников.

Фауна, обитающая в озерах Беларуси, достаточно типичная для Центральной и Восточной Европы. Нет в Беларуси эндемиков. Но есть другая особенность, преимущественно это касается озер на севере страны, в которых сохранилась ледниковая реликтовая фауна. Эти виды были занесены в наши водоемы 15 тысяч лет назад ледником, который наступал с Севера. Сегодня их основное местообитание – наименее соленые прибрежные зоны морей, например Балтийского, Белого, Баренцевого. У нас же представители ледниковой реликтовой фауны сохранились только в очень глубоких озерах с достаточно низкой температурой, как, например, на Браславщине, в Глубокском и Полоцком районах. Среди этих видов встречаются как беспозвоночные, так и позвоночные. Из рыб – нарочанская ряпушка. А в бассейне реки Виляя к нам по-прежнему заходят на нерест лососевые рыбы – кумжа и атлантический лосось, а также угорь. Сильно сократилось количество благородного широкопалого рака, который сегодня занесен в Красную книгу. Значительно уменьшилось число водоемов, где обитают реликтовые виды. Произошло это в основном из-за антропогенного загрязнения. Раньше в Беларуси насчитывалось четыре озера, где обнаруживали полный реликтовый комплекс. Сейчас осталось только одно – Южный Волос в Браславском районе. В нем встречаются все четыре вида морских беспозвоночных, которые занесены были к нам ледником. В других озерах из этих видов осталось только по одному-

двум реликтовым видам. А в некоторых озерах они вообще исчезли. Число видов рыб пока не сокращается, но их численность падает. Некоторые виды, бывшие когда-то промысловыми, сейчас занесены в Красную книгу. Например, подуст или ряпушка, которая во многих озерах исчезла или численность ее резко сократилась.

Лекция 5. Экосистемы рек и их зональность

1. Зональность речной экосистемы.
2. Население рек.
3. Экология малых рек.

Река – это водный поток относительно больших размеров, постоянный, а иногда, в засушливых зонах, пересыхающий на отдельных участках. Река питается стоком атмосферных осадков с водосборной площади, а также подземными водами.

Главными называются реки, которые впадают в океаны, моря или озера, все другие реки, впадающие в главные – *притоками первого порядка*. Притоки первого порядка являются притоками второго порядка и т.д. Главная река вместе с притоками всех порядков формирует *речную систему*, а ограниченная водораздельной линией площадь суши, с которой в нее поступает вода, называется *водосборной площадью*. Часть земной поверхности, включая толщу почвогрунтов, с которой сток воды поступает в отдельную реку или речную систему, образует *речной бассейн*.

1. Зональность речной экосистемы

Реки текут в *долинах*, в которых наиболее низкая часть русла формирует *ложе реки* (рис. 3). *Тальвег* – непрерывная извилистая линия, соединяющая наиболее глубокие точки дна долины. Углубление ложа, заполненное проточной водой в меженный период, называется *коренным руслом*, или просто *руслом*. Та часть дна ложа, которая покрывается водой лишь во время наводнений и паводков, называется *пойменным руслом*, или *поймой*. Пойма представляет собой нижнюю террасу. В меженный период пойменное русло пересыхает и находится выше уровня воды; оно называется *пойменной террасой*. На склонах речной долины можно наблюдать остатки геологических пород речных русел в далеком прошлом. Их называют *надпойменными террасами*. Линия сопряжения склонов долины с поверхностью прилегающей местности называется *бровкой*. Строение речных долин, их форма, размеры оказывают большое влияние на ряд гидрологических

процессов, происходящих в них, на свойства реки и особенности ее режима.

Сечение русла вертикальной плоскостью, перпендикулярной направлению течения, называется водным сечением потока. В поперечном сечении реки от одного берега к другому выделяются зоны: прибрежная (*рипаль*), средняя (*медиаль*) и участок, характеризующийся наибольшей скоростью течения, – *стрезжень*. Это динамическая ось потока воды, которая может находиться близ середины реки на прямых неразветвленных участках русла или приближаться к одному из берегов соответственно его изгибам.

Морфометрические особенности речных систем и режим их водности имеют большое экологическое значение. Они определяют условия существования гидробионтов разных трофических уровней. Рипаль характеризуется наличием зарослей высших водных растений, в которых живет большое количество водных животных. В открытой зоне реки, где скорость воды высока, видовое разнообразие гидробионтов и их численность ниже, поскольку они сносятся потоком воды.

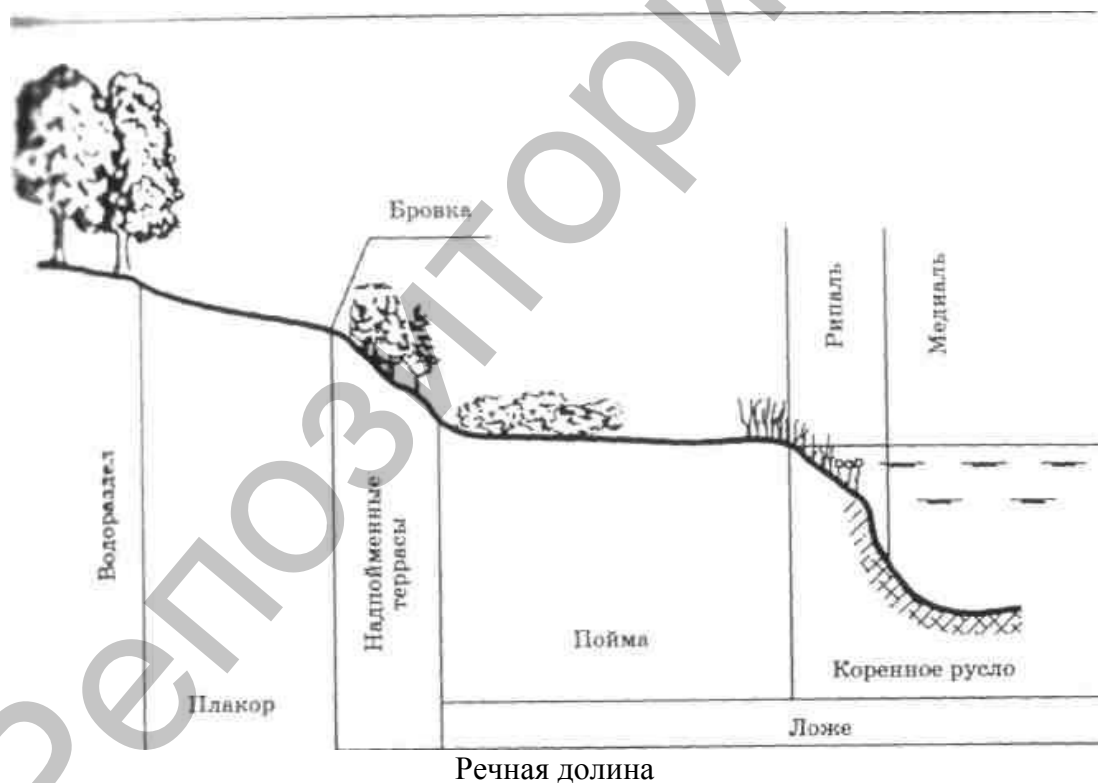


Рис. 3. Экологические зоны речной системы

В направлении от истоков к устью река имеет продольную зональность. Поток разделяют на верхнее, среднее и нижнее течения. В местах впадения реки в море значительные площади мелководий формируют *дельту* или узкие морские заливы – *эстуарии*. Уровень

воды в реке, ее гидрохимический режим, скорость течения, прозрачность, наличие поверхностного стока, характер грунтов и другие абиотические факторы определяют особенности формирования живого населения речных экосистем. В связи с тем, что водные потоки способствуют размыванию грунтов или их эрозии, ложе рек в среднем течении приобретает извилистую форму. При этом образуются излучины, или *меандры*, реки.

Согласно *теории речного континуума* скорость течения, ширина и глубина реки закономерно изменяются от участков верхнего к участкам нижнего течения и устьевой области. От истока к устью закономерно снижается скорость течения и увеличивается температура воды, ширина и глубина русла. При этом на любом участке течения реки отмечаются зоны с различными характеристиками скоростей течения, глубины и ширины: чередование перекатов и плесов. **Перекат** – мелководный участок с достаточно быстрым течением. Дно перекатов свободно от ила и обломочного материала, поверхность твердая. Здесь встречаются преимущественно специализированные представители бентоса и перифитона, прочно прикрепленные или удерживающиеся за твердый субстрат. **Плеса** – глубоководные участки с медленным течением, в результате чего ил и различный обломочный материал оседают на дно, образуя мягкий субстрат. Эта зона неблагоприятна для обитающих на поверхности дна бентосных форм. Здесь живут роющие организмы, представители nekтона и в некоторых случаях планктона.

Уровень воды в реке определяется соотношением поступления и расхода воды. Гидрологический режим реки определяется следующими фазами: половодье – самый высокий уровень воды в реке (как правило, весеннее половодье); межень – самый низкий уровень воды в реке (летняя и зимняя межень); паводки – незначительные подъемы воды в реке (осенние паводки). В реках, протекающих через озера или берущих в них свое начало половодий обычно не наблюдается, паводки обычно не достигают больших размеров – озера регулируют колебания уровня в реках.

4. Население рек

Население рек характеризуется значительным видовым разнообразием, что связано с их большой биотопической расчлененностью. Из отдельных экологических группировок значительного обилия в реках достигают планктон, бентос и nekтон, слабее представлен перифитон, а нейстон и плейстон вследствие турбулентного движения воды почти полностью отсутствуют.

Планктон рек, или *реопланктон*, характеризуется гетерогенностью происхождения, так как образуется за счет автохтонных и аллохтонных элементов. Аллохтонный планктон, выносимый в реку из

стоячих водоемов, попадая в новые условия, меняет свой облик. Фитопланктон выносятся в реки сильнее, чем зоопланктон, а в последнем коловратки как менее активные пловцы представлены относительно богаче, чем ракообразные. В дальнейшем среди организмов реозоопланктона в более благоприятных условиях оказываются коловратки и ветвистоусые рачки, способные размножаться партеногенетически и потому не нуждающиеся в затруднительной в речных условиях встрече особей разного пола. Ветвистоусые рачки менее приспособлены к существованию в речных условиях. Минеральная взвесь засоряет их отцеживающий аппарат, а также, попадая в кишечник, ухудшает возможности питания и плавания животных.

Видовое разнообразие реопланктона обычно возрастает с продвижением от истоков к устью реки, особенно если река питается ледниковыми, болотными или родниковыми водами. В этих случаях в истоке она практически лишена фито- и зоопланктона, а в толще воды присутствует только бактериопланктон. С продвижением к устью реки и образованием придаточных водоемов, в которых развиваются планктонные водоросли и животные, реопланктон обогащается.

Важнейшее значение в реопланктоне имеют **бактерии**, численность которых в равнинных участках рек обычно колеблется от нескольких сотен тысяч до нескольких миллионов экземпляров в 1 мл. Численность бактерий в речной воде значительно меняется по сезонам, обнаруживая максимум во время пика паводка. Заметно повышается численность бактерий в реках ниже очагов загрязнения органическими веществами.

Фитопланктон рек. В реках умеренного климата среди планктонных водорослей наиболее богаты видами диатомовые и зеленые, далее следуют синезеленые и эвгленовые, золотистые, пиррофитовые и желтозеленые. По численности часто резко преобладают синезеленые. Роль отдельных групп водорослей в фитопланктоне зависит от широты, от времени года и от индивидуальных особенностей рек. Например, диатомовых больше в северных реках, зеленых и синезеленых - в южных, зимой роль диатомовых по сравнению с зелеными и синезелеными выше, чем летом, при загрязнении воды повышается значение синезеленых. Из отдельных форм наибольшее значение в фитопланктоне рек имеют диатомовые *Melosira*, *Asterionella* и *Cyclotella*, зеленые *Closterium*, *Pediastrum* и *Scenedesmus*, синезеленые *Microcystis*, *Aphanizomenon* и *Anabaena*.

Зоопланктон рек. Среди планктонных животных наиболее многочисленны инфузории, количество которых может достигать 2–3 тыс. экз./л; наиболее обычны в наших реках виды родов *Tintinnidium* и *Tintinnopsis*. Крайне разнообразны и обильны по численности бесцветные жгутиконосцы. В некоторых небольших реках их количество

достигает 10–20 млн. экз./л и более. Весьма многочисленны в толще воды коловратки, особенно *Keratella*, *Asplanchna* и *Brachionus*, ветвистоусые рачки, в частности *Daphnia*, *Bosmina*, *Ceriodaphnia*, и веслоногие, из которых чаще других встречаются *Cyclops*, *Diaptomus* и *Mesocyclops*.

Вследствие поступательного и турбулентного характера движения воды планктон в реках распределяется обычно довольно равномерно как в горизонтальном, так и в вертикальном направлениях. Количество планктона в реках на протяжении года сильно меняется, падая до минимума зимой и во время половодья вследствие разбавления талыми водами, почти не содержащими каких-либо организмов, за исключением бактерий. От весны к лету количество планктона вследствие размножения возрастает, испытывая вместе с тем заметные колебания при изменениях уровня воды. Когда уровень понижается, вода придаточных водоемов, богатых планктоном, поступает в русло реки, и реопланктон становится обильнее. Во время поднятия уровня вследствие притока дождевых вод или усиления таяния ледников зоопланктон количественно обедняется. После летнего максимума численность планктонных организмов начинает снижаться, что в первую очередь связано с переходом многих гидробионтов к покоящейся на дне стадии. С продвижением вниз по течению реки население пелагиали закономерно трансформируется. Соответственно падению скорости течения и осветлению воды фитопланктон равнинных рек обогащается. Среди животных ракообразные начинают все более доминировать над коловратками.

Бентос (рис. 4) преимущественно представлен животными; донные растения обильны только в реках с прозрачной водой. Образование прибрежных зарослей тормозится размыванием берегов, а также колебаниями уровня, вследствие которых растения часто оказываются вне воды и погибают.

Зообентос рек. Состав и количество бентоса сильно изменяется вместе с изменением характера грунта, причем при переходе к грунтам совершенно иного типа, например от мягких илистых к каменистым или плотным искусственным субстратам, может произойти почти полная смена всего состава населения беспозвоночных. Поскольку понятие «биоценоз» предполагает взаимосвязь между организмами и между ними и неживой средой, то существование этой связи обычно трудно доказать, многие авторы предпочитают говорить о «группировках» или «комплексах» бентоса (как и планктона). По современной эколого-гидрологической классификации текущие воды делят на две большие группы: ритраль и потамаль. К **ритрали** относят примыкающую к роднику часть водотока с каменистым или гравийно-галечным грунтом, высокой скоростью течения, насыщенной кислородом водой и амплитудой среднемесячных температур до 20°C. Са-

ную верхнюю ее часть принято также называть креналью, причем у нее бывают такие разновидности, как реокрен, геокрен и лимнокрен. К *потамали* относят примыкающую к ритралу нижнюю часть водотока с песчаным, заиленным или илистым грунтом, сравнительно небольшой скоростью течения, амплитудой среднемесячных температур выше 20 С° и частыми проявлениями дефицита кислорода. Границы между ритралью и потамалью зависят от климата региона. В зависимости от субстрата в водотоках развиваются различные *реофильные группировки зообентоса*.

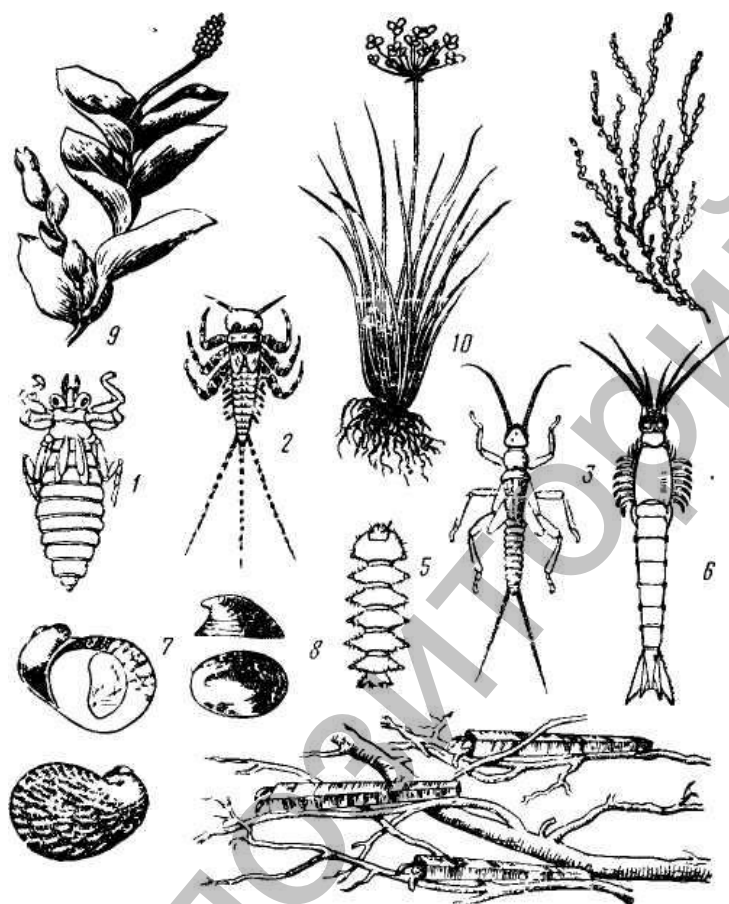


Рис. 4 Животные и растения, обитающие в текучих водах (по Жадину и Герду, 1961).

1 - личинка стрекозы *Gomphus*, 2 - личинка поденки *Heptagenia*, 3 - личинка веснянки *Nemura*, 4 - личинка ручейника *Brachycentrus*, 5 - личинка двукрылого *Blepharocerus*, 6 - мизиды Ульского, 7 - речная лунка, 8 - речная чашечка, 9 - рдест пронзеннолистный, 10 - сусак, 11 - мох фонтиналис.

Литореофильными формами являются многие водоросли, мох *Fontinalis*, губки и мшанки, ресничные черви, олигохеты и пиявки, личинки симулиид, ручейников, поденок, веснянок, хирономид и других насекомых, моллюски *Dreissena polymorpha*. Отдельные группы донной фауны приурочены к разным «этажам» речного грунта. Преимущественно на верхней стороне камней встречаются брюхоногие моллюски (прудовики и речные чашечки), личинки мошек, комаровзвонцов, жуков *Elmidae*, водяные клещи и малощетинковые черви *Saididae*. Главным образом на нижней стороне камней обитают гидры, пиявки, личинки ручейников (кроме *Silo pallipes*), поденок, веснянок и двукрылых. Ручейники *S.pallipes* населяют нижнюю и верхнюю сторону камней в равной степени. В толще подстилающего камни грунта

обитают олигохеты *Propappidae* и *Tubificidae*, личинки двукрылых *Limoniidae* и двустворчатые моллюски *Pisidiidae*, *Euglesidae* и *Sphaeriidae*, единично встречаются личинки комаров-звонцов, жуков *Elmidae*, поденок *Baetidae*.

Аргиллореофильными являются главным образом роющие личинки поденок и ручейников.

К **псаммореофилам** относятся мелкие (реже среднего размера) организмы: бактерии, простейшие, коловратки, нематоды, олигохеты, высшие раки, моллюски. Бентос песчаных грунтов на течении обычно довольно разнообразен, но количественно беден.

Пелореофильные организмы – простейшие, коловратки, нематоды, олигохеты, личинки хирономид и моллюски. Зообентос заиленных грунтов характеризуется высокой биомассой и сравнительно небольшим видовым разнообразием, по типу питания это обычно детритофаги и грунтоеды.

Фитореофильные группировки характеризуются высокой биомассой и видовым разнообразием. Своеобразно население глубинных горизонтов грунта (10–30 см) – гипореос, которое часто количественно и качественно богаче поверхности дна.

Под влиянием экстремальных природных факторов (паводок, гиперэвтрофикация в результате засухи, промерзания, пересыхания) донное население значительно обедняется или исчезает полностью. Возобновление зообентоса происходит довольно быстро при наличии достаточного количества рефугиумов, количество которых обычно увеличивается вниз по течению. Наибольшую роль в восстановлении речного зообентоса после экстремальных природных явлений играет способность многих зообентонтов к анабиозу, наличие наземных расселительных стадий амфибиотических насекомых и дрифт (снос). Интенсивность активного *дрифта эконосиртона* (*донных организмов, всплывающих самостоятельно*) определяется плотностью населения, его составом, обилием пищи, неблагоприятными условиями среды и биологией вида. *Пассивный дрифт эвсиртона* (*форм, вымываемых из грунта*) в основном зависит от скорости течения потока и устойчивости грунта.

Таким образом, зообентос водотоков необходимо рассматривать в контексте концепции речного континуума. Распределение бентоса в реках отличается закономерным изменением его видового состава и биомассы от истока к устью и с продвижением от берегов к стрежню. Характер этих изменений в реках разного типа и их различных участках неодинаков. В горных реках, где преобладают литореофильные организмы, бентос поперек русла распределяется довольно равномерно как по видовому составу, так и в количественном отношении. В равнинном течении по направлению к середине русла биомасса организмов бентоса обычно падает, но их численность часто возрастает. Это объясняется тем, что в прибрежье грунты богаче органическим

веществом, течение медленнее, и здесь могут существовать сравнительно крупные организмы, поскольку им не грозит снос и пищи достаточно. Ближе к стрежню реки удерживаться на течении могут только мелкие формы, прикрепляющиеся к песчинкам, и немногие крупные формы, зарывающиеся в песок. В низовьях равнинных рек в связи с однообразием встречающихся здесь грунтов распределение бентоса поперек русла снова становится более равномерным как в видовом, так и в количественном отношении.

Перифитон в основном слагается из форм, поселяющихся на мхах и цветковых растениях, среди которых в реках наиболее часто встречаются рдесты, камыш, тростник, кубышка, роголистник, стрелолист. На их поверхности живут многочисленные бактерии и водоросли, простейшие, личинки насекомых, особенно хирономид и симулиид, губки и мшанки, некоторые олигохеты.

Нектон в основном представлен рыбами, видовое разнообразие которых особенно велико в реках низких широт. Из жилых рыб в реках умеренных широт наиболее характерны стерлядь, форель, лещ, густера, щука, судак, налим, окунь, из проходных – белуга, осетр, севрюга, семга, дальневосточные лососи, из полупроходных – вобла, тарань, усач и др. Из нектонных ракообразных можно назвать обитающих в низовьях Амура креветок *Leander modestus*.

5. Экология малых рек

Малые реки уже давно стали модельным объектом для исследований по целому ряду наук и, прежде всего, по гидробиологии и гидроэкологии. Этому в немалой степени способствуют особенности этого водного объекта и его экосистем: наличие постоянного стока; наличие связи с большими водотоками и стоячими водоемами; высокая динамичность; тесная связь с ландшафтом и наземными системами; исключительное биотопическое разнообразие на сравнительно небольшом пространстве; высокая скорость сукцессии; большая чувствительность к естественным и антрополическим воздействиям; сравнительно высокий уровень разработанности методик проведения наблюдений с взятием количественных проб по всем группам гидробионтов. Малые реки относятся к самому многочисленному типу водных объектов и категории водотоков. Малая река – интуитивно выделяемый этносом территории водный объект длиной 20–200 км и площадью водосбора 10–10000 км² с особым характером гидрологических процессов, отражающим преимущественно воздействие местных факторов на формирование стока (Алексеевский А.В., 1998).

По происхождению на территории Беларуси выделяют три типа речных долин малых рек:

1 тип – долинные реки, образованные ледниковыми потоками и затем преобразованные современной речной сетью.

2 тип – реки, образованные благодаря системе проточных озер, возникших в результате отступления последнего оледенения. Речные долины имеют озеровидные расширения, обычно заболоченные.

3 тип – речные долины, возникшие благодаря освобождению территории от четвертичного оледенения. Местом зарождения рек становились наиболее высокие по абсолютной высоте площади – гидрографические узлы.

Реки первых двух типов имеют небольшие уклоны, сильно меандрирующие русла и заиленное дно; реки третьего типа имеют значительное падение, изломанный продольный профиль, узкие долины, быстрое течение, перекаты, дно устлано валунами.

На видовой состав и трофическую структуру гидробионтов, морфометрические, гидрологические и химические параметры среды влияют такие факторы, как естественно-гидрологические (климат, морфометрия русла, гидрологические условия и др.); антропогенные факторы (загрязнение стоками, преобразование площадей водосбора); зоогенные (колонизальное поселение птиц, жизнедеятельность бобров). Для экосистем малых рек средообразующая деятельность бобров имеет ключевое значение. Наиболее важные формы воздействия бобров на окружающую среду:

1) Трофическое воздействие бобров и его значение для прибрежных экосистем (спектр питания, сезонная, межгодовая и географическая изменчивость, предпочитаемые корма, размерная избирательность).

2) Строительная деятельность бобров и ее значение для малой реки (количество, размеры и продолжительность существования бобровых плотин, количество накопленной воды и седиментов, влияние на общий баланс водосборного бассейна, интенсивность роющей деятельности).

3) Древесина, попадающая в водоем в результате деятельности бобров (сваленные деревья, запасы корма, завалы).

4) Сукцессионные изменения, вызванные деятельностью бобров.

5) Возможные механизмы обратной связи среда – бобр.

Следует отметить, что распределение планктона и бентоса по продольному профилю равнинных медленно текущих малых рек не соответствует закономерностям теории речного континуума (нарастание количественного обилия и качественного состава организмов от верховий к участкам среднего и нижнего течения). Оно описывается концепцией динамики пятен и определяется антропогенными и зоогенными нарушениями, способствующими образованию специфических биотопов. Уровень развития организмов в них зависит от внешних элементов (зарослей макрофитов, органического и биогенного загрязнения, жизнедеятельности бобров) и не зависит от местоположения по продольному профилю водоема.

Например, сразу же после строительства бобрами плотин и образования прудов наблюдается быстрое увеличение численности и биомассы зоопланктона в малых реках. Напротив, показатели видового разнообразия, численности и биомассы бентосных организмов после появления в реках бобров падают; затем эти показатели растут, но видовой состав и пищевые сети существенно изменяются. Разнообразие ассоциаций, численность и биомасса рыб в молодых прудах и в прудах, в которых бобры были активны, исключительно низкие. Возможно полное исчезновение рыбы, что, скорее всего, связано с низким уровнем растворенного в воде кислорода и большой закисленностью. Из «бобровых рек» могут полностью исчезнуть планктоноядные рыбы, большая часть которых чувствительна к этим параметрам. Пищевые сети в реках, заселенных бобрами существенно упрощаются.

Концепция динамики пятен. Пятна в малых реках – биотопы, существующие в разный временной интервал, имеющие отличительные гидрологические и гидрохимические режимы, в которых развиваются специфические сообщества водных растений и животных. Уровень развития сообществ гидробионтов в пятнах будет зависеть от местоположения пятна в континууме только в ненарушенных реках, где пятнами признаются естественные рефугиумы (глубокие проточные ямы, расщелины, затишные участки русла). **Рефугиумы** – пятна в которых, как правило, редкие и «полезные» виды переживают неблагоприятные условия, способны возобновлять свою численность. Но такая закономерность не проявляется, если пятна возникают в результате антропогенных или зоогенных факторов. Например, при избыточной биогенной нагрузке образуется специфический биотоп – заросли макрофитов. При этом количественное обилие и качественный состав зоопланктона и других организмов в пятне не зависит от их местоположения по профилю реки. При зоогенных нарушениях (бобры) создаются специфические дискретные образования – пруды, изменяются освещенность, морфометрия и проточность. При непрерывном каскаде прудов максимальное количественное обилие зоопланктона будет в верхнем пруду на участке верхнего течения, а максимальное видовое разнообразие в нижних прудах.

Лекция 6. Экология водохранилищ, прудов, болот, грунтовых, пещерных и интерстициальных вод

1. Экологическая характеристика и зональность водохранилищ.
2. Особенности болот, как гидроэкосистем.
3. Осушение болот и их экологические последствия.
4. Экология подземных вод.

1. Экологическая характеристика и зональность водохранилищ

Водохранилища – это искусственные водоемы с полным объемом задержанных водных масс более 1 млн м³, созданные с использованием водоупорных сооружений в долинах рек или в понижениях местности для накопления и сохранения воды, а также регулирования стока. По способу образования водохранилища делятся на *речные* (образуются в результате затопления русел и долин рек), *озерные* (создаются путем обволакивания или подпора озер), *наливные* (сооружаются в понижениях рельефа, куда по каналам подводят избыточные паводковые воды).

На территории Беларуси имеется более 140 водохранилищ с суммарным объемом задержанных вод более 3 км³. Общая площадь водного зеркала водохранилищ Беларуси составляет около 740 км². Объем регулирования стока водохранилищами составляет 2% поверхностного стока.

По полному объему задержанных вод водохранилища Республики Беларусь подразделяются на крупные, средние и малые.

Крупные водохранилища имеют полный объем задержанных вод более 100 млн м³. Самым крупным водохранилищем Беларуси является Вилейское, которое содержит около 260 млн м³ и имеет площадь водного зеркала примерно 75 км².

Средние водохранилища концентрируют от 10 до 100 млн м³ воды. К средним водохранилищам относится Любанское, в котором полный объем задержанных вод составляет около 40 млн м³.

Малые водохранилища аккумулируют от 1 до 10 млн м³ воды и имеют небольшую площадь зеркала: например, Яновское (полный объем – 2,2 м³, площадь зеркала – 1,0 км²).

Фонд водохранилищ Беларуси представлен в основном малыми водохранилищами; большинство созданных водохранилищ – руслового типа, в южной части Республики много наливных водохранилищ; в северной части широко представлены озерные водохранилища; преобладают водохранилища с сезонным регулированием. Водохранилища в основном располагаются не на главных реках (Днепр, Неман, Западная Двина), а на притоках первого-третьего порядка. Наибольшее количество водохранилищ создано в бассейне Днепра.

По назначению выделяют пять основных классов водохранилищ:

1) Водохранилища, созданные для водоснабжения населения, коммунального хозяйства и промышленности (Вилейско-Минская водная система, Солигорское, Ольховское водохранилища).

2) Водохранилища сельскохозяйственного назначения.

3) Водохранилища ГЭС.

4) Рыбохозяйственные водохранилища.

5) Рекреационные.

Экологическая зональность водохранилищ. Весь объем водохранилища подразделяют на *полезный*, который может срабатываться, и *мертвый*, из которого попуски невозможны (рис. 5). Важные параметры водохранилища – *нормальный подпорный уровень* (НПУ), *уровень мертвого объема* (УМО) и *форсированный подпорный уровень* (ФПУ), допустимый на краткое время при пропуске очень высоких паводков. На разных (по длине) участках водохранилища отметки уровня воды неодинаковы.

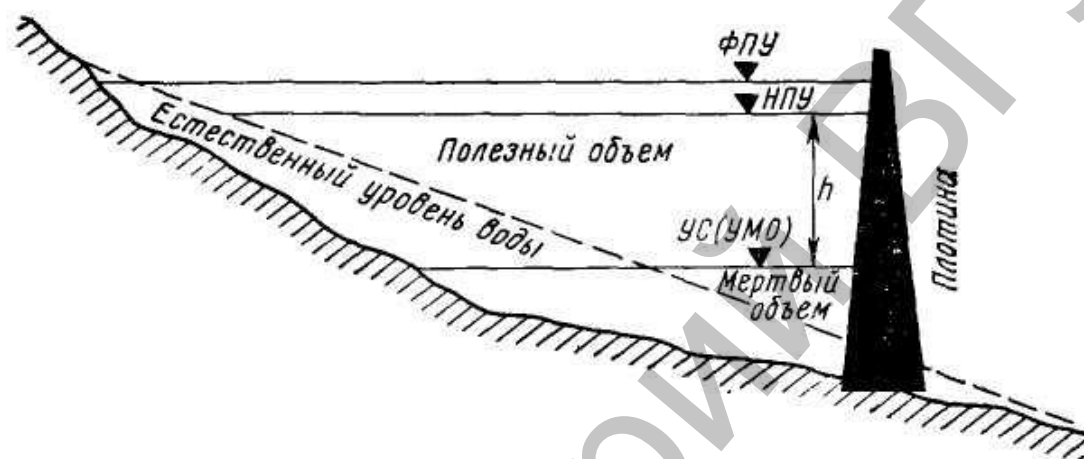


Рис. 5. Уровни и водные объемы водохранилища
 ФПУ – форсированный подпорный уровень, УМО – уровень мертвого объема,
 НПУ – нормальный подпорный уровень.

Наибольшие глубины наблюдаются в затопленном русле; с продвижением от верхнего участка к приплотинному они возрастают.

Характерная особенность водохранилищ – частые и притом значительные колебания уровня, связанные с особенностями режима запасаения воды и ее расхода. В результате этого большие прибрежные участки освобождаются от воды и летом высыхают, а зимой промерзают, что сопровождается гибелью очень многих обитателей прибрежья. В связи со значительными колебаниями уровня и существованием осушенной зоны сублитораль не образуется. В верхнем участке водохранилищ гидрологический режим ближе к речному (сохранение течения, слабая выраженность гидрологических градиентов), в нижнем – к озерному (ослабление течения, осветление воды, возникновением температурной и кислородной дихотомии). Характерным показателем гидрологического режима служит *коэффициент водообмена* – отношение годового стока из водохранилища к объему последнего. В водохранилищах, построенных на равнинных реках, коэффициент водообмена, как правило, колеблется в пределах от 1 до 10. Чем он выше, тем ближе к речному режиму водохранилища. На гидрологический и биологический режим водохранилищ сильно влияет сработка

их уровня за счет сброса глубинных вод, которые на протяжении вегетационного периода отличаются пониженными температурами, сравнительно низким содержанием кислорода и высокой концентрацией биогенов. Вследствие сброса этих вод в водохранилище происходит накопление тепла, обеднение биогенами и улучшение кислородных условий у дна. Одновременно это влечет за собой понижение температуры, ухудшение кислородного режима и обогащение биогенами реки ниже плотины.

Особенности населения водохранилищ. По видовому составу и количественному богатству население водохранилищ занимает промежуточное положение между речным и озерным. В водохранилищах речного типа в верхнем участке сохраняются речные условия и речное население, в средней части флора и фауна носят промежуточный характер, а в приплотинной зоне приобретают озерные черты. В водохранилищах озерного типа население по своему составу приближается к озерному. На первых стадиях существования водохранилищ их население близко к обитателям исходного водоема. В дальнейшем оно приобретает специфический облик, зависящий главным образом от географического положения водоема.

Процесс формирования фауны водохранилища на больших равнинных реках проходит три стадии. *Первая* из них – разрушение существовавших до затопления реофильных, фитофильных и других группировок организмов и заселение затопленной суши и толщи воды экологически разнородным населением. *Вторая стадия* – образование временных группировок: в бентосе – массовое заселение в первое же лето всего дна водохранилища личинками хирономид, в зоопланктоне – массовое появление, также в первое лето, рачков и коловраток. *Третья стадия* формирования бентоса приурочена к завершению распространения по затопленной суше гомотопной фауны, что в основном наступает через 3–4 года после затопления и сопровождается сильным снижением биомассы бентоса. Для третьей стадии характерно уменьшение видового разнообразия зоопланктона.

Планктон сформировавшихся водохранилищ состоит в основном из бактерий, синезеленых, диатомовых и зеленых водорослей, инфузорий, коловраток и ракообразных. Бактерий содержится несколько больше, чем в реках. Богатство фитопланктона в водохранилищах в сильной мере зависит от степени мутности поступающей воды и быстроты ее осветления. В верховьях водохранилищ, где мутность воды значительна, фитопланктона меньше, и он по своему видовому составу (преобладание диатомовых) ближе к речному, чем в средней части. В приплотинных участках фитопланктона тоже мало, так как из-за больших глубин биогены, содержащиеся в опускающихся на дно водорослях и животных, выходят из круговорота, задерживаясь

в грунте, и недостаток питательных солей ограничивает развитие водорослей. Зоопланктон водохранилищ преимущественно представлен бесцветными жгутиковыми, инфузориями, коловратками, ветвистоусыми и веслоногими рачками. В верховьях водохранилищ, где речной режим выражен сильнее, преобладают коловратки, с продвижением к плотине все большее значение приобретают ракообразные. В годы с высоким уровнем воды относительное значение коловраток повышается, ракообразных - снижается. В водохранилищах с мутной водой условия жизни зоопланктона резко ухудшаются, и иногда он может существовать только в приплотинном участке или даже вовсе отсутствует.

Бентос и перифитон обильны в водохранилищах, образованных на реках с прозрачной водой, и значительно беднее, когда вода мутная и дно засыпается осадками в результате выпадения минеральной взвеси. В мелких водохранилищах, занимающих обширные площади, условия существования бентоса могут резко ухудшаться из-за неустойчивости грунта, так как нередко он сильно взмучивается во время ветрового перемешивания воды. Фитобентос представлен преимущественно прибрежными зарослями, среди которых наиболее обычны гречиха водяная, рдесты, камыш, тростник, осоки, рогоз, уруть, кувшинка и кубышка. В мутноводных водохранилищах прибрежные заросли представлены слабо из-за недостатка света и неустойчивости грунтов. Мало прибрежных макрофитов и там, где сработки уровня воды значительны и носят резкий характер, что ведет к длительному обсыханию осушной зоны и практически полной гибели находящихся здесь гидрофитов. Зообентос в отличие от речного характеризуется значительно большей ролью вторичноводных организмов, представленным главным образом личинками насекомых, в частности хирономид. Преобладают организмы, менее требовательные к кислороду, и только в верховьях водохранилищ встречаются настоящие реофильные формы. Соответственно этому с продвижением из верховьев к приплотинному участку видовое разнообразие донного населения снижается вследствие выпадения реофильных форм, однако в связи с возрастающим заилением грунтов биомасса бентоса не только не уменьшается, но даже заметно повышается. Состав донного населения водохранилищ сильно зависит от того, каким он был в исходном водоеме.

Нектон практически представлен только рыбами, среди которых исключительное или почти исключительное значение имеют жилые. Из их состава после зарегулирования рек реофильные формы исчезают, лимнофильные, наоборот, становятся многочисленнее. Особенно благоприятные условия для многих лимнофильных рыб складываются в первые годы существования водохранилища, когда большое количество залитой растительности образует дополнительные нерестилища. В последующем в результате отмирания залитых наземных растений

условия икрOMETания для фитофильных рыб ухудшаются, и их численность несколько снижается. Помимо этого, неблагоприятно отражается на численности рыб обеднение их кормовой базы, наблюдающееся через 1–2 года после образования водохранилищ.

2. Особенности болот, как гидроэкосистем

Общая характеристика болот. *Болота* представляют собой неглубокие скопления воды, частично или полностью закрытые сверху растительностью. Характерный и обязательный признак болот – образование торфа из отмирающего мха и других гидрофильных растений. Болота образуются при заиливании и зарастании озер, а также в результате заболачивания суходолов в понижениях рельефа при их переувлажнении. Выделяют шесть геоморфологических типов болот: пойменные (их разделяют еще на притеррасные и плавневые), старорусловые, долинные, котловинные, болота склонов, или «висящие», и болота подножия склонов, встречающиеся в горной и холмистой местности.

Болота могут различаться не только по геоморфологическим признакам, но и по характеру растительности и положению на местности – верховые (олиготрофные), переходные (мезотрофные) и низинные (эвтрофные). Роль климата в развитии болотной растительности в направлении с севера на юг Беларуси снижается, а значение геологогидрологических факторов возрастает. Это выражается в том, что превышение осадков над испаряемостью существенно только на севере Беларуси, постепенно снижается в центральных районах, а в Полесье испаряемость превышает осадки. Превышение осадков над испаряемостью – основной фактор, определяющий развитие верхового процесса болотообразования при отсутствии достаточного стока. Отсюда основная черта, обуславливающая зональность болотной растительности Беларуси: резкое снижение распространения верховых олиготрофных болот в направлении с севера на юг.

Вода низинных и верховых болот отличается по химическому составу. *Верховые болота* питаются в основном атмосферными водами, в которых концентрация минеральных веществ очень низкая. Вследствие постоянного промывания слабоминерализованными атмосферными осадками болотные почвы теряют значительную часть щелочных элементов и приобретают кислую реакцию. Почвы и вода этих болот характеризуются особенно низким содержанием кальция, магния и бикарбонатов. В то же время в их составе постоянно содержится железо, марганец, гуминовые кислоты. Верховым болотам свойственна кислая реакция воды, рН которой колеблется в пределах 3,6–4,5 и меньше. Концентрация фосфора очень низкая, и находится он главным образом в форме труднодоступных для усвоения растениями органических соединений. Верховые болота имеют довольно широкое

распространение. Около 80% всех верховых болот Беларуси сконцентрировано в Поозерье. Они занимают 155,6 тыс. га, или 29,5% площади болот региона, из них 83,1 тыс. га (53,4%) – открытые и 72,5 тыс. га (46,2%) – лесные. В Поозерье размещены такие крупные массивы верховых болот как Ельня, Жады, Долбенишки, Грибловский Мох, Чистый Мох, Голубицкая пуца, Освейское. В профиле эти болота, как правило, выпуклые, мощность торфа здесь достигает 12–14 м. В центре формирования этих болот развиваются мочажины, иногда озерки, чередующиеся с грядами, вытянутыми, как правило, с востока на запад, т.е. развиваются типичные для восточноевропейских болот грядово-озерково-мочажинные комплексы.

В отличие от верховых, в *низинных болотах* минерализация воды и почвы более высокая, что обусловлено их питанием за счет грунтовых вод и поверхностного стока. Растворенные органические вещества имеют почвенное происхождение и представлены преимущественно фульвокислотами, придающими воде желто-бурый оттенок. Низинные болота располагаются в понижениях рельефа, поверхность их вогнутая или плоская, в питании основную роль играют грунтовые воды, речные разливы, поверхностный сток и атмосферные осадки. Низинные болота на территории Беларуси распространены довольно широко. Они занимают 250,8 тыс. га (47,7%), в том числе открытые – 177,9 тыс. га (70,9%) и лесные – 72,9 тыс. га (29,1%). Они, как правило, развиваются в виде крупных массивов (Обольский, Осинторф, Козьянский, Оттоловский, Антопольский, Докшицкий и др.).

Переходные болота развиваются, как правило, в сопряжении с верховыми болотами, т.е. на одних крупных болотных массивах, на стыке верховых торфяников с минеральной канвой массивов. Переходные болота по рассматриваемым признакам занимают промежуточное положение.

Для болотных массивов характерно наличие внутриболотных водных объектов: ручьев, речек, озерков, микроозерков и топей. Совокупность этих водных объектов на болотах представляет собой *внутриболотную гидрографическую сеть*. Болотные озера могут быть значительными по объему и площади. Площади их часто измеряются несколькими, иногда десятками квадратных километров, а глубины достигают 10 м и более. Поверхность их либо чистая, либо покрыта сплавидами. Озерки и микроозерки встречаются на болотных массивах обычно большими группами: десятки, иногда сотни озерков. Располагаются они на склонах болотных массивов – в местах изменения уклона поверхности болота, где приток воды со склонов вышерасположенных участков болота не компенсируется оттоком при низких горизонтах, а также в понижениях рельефа. Болотные водотоки представляют собой заторфовывающиеся и зарастающие ручьи и речки,

либо существовавшие до образования болотного массива, либо возникшие в процессе развития массива и выработавшие собственный рельеф. Ручьи и реки часто вытекают из болотных озер и топей. Глубина русла их не превосходит 1,5–2,0 м; в редких случаях она достигает 3,0–3,5 м; ширина русла обычно не более 10 м. Иногда ручьи текут под моховым покровом и лишь местами выходят на дневную поверхность. Топями называют сильно переувлажненные участки болотных массивов, характеризующиеся разжиженной торфяной залежью, непрочной дерниной растительного покрова и высоким стоянием уровня воды, периодически или постоянно выступающей на поверхность. Топи располагаются на плоских участках в центральных частях, на окраинах и склонах болотных массивов.

Гидробионты болотных экосистем. В верховых болотах, где чередуются увлажненные и более сухие участки (комковатые), растительность представлена как гигрофитами, так и ксерофитами. На торфяных почвах с повышенной кислотностью хорошо растут сфагновые мхи (*Sphagnum fascum*, *Sph. medium*, *Sph. balticum* и пр.). Здесь встречаются мелкие кустарнички Кассандры, или хамедафны чашечной (*Cassandra calyculata*), голубики (*Vaccinium uliginosum*), багульника обыкновенного (*Ledum palustre*), клюквы (*Vaccinium oxycoccos*). **Фитопланктон** состоит, в основном, из золотистых (виды динобрион раздвоенный, синура ягодковая, маломонас хвостатый) и криптофитовых (криptomonас яйцеобразный) водорослей, биомасса которых наибольшая весной и в осенний теплый период. Летом на смену им приходят десмидиевые водоросли (бамбузина Бребиссона, микроастериас срезанный и др.). В верховых болотах на протяжении весны и осени регистрируется значительная численность и биомасса диатомовых (эвнотиа полумесячная, фрустулия ромбовидная и др.) и некоторых хлорококковых (ооцистис единичный) водорослей. Иногда в этих болотах встречаются сине-зеленые водоросли (стигонема очкастая). В отличие от верховых, в фитопланктоне низинных болот доминируют зеленые вольвоксовые, хлорококковые, эвгленовые и синезеленые водоросли. В целом же в болотных водах, имеющих низкую концентрацию биогенных элементов и высокую кислотность, условия для развития фитопланктона неблагоприятны.

Зоопланктон верховых болот наиболее широко представлен коловратками. Из них чаще всего встречаются керателля болотная, керателля Вальга, полиартра платиптера. Типичными представителями зоопланктона низинных эвтрофных болот с нейтральной или слабощелочной водой являются ветвистоусые и веслоногие ракообразные (акантоциклоп зеленый, диаптомус большой, макроциклоп беловатый). В мезотрофных болотах, в зависимости от особенностей гидро-

химического состава воды и почвы, могут встречаться гидробионты, свойственные верховым и низинным болотам.

Видовой состав *зообентоса* в болотах очень беден, что обусловлено низким содержанием кислорода, наличием метана в придонных слоях воды и выходом других токсических газов из-под залежей торфа. Типичные болота практически не имеют сформированной ихтиофауны. Это объясняется не только химическим составом воды, но и изолированностью болот от других водоемов, где размножаются рыбы.

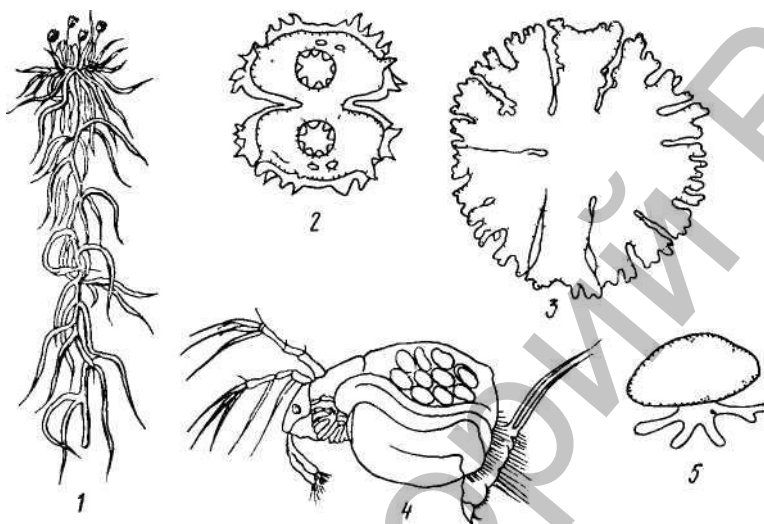


Рис. 6. Представители населенных болот
1 - *Sphagnum*, 2- *Xanthidium*, 3 - *Murasterias*, 4 - *Macrotrix*, 5- *Arcella discoides*.

В болотах живут и *специфические организмы*, которые можно рассматривать как индикаторные. Так, в верховых болотах, при общей низкой биопродуктивности и низком биоразнообразии, обнаруживаются клещи *Lohmannella violacra* и насекомые рода *Lencorhina*, обитающие только в этих условиях.

3. Осушение болот и их экологические последствия

В связи с осушением больших территорий существенно преобразовалась гидрографическая сеть, изменились морфометрические характеристики водных объектов. Спрямление рек привело к резкому снижению их извилистости, площади водной поверхности, скоростей течения, падению уровня грунтовых вод. Произошли изменения общего баланса воды на больших территориях, снизился ее уровень в реках, что сопровождалось в ряде случаев их пересыханием. Осушительная мелиорация негативно отразилась и на режиме сохранившихся болот. Снижение уровня грунтовых вод привело к более частому появлению пожаров, выгоранию верхних слоев торфа, что сопровож-

далось изменением видового состава растительных сообществ, ухудшению условий для обитания наземных животных и птиц.

Понижение уровня грунтовых вод не только на осушенных, но и на сохранившихся водно-болотных угодьях ведет к прогрессирующему зарастанию открытых болот и лугов кустарниками и мелкоколесем. Вовлечение больших площадей осушенных земель для выращивания зерновых и пропашных культур привело к резкой их химизации, а нарушения агротехнических требований к использованию таких земель – к их деградации. На фоне изъятия торфа на больших площадях заболоченных территорий, превращение осушенных болот в агроландшафты, возрастание их химического загрязнения, обусловленного применением минеральных удобрений и ядохимикатов, привело к прямому уничтожению мест обитания болотных растений и животных. Осушение большей части болот сопровождалось не только сокращением их мест обитания, но и нарушением естественных миграционных путей, что сразу отразилось на их видовом составе и численности.

Так, только на территории Республики Беларусь в результате осушения низинных болот исчезло 11 видов болотных растений, а встречаемость 115 видов резко сократилась. Нависла угроза сокращения численности водно-болотных птиц, в том числе обитателей верховых и переходных типов болот. Для Белорусского Поозерья типично формирование озерно-болотных комплексов, у которых озера, болота и суходольные склоны местных водосборов имеют общий гидрологический режим и функционируют как единая экосистема. Поэтому ученые к уже охраняемым болотам предлагают целый ряд болот, являющихся компонентами единых озерно-болотных, озерно-болотно-речных экосистем. В Беларуси впервые составлен Красный список болот, куда вошло более 200 объектов. В него включены болота: соответствующие критериям международной значимости и представляющие собой специфический тип водно-болотного угодья, редкого или необычного (уникального) для данного биогеографического региона; входящие в состав заповедников, национальных парков, заказников различного назначения (гидрологические, зоологические, ботанические, клюквенники и др.), а также болота и торфяные месторождения, являющиеся частями озерно-болотных комплексов, и на которых запрещено изменение водного режима.

В настоящее время в Беларуси начали развиваться новые биосферно-совместимые методы использования природных ресурсов болот по четырем направлениям: экологическому, культурно-рекреационному, агрономическому и энерготехнологическому. *Экоболотоводство* – сохранение в естественном состоянии или восстановление антропогенно уничтоженных болотных экосистем с целью поддержания экологического равновесия в природно-территориальных комплексах; водного

баланса, гидрологического режима, качества поверхностных и грунтовых вод, микроклимата, состава атмосферного воздуха, создания противоэрозионных, геохимических и санитарно-гигиенических барьеров, сохранения генофонда растительного и животного мира, а также процесса торфообразования.

4. Экология подземных вод

Из подземных вод наибольшее значение в качестве биотопа гидробионтов имеют грунтовые воды. К ним относятся *пещерные, фреатические* и *интерстициальные*. Первые приурочены к крупным пустотам в земной коре. Фреатические воды заполняют трещины и капилляры глубоких слоев земли, а интерстициальные - капилляры между частицами поверхностных песчаных отложений.

Пещерные воды. Своеобразие абиотических условий пещерных вод определяет крайнюю характерность их населения. *Специфические условия, определяющие своеобразие населения пещерных вод:*

- Отсутствие света. Свет в пещерах есть только вблизи входов и обычно совершенно исчезает через несколько десятков метров, особенно если пустоты образуют крутые извилины.

- Сравнительно постоянная низкая температура. Температура пещерных вод почти постоянна на протяжении года, если они находятся в пустотах, слабо сообщающихся с атмосферным воздухом. Если пещеры хорошо вентилируются, температура их воды колеблется по сезонам, но не столь значительно, как на поверхности. Не прогреваемые солнцем пещерные воды, как правило, отличаются низкой температурой. Только в очень глубоких пещерах в связи с повышением температуры Земли водоемы могут быть теплыми.

- Солевой состав подземных вод обычно отличается высокой концентрацией ионов кальция и магния, т.е. повышенной жесткостью. Если пещерные ходы находятся в песчаных или галечных отложениях, вода меньше минерализована.

- Газовый режим пещерных вод часто характеризуется пониженным содержанием кислорода, так как фотосинтетическая аэрация отсутствует, а проникновение газа из атмосферы нередко крайне ослаблено.

Состав населения пещерных вод, прежде всего, зависит от степени их освещенности. В эвфотической зоне преобладают случайные вселенцы, *троглоксены*. Основным источником пищи здесь – растения и их остатки. В олигофотной зоне преобладают *троглофилы*, биомасса организмов здесь меньше, в значительном количестве развиваются синезеленые и бактерии. Обитатели афотической зоны – истинные троглобионты, для которых характерны стенотермность и эврифагия, представлены бактериями, простейшими, ракообразными, некоторыми моллюсками и амфибиями. Фауна состоит почти исключительно

из первичноводных животных, среди которых очень много эндемичных видов. Наиболее разнообразны в видовом отношении веслоногие рачки *Harpacticoida*, бокоплавы и креветки, сравнительно немногочисленны моллюски, единичными формами представлены коловратки, пиявки и полихеты. За исключением недавних вселенцев, население пещер состоит из очень древних форм, представляющих собой остатки фаун, давно погибших на поверхности Земли и сохранившихся в подземных водах благодаря постоянству условий жизни и сравнительно слабой напряженности борьбы за существование. Численность и биомасса пещерных животных незначительны. Значительного обилия достигают здесь только бактерии. Так как температура пещерных вод постоянна, периодичность в жизни их обитателей отсутствует. Размножаются они круглогодично, растут с постоянной интенсивностью. Из-за отсутствия света пещерные жители лишены яркой окраски, которая у них, как правило, беловатая или желтоватая. Глаза у подавляющего большинства троглобионтов редуцированы, сильно развиты органы осязания и обоняния, конечности очень длинные. Движения троглобионтов медлительны, поскольку их рецепторы обладают малой дистантностью.

Интерстициальные воды. Встречаются не только в грунтах вблизи водоемов, но и на значительном удалении от них, например, в пустынях. Один из важнейших факторов, определяющих условия существования населения интерстициальных вод, – гранулометрический состав песков. Представители интерстициальной фауны отличаются малыми размерами (не более нескольких миллиметров), укороченными конечностями и червеобразным телом, что облегчает им передвижение в узких проходах между отдельными песчинками. Существенно различаются между собой по физико-химическим условиям и своему населению поверхностные и глубинные интерстициальные воды.

Поверхностные интерстициальные воды. В поверхностных слоях песка температура грунтовой воды заметно меняется в течение дня и на протяжении года. Атмосферные осадки, просачиваясь сквозь песок, придают интерстициальным водам известную степень проточности, заметно влияют на их солевой состав и газовый режим. В поверхностный слой песка на глубину нескольких сантиметров проникает солнечный свет, что дает возможность существовать здесь фотосинтезирующим растениям. Население поверхностных интерстициальных вод, заполняющих пространства между песчинками, получило название *псаммона*. Типичный разрез песка, населенного *псаммонтами*, сверху представлен неокрашенным слоем, далее следуют зеленый, бурый, пепельный и неокрашенный слои. Основная масса псаммонтов сосредоточена в зеленом слое, где много фотосинтезирующих растений и благоприятны условия питания для животных. Из фотоавтотро-

фов в этом слое в значительных количествах присутствуют диатомовые, протококковые и синезеленые. Из животных в зеленом слое наиболее распространены инфузории, коловратки, ресничные, круглые и малощетинковые черви, менее заселены другие горизонты песка. В интерстициальной фауне песков речных пляжей чаще других встречаются нематоды, клещи, ракообразные и многоножки. В песках морских пляжей наиболее обычны турбеллярии, нематоды, гастротрихи, простейшие, архианнелиды и моллюски.

Глубинные интерстициальные воды, подобно пещерным, характеризуются высокой термостабильностью, низкими температурами, отсутствием света и часто высокой минерализацией. Среди них, в качестве особого биотопа, выделяют *гипореал* – слой песка под ложем рек и ручьев, заполненный просачивающейся сюда водой. Этот биотоп, как и другие глубинные интерстициальные воды, характеризуется отсутствием света, сравнительной устойчивостью термического режима. Вместе с тем здесь больше кислорода, выше проточность воды и благоприятнее условия питания. Состав населения глубинных интерстициальных вод зависит от их местонахождения. В гипореале оно представлено преимущественно ветвистоусыми, веслоногими и ракушковыми рачками, олигохетами, нематодами и инфузориями, в песках морского ложа многочисленны инфузории, нематоды и ракообразные, нередко асцидии и даже голотурии. В фауне глубоко залегающих песков Каракумов найдены многокамерные корненожки, которые вне морских вод обычно не встречаются.

Лекция 7. Экологическая зональность Мирового океана

Мировой океан принято подразделять на Тихий, Индийский, Атлантический и Северный Ледовитый *океаны* с их более или менее обособленными участками – *морями*. Среди морей различают *окраинные*, широко сообщающиеся с океаном (Баренцево, Карское и др.), и *внутренние*, почти со всех сторон окруженные сушей (Черное, Красное и др.). Средняя глубина Мирового океана 3710 м, максимальная – 11022 м (Марианский желоб).

В своей периферической части воды Мирового океана покоятся на *шельфе*, или *материковой отмели*, с очень плавным понижением суши до глубины 200 м. Далее до 3000 м довольно круто (4–14°) простирается спускающийся *материковый склон*, который завершается *материковым подножием* (до изобат 3000–4000 м), граничащим с *ложем* океана (глубина от 4000 до 6000 м). Океанскими хребтами, отдельными возвышениями дна и цепочками гор ложе разделяется на отдельные *котловины*. Наиболее глубокие части океана заняты *глубо-*

ководными желобами. Единую грандиозную горную систему представляет совокупность *срединно-океанических хребтов*, средняя высота которых составляет примерно 1500 м. *Срединно-атлантический хребет*, повторяющий очертания берегов Америки, Африки и Европы, четко разделяет океан на почти равные западную и восточную части.

Площадь части океана, лежащей над шельфом, составляет примерно 7,6% от всей его акватории, находящейся над материковым склоном – 15,3% и над ложем – 77,1%. В области шельфа бенталь разделяется на три зоны (рис. 7). Выше уровня приливов расположена *супралитораль* – часть берега, увлажняемая заплесками и брызгами воды (*supra* – выше, *litus* – берег). Ниже супралиторали, гранича с ней, лежит *литораль* – побережье, периодически заливаемое водой во время приливов и освобождающееся от нее во время отливов. Еще глубже находится *сублитораль*, простирающаяся до нижней границы распространения донных фотосинтезирующих растений.

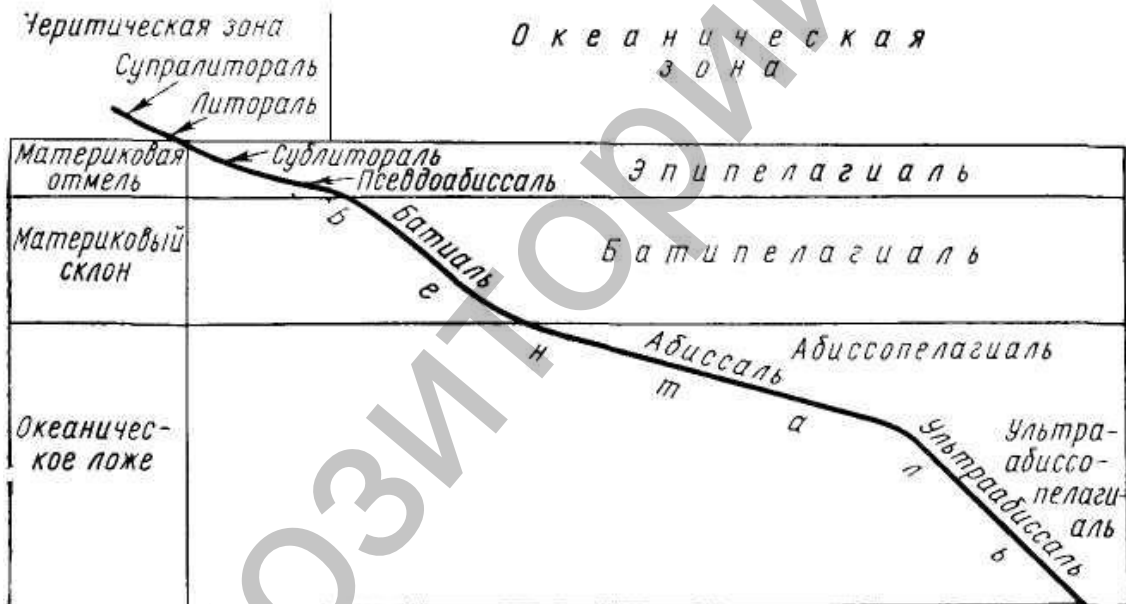


Рис. 7. Экологические зоны бентали и пелагиали Мирового океана

Материковый склон занимает *батигаль*, а океаническое ложе – *абиссаль*, которая на глубинах свыше 6–7 км переходит в *ультраабиссаль*, или *гадаль* (*bathus* – глубокий, *abyssos* – бездна). Иногда бенталь подразделяется на *фиталь* и *афиталь* в соответствии с границами распространения фитобентоса. Водную толщу океана по вертикали и по горизонтали принято разделять на отдельные зоны (рис. 7). Верхний слой воды до глубины 200 м (нижняя граница сублиторали) получил название *эпипелагиали*, глубже лежащий слой (до нижней границы батигали) – *батипелагиали*. Далее следует *абиссопелагиаль*, простирающаяся от нижней границы батигали до глубин 6–7 км, и *ультра-*

абиссопелагиаль. В горизонтальном направлении Мировой океан делится на прибрежную, или *неритическую* зону, лежащую над областью материковой отмели, и *океанскую*, которая находится над зонами батиали и абиссали.

Население бентали и пелагиали

Своеобразие расселения гидробионтов.

1. Ареалы обитателей Мирового океана могут быть широкими или узкими, сплошными или разорванными. Для ряда гидробионтов характерно *биполярное* распространение, когда они встречаются в обеих умеренных зонах, а в тропиках отсутствуют (рачок *Balanus balanus*, моллюски *Mytilus edulis*, кит *Balaena glacialis*, акула *Cetorhinus maximus* и др.).

2. Другое своеобразное явление в расселении гидробионтов - случаи, когда они встречаются в северных районах Атлантического и Тихого океанов, отсутствуя в Ледовитом океане. Такая *амфибореальность* распространения характерна, например, для морского ежа *Echinarachnius parma*, морской звезды *Salaster endeca*, сельди *Clupea*.

3. Ряду гидробионтов свойственно *амфицифическое* и *амфиатлантическое* распространение, когда они в бореальной зоне встречаются вдоль побережья Тихого или Атлантического океана, но отсутствуют в их северных районах.

Биполярность распространения гидробионтов объясняется тем, что в ледниковое время четвертичного периода тропическая область подверглась охлаждению, и обитатели севера, получив возможность пересечь экватор, заселили воды южного полушария. После потепления эти переселенцы в тропических областях исчезли или опустились в более холодные глубинные воды.

Население пелагиали. Флора морской пелагиали представлена преимущественно бактериями, грибами и водорослями, фауна в основном слагается из простейших, кишечнополостных, ракообразных, головоногих моллюсков, рыб и млекопитающих. Помимо этого, здесь находится огромное количество личинок донных беспозвоночных. Бактерии встречаются на всех глубинах от поверхности до дна, но основная масса их сосредоточена в эвфотическом слое.

Грибы в основном представлены фикомицетами, значительно реже встречаются архимицеты, аскомицеты и базидиомицеты. Среди фикомицетов наиболее многочисленны (60–70%) виды сем. *Thraustochytriales*, ведущие сапрофитный образ жизни и встречающиеся на всех глубинах в количестве до нескольких тысяч экземпляров в 1 л воды.

Водоросли в видовом отношении наиболее богато представлены перидиниевыми и диатомовыми, меньшее значение имеют золотистые, зеленые и синезеленые (рис. 8). В отдельных районах количест-

во водорослей сильно колеблется в зависимости от концентрации биогенов, световых условий, особенностей циркуляции вод, выедания зоопланктоном. Средняя численность водорослей в разных районах колеблется от 10^2 до 10^5 клеток на литр, биомасса – от 0,5 мг до 1 г/м^3 .

Основная масса фитопланктона морей сосредоточена в слое 100–150 м. Большая часть их находится выше *основного пикноклина* – ближайшего к поверхности слоя скачка плотности, существующего в течение всего года.

В умеренных и высоких широтах наибольшая концентрация водорослей наблюдается в самом поверхностном слое, а в тропических, где солнечная радиация выше, – на глубине 10–15 м.

Зоопланктон по своему видовому составу в наибольшей степени представлен ракообразными, в первую очередь веслоногими, эвфаузидами, мизидами, амфиподами, ветвистоусыми, ракушковыми и личинками усонюгих. Из 1200 видов морских планктонных ракообразных к веслоногим относятся 750, к амфиподам – более 300 и к эвфаузидам – свыше 80. Большим числом видов представлены в морском планктоне простейшие, среди которых лидируют жгутиковые *Phaeocystis* и *Noctiluca*, многочисленны радиолярии и некоторые инфузории из семейства Tintinnoidea. Примерно 4000 видов включают кишечнополостные, к наиболее массовым формам которых относятся ряд медуз, сифонофор и особенно гребневиков. Планктонных моллюсков насчитывается около 180 видов, преимущественно представленных крылоногими. Крайне разнообразны и многочисленны в планктоне личинки донных беспозвоночных (рис. 9). В количественном отношении наибольшее значение имеют веслоногие, на долю которых приходится до 70–90% всей биомассы зоопланктона. Среди них особенно многочисленны представители рода *Calanus*.

К **нектону** в основном относятся рыбы, млекопитающие, головоногие моллюски и высшие раки. Обитающие в море рыбы относятся к *морским* – живущим только в море, *проходным* – как правило, откармливающимся в море и нерестящимся в реках, и к *полупроходным* – обитающим в прибрежье морей и размножающимся в низовьях рек.

Из морских рыб в северном полушарии наиболее многочисленны сельдевые (сельдь, сардина, мойва, кильки, хамса), на втором месте стоят тресковые (треска, пикша, сайда, навага, хек, минтай), на третьем – окунеобразные (скумбрия, тунцы, морской окунь, ставриды). Проходные рыбы наиболее богато представлены лососевыми и осетровыми, среди полупроходных рыб в первую очередь следует назвать воблу, леща, сазана, многих бычков. Из водных млекопитающих наибольшее значение в нектоне морей имеют китообразные. Очень многочисленны в морях ластроногие. Головоногие моллюски представлены в нектоне преимущественно кальмарами. Среди нектонных рако-

образных наиболее многочисленны креветки. Суммарное количество нектонных организмов в Мировом океане оценивается в 1 млрд т.

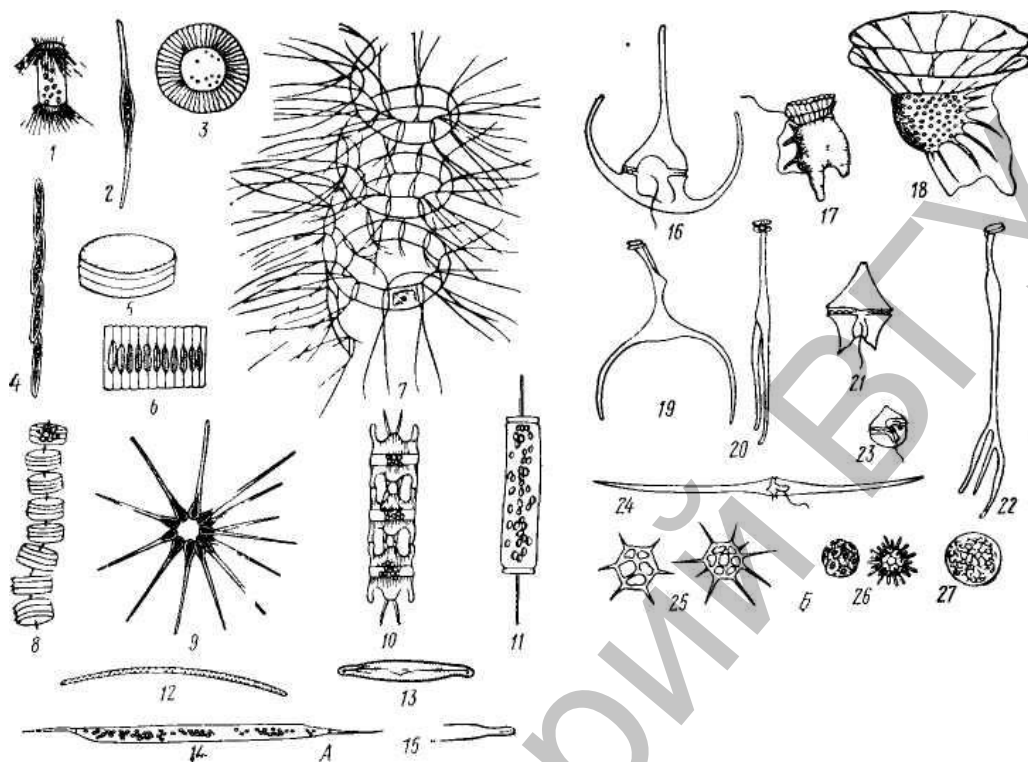


Рис. 8. Морские фитопланктонные организмы (по Одуму, 1975).

А - диатомовые; Б - динофлагелляты и др.:

1 - *Corethron*, 2 - *Nitzschia closterium*, 3 - *Planktoniella*, 4 - *Nitzschia seriata*, 5 - *Coscinodiscus*, 6 - *Fragilaria*, 7 - *Chaetoceras*, 8 - *Thalassiosira*, 9 - *Asterionella*, 10 - *Bidulphia*, 11 - *Ditylum*, 12 - *Thalassiothrix*, 13 - *Navicula*, 14-15 - *Rhizosolenia* (летние и зимние формы), 16 - *Ceratium*, 17 - *Dinophysis*, 18 - *Ornithocercus*, 19, 20 - *Triposolenia*, 21 - *Peridinium*, 22 - *Amphisolenia*, 23 - *Goniaulax*, 24 - *Ceratium*, 25 - *Sillcoflagellata*, 26 - *Coccolithophoridae*, 27 - *Halosphaera*

Население бентали. Донная флора в основном состоит из бактерий, грибов, водорослей и некоторых цветковых растений. В фауне преобладают простейшие, черви, высшие ракообразные, брюхоногие и двустворчатые моллюски, иглокожие.

Бактериобентос встречается на всех глубинах, хотя на мелководье он значительно богаче. Грибы преимущественно представлены фикомицетами, среди которых наиболее многочисленны траустохитриевые (сапрофитные формы). Фитобентос в основном состоит из бурых, красных и зеленых водорослей, а также некоторых цветковых растений. К бурым водорослям, которые живут в прибрежье, прикрепившись специальными корнеобразными выростами к морскому дну, относится около 900 видов. Красных водорослей, в некоторых случаях сплошным ковром устилающих дно мелководий, насчитывается более 2500 видов. Гораздо менее разнообразны в фитобентосе зеленые и другие водоросли, немногими

видами представлены цветковые растения – зостера (взморник), морской лен, посидония и некоторые другие.

Зообентос в наибольшей степени представлен кораллами, полихетами, брюхоногими и двустворчатыми моллюсками, высшими ракообразными и иглокожими. Меньшую роль в нем играют губки, гидроидные полипы, различные червеобразные, боконервные и лопатоногие моллюски, погонофоры, оболочники и некоторые другие группы. С переходом от каменистых грунтов к песчанистым и илистым численность донных животных обычно увеличивается. За счет представителей инфауны общая биомасса бентоса на мягких грунтах может быть выше, хотя биомасса животных эпифауны здесь ниже, чем на жестких грунтах.

Лабораторная работа № 2

Цикломорфоз у пресноводных планктических организмов

Цель работы: изучить сезонную изменчивость организмов планктона на примере различных видов организмов.

Оборудование: микроскоп, бинокляр, культура дафний, чашки Петри.

Контрольные вопросы:

1. Понятие цикломорфоза, его адаптивная роль. Смена экологических стратегий.
2. Для каких организмов планктона характерна сезонная изменчивость?
3. Морфологические изменения, наблюдаемые при цикломорфозе.
4. Факторы, вызывающие морфологические изменения у водных организмов.
5. Особенности цикломорфоза у шлемовых и нешлемовых форм дафний.
6. Отличительные особенности цикломорфоза и экофенотипической изменчивости.

Впервые термин цикломорфоз был предложен Р.И. Лаутерборном, 1904 для объяснения сезонного полиморфизма, наблюдающегося у планктонных организмов. Цикломорфоз (или сезонная изменчивость) определяется как циклические морфологические изменения, наблюдающиеся в планктонных популяциях во времени. Наиболее резко выражен цикломорфоз у пресноводных планктических организмов, относящихся к диатомеям (*Asterionella*, *Tabellaria*), перидиниям

(*Ceratium*), коловраткам (*Keratella*, *Brachionus* и другие виды) и ветвистоусым ракам (пелагические *Daphnia* и *Bosmina*).

Это явление наблюдается у организмов, имеющих в течение года большое число генераций, получающихся в результате деления клеток у водорослей или партеногенетического размножения у животных.

Проявляется цикломорфоз видоспецифичными изменениями в морфологии, характеристиках в жизненных циклах, и сопровождается изменением скорости роста, размеров тела и выростов. В настоящее время общепризнанными являются два механизма, на основе которых осуществляется цикломорфоз в популяциях ветвистоусых ракообразных: фенотипическая пластичность и клональная сукцессия. Фенотипическая пластичность имеет место тогда, когда один генотип может производить различные фенотипы в неодинаковых условиях окружающей среды. Клональная сукцессия представляет собою замену одних клонов (при сезонном партеногенетическом размножении ветвистоусых, потомство самки является практически ее точной копией) другими при изменении условий существования.

Среди факторов, вызывающих морфологические изменения у водных организмов, рассматривают следующие:

1. Температуру. Например, у *D.pulex* цикломорфоз начинается при температуре воды 12–16°C. При понижении температуры хвостовая игла укорачивается. Зимние и весенние рачки имеют короткую хвостовую иглу (не более 10% длины тела). У летних форм ее длина составляет 22–43% от длины тела.

2. Освещенность. В период летнего освещения наблюдается развитие цикломорфных признаков.

3. Плотность популяции всего вида.

4. Турбулентность. В летний период при оптимальных температурах, турбулентция способствует более выраженному увеличению высоты шлема и длины хвостовой иглы.

5. Пищевое обеспечение.

4. Наличие хищников. Особенно четко, цикломорфоз, вызванный влиянием хищника, прослеживается у дафний и выражается в развитии защитных структур. Согласно размерно-селективной теории хищничества: большинство беспозвоночных хищников предпочитают мелкую добычу, а позвоночные – крупную. Защитой от размерно-селективного хищничества становится или увеличение размеров тела жертвы или переход в покоящуюся стадию. Ниже на примерах рассмотрен цикломорфоз, наблюдаемый у видов рода *Daphnia*, относящихся к среднеразмерной группе видов (циклморфоз шлемовых форм) и цикломорф наблюдаемый у видов рода *Daphnia*, относящихся к крупноразмерной группе видов (циклморфоз нешлемовых форм).

Таким образом, поскольку отдельные виды формируют в процессе эволюции свои формы цикломорфных изменений, цикломорфоз, будучи видохарактерным по форме, представляет собой один из примеров сезонного изменения экологических стратегий популяции. Цикломорфозные изменения носят адаптивный характер. Такие адаптации являются очень интересным примером эволюции. На меняющиеся условия популяции реагируют очень быстрым фенотипическим преобразованием своей структуры по комплексу признаков. Эта трансформация направлена на устойчивое функционирование популяций в разных условиях, обеспечивая их гомеостаз.

Собственно цикломорфоз следует отличать от экофенотипической (эколого-морфологической) изменчивости, представленной аналогичными морфологическими изменениями, но не сезонными, а обусловленными особенностями условий в местообитании.

Задание 1. Рассмотреть и зарисовать сезонные морфологические изменения различных представителей планктона (Рис. 2.1, 2.2, 2.3). Отметить характерные особенности морфологии в присутствии и отсутствии хищников (Рис. 2.4, 2.5). Рассмотреть морфологические изменения при цикломорфозе и экофенотипической изменчивости (Рис. 2.6).

Цикломорфоз диатомей (рис. 2.1, А-Г)

Рассматриваются типичные планктические диатомеи *Asterionella gracilima*, колонии которой зимой содержат четыре-пять коротких клеток, а летом 12 - 18 клеток, отличающихся большей длиной, и *Tabellaria fenestrata*, с цепными колониями зимой и звездчатыми летом.

Цикломорфоз перидиней (рис. 2.1, Д-Е)

Рассматриваются различные формы *Ceratium hirundinella*, обладающие в холодное время года двумя антапикальными рогами (трехрогая форма), а летом тремя антапикальными рогами (четырёхрогая форма).

1. Какие морфологические изменения характерны в процессе цикломорфоза для представителей Diatomeae и Peridineae, в чем их причина?

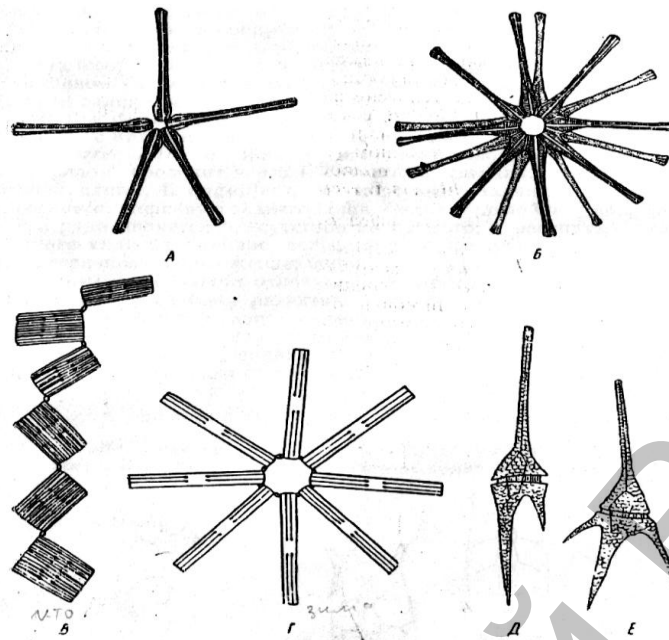


Рис. 2.1. Цикломорфоз Diatomeae и Peridineae

Рис. 2.1. Цикломорфоз Diatomeae и Peridineae:

А, Б – *Asterionella gracillima*, зимняя (А) и летняя (Б) колонии; В, Г – *Tabellaria fenestrata* var. *Intermedia* (В) и var. *asterionelloides* (Г); Д, Е – *Ceratium hirundinella*, зимняя (Д) и летняя (Е) формы.

Цикломорфоз *Keratella cochlearis* (рис. 2.2)

2. Отметить характерные черты основной зимней формы *Keratella cochlearis*, отличительные черты форм ряда *tecta*, ряда *irregularis*, ряда *hispidia*.

Keratella cochlearis относится к самым обычным представителям пресноводного планктона. Обладают крепким панцирем, выпуклым на спинной стороне и у типичных форм снабженным срединным продольным килем, по бокам которого находятся угловатые пластинки; у других форм панцирь покрыт шипиками. Передний край панциря с шестью шипами, задний край с одним срединным шипом, варьирующим по длине.

Основная форма, *f. Macracantha*, отличающаяся присутствием длинного заднего шипа, по длине равного панцирю, встречается зимой; летом можно обнаружить три параллельных ряда изменчивости, начинающихся этой основной формой.

Ряд *tecta* проходит через следующие формы – *f. Typica*, с задним шипом умеренной длины, *f. Micracantha*, с почти редуцированным задним шипом, и *f. Tecta*, совершенно лишенную заднего шипа. Все формы этого ряда имеют симметрично построенный панцирь, с прямым средним килем; шипики отсутствуют.

Ряд *irregularis* по характеру изменения совпадает с предыдущим рядом, проходит через *f. Connectens*, с задним шипом умеренной дли-

ны, *f. Angulifera*, с коротким задним шипом, и *f. Ecaudata*, лишенную заднего шипа. Отличительной чертой форм этого ряда является присутствие не прямого, а изогнутого срединного кия на панцире, вследствие этого пластинки теряют симметричное расположение; шипики слабо развиты.

Формы *ряда hispida* отличаются по присутствию на панцире шипиков и по слабому развитию или даже отсутствию срединного кия и границ между пластинками; у *f. Pustulata* пластинки еще заметны, задний шип умеренной длины. У *f. Hispida* срединный киль отсутствует, задний шип короткий, у *f. Hispida-tecta* задний шип полностью отсутствует.

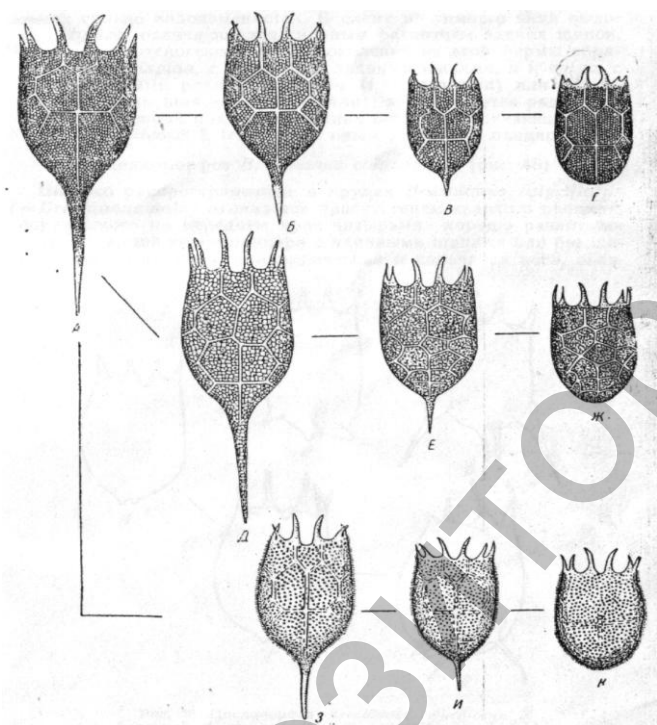


Рис. 2.2. Цикломорфоз *Keratella cochlearis*

А - *f. Macracanth*, Б - *f. Typica*; В - *f. Micracantha*; Г - *f. Tecta*; Д - *f. Connectens*, Е - *f. Angulifera*; Ж - *f. Ecaudata*; З - *f. Pustulata*; И - *f. Hispida*; К - *f. Hispida-tecta*.

Цикломорфоз *Brachionus calyciflorus* (рис. 2.3).

3. Отметить характерные черты основной зимней формы *Brachionus calyciflorus*, особенности строения рядов *amphiceros* и *spinosa*.

Широко распространенные в прудах *Brachionus calyciflorus* отличается присутствием крепкого панциря, вооруженного на переднем крае четырьмя хорошо развитыми шипами; задний конец панциря с длинными шипами или без шипов; имеется длинная, цилиндрическая и кольчатая нога, оканчивающаяся двумя пальцами (у фиксированных экземпляров нога часто втянута внутрь панциря).

Во время цикломорфоза от исходной *f. pala*, совершенно лишенной задних боковых шипов и с очень слабо развитыми задними сре-

динными шипами, расположенными около отверстия для ноги, образуются сначала *f. anuraeiformis*, с короткими задними шипами, а затем *f. amphicerus*, с длинными срединными и особенно боковыми задними шипами. У форм **ряда *amphicerus*** все передние шипы приблизительно одного размера.

Формы **ряда *spinosa*** характеризуются сильным развитием на переднем крае панциря срединных шипов, превышающих по величине боковые шипы; *f. dorcasi* лишена боковых задних шипов, у *f. spinosa* боковые шипы имеются (иногда только один из них); *f. spinosa* сходна с *f. amphicerus*, отличается от нее сильным развитием передних срединных шипов.



Рис. 2.3. Цикломорфоз *Brachionus calyciflorus*
А- *f. pala*; Б- *f. anuraeiformis*; В- *f. amphicerus*; Г- *f. dorcasi*; Д- *f. spinosa*.

Цикломорфоз шлемовых форм дафний (рис. 2.4).

4. Изучить, зарисовать и описать характерные признаки цикломорфозных изменений в морфологии *Daphnia cristata*.

Появление шлемовых форм связано с присутствием хищников. Шлемовые формы одинаково хорошо приспособлены избегать как позвоночных, так и беспозвоночных хищников. С одной стороны, высокий прозрачный шлем и длинная хвостовая игла делают рачков больше, чем размеры ловчих приспособлений беспозвоночных хищников. С другой стороны, этот тип защиты позволяет сохранять маленькую раковину, невидимую позвоночным хищникам.

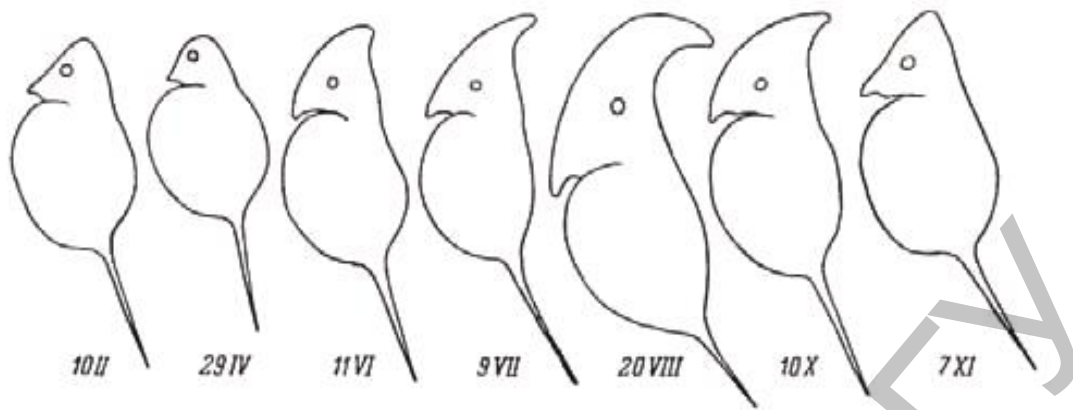


Рис. 2.4. Цикломорфоз у *Daphnia cristata*

Цикломорфоз нешлемовых форм дафний

5. Изучить, зарисовать и описать характерные признаки цикломорфозных изменений в морфологии *Daphnia pulex*

Цикломорфоз нешлемовых форм характеризуется изменением размеров тела (раковины) и хвостовой иглы в зависимости от типа хищников. Типичный пример такой трансформации приведен на рис. 5. На первых трех ювенильных стадиях в присутствии беспозвоночного хищника может наблюдаться развитие затылочного зубца.

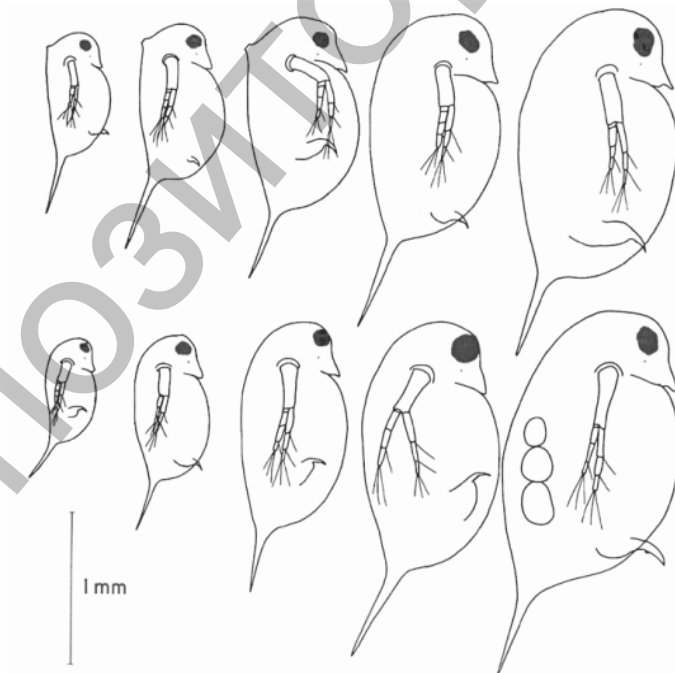


Рис. 2.5. Возрастные стадии *Daphnia pulex*.
Верхний ряд рачки в присутствии коборуса.
Нижний ряд стадии развития пулексов при отсутствии хищника

Цикломорфоз и экофенотипическая изменчивость

6. Каковы сезонные изменения морфологии у различных генераций *Daphnia cucullata*. Отметить экологию и отличия летних форм четырех варитетов данного вида.

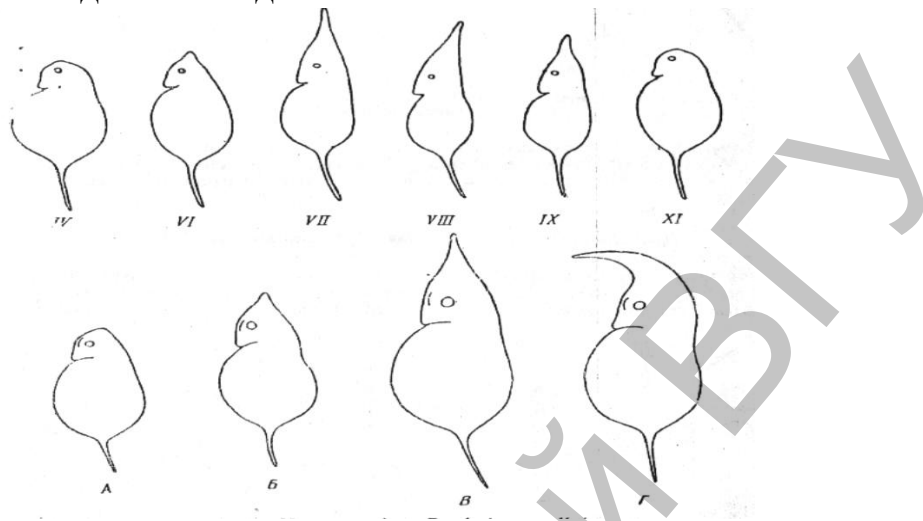


Рис. 2.6. Цикломорфоз и экофенотипическая изменчивость
Daphnia cucullata

Верхний ряд – генерации *Daphnia cucullata* (цифры обозначают месяцы);

Нижний ряд – летние формы различных варитетов *Daphnia cucullata*:
при экофенотипической изменчивости А – *var. apicata*; Б – *var. berolinensis*;
В – *var. kahlbergiensis*; Г – *var. procurva*.

Обычным видом дафний в планктоне озер является *Daphnia cucullata*, называвшаяся ранее по причине большой прозрачности тела *Hyalodaphnia cucullata*. Относится к моноциклическим видам, в течение всего теплого времени года размножается партеногенетически и только осенью переходит к обоеполюму размножению. Цикл заканчивается отложением латентных яиц. Партеногенез у популяций, живущих в больших озерах, продолжается и в зимний период.

Рассматривая следующие друг за другом генерации, легко обнаружить большие изменения и их внешнем виде, совершающиеся с течением времени. Зимние формы, обладающие небольшой головой, при наступлении весеннего потепления, когда температура воды в течение короткого времени, измеряемого приблизительно тремя неделями, повышается до 12–16°C, дают новое поколение, отличающееся от материнского сильным развитием передней части головы, образующей так называемый шлем. Иногда в выводковой камере зимней формы, пойманной в это время, могут быть обнаружены эмбрионы с заостренными шлемами.

При дальнейшем развитии популяции образуются типичные летние генерации, характеризующиеся сильным развитием шлема, в несколько раз удлиняющего голову, и сохраняющие свои признаки в те-

чение всего лета. С приближением холодного времени года изменения идут в обратном порядке и, в частности, появляющиеся осенью эмбрионы обнаруживают отсутствие шлема.

Daphnia cucullata распадается на ряд вариантов, отличающихся степенью развития шлема у особей летних поколений, в зимние месяцы варианты не различимы. В небольших озерах и прудах встречаются *D. Cucullata apicata* – голова с небольшим шлемом, на верхнем конце округлая; глаз расположен ближе к вершине шлема, чем к основанию головы. В неглубоких озерах обитает *D. Cucullata berlinensis* – голова с низким шлемом, на верхнем конце заостренным; глаз расположен на равном расстоянии от вершины шлема и основания головы. В глубоких и больших озерах живет *D. cucullata kahlbergiensis* – голова с высоким прямым шлемом, на конце заостренным; расстояние от глаза до вершины шлема в несколько раз больше расстояния до основания головы. В некоторых озерах можно обнаружить *D. Cucullata procurva* – голова с большим шлемом, на конце загнутым книзу приблизительно под прямым углом.

Лабораторная работа № 3

Характеристика и типизация водоемов по характеру и степени их зарастания

Цель работы: получить навыки оценки и выделения типа водоема по характеру и степени их зарастания.

Контрольные вопросы:

1. Характерные растительные формации, выделяющиеся в озерах по условиям произрастания.
2. Какими факторами определяется степень зарастания озер разных типов.
3. Показатели, лежащие в основе типизации водоемов по характеру и степени зарастания водной растительностью.
4. Типы и подтипы озер по характеру зарастания, выделенные на территории Беларуси.

Растительность водоема представляет собой комплекс фитоценозов, образованных видами растений различной систематической принадлежности, строением, особенностями произрастания, размножения, питания и требованиями к условиям среды. Растительный покров водоема состоит из растительных сообществ и популяций водных (гидрофитов), воздушно-водных и околоводных (гигрофитов) видов растений.

Специфика и внешние черты водной растительности тесно связаны с гидрологическими особенностями водоема, размерами и морфологией котловины, химическим составом вод, характером и распространением донных отложений и рядом других факторов. Глубина распространения водных растений зависит от величины прозрачности воды, изменяясь от 2 до 4 м, а в редких случаях до 8 м. По условиям произрастания выделяются 4 группы растительных формаций (каждая группа формаций располагается в определенных местообитаниях и глубинах и образует хорошо выраженные полосы, параллельные берегу):

- *прибрежно-водная (водно-болотные растения)*, шириной от нескольких до десятков и сотен метров; Растения – осоки, аир, вех, калужница болотная, лютик язычковый, частуха подорожниковая, стрелолист, ситняг игольчатый, сусак, ежеголовники, вахта, дербенник иволистный, рогоз широколистный, хвощ болотный, белокрыльник болотный, телиптерис болотный и др.

- *воздушно-водная (полупогруженные растения)*, формирующая своеобразный «второй берег» водоемов на литорали до глубины 1–1,5 м, обычны тростник, камыш озерный, рогоз узколистный, манник водный, хвощ приречный, порой образующие чистые ассоциации.

- *растения с плавающими на поверхности воды листьями* (кувшинка чисто-белая, кубышка желтая, горец земноводный, рдест плавающий и др.), произрастающих на глубинах до 2–3 м. Обычно они образуют прерывистые группировки вдоль тростниково-камышовой полосы, достигающие наибольшей ширины в заливах с илистым дном.

- *погруженные растения*, распространяются до 4–8 м. Различные виды рдестов, шелковника, роголистник, элодея и др.

Задание. Изучить гербарий водных растений, выделить группы растительных формаций. На основе табл. 3.1; 3.2, определить к какому типу по характеру и степени зарастания их водной растительностью относится исследуемый водоем.

Таблица 3.1 – Список высших водных растений и их встречаемость в озере Червоное

Название вида	Встречаемость*
Тростник южный	++++
Камыш озерный	+++
Рогоз узколистный	+++
Рогоз широколистный	++
Манник водный (большой)	++
Камыш лесной	++

Аир обыкновенный	++
Ежеголовник простой	++
Ситняг игольчатый	++
Частуха подорожниковая	++
Рдест пронзеннолистный	++++
Рдест курчавый	+++
Штуkenия гребенчатая	+++
Рдест Фриза	+
Роголистник подводный	+++
Элодея канадская	++
Телорез алоэвидный	++++
Рдест плавающий	++
Горец земноводный	+
Кубышка желтая	++
Водокрас обыкновенный	+
Многокоренник обыкновенный	++
Трехдольница трехбороздчатая	+
Ряска малая	+

*Примечание: +++++ – вид доминирует; +++ – встречается часто; ++ – встречается редко; + – единичные экземпляры

Таблица 3.2. – Степень зарастания и биомасса высших водных растений в озере Червоное

Группа формаций	Площадь зарослей, м ²	Степень зарастания, %	% от площади зарастания	Биомасса макрофитов (возд.-сух. вес), т	% от общей биомассы макрофитов
Надводные	3546250	8,8	23,5	2837,0	46,6
Рдесты	8488250	21,0	56,3	1485,4	24,4
Телорезы	3305000	7,5	20,2	1769,0	29,0
Всего:	15-84500	37,3	100	6091,4	1000

1 тип – гелофитный, с преобладанием воздушно-водной растительности. Основными ценозообразователями являются: тростник, камыш озерный, аир, рогоз узколистный, манник большой, болотница болотная (ситняг болотный), хвощ речной, различные виды осок. Погруженная растительность представлена редкими зарослями рдестов, элодеи, роголистника. Для этих озер прослеживается хорошо выраженная тенденция увеличения биомассы макрофитов по мере зарастания площади водоема. В целом же эти водоемы отличаются слабым зарастанием (в среднем, 23% их общей площади) и невысокой биомассой макрофитов (0,200 кг воздушно-сухого веса на 1 м² зарослей).

По различию в составе доминирующих видов в пределах типа выделяются три подтипа: *тростниковый*, *тростниковокамышовый*, *камышовый*.

В озерах *тростникового подтипа* основные заросли формирует тростник южный, или обыкновенный. Подводные растения и растения с плавающими листьями представлены слабо. Встречаются рдесты, элодея, редко – кубышка желтая. Узкая литораль, крутой сублиторальный склон, распространение каменистых и гравийно-галечниковых участков препятствуют развитию водной растительности. Это, как правило, мезотрофные и слабозэтрофные озера с воронкообразной формой котловины. Отличаются слабым зарастанием (в среднем до 15% площади озера) и низкой биомассой водных растений (0,150 кг/м²).

В озерах *тростниково-камышового подтипа* самыми распространенными видами являются тростник и камыш озерный. Видовой состав водной растительности по сравнению с тростниковым подтипом богаче. В полосе надводной растительности наряду с тростником и камышом часто встречаются ситняг болотный, хвощ речной, рогоз узколистный, осоки. Растения с плавающими листьями (обычно 3–4 вида) часто образуют полосы вдоль надводных зарослей и в заливах, погруженная растительность представлена в основном низкопродуктивными зарослями элодеи, роголистника, рдестов, образующими нижний ярус в полосе полупогруженных и плавающих растений. В заливах встречается телорез и шелковник жестколистный. В число озер этого подтипа входят преимущественно эвтрофные водоемы. От озер тростникового подтипа они отличаются меньшими глубинами, высокой долей мелководий (в среднем 24,5% общей площади озера) и большей заиленностью грунтов. Средняя величина зарастания – около 20%, биомасса макрофитов – 0,200 кг/м² зарослей.

В озерах *камышового подтипа* преобладают заросли надводной растительности с доминированием в них камыша озерного. Субдоминанты: тростник, рогоз узколистный, хвощ речной, болотница болотная. Разнообразно (в среднем 6–3 видов) представлены растения с плавающими листьями, образующие в заливах значительные (до 30% общей площади зарослей) участки, чему способствует наличие укрытых мелководных заливов, высланных заиленными грунтами. Развитие подводной растительности, богатой по видовому составу (до 16 видов) фитоценозов, но представленной редкими зарослями. К данному подтипу относятся мелководные эвтрофные водоемы. Они являются наиболее заросшими среда озер гелофитного типа (средняя площадь зарастания – 36%, биомасса макрофитов – 0,240 кг/м² зарослей).

2 тип – гело-гидрофитный тип, в которых воздушно-водные и настоящие водные растения занимают примерно равные площади. Основу биомассы макрофитов создают воздушно-водные растения –

тростник, кахмыш озерный, рогоз узколистый, ситняг болотный, формирующие основные фитоценозы. Реже встречаются манник большой, хвощ речной, аир. Растения с плавающими листьями представлены в основном кубышкой желтой, рдестом плавающим и горцем земноводным. Видовой состав фитоценозов подводной растительности в озерах этого типа довольно разнообразен. Наряду с рдестами часто встречаются элодея, роголистник, уруть, реже – харовые водоросли. Озера гело-гидрофитного типа зарастают в среднем на 48% и имеют биомассу макрофитов $0,300 \text{ кг/м}^2$. Представлены преимущественно озерами эвтрофного типа.

3 тип – гидрофитный тип, в растительном покрове озер данного типа по занимаемой площади и создаваемой биомассе доминирует погруженная растительность. Подразделяется на четыре подтипа: **харовый, рдестовый, полушниковый и моховой.**

В растительном покрове озер **харового подтипа** доминируют харовые водоросли, формирующие густые заросли. Субдоминанты – широколистные рдесты (блестящий и пронзеннолистный), элодея и роголистник погруженный, часто встречаются узколистные рдесты, телорез, реже – пузырчатка обыкновенная, уруть колосистая. Растения с плавающими листьями не получили широкого распространения. Воздушно-водные растения, представленные в основном тростником, реже – камышом озерным, занимают относительно небольшие участки песчаных литоралей. Степень зарастания водоемов (в среднем до глубины 7–8 м) тесно связана с высокой прозрачностью воды (в среднем 4,5 м), общей минерализацией воды и характером грунтов. Озера зарастают в среднем на 36%; средняя биомасса макрофитов составляет $0,270 \text{ кг}$ воздушно-сухого вещества на 1 м^2 зарослей. Биомасса харовых зарослей может достигать $1,5 \text{ кг/м}^2$.

В озерах **рдестового подтипа** доминирующими видами являются рдесты: пронзеннолистный, блестящий, Фриза, штукения гребенчатая, а также элодея, телорез, реже – рдесты курчавый, сжатый, роголистник, уруть, шелковники (водные лютики), харовые водоросли. Гелофиты (водно-болотные растения) занимают небольшие по сравнению с погруженными растениями площади (от 10 до 30% заросшей площади). Растения с плавающими листьями в некоторых озерах этого подтипа занимают до 20% заросшей площади и представлены в основном кубышкой желтой, рдестом плавающим, горцем земноводным, реже – кувшинкой чисто-белой, водокрасом, ряской. Этот подтип объединяет сильно заросшие озера со значительной биомассой макрофитов ($0,400 \text{ кг/м}^2$ зарослей).

В озерах **полушникового подтипа** основную площадь зарослей занимает полушник озерный, встречается также водяной мох фонтиналис, единично – узколистные рдесты, кубышка желтая, рдест пла-

вающий, имеются редкие заросли тростника. Видовой состав и развитие водной растительности определяют характерные для низкоминерализованных озер показатели: низкая минерализация воды (57,7 мг/л), кислая среда (рН 4–6), широкое распространение детритового сапропеля. Степень зарастания этих водоемов напрямую и тесно связана с прозрачностью и минерализацией воды. Зарастают они слабо (в среднем на 33%), биомасса зарослей макрофитов низкая (в среднем 0,01–0,03 кг/м² зарослей).

Для озер *мохового подтипа* характерно 100%-ное покрытие дна мхом фонтиналисом; редко встречаются полушник, рдесты, элодея, кубышка желтая. Озера этого подтипа включают низкоминерализованные (92 мг/л) дистрофирующие мелководные водоемы (средняя глубина 1,5 м) с прозрачностью воды до дна. Развитию макрофитов препятствуют низкая минерализация воды, кислая среда (рН 5–7,5), наличие тонкодетритовых сапропелей (зольность 30%). Биомасса макрофитных зарослей низкая (в среднем 0,01 кг/м² зарослей).

Контроль по модулю 2: тест

1. *Реофильные сообщества это:* а) сообщества, приспособленные к условиям замедленного течения; б) сообщества, приспособленные к условиям проточности; в) сообщества льдов; г) сообщества талых вод; д) сообщества прудов.
2. *Лотические экосистемы это:* а) озера; б) ручьи; в) болота; г) лужи; д) пруды.
3. *Пережат - это:* а) мелководный участок реки с достаточно быстрым течением; б) самая глубокая часть реки, характеризующаяся замедленной проточностью; в) самый высокий уровень воды в реке; г) тонкий иловый нанос; д) участок реки с максимальным течением.
4. *Биоценозы илов это:* а) аргилореофильные; б) пелореофильные; в) литореофильные; г) псаммореофильные; д) литореафильные.
5. *Транзитный круговорот веществ:* а) не характерен для экосистем; б) характерен для лентических экосистем; в) характерен для лотических экосистем; г) характерен для лотических и лентических экосистем; д) характерен для Мирового океана.
6. *Линия, соединяющая самые низкие точки долина:* а) пойма, б) стрежень, в) тальвег, г) бровка; д) пережат.
7. *Часть дна долины, по которому вода течет в половодье:* а) речная система, б) медиаль, в) пойма, г) надпойменная терраса; д) креналь.
8. *Наносные грунты преобладают:* а) в верховье реки, б) в среднем течении, в) в нижнем течении; г) по всему континууму реки; д) вприбрежной зоне.
9. *Обособившиеся участки речного русла, утратившие связь с рекой это:* а) меандры, б) пережаты, в) старицы, г) плесы; д) бровка.
10. *Из отдельных экологических группировок в реках незначительны:* а) перифитон, б) нектон, в) бентос, г) планктон, д) плейстон.
11. *Лотические экосистемы это:* а) озера; б) болота; в) реки; г) лужи; д) пруды.

12. Какой тип происхождения у озер с данной характеристикой: мелко-водные озера, весьма разнообразные по форме с сильно расчлененными берегами и многочисленными островами: а) вулканические; б) термокарстовые; в) карстовые; г) моренные; д) тектонические.

13. Для эвтрофных озер характерно: а) гипolimнион богат кислородом и по объему превосходит эпилимнион; б) водная масса гипolimниона по сравнению с эпилимнионом мала и бедна кислородом; в) ежегодные заморы рыб; г) планктон и бентос озер очень бедны; д) литораль выражена слабо.

14. Какой тип озер Беларуси имеет данную характеристику: занимают плоские понижения поверхности, их котловины слабо выражены в рельефе; мелководны, имеют заболоченные берега и большую площадь водной поверхности: а) речного типа; б) карстовые; в) озера-разливы; г) суффозионные; д) моренные.

15. Бенталь это: а) экологическая зона водоема - толща воды, не связанная с дном водоема; б) разновидность горизонтальных миграций гидробионтов; в) ближайшая к дну водоема экологическая зона; г) группировка макрофитов; д) разновидность миграций гидробионтов.

16. До нижней границы распространения водной растительности простирается: а) сублитораль; б) литораль, в) собственно пелагиаль; г) бореаль.; д) профундаль.

17. Цветение водоема в первую половину лета обусловлено: а) диатомовыми водорослями; б) зелеными водорослями; в) сине-зелеными водорослями; г) харовыми водорослями; д) динофитовыми водорослями.

18. Гидатофиты это: а) погруженные в воду макрофиты; б) воздушно-водные макрофиты; в) организмы бентоса; г) организмы фитобентоса; д) организмы планктона.

19. Выберите неправильный тезис: а) в наибольшей степени вертикальная стратификация зоопланктона выражена в теплое время года; б) в наибольшей степени вертикальная стратификация зоопланктона выражена в холодное время года; в) в сезонной динамике коловратки, как правило, появляются в значительных количествах раньше, чем ракообразные, и раньше перестают играть ведущую роль в зоопланктоне; г) зоопланктон озер в основном состоит из бесцветных жгутиковых, инфузорий, коловраток, ветвистоусых и веслоногих рачков.

20. Какой тип озер, согласно биолимнологической классификации характеризуется слабым поступлением биогенов: а) эвтрофные; б) мезотрофные; в) дистрофные; г) олиготрофные; д) все ответы правильные.

21. Наибольшее количество и видовое разнообразие бентоса наблюдается в: а) сублиторали; б) литорали; в) профундали; г) абиссали.

22. Стоячи, периодические колебания всей водной массы озера это: а) волны, б) денивеляции, в) сейши г) конвекция; д) инверсия.

23. Массовое развитие зеленых водорослей, наблюдаемое летом обусловлено: а) концентрацией марганца в толще воды; б) уменьшением железа в воде; в) увеличением железа в воде; г) увеличением солей азота в результате распада отмирающих организмов; д) отсутствием биогенов.

24. Планктон озер состоит из: а) преимущественно автохтонных элементов; б) преимущественно аллохтонных элементов; в) диатомовых, зеленых, сине-зеленых водорослей, ветвистоусых, веслоногих ракообразных, коловраток; г) а+в.

25. Размножение какой группы водорослей возможно в озерах, только после установления прочной летней стагнации: а) диатомовых; б) зеленых; в) сине-зеленых; г) динофитовых; д) пурпурных.

Лекция 8. Основные сообщества водных экосистем, их структура, особенности существования, методы определения

1. Планктон и нектон.
2. Бентос и перифитон.
3. Нейстон и плейстон.

Жизненные формы – это конвергентно возникшие совокупности организмов разного систематического положения, обладающие принципиально сходными приспособлениями, позволяющими им существовать и удерживаться в определенных биотопах. В пелагиали жизненные формы представлены планктоном и нектоном, на твердых субстратах – бентосом и перифитоном, в зоне контакта бентали и пелагиали – пелагобентосом, в поверхностном слое воды – нейстоном и плейстоном.

1. Планктон и нектон

Планктон (planktos – блуждающий, парящий) – это совокупность пелагических организмов, которые не обладают способностью к быстрым активным передвижениям. Основным признаком планктонных гидробионтов является их пассивное плавание, или парение в воде, полная зависимость их передвижения от тока воды.

По степени привязанности организмов к водной толще различают *голо-* и *меропланктон*. К первому принадлежат организмы, которые всю активную жизнь проводят в толще воды; и только покоящиеся стадии (почки, яйца и др.) могут находиться на дне. К меропланктону относятся формы, обитающие в толще воды только на каком-то отрезке своего активного существования, а остальную часть жизни, ведущие иной образ жизни (пелагические личинки донных животных, икра и личинки рыб) (Рис. 6).

По размерному признаку различают *мегало-*, *макро-*, *мезо-*, *микро-*, *нано-* и *пикопланктон*, к которым соответственно относятся организмы крупнее 5 см, 5 мм, 0,5 мм, 50 мкм, 5 мкм и менее 5 мкм.

Приспособления планктонтов к пелагическому образу жизни сводятся прежде всего к обеспечению плавучести - развитию различных адаптации, замедляющих погружение организмов. Плавучесть, характерная для представителей планктона, определяется как погружение с наименьшей скоростью.

$$a = \frac{b}{c \times d};$$

где a – скорость погружения, b – остаточная масса (масса между массами организма и вытесненной им воды), c – вязкость воды, d – сопротивление формы. Следовательно, организмы планктона могут увеличивать плавучесть, уменьшая остаточную массу и повышая трение о воду – что и является основными направлениями адаптации.

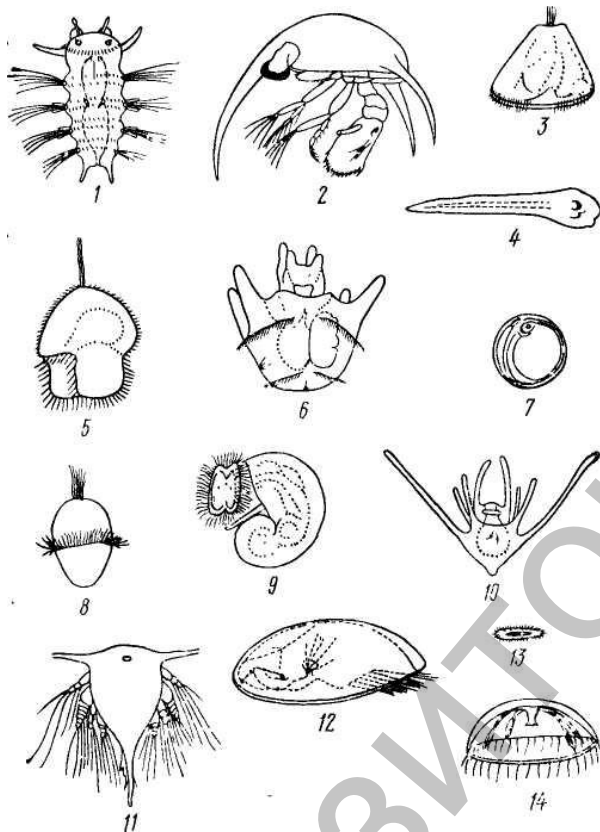


Рис. 6. Представители морского меропланктона (по Одуму, 1975). 1 – личинка червя *Platyneis*, 2 – зоеа краба *Emerita*, 3 – личинка мшанки, 4 – личинка сессильных оболочников, 5 – пилидий немертин, 6 – плутеус морского ежа, 7 – икринка рыбы, 8 – трохофора полихет, 9 – велигер моллюсков, 10 – плутеус морской звезды, 11 – науплиус усоногих, 12 – циприсовая личинка усоногих, 13 – планула кишечнорастных, 14 – медузоидная стадия гидроидов.

Снижение остаточной массы может достигаться:

Уменьшением количества костной ткани. Например, редукция тяжелых скелетных образований у пелагических моллюсков (крылоногие моллюски Pteropoda ведут планктический образ жизни, в связи с этим раковина у них или полностью исчезает, или сильно редуцируется). Не имеют скелетных образований плавающие кишечнорастные, у пелагических корненожек раковина более пористая, чем у бентосных. У многих радиолярий кремневые иглы становятся полыми. Планктонные диатомовые отличаются от бентосных более тонкими и слабее окремненными оболочками.

Отложением большого количества жира (заменой более плотного жира менее плотным). Богаты им ночесветки, радиолярии, ветвистоусые и веслоногие рачки. Жир вместо тяжелого крахмала в каче-

стве запасного питательного вещества откладывается у планктонных водорослей.

Повышением содержания воды в теле. Ее количество у некоторых салпы, гребневиков *Cestus veneris* и трахимедуз *Carmarina* достигает 99%. При таком содержании воды остаточная масса организма приближается к 0 и способность к пассивному флотированию становится практически безграничной.

Заменой тяжелых солей более легкими. Замена тяжелых ионов на легкие отмечена у многих беспозвоночных и водорослей; вместо Mg^{2+} , Ca^{2+} и SO_4^{2-} в их теле накапливаются Na^+ и NH_4^+ . Например, активное удаление SO_4^{2-} характерно для медуз, гребневиков, птеропод, гетеропод и пелагических оболочников. У водоросли *Entomodiscus rex* активно удаляются из вакуолей ионы Mg, Ca и SO_4 . Всплывание ночесветки обусловливается заменой двухвалентных ионов легкими одновалентными.

Уменьшением белка в тканях. Значительное уменьшение количества белка отмечено у некоторых глубоководных организмов – до 5% от массы тела вместо обычных 20–25%.

Образованием полостей, наполненных воздухом. Газовые вакуоли есть у многих планктонных водорослей. Гидростатический аппарат в виде двух – трех пар трахейных пузырей характерен для личинки комаров подсемейства Chaoborinae. Благодаря ему они держатся в воде в горизонтальном положении в определенном слое воды; их удельный вес почти равен удельному весу воды. При изменении объема трахейных пузырей личинки перемещаются в вертикальном направлении и могут опуститься на дно. Изменение объема трахейных пузырей происходит вследствие диффузии газа из крови в пузыри, или, наоборот, из пузырей в кровь.

Повышение трения о воду достигается путем увеличения сопротивления формы (малые размеры, уплощение, сильное расчленение тела, образование выростов, шипов, придатков).

Удлинение одной оси. Такие планктонные организмы в спокойном состоянии держатся в горизонтальном положении, неподвижно паря в воде. Например, *Leptodora kindti*, различные виды *Rhizosolenia*, стрелки, или сагитты *Sagitta*.

Удлинение двух осей. Характерно, например, для клеток *Tabellaria fenestrata*, единственного планктического вида этого рода, соединенных своими углами в зигзагообразные (var. *intermedia*) или звездчатые (var. *asterionelloides*) колонии.

Образование выростов, характерно для большинства фито- (рис. 7) и зоопланктонных организмов (рис. 8).

Нектон – совокупность достаточно подвижных организмов, населяющих толщу воды. Активное движение в толще воды проявляется

в форме плавания, прыгания и скольжения. Плавание осуществляется разнообразными способами:

- с помощью жгутиков и ресничек (характерно для микроскопических организмов – коловратки, протисты);
- изгибанием тела (рыбы, млекопитающие);
- плавание реактивным способом (кальмары, головоногие моллюски);
- гребля конечностями.

Для обеспечения быстроты движения у гидробионтов выработались определенные экологические приспособления.

Во-первых, это обтекаемая форма тела и развитие рулей, обеспечивающих управление движением тела в горизонтальной и вертикальной плоскостях. У рыб рулями глубины служат плавники и хвост. Хвост может быть *изобатическим*, *этибатическим* и *гипобатическим*. В первом случае его лопасти равновелики (тунцы, скумбрия), во втором – лучше развита верхняя лопасть (осетровые, акулы), в третьем – нижняя (летучие рыбы).

Во-вторых, это выделение слизи, снижающей трение и специфическое строение кожных покровов, препятствующее возникновению завихрений воды, снижающих скорость (гидрофобные свойства кожи и свободное передвижение жидкого жира между мышечными волокнами).

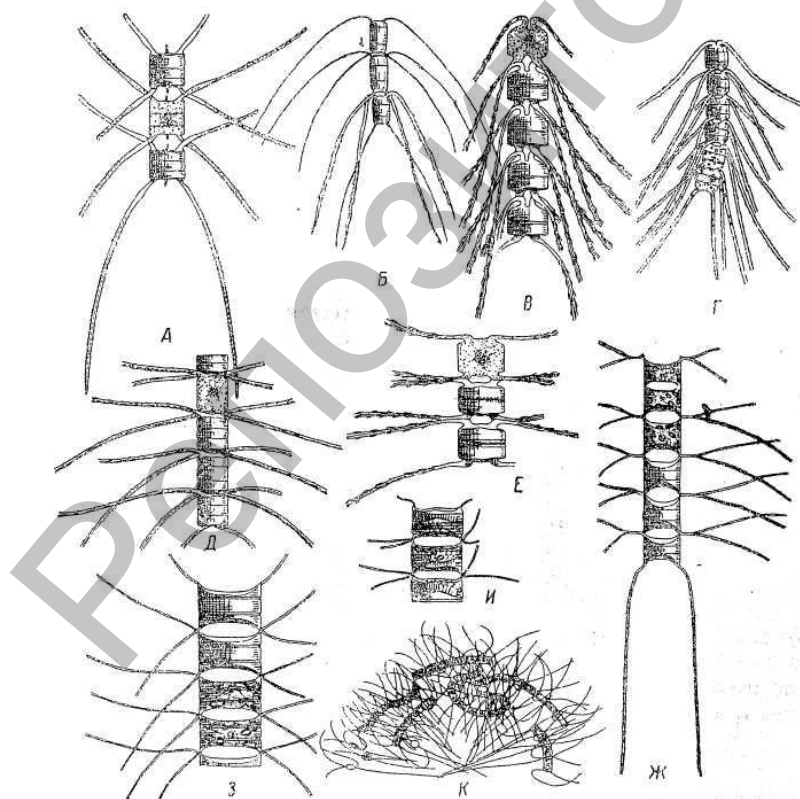


Рис. 7. Представители диатомей (*Chaetoceros*)

А - *Chaetoceros ailanticus*; Б - *Chaetoceros compressus*; В - *Chaetoceros concavicornis*; Г - *Chaetoceros convolutus*; Д - *Chaetoceros densus*; Е - *Chaetoceros borcallis*; Ж - *Chaetoceros declipiens*; З - *Chaetoceros mitra*; И - *Chaetoceros subsecundus*; К - *Chaetoceros soclalis*.

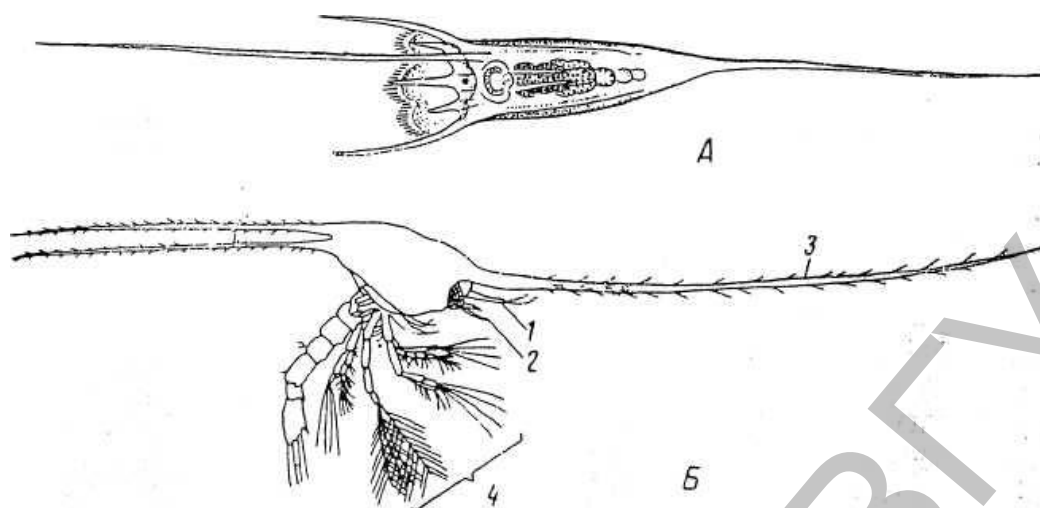


Рис. 8. Увеличение сопротивления формы.
 А - *Notholca longispina*; Б - личинка краба *Porcellana*:
 1-антеннула. 2 - антенна, 3-рострум, 4-максиллярные ноги

Для многих нектонтов, в частности рыб, характерна врожденная **реореакция** – движение против течения, обеспечивающая животным пребывание в пределах своего местообитания. Пороговая скорость течения, вызывающая реореакцию, у донных рыб выше, чем у пелагических, а критическая (снос вопреки реореакции) - ниже; у рыб из быстротекущих водоемов.

Миграции – массовые перемещения, регулярно повторяющиеся во времени и пространстве, свойственны популяциям многих представителей планктона и нектона. Они совершаются в вертикальном и горизонтальном направлениях, в те участки ареала, где в данное время наиболее благоприятные условия. Вертикальные миграции. Среди них наибольшее значение имеют суточные, сезонные и возрастные (онтогенетические). *Суточные миграции*, свойственные многим представителям фито-и зоопланктона. Особенно сложна картина суточных миграций зоопланктонтов. Большинство их в темное время суток концентрируется у поверхности, днем – в более глубоких слоях. Заметно реже наблюдаются *инвертированные миграции*, при которых животные сосредоточиваются у поверхности днем и держатся на глубине ночью. Для ряда форм характерны *сумеречные миграции*, когда после вечернего подъема следует полуночное погружение, затем перед рассветом новое всплывание, за которым наступает дневное погружение, более значительное, чем полуночное.

Факторы, обуславливающие миграции:

- особенности самих организмов: возраст, пол, размеры и физиологическое состояние гидробионтов;
- специфика внешних условий: температура и прозрачность воды, освещенность, наличие пищи и хищников и др.

Горизонтальные миграции. Массовые активные перемещения в горизонтальном направлении совершают главным образом представители nekтона, особенно рыбы и млекопитающие. Миграции, направленные из открытого моря к его берегам и в реки, называют *анадромными*, а имеющие противоположное направление – *катадромными*. Идут на нерест из моря в реки многие рыбы (осетровые, лососевые и др.), периодически подходят к берегам океаническая сельдь, треска. Из рек в моря плывут на нерест угри. По биологическому значению выделяют *кормовые*, *нерестовые* и *зимовальные* миграции, причем они часто комбинируются друг с другом.

2. Бентос и перифитон

Бентосные организмы обитают на поверхности грунта и в его толще, в соответствии с чем, население дна подразделяют на *эпи-* и *эндобентос*. К наиболее массовым представителям бентоса относятся бактерии, актиномицеты, водоросли и грибы, простейшие (особенно корненожки и инфузории), губки, кораллы, кольчатые черви, ракообразные, личинки насекомых, моллюски, иглокожие.

По размерному признаку различают *микро-*, *мейо(мезо)-* и *макробентос*. К первому относят организмы мельче 0,1 мм, к последнему – крупнее 2 мм. По отношению к субстрату и степени подвижности выделяют:

Сесильный бентос (прикрепленные организмы) – это часто колониальные формы с редуцированными органами движения (губки, мшанки, кораллы).

Седентарный бентос (лежащие организмы) – представители обычно имеют сильно расширенное плоское тело (двустворчатые моллюски, плоские морские ежи).

Вагильный бентос (свободнодвигающиеся организмы) иглокожие и др.

Закапывающиеся организмы – живут в ходах или трубках. Встречаются среди червей, личинок насекомых, моллюсков.

Сверлящие организмы – личинки насекомых и др.

Качественный и количественный состав бентоса пресных водоемов значительно беднее морского. В морях и океанах 60% биомассы всего бентоса приходится на шельфовую зону. С увеличением глубины биомасса и видовое разнообразие бентоса закономерно снижается. Организмам бентоса характерно явление «*хоминга*» – возвращение в место постоянного обитания.

Приспособления гидробионтов к бентосному образу жизни имеют ряд особенностей.

1. Развитие средств удержания на твердом субстрате. Повышение удельного веса (массивная известковая раковина – двустворчатые,

брюхоногие моллюски); уплощение тела; образование выростов, зацепок; построение прикрепленных к грунту или свободно лежащих на нем домиков (личинки поденок, ручейников); корни (цветковые растения); ризоиды (водоросли).

2. Защита от засыпания оседающей взвесью выражается в одном конвергентно выработанном общем свойстве – приподнятость над грунтом. Своеобразная, вытянутая вверх форма, поселение на субстратах, возвышающихся над дном.

3. Выработка наиболее эффективных способов передвижения. Многие животные передвигаются по дну при помощи различно устроенных конечностей путем бегания или хождения, ползания, прыганья, лазанья, плавания.

К перифитону (обрастанию) относят все организмы, обитающие на плотных субстратах за пределами придонного слоя воды. В состав перифитона входят бактерии, актиномицеты, многие водоросли, особенно диатомовые и грибы, простейшие, губки, мшанки, черви, низшие ракообразные (особенно усоногие), двустворчатые моллюски и другие беспозвоночные. Первыми осваивают свободные поверхности бактерии, грибы и водоросли, затем личинки и взрослые формы беспозвоночных. Можно отметить некоторые экологические особенности заселения перифитоном субстрата:

- шероховатые субстраты заселяются быстрее и обильнее гладких, поскольку к ним гораздо легче прикрепиться;
- горизонтальные субстраты заселяются интенсивнее вертикальных (меньше смыв водой, оседание детрита сверху, оптимальное положение тела в пространстве);
- верхние поверхности обычно заселяются интенсивнее (меньше света, меньше детрита).

Максимум обрастаний наблюдается на определенной глубине с оптимальными температурой и освещенностью. Точно так же, как и для бентоса, приспособления гидробионтов к обрастанию сводятся, прежде всего, к развитию средств удержания на твердом субстрате, защите от захоронения оседающей взвесью и т.п. (см «Бентос»). В целом для бентонов и перифитонов характерна малая подвижность во взрослом состоянии, компенсирующаяся высокой мобильностью молодежи, ведущей пелагический образ жизни.

3. Нейстон и плейстон

Нейстон – сообщество пленки поверхностного натяжения. **Эпинеuston** – организмы, обитающие на поверхности пленки натяжения (Рис. 9, (1,4)). К основным характеристикам условия обитания эпинеистона можно отнести: высокую влажность воздуха, наличие высокой концентрации органических веществ; отсутствие убежищ; уси-

ленную солнечную радиацию (световой поток падающей и отраженной радиации); подвижность поверхности опоры.

Гипонейстон (рис. 9). К гипонейстону относят совокупность эвгленовые, диатомовые водоросли) и *мерогипонейстона* – организмов, населяющих верхний слой воды толщиной 5 см. К нему относят представителей *эвгипонейстона* – постоянные обитатели поверхностного слоя (веслоногие ракообразные, золотистые, организмов, обитающих в поверхностном слое воды на отдельных стадиях развития (яйца полихет, личинки моллюсков). К основным характеристикам условий обитания гипонейстона можно отнести: резко выраженные перепады температуры на границе воды и атмосферы; нестабильный солевой режим, снижение концентрации солей во время дождей; повышенную концентрацию кислорода; высокую освещенность воды; отсутствие экранов и укрытий; двойной пресс хищников. В поверхностном слое поглощается до половины всей солнечной радиации, проникающей в воду, большая часть ультрафиолетовых и инфракрасных лучей.

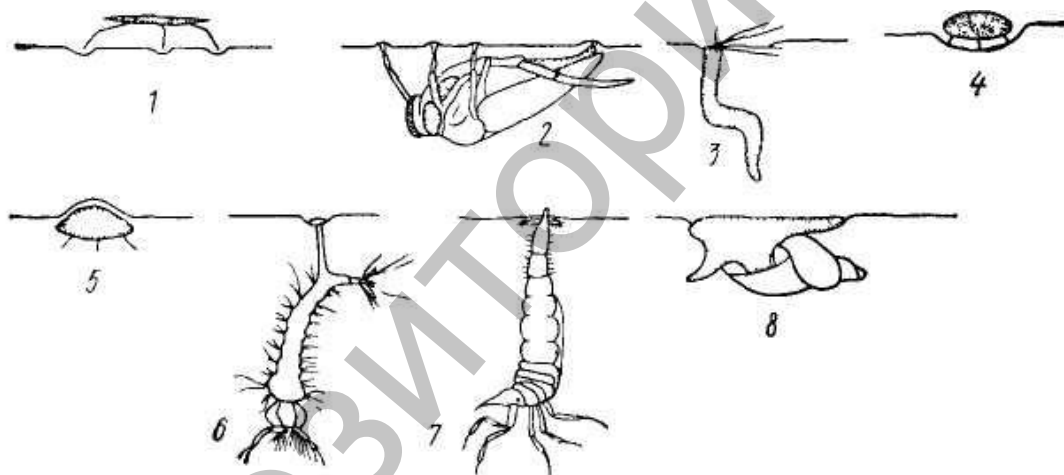


Рис. 9. Представители нейстона.

1 - *Hydrometra*, 2 - *Notonecta*, 3 - личинка *Stratiomis*, 4 - *Gyrinus*, 5 - *Hydrophilidae*, 6 - личинка *Culex*, 7 - личинка *Dytiscus*, 8 - *Limnea*.

Специфические особенности абиотических и биотических условий существования гипонейстона обуславливают выработку у его представителей своеобразных адаптации. К ним, в частности, относятся смачиваемость внешних покровов, положительный фототропизм, ряд приспособлений к питанию органическими частицами, падающими на поверхность воды из воздуха, криптическая окраска или прозрачность, развитие пигментации, защищающей организмы от губительного воздействия ультрафиолетовых лучей.

Плейстон – организмы, часть тела которых погружена в воду, а часть выступает над ней (к ним главным образом относятся плейстон-

ные растения, сифонофоры, брюхоногие моллюски, некоторые виды рыб переходящие к временному плейстонному образу жизни).

Для представителей плейстона наиболее характерна двойственность адаптации, поскольку часть их тела находится в воде, а часть – 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. Заливание устьиц водой предупреждает соответствующая изогнутость листовой пластинки и восковой налет, обеспечивающий ее несмачиваемость. Из плейстонных животных атмосферное дыхание имеют сифонофоры-дисконанты. Многие плейстонты для своего движения используют ветер. Например, сифонофора *Physalia aretusa* имеет крупный пневматофор, который, заметно поднимаясь над водой, служит ей своеобразным парусом и может обеспечивать движение против течения. Наибольшего богатства фитоплейстон достигает в небольших стоячих водоемах, например в прудах, старицах и небольших озерах. Зооплейстон почти исключительно встречается в морях и океанах.

Лекция 9. Биологическая продуктивность водных сообществ

1. Первичная продукция и методы ее определения.
2. Вторичная продукция и методы ее определения.
3. Получение полезной биологической продукции. Аквакультура.

Компоненты водных экосистем функционально представлены: продуцентами (фитопланктон и фитобентос), консументами (зоопланктон, зообентос, нектон) и редуцентами (бактериопланктон и бактериобентос). На рис. 10 отражен переход энергии и вещества с одного уровня на другой в трофической сети гидроценоза.

В типичном большом *озере* основной поток энергии и круговорот вещества совершается в планктонном сообществе экосистемы пелагиали. Такие водоемы являются *автохтонными* – большая часть их первичной продукции производится их собственным растительным населением. В *водотоке*, или системе транзитного типа (реки, ручьи) планктон не может играть решающую роль – его сносит течением. В глубоких, медленно текущих реках в роли главного продуцента выступает фитобентос – высшая водная растительность. Основными потребителями их продукции выступают зообентос и нектон. В мелких, быстротекущих водотоках основное питание поступает извне (*аллох-*

тонные экосистемы). Органическое вещество поступает извне, в виде опада листьев, трупов животных и т.п. В водных экосистемах каскадного типа (системы водохранилищ, группы сообщающихся между собой проточных озер) системы кругооборота чередуются. На быстро текущих участках они осуществляются по аллахтонному типу питания системы, на участках с медленным течением – по автохтонному.

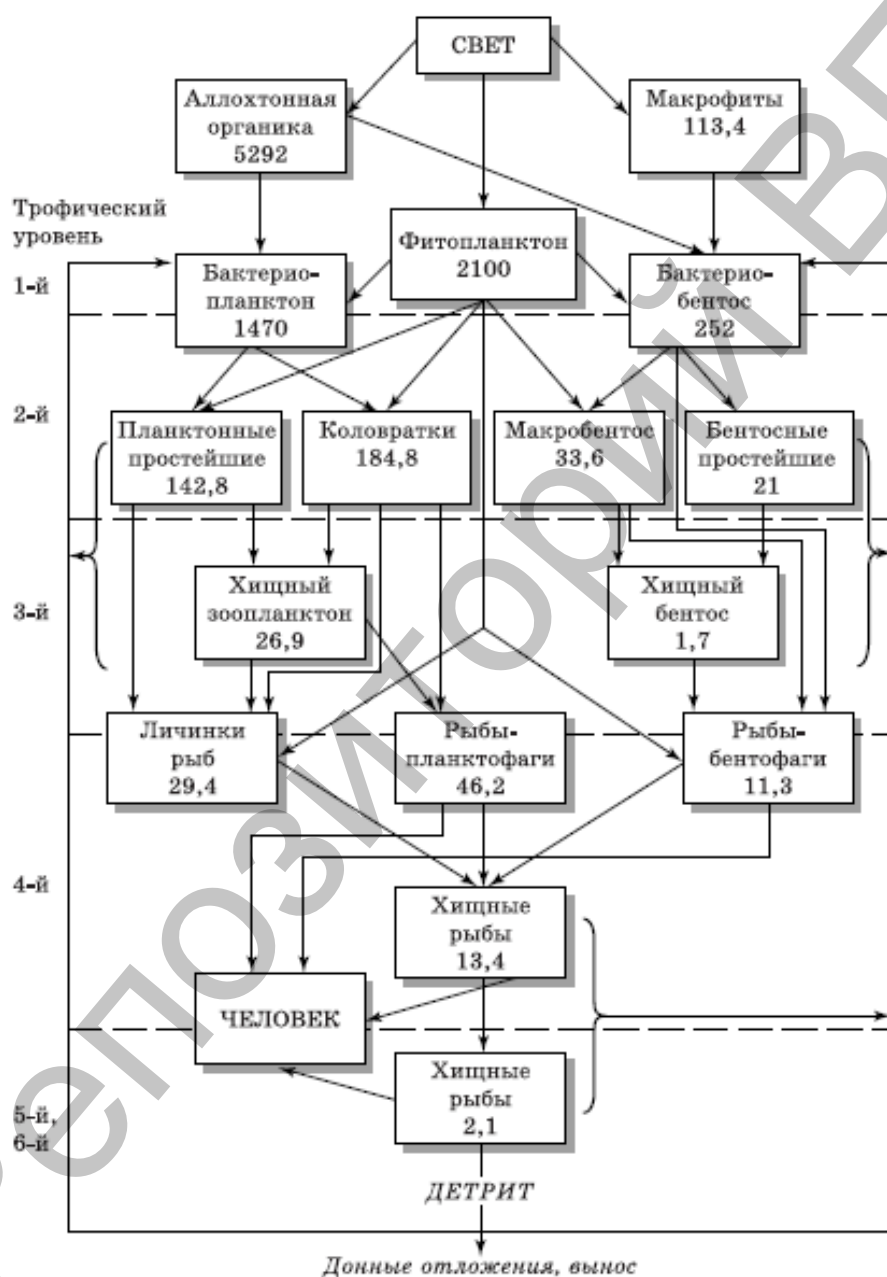


Рис. 10. Схема потоков энергии в трофической сети биоценоза (по Н. В. Бутурину, А. Г. Поддубному): цифры – годичная продукция популяций, kJ/m^2 .

1. Первичная продукция и методы ее определения

Первичная продукция – это количество биомассы, образованной в единице объёма за какое-то время. Первичные продуценты водоемов: фитопланктон, фитобентос, фитоперифитон и высшая водная растительность. Первичная продукция водоема зависит от: видового состава растений в водоеме; количества растений и распределения в толще воды; оптических свойств воды; концентрации биогенов; температуры; степени перемешиваемости воды. Различают:

Валовую первичную продукцию (брутто-продукцию) – отражает величину накопления энергии в экосистеме в виде энергии химических связей органического вещества синтезируемого в ходе фотосинтеза и образуемого автотрофными бактериями в процессе хемосинтеза, а также энергия, расходуемая на поддержание обмена гидробионтов.

Эффективную первичную продукцию – органическое вещество, образуемое фотосинтезирующими организмами в течение определенного промежутка времени за вычетом их собственных энергетических затрат. В среднем она составляет 80% от валовой продукции.

Чистую первичную продукцию – абсолютный прирост новообразованного органического вещества за счет фотосинтеза.

Биопродуктивность водоемов выражают величиной, отнесенной к единице площади. Величина выражается: массой органического углерода, биомассой органического вещества, в единицах энергии. В Мировом океане величина первичной продукции колеблется от нескольких мг до десятых долей грамма углерода в день на 1 м^2 . Выделяют три зоны Мирового океана в зависимости от продуктивности: открытые районы (50 г С/м^2 в год); прибрежные воды (100 г С/м^2 в год); зона апвеллинга (300 г С/м^2 в год).

В целом для Мирового океана средняя за год величина первичной продукции составляет $50\text{--}250 \text{ г С/м}^2$. Заметно выше, чем в Мировом океане, темпы продуцирования в континентальных водоемах. Это объясняется большим поступлением биогенов с суши и более интенсивной перемешиваемостью воды и, как следствие, лучшей мобилизацией биогенов из донных отложений. Средняя продуктивность рек и озер составляет 250 г С/м^2 в год, речных дельт 1500 г С/м^2 в год, эвтрофных озер $600\text{--}800 \text{ г С/м}^2$ в год, олиготрофных озер $50\text{--}300 \text{ г С/м}^2$ в год, болот 2000 г С/м^2 в год.

Методы определения первичной продукции. Из методов определения первичной продукции в гидроэкологической практике наиболее часто используется скляночный метод в *кислородной и радиоуглеродной* модификации. *Определение первичной продукции планктона методом склянок.* В его основе лежит определение количества кислорода, получаемого в светлых склянках в процессе фотосинтеза и поглощаемого в темных склянках в процессе дыхания гидробионтов.

Пробы воды, отобранные батометром, экспонируют в водном объекте на определенной глубине в герметически закрытых склянках – светлых (прозрачных) и темных. В светлой склянке одновременно происходят процессы фотосинтеза и дыхания организмов планктона. В темной склянке протекают только процессы дыхания (деструкции), при которых кислород поглощается. Чтобы установить прирост или уменьшение содержания кислорода на протяжении опыта, перед экспозицией склянок определяют его исходное содержание в воде водного объекта. Темные склянки окрашивают в черный цвет или помещают в черные непрозрачные мешочки. Объем склянок зависит от плотности фитопланктона и может колебаться от 50 до 500 мл. Склянки подвешивают на тросах или специальных подставках. После окончания экспозиции из склянок отбирают пробу объемом 50–100 мл и фиксируют в ней кислород раствором хлористого магния и едкой щелочи. Его содержание потом определяют химическим методом Винклера или применяют кислородные датчики, с помощью которых содержание кислорода определяется электрометрически.

В результате проведенного таким образом эксперимента получают три основных показателя: а) исходную, или контрольную, концентрацию кислорода (К); б) концентрацию кислорода в прозрачных склянках (С); в) концентрацию кислорода в темных склянках (Т).

Валовая первичная продукция А рассчитывается в миллиграммах кислорода на 1 дм³: $A = C - T$. Деструкция (К) и чистая продукция (Р) исчисляются соответственно по формулам $R = K - T$ и $P = C - K$.

Определяют обычно суточную продукцию, экспонируя склянки в течение 24 ч, что связано с суточным циклом солнечного освещения: фотосинтез наиболее интенсивен с 10 до 16–18 ч, в темное время суток усиливается деструкция, а за сутки получают среднюю величину. Однако при некоторых условиях время экспозиции приходится значительно уменьшать (до 2–4 ч). Такая более короткая экспозиция применяется в случае «цветения» воды, когда вследствие интенсивного фотосинтеза водорослей реакция среды смещается в щелочную сторону, падает содержание биогенных элементов, из-за этого фотосинтетическая активность фитопланктона уменьшается и начинают преобладать процессы деструкции.

На основании показателей продукции и деструкции рассчитывают А/Р – отношение валовой продукции к деструкции. При наличии данных о биомассе определяют А/В (валовую удельную продукционную способность водорослей) или Р/В, где Р – чистая первичная продукция водорослей. Все эти показатели имеют большое значение при расчете продуктивности водоемов, а при перерасчете на энергетические единицы – для общей оценки энергоемкости водной экосистемы.

Первичная продукция фитобентоса и эпифитных сообществ водорослей измеряется аналогично продукции фитопланктона, с тем отличием, что окончательные расчеты для фитобентоса выполняются на единицу площади в миллиграммах кислорода на 10 см^2 в сутки или в граммах кислорода на 1 м^2 в сутки, а для эпифитных сообществ водорослей – на единицу массы высших водных растений (мг O_2 на 1 г сырой или сухой массы растений в сутки).

Продукция высших водных растений определяется по наибольшей для всего вегетационного периода фитомассе. Чтобы учесть опадание листьев и отмирание некоторых частей на протяжении вегетации, вводится коэффициент – надбавка к максимальной фитомассе, для большинства растений он принимается равным 1,2. Для определения продукции высших водных растений собирают и взвешивают их надземную массу с участков площадью 0,25, 0,5 или 1 м^2 (для плавающих растений – 4 м^2). Абсолютно сухую массу из таких проб получают после высушивания в сушильном шкафу при температуре от 60 до 100°C . Чтобы определить продукцию (выделение и поглощение кислорода высшими водными растениями, в частности для оценки их роли в кислородном балансе водных экосистем), используют скляночный метод в кислородной модификации.

2. Вторичная продукция и методы ее определения

Важной характеристикой водных экосистем является вторичная продукция, или продукция популяций водных животных. К ней относится продукция гетеротрофных организмов, питающихся готовыми органическими веществами, то есть продукция организмов второго и последующих трофических уровней. Кроме водных животных к таким организмам относятся также бактерии и грибы. Вторичная продукция включает прирост соматических и генеративных тканей, экскреты, отчужденные элементы тела (слущенный эпителий, слизистые покрытия и т.д.). Вторичную продукцию рассчитывают на единицу площади или объема за те или иные сроки. Ее величину выражают в единицах: сырой или сухой массы, в единицах энергии, в количестве образующихся белков, жиров, углеводов.

Производительность популяции водных животных зависит как от условий существования, так и от ее размерно-возрастной структуры. По этим показателям популяции подразделяются на ряд типов.

К первому типу – моноциклическому, относятся популяции гидробионтов с коротким периодом развития, рождающихся практически одновременно (популяции веслоногих ракообразных).

Второй тип – популяции, в которых одновременно присутствуют особи различных возрастных групп (популяции крупных двухстворча-

тых моллюсков, большинства видов рыб, у которых довольно продолжительный период развития и очень короткий период размножения).

Третью группу составляют популяции ветвистоусых планктонных ракообразных и некоторых других видов, которые размножаются непрерывно на протяжении всего вегетационного периода. Такие популяции при переходе от одной стадии развития к другой не теряют биомассу в результате элиминации, а наоборот, она возрастает вследствие перехода молодежи в старшую группу.

К четвертой группе относятся популяции видов, характеризующихся непрерывным полициклическим размножением и коротким периодом индивидуального развития (коловратки, простейшие, бактерии). Например, для большинства представителей класса *Rotatoria* продолжительность жизни составляет 5–10 суток. Такие коловратки, как *Brachionus calyciflorus*, *B. Rubens* и некоторые другие откладывают довольно большие по размеру яйца уже через сутки после рождения.

Деление популяций водных животных на 4 типа имеет существенное значение при выборе методов расчета скорости образования продукции популяции. В континентальных водоемах, уровень вторичного продуцирования заметно выше, чем в Мировом океане, что связано с более высокой первичной продуктивностью, поступлением значительных количеств аллахтонной органики.

Методы определения вторичной продукции. Вторичную продукцию, или накопление биомассы (энергии) на уровне консументов, определяют несколькими методами: 1) по увеличению биомассы (плюс биомасса изъятия, или элиминации) за определенный промежуток времени в расчете на единицу объема воды или площади дна; 2) по интенсивности газообмена (при параболическом типе роста гидробионтов); 3) по динамике суточного прироста особей одного размера с учетом их биомассы, численности и средних размеров; 4) суточная продукция бактерий и других гидробионтов, которые размножаются делением надвое, определяется по скорости размножения с учетом средней численности популяции.

3. Получение полезной биологической продукции. Аквакультура

Аквакультура – целенаправленное использование водоемов для получения полезной биологической продукции водорослей, моллюсков, ракообразных, рыб, путем искусственного их разведения и выращивания. Аквакультура разделяется на *лимнокультуру* (пресноводные хозяйства) и *марикультуру* (морские хозяйства). Лимнокультура может быть *пастбищной*, основанной на использовании естественной пищи рыб без применения кормовых смесей, и *интенсивной* – с при-

менением кормовых смесей и других мероприятий, направленных на повышение рыбопродуктивности.

Существует *два принципа ведения аквакультуры*, которые на практике часто выступают в единстве, сложно переплетаясь друг с другом. *Первый принцип* – максимальное использование водоемов как хозяйственных угодий, где получение с единицы площади максимальной продукции с учетом ее качества, осуществляется за счет стимуляции первичного продуцирования и управления экосистемными процессами. При этом происходит новообразование биологического сырья. *Второй принцип* развития аквакультуры – использование воды как среды для выращивания хозяйственно ценных объектов за счет скармливания им малоценных продуктов. В данном случае происходит трансформация одного вида в другой с проигрышем в количестве и выигрышем в качестве.

По форме организации аквакультуры различают три типа хозяйств. Выростные – создаются для получения и подращивания жизнестойкой молоди гидробионтов, которая используется в качестве посадочного материала. Товарные – посадочный материал выращивается до требуемого стандарта за счет естественной кормовой базы или внесения искусственного корма. Полносистемные – управление процессами культивирования обеспечивается на протяжении всего жизненного цикла выращиваемых объектов.

К частным формам аквакультуры относятся рыбоводство в озерах и водохранилищах, прудовое рыбоводство, садковое и бассейновое выращивание рыб, устричные и мидиевые хозяйства, культивирование ракообразных, водорослей и других гидробионтов.

Прудовое рыбное хозяйство бывает двух типов: *тепловодное* и *холодноводное*.

В тепловодных прудах выращивают преимущественно карпа и вместе с ним других теплолюбивых рыб - карася, белого амура, толстолоба, леща, линя, а также щуку, стерлядь, судака и др. Под пруды для теплолюбивых рыб отводят луговые или заболоченные участки. В качестве источников водоснабжения используют реки и озера, артезианские скважины, отработанные подогретые воды тепловых электростанций и другие источники пресной воды.

Холодноводное прудовое хозяйство занимается разведением главным образом форелей: радужной, ручьевой и озерной. Для форели необходимы проточные пруды с каменистым или песчаным незаиленным дном и быстрым течением. Как правило, холодноводные прудовые хозяйства устраивают на горных реках или на холодных источниках, на участках с почвами, небогатыми органическими веществами, а воду подводят холодную, чистую, насыщенную кислородом – преимущественно родниковую или ручьевую.

Процесс выращивания товарной рыбы обеспечивается использованием прудов разного типа: маточные пруды, нерестовые, выростные (мальковые), зимовальные и нагульные.

Садковое выращивание пресноводных рыб состоит в том, что они содержатся в небольшом объеме воды при крайней плотности посадки, которая становится возможной благодаря внесению концентрированных кормов и высокой скорости течения воды, приносящей кислород и выносящей все продукты отхода. Особенно эффективно садковое выращивание на базе водоемов-охладителей электростанций. Основой биологического обоснования целесообразности использования водоемов-охладителей в целях рыборазведения является функциональная зависимость уровня метаболических процессов в организме рыб от температурного режима воды. Выращивание рыбы непосредственно в водоемах-охладителях предусматривает не только получение рыбной продукции, но и использование растительноядных рыб в качестве биологических «мелиораторов», которые очищают водоемы от зарослей высшей водной растительности и обрастаний нитчатых водорослей.

Бассейновый метод выращивания пресноводных рыб. На базе подогретых вод тепловых и атомных электростанций создаются специализированные комплексы, которые включают цеха инкубации икры, лоточные линии для выращивания личинок и системы бассейнов или небольших прудов для ускоренного получения рыбопосадочного материала.

Методы интенсификации прудового хозяйства.

1. Агротехническая мелиорация - очистка прудов от ила, изъятие избыточной массы высшей водной растительности, закрепление откосов берегов, мероприятия по предотвращению заболачивания, летование (сезонный спуск прудов, их осушение), промораживание в зимний период и заливание прудов новой водой.

2. Биологическая мелиорация – зарыбление – при зарастании водоема высшей водной растительностью используют белого амура; для борьбы с малоценными рыбами в пруды запускают хищных рыб – сеголетнюю молодь судака и мальков щуки.

3. Направленное изменение таких гидрологических факторов, как интенсивность водообмена, насыщение воды кислородом, активная реакция воды, в частности методом аэрации, внесением химических веществ и др.

4. Улучшение естественной кормовой базы рыб:

– постепенное заливание водой отдельных участков пруда с обогреванием хорошо прогреваемых мелководных зон, обогащенных органическими веществами;

– засев ложа вико-овсяной смесью, отмирающей после заливания пруда водой и обогащающей ее продуктами органического разложения (это создает наиболее благоприятные условия для развития зоопланктона и зообентоса);

– внесение разных органических удобрений (навоз, перепревшие листья, растительные «веники» и др.), главным образом в прибрежной зоне прудов, где концентрируется зоопланктон, развиваются олигохеты, откладывают яйца насекомые (а из яиц выходят личинки, которыми также питается рыба);

– разведение кормовых организмов (преимущественно дафний) в отдельных емкостях (небольших изолированных прудах или дафниевых «ямах»);

– технологии применения минеральных удобрений, способствующих развитию фитопланктона.

Как правило, в прудовом рыбоводстве используются методы комплексной интенсификации: увеличение плотности посадки рыб, рыбохозяйственная мелиорация, органическое и минеральное удобрение прудов, известкование и т.д.

Лабораторная работа № 4

Адаптивные особенности планктона к сохранению взвешенного состояния в воде

Цель работы: на примере представителей зоо- и фитопланктона изучить приспособления организмов планктона к сохранению взвешенного состояния в воде.

Материалы и оборудование: бинокляр МБС-1, Чашка Петри. Фиксированные в 4-% формалине препараты планктонных организмов.

Контрольные вопросы:

1. Приведите примеры организмов фитопланктона, для которых характерно снижение остаточной массы тела в связи с адаптацией к планктонному образу жизни.

2. Приведите примеры организмов зоопланктона, для которых характерно снижение остаточной массы тела в связи с адаптацией к планктонному образу жизни.

3. Приведите примеры организмов фитопланктона, для которых характерно увеличение сопротивления формы тела в связи с адаптацией к планктонному образу жизни.

4. Приведите примеры организмов зоопланктона, для которых характерно увеличение сопротивления формы тела в связи с адаптацией к планктонному образу жизни.

Задание. Изучить адаптации планктона к сохранению взвешенного состояния в воде. Отметить на примере описанных гидробионтов анатомо-морфологические особенности в связи с адаптацией к увеличению плавучести. Записать и зарисовать изученный материал.

I. СНИЖЕНИЕ ОСТАТОЧНОЙ МАССЫ

Плотность воды заметно возрастает с понижением температуры, а также с повышением солености и давления, в связи с чем, условия плавучести организмов заметно меняются. В соответствии с этим плотность планктонов регулируется так, что она приближается к плотности воды. Как правило, плотность пресноводных планктонных организмов не превышает $1,01-1,02 \text{ г/см}^3$, морских – $1,03-1,06 \text{ г/см}^3$, и их плавучесть близка к нейтральной. Сохранению плавучести способствует снижение остаточной массы тела, что может достигаться: уменьшение количества костной ткани, белка в тканях, заменой тяжелых солей более легкими, отложением большого количества жира, заменой более плотного жира менее плотным, образованием полостей, наполненных воздухом.

Редукция скелета

Редукция тяжелых скелетных образований хорошо прослеживается у пелагических моллюсков (головоногих, крылоногих, килевоногих). В качестве примеров рассматриваются представители отряда крылоногих моллюсков (Pteropoda), относящегося к классу брюхоногих моллюсков. Все виды Pteropoda ведут планктический образ жизни, в связи с этим раковина у них или полностью исчезает, или сильно редуцируется. Наиболее обычными видами являются *Clione limacina* и *Limacina helicina*.

Не имеют скелетных образований плавающие кишечнополостные, у пелагических корненожек раковина более пористая, чем у бентосных. У многих радиолярий кремневые иглы становятся полыми. Планктонные диатомовые отличаются от бентосных более тонкими и слабее окремненными оболочками.

Пропитывание водой

В качестве примеров рассматриваются представители зеленых водорослей (*Eudorina*), динофлагеллат (*Noctiluca*), гидромедуз (*Bougainvillia*), сцифомедуз (*Aurelia*) и кладоцер (*Holopeclium*). Различные части тела этих организмов благодаря пропитыванию водой приобретают студенистый характер.

1. *Eudorina* (рис. 4.1, А).

Эвдорина часто встречается в пресноводном планктоне, является колониальным организмом. Относится к классу Volvocineae. Клетки

заклочены в студенистую оболочку, имеющую эллипсоидальную форму. Колония состоит из 32, реже из 16 шаровидных клеток, расположенных кольцеобразными рядами по периферии колонии.

2. *Noctiluca* (рис. 4.1, Б).

Ночесветка часто встречается в планктоне морей. Свое название получила от способности светиться под действием механического или иного какого-либо раздражения. Тело ноктилуки приблизительно шаровидной формы, покрыто крепкой оболочкой. На одном полюсе находится перистом, в глубине которого расположено щелевидное ротовое отверстие, цитостом. Короткий, трудно заметный жгутик отходит около цитостома, а немного далее – большое щупальце, по длине равное приблизительно половине поперечника организма; параллельная исчерченность щупальца зависит от параллельного расположения в нем тонких плазматических тяжей. Плазма образует довольно большое скопление, расположенное в области цитостома; от этого скопления плазмы отходят по всем направлениям тонкие, между собой анастомозирующие плазматические тяжи. Внутри клетки имеется большое количество клеточного сока, благодаря которому ее величина достигается необычайных для простейших размеров, до двух миллиметров в поперечнике. Удельный вес ноктилуки очень близок к удельному весу воды и даже меньше его; опускание организма вызывается его сжиманием в результате выделения в воду клеточного сока. Ноктилуки – хищники, питаются различными организмами планктона; захватывание пищи совершается при помощи щупальца.

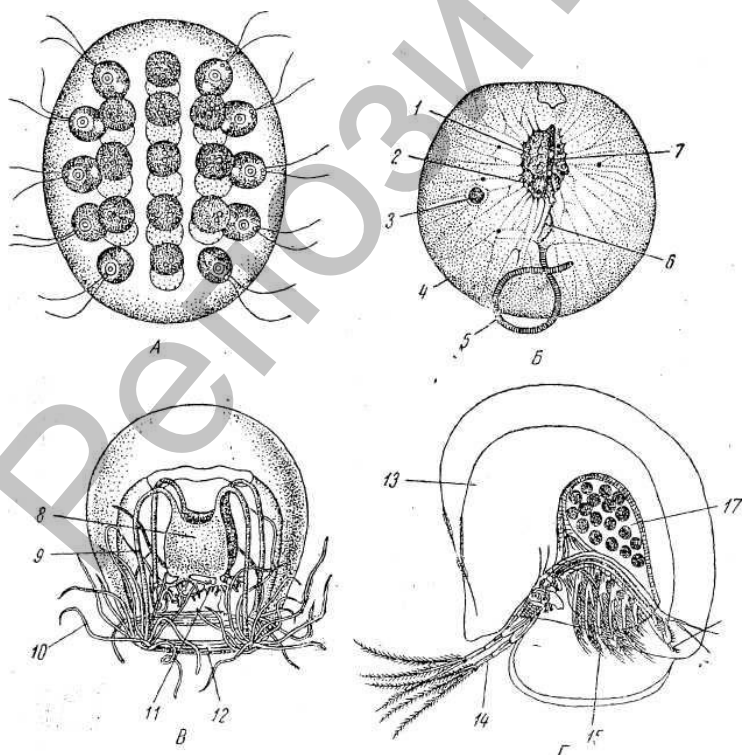


Рис. 4.1. Уменьшение остаточного веса (пропитывание водой)

A - Eudorina elegans;
Б - Noctiluca miliaris;
В - Bougainvillia superciliosa;

Г - Holopedium gibbeum:

1-центральное скопление плазмы, 2-ядро, 3-пищевая вакуоль, 4-пелликула. 5-щупальце, 6-жгутик, 7-цитостом, 8-манубрий, 9-радиальный канал, 10-краевые щупальца. 11-ротовые щупальца. 12- парус (velum), 13-студенистый шар, 14-антенны, 15-грудные ноги, 16- каудальные когти, 17- выводковая камера

3. *Bougainvillia* (рис. 4.1, В).

Колокол этой обычной гидроидной медузы северных морей имеет почти шаровидную форму; между наружной (эксумбрелла) и внутренней (субумбрелла) поверхностями колокола находится сильно развитая студенистая-мезоглея. Внизу колокола расположена кольцевая складка (парус), играющая большую роль в реактивном движении организма.

5. *Holopedium* (рис. 4.1, Г).

Встречается в планктоне северных озер, отличается от остальных видов ветвистоусых раков рядом существенных признаков. Все тело животного заключено в большой, диаметром в несколько миллиметров, совершенно прозрачный студенистый шар, образованный разбухшими створками раковины, сброшенными при линьках. Голова очень маленькая, без рострума. Сложный глаз небольшой, глазок присутствует. Антеннулы очень короткие. Антенны, являющиеся органами движения, сильно развиты, у самок одноветвистые, с тремя длинными плавательными щетинками, у самцов двуветвистые. Грудных ног шесть пар. На конце тела находится фурка, образованная двумя изогнутыми фуркальными (каудальными) когтями. Выше фурки по спинной стороне животного расположены две длинные хвостовые щетинки, отходящие от конического выроста.

Жировые включения (*Daphnia* и *Calanus*).

Наиболее обычный способ снижения плотности у гидробионтов - накопление жира. Богаты им ночесветки, радиолярии, ветвистоусые и веслоногие рачки. Жир вместо тяжелого крахмала в качестве запасного питательного вещества откладывается у планктонных водорослей. В качестве примеров рассмотрим жировые капли в теле ветвистоусых и веслоногих раков. У некоторых свободноживущих видов веслоногих раков в переднем отделе тела параллельно кишечнику располагается цилиндрический тонкостенный орган, наполненный жировым веществом. Это так называемый гидростатический орган у *Calanus* проходит в передней своей части над кишечником, а затем постепенно переходит на его левую сторону. При сильном развитии жирового вещества, легко заметного благодаря яркой окраске, гидростатический орган занимает срединное положение в теле организма, оттесняя кишечник вправо. У зрелых самок его передняя часть редуцируется вследствие сильного развития расположенных в этом месте яйцеводов.

Газовые включения.

В качестве наиболее обычных примеров рассматриваются воздушные включения синезеленых водорослей (*Cyanophyceae*) и личинок комаров, относящихся к подсемейству *Chaoborinae* семейства *Culicidae*.

1. *Anabaena*, *Aphanizomenon* и *Nodularia* (рис. 4.2).

Рассмотреть газовые включения синезеленых водорослей (Суанорфусеас). Зарисовать нить *Anabaena* с газовыми вакуолями.

Планктические синезеленые водоросли, относящиеся к семейству Nostocaceae, как, например, *Anabaena*, *Aphanizomenon* и *Nodularia*, являются главнейшими представителями фитопланктона различных пресноводных водоемов (*Anabaena* и *Aphanizomenon*), часто встречаются в массовых количествах, вызывая летом явление цветения воды. Водоросли образуют нити из многочисленных клеток, тесно связанных между собой. Между вегетативными клетками находятся особые пограничные клетки, или гетероцисты, превосходящие обычно величину вегетативных клеток и отличающиеся утолщенностью оболочки и иной окраской, что зависит от исчезновения ассимилирующего пигмента.

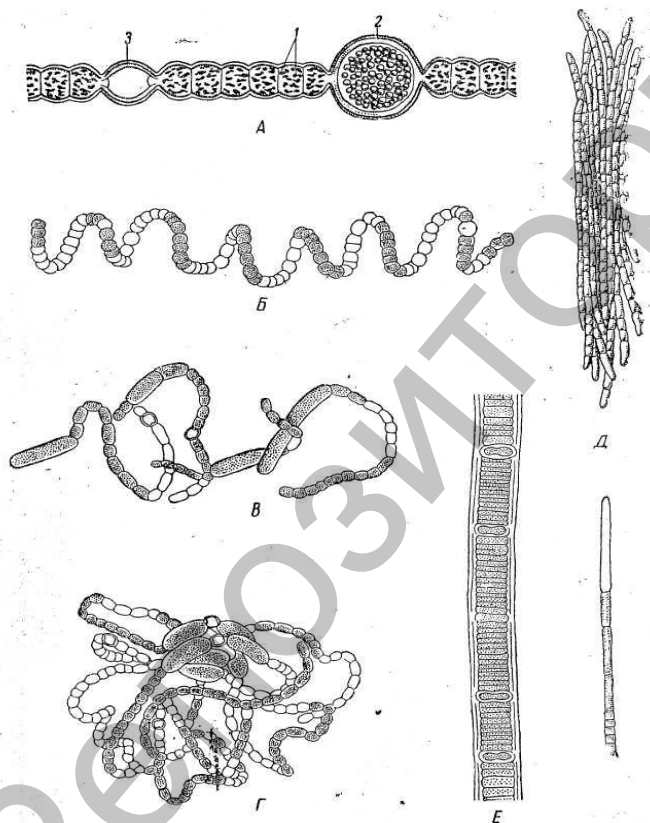


Рис. 4.2. Уменьшение остаточного веса (газовые включения)

А - нить *Anabaena* с газовыми вакуолями (1), спорой (2) и гетероцистой (3); Б - *Anabaena, spiroides*; В - *Anabaena flosaqaae*; Г - *Anabaena letnmevmani*; Д - *Aphanizomenon flosaqaae*, пучок нитей и конец нити при большем увеличении; Е - *Nodularia spumigena*.

Личинка *Chaoborus* (рис. 4.3).

Наряду с газовыми включениями эффективным средством повышения плавучести являются специальные воздушные полости.

Рассмотреть под биноклем личинку Chaoborus crystallinus. Зарисовать внешнее строение, отметить передние и задние трахейные пузыри их значение.

Личинки комаров подсемейства Chaoborinae отличаются от личинок других комаров присутствием двух пар, а у одного вида трех пар трахейных пузырей, являющихся гидростатическим аппаратом. Благодаря этому аппарату личинки держатся в воде в горизонтальном положении, их удельный вес близок к удельному весу воды. Все личинки относятся к числу хищников, питаются дафниями, циклопами, личинками различных комаров и т.п. Среди всех личинок Chaoborinae личинки коретры (*Chaoborus*, прежнее название – *Corethra*) являются наиболее специализированными. Личинки коретры держатся в воде в горизонтальном положении в определенном слое воды благодаря присутствию гидростатического аппарата; их удельный вес почти равен удельному весу воды. При изменении объема трахейных пузырей личинки перемещаются в вертикальном направлении и могут опуститься на дно. Изменение объема трахейных пузырей происходит вследствие диффузии газа из крови в пузыри, или, наоборот, из пузырей в кровь. Некоторое значение для перемещений личинки имеют также покрывающие пузыри пигментные клетки. Если эти клетки расширяются, то, в результате поглощения ими проникающих в воду лучей, трахейные пузыри, нагреваясь, увеличиваются в объеме, удельный вес личинки становится меньше и она поднимается кверху; сокращение пигментных клеток приводит к увеличению удельного веса и опусканию личинки. Можно простым способом показать значение гидростатического аппарата для вертикальных передвижений личинок. Если поместить несколько экземпляров личинок коретры, до этого длительно содержавшихся при комнатной температуре, в более холодную и более теплую воду, то в первом случае личинки поднимутся наверх, их пигментные клетки сожмутся, во втором случае личинки опустятся вниз, их пигментные клетки расширятся.

В темное время суток личинки коретры находятся в воде, при дневном освещении они опускаются на дно и погружаются на глубину нескольких сантиметров в иловые отложения. Во время погружения в ил личинки сгибают на брюшную сторону задний конец тела вместе с хвостовым плавником и анальными папиллами, таким образом, в ил вбуравливается суженный дорсальный выступ, которым теперь оканчивается задний конец тела личинки. Личинки коретры живут в самых разнообразных водоемах, от озер до небольших лесных луж.

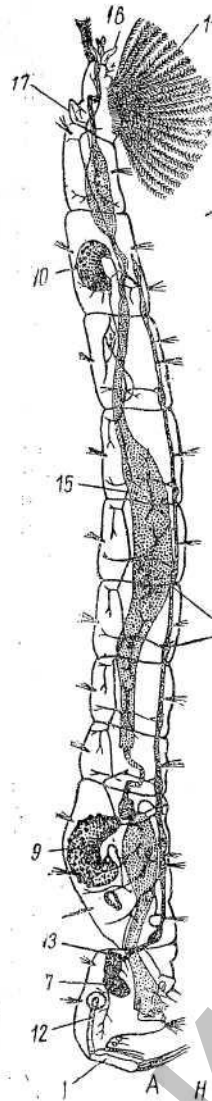


Рис. 4.3. Уменьшение остаточного веса на примере *Chaoborus crystallinus*

1 - антенна, 2 - верхняя губа, 3 - секретаидные волоски, 4 - эпифаринкс, 5 - мандибула, 6 - максилла, 7 - глаз, 8 - глазок, 9 - передние трахейные пузыри, 10 - задние трахейные пузыри, 11 - хвостовой плавник, 12 - зачаток имагинальной антенны, 13 - мозг, 14 - брюшные ганглии, 15 - кишечник, 16 - анальные папиллы, 17 - дорсальный выступ.

Личинк *Mochlonyx* (рис. 4.4)

Рассмотреть и зарисовать строение личинки *Mochlonyx*. Отметить особенности строения, способствующие уменьшению остаточного веса.

Личинки *Mochlonyx culiciformis*, желто-коричневого цвета, отличаются от личинок *Chaoborus* рядом признаков. Голова широкая, на переднем крае находятся широко расставленные антенны, вооруженные на конце четырьмя хватательными щетинками. Верхняя губа представлена четырьмя небольшими согнутыми щетинками, расположенными между основаниями антенн. Хорошо развитый эпифаринкс на конце несет шипы. Мандибулы с зубцами и хватательным веером. Грудной сегмент широкий, с двумя большими трахейными пузырями, вторая пара находится в седьмом брюшном сегменте. На спинной стороне восьмого брюшного сегмента расположен длинный, слабо пигментированный сифон (дыхательная трубка). Хвостовой плавник хо-

рошо развит, анальные папиллы небольшие. У личинки мохлоникса главные трахейные стволы хорошо развиты, но более тонкие, чем у личинок других комаров. Несмотря на присутствие сифона, личинки никогда не поднимаются к поверхности воды, клапанный аппарат на конце сифона не раскрывается, дыхание личинок исключительно кожное. Личинки живут в небольших, преимущественно временных водоемах.

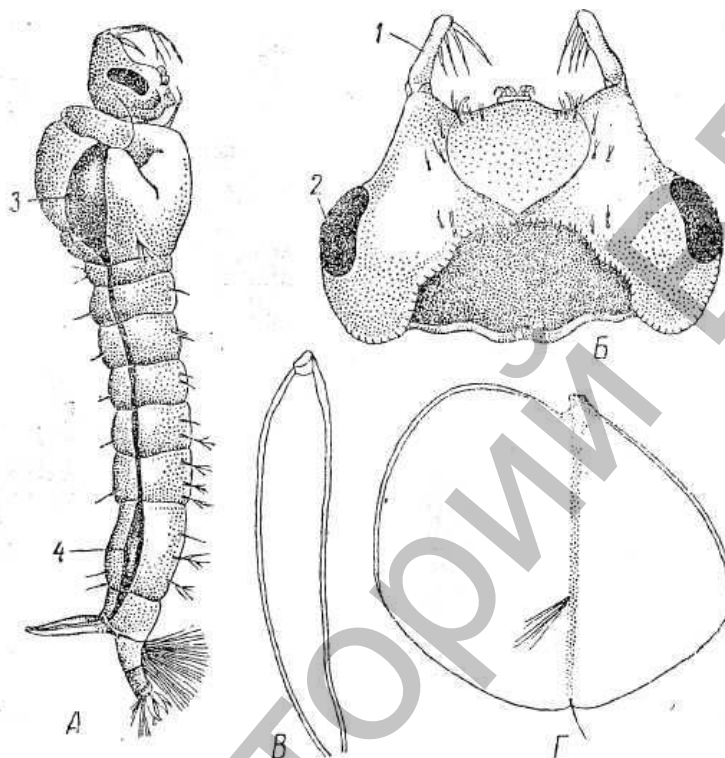


Рис. 4.4. Уменьшение остаточного веса

А - личинка *Mochlonux culiciformis*; В - голова личинки; В, - куколка *Mochlonux culiciformis*, трахейная трубка (В), левый хвостовой плавник (Г): 1 - антенна, 2 - глаз, 3 - передние трахейные пузыри, 4 - задние трахейные пузыри.

II. УВЕЛИЧЕНИЕ СОПРОТИВЛЕНИЯ ФОРМЫ

Чем больше удельная поверхность тела, тем медленнее в результате трения организмы погружаются в воду. Отсюда наиболее характерные черты планктона – малые размеры, уплощение, сильное расчленение тела, образование выростов, шипов, придатков.

Рассмотреть и зарисовать внешний вид Rhizosolenia hebetate и отметить особенности строения, увеличивающие способность организмов к плавучести.

К числу обычных форм планктона морей относятся различные виды *Rhizosolenia*. Цилиндрические, слабо пропитанные кремнеземом клетки имеют игловидную или палочковидную форму благодаря сильному развитию в зоне пояса многочисленных промежуточных пластинок в виде ромбов или трапеций. Створки на концах клетки вытянуты в асимметричные конусы, оканчивающиеся обычно эксцентрично лежа-

щим острием или волоском. Клетки не могут длительное время погружаться в вертикальном направлении, так как благодаря асимметричному строению концов падение их происходит по кривой, поэтому через короткое время диатомеи возвращаются в первоначальное горизонтальное положение. Хроматофоры мелкие, многочисленны.

Обычный вид северных морей *Rhizosolenia hebetata* встречается в двух формах – *f. semispina* (концы створок с небольшим волоском) и *f. hiemalis* (концы створок тупые, без волоска). Массовой формой Азовского и Каспийского морей является *Rhizosolenia calcaravis*. Различные виды *Melosira*, встречающиеся преимущественно в планктоне пресноводных водоемов, относятся, как и виды *Rhizosolenia*, к группе Centricae. В противоположность последним, у которых зона пояска сильно развита, так что клетка получает вид очень высокого цилиндра, у *Melosira* высота отдельной клетки обычно не превышает диаметра створки более чем в два-три раза. Клетки плотно соединены шипиками или студенистой массой в длинные колонии, благодаря чему значительно увеличивается их сопротивление погружению. Все клетки колонии одинакового строения.

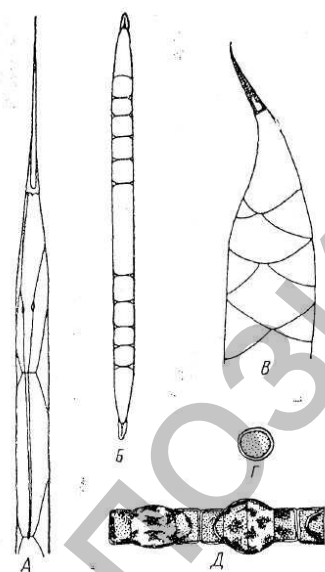


Рис. 4.5. Увеличение сопротивления формы (удлинение одной оси)

А - *Rhizosolenia hebetata* f. *semispina*, конец клетки; Б - *Rhizosolenia hebetata* f. *hiemalis*; В - *Rhizosolenia calcaravis*; Г, Д - *Melosira islandica*, вид со створки (Г) и с пояска (Д).

Рассмотреть и описать особенности строения *Leptodora Rindti* и *Sagitta elegans* *Leptodora* (рис. 4.6)

Лептодора (единственный вид *Leptodora rindti*) по своей организации значительно отличающийся от всех остальных ветвистоусых раков. Тело сильно вытянуто в длину, почти цилиндрической формы, с тонкими покровами, разделено довольно резко на пять сегментов. Первый сегмент образован головой и грудью, остальные входят в состав брюшка (абдомена). Голова сильно вытянутая, на суженном переднем конце находится большой сложный глаз, содержащий не-

сколько сотен омматидиев; глазок отсутствует. Антеннулы, расположенные позади глаза, у самок короткие, у самцов имеют вид длинных, слегка изогнутых щетинок, несущих большое число тонких хитиновых придатков (эстетаски) – органов химического чувства (хеморецепторы). Антенны являются мощным органом движения, внутри них видна сильно развитая мускулатура. Они состоят из большого основного членика и двух четырехчленистых ветвей (эндоподита и экзоподита), несущих большое число длинных плавательных щетинок. Грудные ноги членистые, относятся к типу скелетных конечностей, встречающихся среди ветвистоусых раков только у хищных видов – лептодоры и представителей семейства *Polyphemidae*. Всего имеет шесть пар ног, сближенных между собой и сдвинутых к ротовому отверстию. Своими ногами лептодора захватывает добычу, состоящую главным образом из животных планктона; шипы и щетинки, находящиеся по внутреннему краю ног, облегчают это захватывание.

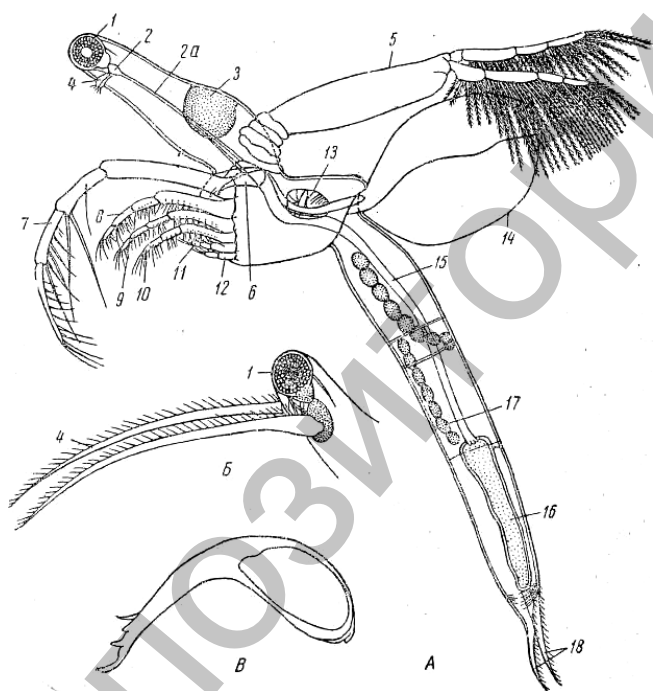


Рис. 4.6. Увеличение сопротивления формы (удлинение одной оси)

Leptodora kindti.

А. 1 - глаз, 2 - головной мозг, 2-а окологлоточные коннективы, -головной щит, 4 - антеннула, 5 - антенна, 6 - мандибула, 7 - 12 - ноги первой - шестой пар, 3 -сердце, 14 - раковина (выводковая камера), 15 - пищевод, 16 - кишечник, 17 -яичник, 18 - каудальные когти.

В спокойном состоянии лептодора держится в горизонтальном положении, неподвижно паря в воде. Относится к числу самых крупных представителей ветвистоусых раков, достигает длины 15–20 мм. Встречаются в озерах и слабо соленых морях.

Стрелки, или сагитты (*Sagitta*), – морские животные, относящиеся к классу щетинкочелюстных (*Chaetognatha*), ведут исключительно планктический образ жизни. В живом состоянии почти совершенно прозрачны, слегка просвечивают лишь мышцы головы и органы размножения; в фиксированном виде животные уплотняются и теряют прозрачность.

Длинное тело делится на три отдела – головной, туловищный и хвостовой (рис. 4.7). На голове находятся темноокрашенные парные глаза и мощно развитый челюстной аппарат, приспособленный к хватанию добычи. Для сохранения положения в воде служат боковые плавники, расположенные по бокам задней части тела, и непарный хвостовой плавник. В состоянии покоя сагитты, находящиеся в горизонтальном положении, медленно опускаются, они немного тяжелее воды. Так как плавники, увеличивающие поверхность тела, находятся только в его задней части, то животное скоро начинает опускаться головой вниз. Несколькими одиночными ударами хвоста сагитта выравнивает положение тела.

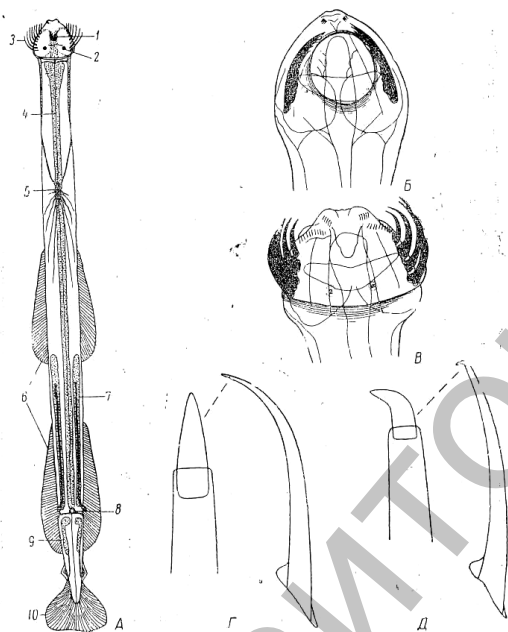


Рис. 4.7. Увеличение сопротивления формы (удлинение одной оси)

A - *Sagitta elegans*; Б, В - голова *Sagitta*, закрытая кожной складкой (Б) и со сдвинутой кожной складкой (В); Г, Д - челюстные щетинки *Sagitta elegans* (Г) и *Eukrohnia hamata* (Д): 1-ротовое отверстие, 2-глаз, 3-челюстные щетинки, 4-кишечник 5-брюшной ганглий; 6-боковые плавники, 7-яичник, 8-анальное отверстие, 9 - семенник, 10 - хвостовой плавник.

Удлинение двух осей

В качестве примеров рассматриваются представители диатомей (*Coscinodiscus*, *Asterionella*, *Tabellaria*) и зеленых водорослей (*Pediastrum*).

1. *Coscinodiscus* и *Cyclotella* (рис. 4.8, А - 3)

Виды *Coscinodiscus* встречаются почти исключительно в морях, нередко в очень больших количествах; в пресноводных водоемах они заменяются близкими по строению видами *Cyclotella*. Обычно одиночные клетки *Coscinodiscus* имеют вид плоских дисков или низких цилиндров, по расположению створок в точности соответствуют чашкам Петри. При рассматривании со стороны створки имеют вид кружков с сетчатой или ячеистой скульптурой, образованной радиальными или тангентальными рядами кружочков или мелких точек. Со стороны пояска имеют вид сглаженных на углах прямоугольников, без скульптуры, часто с промежуточными кольцами. Мелкие хроматофоры многочисленны.

2. *Asterionella* (рис. 4.8, И)

К числу самых распространенных диатомей наших пресноводных водоемов относятся колониальные *Asterionella*, входящие в группу *Pennatae*. Удлиненные клетки, лишённые промежуточных пластинок, соединены своими утолщенными концами в характерного вида звездчатую колонию. Ранее считали, что они связаны также слизистым веществом, однако последующие наблюдения этого не подтвердили.

Два вида *Asterionella* различаются между собой по способу соединения клеток в колонии. Клетки *A. gracillima* соприкасаются только в одной точке, а у *A. formosa* - небольшими плоскостями.

3. *Tabellaria* (рис. 4.8, К)

Клетки *Tabellaria fenestrata*, единственного планктического вида этого рода, соединены своими углами в зигзагообразные (*var. intermedia*) или звездчатые (*var. asterionelloides*) колонии. При рассмотрении с пояска имеют вид табличек с четырьмя и более промежуточными пластинками, со створки - линейные, с небольшими расширениями в середине и по концам.

4. *Pediastrum* (рис. 4.8, Л-О)

Педиастры (*Pediastrum*), относящиеся к зеленым водорослям, к классу *Chlorococcineae* (= *Protococcineae*), часто встречаются в планктоне озер и прудов. Образуют пластинчатые колонии (ценобии) из многогранных клеток, расположенных в одной плоскости. Число клеток обычно колеблется от 32 до 64, но бывает и меньше и больше. Краевые клетки отличаются от срединных присутствием одного или нескольких выростов. Срединные клетки плотно соединены между собой или разделены промежутками. Хроматофоры зеленого цвета, пластинчатые, реже рассеченные, с одним пиреноидом. Размножение происходит путем образования зооспор.

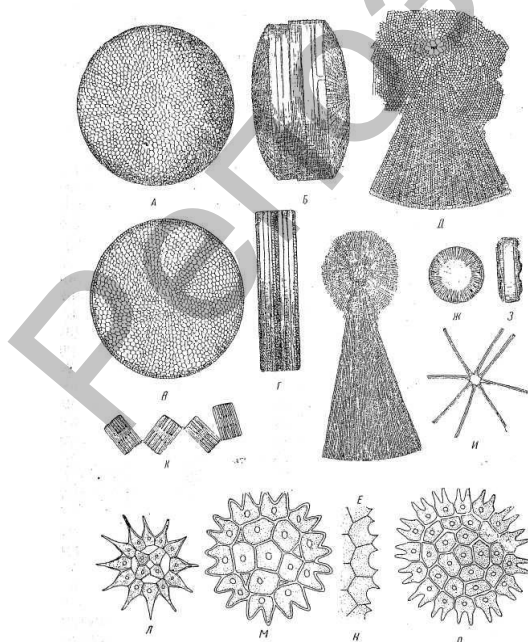


Рис. 4.8. Увеличение сопротивления формы (удлинение двух осей)

А, Б - *Coscinodiscus oculus iridis*, вид со створки (А) и с пояска (Б); В, Г - *Coscinodiscus radiatus*, вид со створки (В) и с пояска (Г); Д - *Coscinodiscus centralis*, часть створки; Е - *Coscinodiscus concinnus*, часть створки; Ж, З - *Cyclotella comta*, вид со створки (Ж) и с пояска (З); И - *Asterionella formosa*, колония; К - *Tabellaria fenestrata*, колония; Л - *Pediastrum simplex*; М - *Pediastrum duplex*; Н - *Pediastrum angulosum*, часть колонии; О - *Pediastrum boryanum*.

Образование выростов

Задание. Рассмотреть и зарисовать особенности строения, обуславливающие сопротивление формы для следующих представителей планктона: а) фитопланктон: представители диатомей (*Chaetoceros*); перидиней (*Ceratium*). Б) зоопланктон: ветвистоусых раков (*Bythotrephes*); десятиногих раков (личинка *Porcellana*).

1. *Chaetoceros* (рис. 4.9)

Различные виды *Chaetoceros*, относящиеся к группе Centricae, широко распространены в морях, являются массовыми формами, вызывающими весеннюю вспышку фитопланктона.

Наиболее характерным признаком всех видов *Chaetoceros* является присутствие длинных щетинок, расположенных попарно у краев створок; при помощи этих щетинок клетки соединены в длинные колонии, имеющие вид цепочек. Щетинки, значительно увеличивающие трение организма о воду, могут быть сплошными или полыми, гладкими или с шипиками; к концу обычно утончаются. Расположены они чаще всего в одной плоскости под тупым или острым углом к длинной оси колонии, но могут быть прижатыми к ней или распростертыми в разные стороны. У некоторых видов щетинки, отходящие от концов колонии, отличаются по форме от остальных. Промежутки между клетками могут быть самой разнообразной формы – круглые, овальные, прямоугольные и т.д.

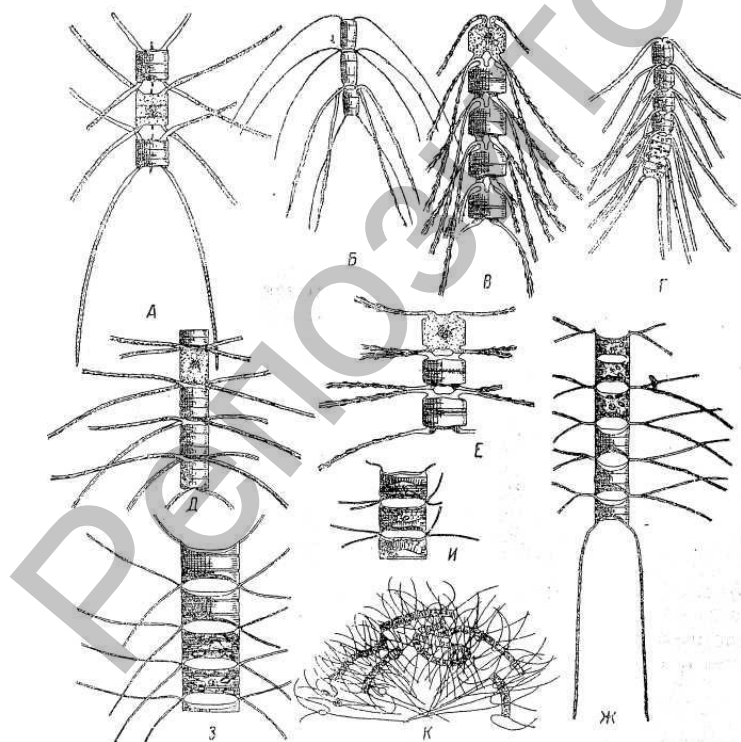


Рис. 4.9. Увеличение сопротивления формы (образование выростов)

А - *Chaetoceros ailanticus*; Б - *Chaetoceros compressus*; В - *Chaetoceros concavicornis*; Г - *Chaetoceros convolutus*; Д - *Chaetoceros densus*; Е - *Chaetoceros borcallis*; Ж - *Chaetoceros decliensis*; З - *Chaetoceros mitra*; И - *Chaetoceros subsecundus*; К - *Chaetoceros soclalis*.

2. *Ceratium* (рис. 4.10)

Перидиней (*Peridineae* или *Dinoflagellata*) относятся к числу наиболее распространенных форм фитопланктона, уступая в этом отно-

шении только диатомеям. Обитают преимущественно в морях, в пресноводных водоемах встречается относительно небольшое число видов.

К числу самых обыкновенных представителей перидииней относятся различные виды цератиумов (*Ceratium*), обитающие почти исключительно в морях; в пресных водах встречаются только два вида, из которых *Ceratium hirundinella* относится к числу самых обычных компонентов пресноводного планктона. Все цератиумы характеризуются присутствием больших длинных выростов, называемых рогами. На верхней половине тела находится только один апикальный рог, на нижней половине в большинстве случаев два антапикальных рога. Поперечная борозда резко выражена, продольная борозда широкая. Поверхность панциря покрыта мелкими шипами или морщинистая.

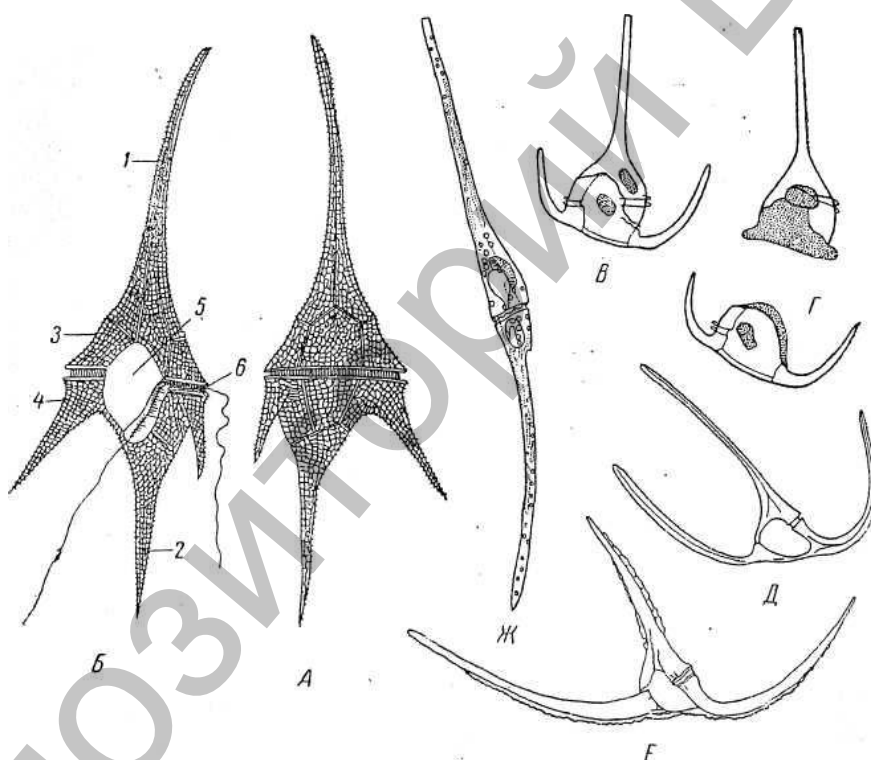


Рис. 10. Увеличение сопротивления формы (образование выростов)
 А, Б - *Ceratium hirundinella*, со спинной стороны (А) и с брюшной стороны (Б); В, Г - *Ceratium tripos*, в начале деления (В) и после расхождения половин клетки (Г); Д - *Ceratium longipes*; Е - *Ceratium arcticum*; Ж - *Ceratium fusus*: 1 - апикальный рог, 2 - антапикальный рог, 3 - эпитека, 4 - гипотека, 5 - продольная борозда, 6 - поперечная борозда

3. *Bythotrephes* (рис. 4.11)

Bythotrephes относится к семейству Polyphemidae. Представители этого семейства отличаются от остальных ветвистоусых раков рядом существенных признаков. Карапакс (раковина) сильно редуцирован, не покрывает всего тела, а защищает лишь находящуюся внутри него выводковую камеру и по краям полностью прирастает к спинной сто-

роне тела. *Bythotrephes* относится к числу самых крупных видов, достигает в длину 10 мм обитает, главным образом, в северных районах, в озерах и небольших водоемах.

Самым характерным признаком *Bythotrephes* является присутствие длинного хвостового шипа, в несколько раз превышающего длину тела. В нормальном положении этот шип расположен горизонтально, поэтому сильно увеличивает сопротивление, оказываемое водой при погружении организма. Хвостовой шип битотрефеса гомологичен тому небольшому выросту, на котором у всех остальных видов кладоцер сидят хвостовые щетинки.

5. Личинки *Porcellana* (рис. 4.12, Б)

Личинки краба *Porcellana*, встречающегося у нас в Черном море, ведут планктический образ жизни. Наиболее отличительной чертой служит присутствие длинного роstralного выроста, в два раза превосходящего длину тела; задние углы карапакса вытянуты в длинные выросты. Рострум и выросты карапакса представляют большое сопротивление погружению в воде, тонкие покровы также, облегчают плавание личинки.

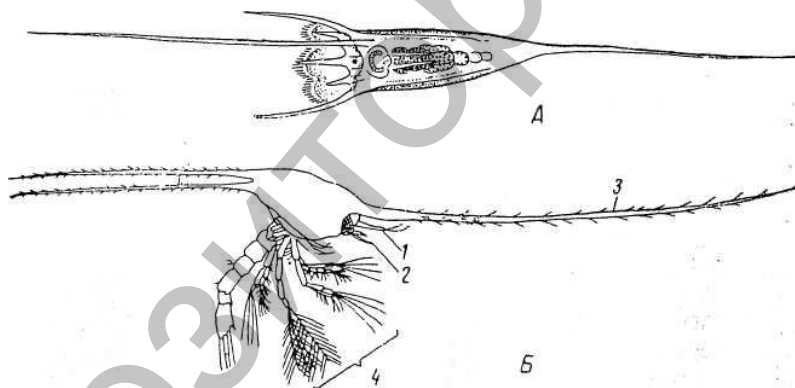


Рис. 4.12. Увеличение сопротивления формы.

А - *Notholca longispina*; Б - личинка краба *Porcellana*:

1 - антеннула, 2 - антенна, 3 - рострум, 4 - максиллярные ноги

Контроль по Модулю 3: тест

1. *Миграции, направленные из открытого моря к его берегам называются:* а) инвертированными; б) прямыми; в) катадромными; г) анадромными.
2. *Голопланктон это:* а) организмы, обитающие в толще воды только на каком-то отрезке своего активного существования, а остальную часть жизни, ведущие иной образ жизни; б) организмы, которые всю активную жизнь проводят в толще воды и только покоящиеся стадии могут находиться на дне; в) оба ответа правильные; г) нет правильного ответа.
3. *Наибольшие показатели первичной продуктивности в Мировом океане характерны для:* а) открытых районов (океаническая зона); б) неретической зоны; в) зоны апвеллинга; г) придонных глубинных слоев воды.
4. *Выбрать лишнее высказывание: величина вторичной продукции в водной среде выражается:* а) в единицах сырой или сухой массы; б) в кДж; в) в количестве образующихся экскрементов; г) в количестве образующихся белков, жиров и углеводах.
5. *Размеры макрозообентоса:* а) менее 2 мм; б) более 5 мм; в) 2-4 мм; г) более 2 см
Скляночный метод используется для определения: а) первичной продукции; б) вторичной продукции; в) солености воды; г) численности гидробионтов.
6. *«Объемный метод» расчета биомассы планктона это:* а) расчет биомассы в камере Нажжота; б) использование расчетных таблиц, в которых приведена «сухая» масса каждой стадии развития организмов; в) отождествление формы клеток водоросли с определенной геометрической фигурой с применением математических формул; г) вычисление индекса Жаккара.
7. *Сравнение видового разнообразия двух гидробиоценозов производят используя:* а) индекс доминирования Симпсона; б) индекс Шеннона; в) индекс Серенсена; г) визуальный метод.
8. *Миграции, при которых животные сосредотачиваются у поверхности днем и держатся на глубине ночью, называются:* а) сумеречными; б) прямыми; в) инвертированными; г) смешанными.
9. *Стагнофильные сообщества это:* а) сообщества, приспособленные к условиям замедленного течения; б) сообщества, приспособленные к условиям проточности; в) сообщества льдов; г) сообщества талых вод.
10. *Организмы, обитающие на поверхности грунта озера это:* а) эндобентос; б) макробентос; в) микробентос; г) эпибентос.
11. *К гипонейстону относятся:* а) организмы, населяющие верхний слой воды толщиной 5 см; б) организмы, обитающие в толще грунта; в) обитатели пелагиали; г) обитатели верхней стороны пленки натяжения.
12. *Мезопланктон - это организмы размером:* а) менее 0,05 мм; б) от 1 до 10 мм; в) более 1 м; г) от 0,05 до 1 мм.
13. *Гидатофиты - это:* а) погруженные в воду макрофиты; б) воздушно-водные макрофиты; в) организмы бентоса; г) организмы фитобентоса.
14. *Онфауна это организмы:* а) бентоса, живущие на поверхности грунта; б) перифитона; в) бентоса, обитающие на поверхности твердых субстратов (камни); г) плейстона.
15. *Качественный и количественный состав бентоса беднее:* а) в пресных водоемах; б) в морских водоемах; в) ответы а, б правильные; г) нет правильных ответов.

16. *Планктон озер*: а) криопланктон; б) лимнопланктон; в) потамопланктон; г) реопланктон.

17. *Явление «хоминга», характерное для бентосных организмов – это*: а) способность к горизонтальным и вертикальным миграциям; б) приспособленность к обитанию на поверхностной пленке натяжения воды; в) возвращение в место постоянного обитания; г) отсутствие конечностей.

18. *Камера Богорова используется для подсчета*: а) форменных элементов; б) численности фитопланктона; в) численности зоопланктона; г) численности бентоса.

19. *Сбор бентоса производят с помощью*: а) планктонной сети; б) батометра; в) дночерпателя; г) без использования каких-либо приспособлений.

20. *Растения II пояса (концентрической зоны) литорали озер*: а) перистолистник и водяной лютик; б) кувшинки, кубышки, рдесты; в) водяной мох фонтиналис; г) тростник, камыш, стрелолист.

21. *Талассопланктон – это организмы планктона, обитающие*: а) в морях; б) в озерах; в) в реках; г) в прудах.

22. *Выберите пример организма, относящегося к меропланктону*: а) дафнии; б) коловратки; в) трохофора (личинка многощетинковых червей полихет); г) циклопы.

23. *Выберите группу организмов, относящихся к зоопланктону*: а) дафнии; б) рыбы; в) диатомовые водоросли; г) бактерии.

24. *Выберите группу организмов, относящихся к фитопланктону*: а) дафнии; б) рыбы; в) диатомовые водоросли; г) моллюски.

МОДУЛЬ 4. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ И ПУТИ УПРАВЛЕНИЯ ВОДНЫМИ РЕСУРСАМИ

ЛЕКЦИЯ 10. Особенности функционирования водных экосистем в условиях антропогенного стресса

1. Эвтрофирование водоемов: причины и последствия.
2. Химическое загрязнение вод и его влияние на гидробионтов.

1. Эвтрофирование водоемов: причины и последствия

Эвтрофикация заключается в обогащении воды биогенными элементами, особенно азотом и фосфором, вследствие чего возрастает первичная продукция органического вещества благодаря интенсификации фотосинтеза водорослей и высших водных растений.

Под *антропогенной эвтрофикацией* понимают связанное с деятельностью человека повышение уровня трофии водоемов, возникающее при некоторых условиях в результате избыточного поступления в них биогенов (азота, фосфора) и сопровождающееся характерным комплексом изменения экосистем. Наиболее существенные из них – ухудшение кислородного режима, возникновение и усиление контрастности послойного распределения биохимических процессов с обособлением верхней трофогенной области и глубинной трофолитической; соответственным образом распределяются окислительно-восстановительные условия и наиболее связанные с химическими реакциями концентрации кислорода, карбонатов, водородных ионов, биогенов. По источникам поступления биогенов можно выделить три типа антропогенной эвтрофикации: *урбогенную*, возникающую вследствие сброса неочищенных от соединений фосфора и азота городских сточных вод; *агрогенную*, причиной которой является вымывание грунтовыми водами и дождевыми смывами минеральных удобрений с сельскохозяйственных угодий; *зоогенную*, к которой приводит загрязнение водоемов стоками животноводческих ферм или многократный водопой и купание больших стад скота.

Для оценки степени эвтрофикации водоемов используют биологические, химические и физические показатели, различные для поверхностных и глубинных вод.

Для *эпилимниона* это видовой состав, численность, биомасса и продукция водорослей, численность бактерий, в частности сапрофитных, видовой состав и степень развития макрофитов, сумма фосфор-

содержащих компонентов в начале весенней циркуляции, активность фосфатазы и нитрогеназы.

Для гипolimниона это прежде всего содержание кислорода в воде к концу летней стагнации, БПК, выделение CO_2 , накопление фосфора и растворенных соединений азота, образование метана и сероводорода в донных отложениях.

Основная причина эвтрофикации – избыточное накопление биогенов: фосфора и азота, значительно реже углерода, кремния и некоторых других. Большее значение имеет фосфор, реже лимитирует развитие автотрофов азот, что в значительной мере связано со способностью многих бактерий и цианобактерий к его фиксации. Источники поступления агентов эвтрофирования: естественное вымывание питательных веществ из почвы и выветривание пород; сбросы частично очищенных или неочищенных бытовых сточных вод, содержащих органические соединения азота и фосфора, нитраты и фосфаты; смыв неорганических удобрений, содержащих нитраты и фосфаты; смыв сферм навоза, содержащего органические соединения азота и фосфора, нитраты, фосфаты и аммиак; смывы с нарушенных территорий (шахты, отвалы, стройки); сбросы детергентов, содержащих фосфаты.

При эвтрофировании водная экосистема последовательно проходит несколько стадий. Сначала происходит накопление минеральных солей азота и/или фосфора в воде. Эта стадия, как правило, непродолжительна, т.к. поступающий лимитирующий элемент немедленно вовлекается в кругооборот и наступает стадия интенсивного развития водорослей в эпилимнионе. Нарастает биомасса фитопланктона, увеличивается мутность воды, повышается концентрация кислорода в верхних слоях воды. Затем наступает стадия отмирания водорослей, происходят аэробная деградация детрита, образование хемоклина. Интенсивно отлагаются донные илы с повышенным содержанием органики. Отмечаются изменения зооценоза (замещение лососевых рыб карповыми). Наконец, наступает полное исчезновение кислорода в глубинных слоях и начинается анаэробное брожение. Характерно образование сероводорода, сероорганических соединений и аммиака.

«Цветение» воды как гидробиологический процесс, обусловленный эвтрофикацией. В наибольшей степени антропогенной эвтрофикации подвергаются континентальные водоемы, в частности озера, реки и водохранилища, но она отчетливо прослеживается и в морях. В континентальных водоемах наибольшее значение в развитии фитопланктона до уровня «цветения» воды имеют синезеленые водоросли, в первую очередь виды родов: *Microcystis*, *Aphanizomenon* и *Anabaena*. В морях вследствие массового развития водорослей наблюдаются «красные приливы». Причиной их возникновения являются водоросли родов *Prymnesium* (золотистые) и *Cochlodinium* (динофитовые). Раз-

личают разные степени «цветения» воды в зависимости от количества образующейся биомассы: в пределах 0,5–0,9 мг/дм³ – слабое «цветение»; 1,0–9,9 мг/дм³ – умеренное; 10–99,9 мг/дм³ – интенсивное; «гиперцветение» когда биомасса превышает более 100 мг/дм³.

Во время массового развития цианобактерий образуются характерные «пятна цветения» – сложные альго-бактериальные образования, в которых протекают преимущественно деструкционные процессы разложения биомассы. В пятнах цветения различают отдельные зоны: планктонную, где клетки находятся во взвешенном состоянии; гипонейстонную, представленную кашицеобразной массой клеток; и деструктивную – грязную пенистую массу на самой поверхности центральной части пятна.

Последствия эвтрофикации. В результате антропогенной эвтрофикации повышается скорость новообразования органического вещества, продукция преобладает над деструкцией и биомасса экосистемы возрастает. Подобный процесс может происходить в результате естественной сукцессии водоемов, но в этом случае темп изменений неизмеримо ниже. Критерий скорости – один из самых надежных при диагностике антропогенной эвтрофикации, развитие которой измеряется не столетиями, что наиболее обычно для естественного процесса, а годами или десятками лет.

Негативные последствия антропогенной эвтрофикации: 1. Увеличение зарастаний прибрежных мелководий. 2. Ухудшение атмосферной аэрации воды. 3. Заморы рыб за счет засорения жабр, кислородного дефицита, отравления токсинами. 4. Пятна цветения – концентраты радионуклидов. 5. Ухудшение питьевых качеств воды. 6. Ухудшение возможностей рекреационного использования берегов.

Меры по предотвращению цветения.

1. Физические методы: методы механического изъятия скоплений водорослей; удаление ила и богатых биогенами вод гипolimниона; дополнительная аэрация вод; предупреждение избыточного поступления биогенов (перехват биогенов с сельскохозяйственных угодий посредством устройства дренажной кольцевой системы; обустройство прибрежной полосы, ее облесение).

2. Химические методы: внесение в водоем препаратов, подавляющих первичное продуцирование.

3. Биологические методы: альголизация водоема представителями зеленых водорослей (штаммы *Chlorella vulgaris*), зарыбление растительноядными рыбами.

2. Химическое загрязнение вод и его влияние на гидробионтов

Из загрязняющих веществ наибольшее значение для водных экосистем имеют нефть и продукты ее переработки, пестициды, соединения тяжелых металлов, детергенты, антисептики. Чрезвычайно опасным стало загрязнение водоемов различными продуктами радиоактивного распада – *радионуклидами*, или *радиоизотопами*. Значительную роль в загрязнении водоемов играют бытовые стоки, лесосплав, отходы деревообрабатывающей промышленности, пластики и многие другие загрязнения, не относящиеся к токсическим, но ухудшающие среду гидробионтов (снижение концентрации кислорода, уменьшение прозрачности воды, выпадение взвеси на дно и др.).

Радионуклиды. В водоемах наиболее опасны для гидробионтов и часто встречаются радиоизотопы стронция, иттрия, цезия, циркония, ниобия. Радионуклиды, поступающие в водные объекты, накапливаются во взвешенных веществах, поверхностном слое и донных отложениях (значительнее, чем в толще воды), живых организмах, переносятся на большие расстояния от источника поступления и создают новые зоны радиоактивного загрязнения. Донные отложения часто представляют собой очень неоднородную геохимическую системы, которая способна в одних условиях накапливать и прочно фиксировать радиоактивные вещества под слоем осадочного материала, а в других – являться устойчивым источником вторичного загрязнения водной экосистемы. Поэтому гидробионты, ведущие донный или придонный образ жизни, страдают от радиоактивных загрязнений больше, чем пелагические. В зависимости от интенсивности облучения ионизирующая радиация может оказывать на гидробионтов стимулирующее, угнетающее или летальное воздействие. Как правило, радиочувствительность с повышением уровня организации гидробионтов возрастает. Наиболее выносливы бактерии; некоторые из них (например, *Pseudomonas*) живут в воде, охлаждающей атомные реакторы при величине облучения до 1 млн. рентген. Растения обычно устойчивее животных. Доза радиации, вызывающая гибель 50% облученных организмов за 30 дней ($LD_{50/30}$), для водных растений обычно равна 0,1–5 кГр, для беспозвоночных – 0,01–2 кГр, для рыб – 5–40 Гр, для млекопитающих – 2–5 Гр. При высоких температурах радиочувствительность рыб возрастает.

Наблюдается известная избирательность в накоплении отдельных радиоизотопов различными гидробионтами. Например, цезий-137 наиболее энергично накапливают бурые и красные водоросли, стронций-90 – радиолярии, бурые водоросли и кости рыб, радиоизотопы иттрия – ракообразные и икра рыб, церий-114 – актинии. Часто отмечается характерная локализация отдельных радионуклидов в различных тканях. Так, радиоактивные стронций и кальций накапливаются

преимущественно (до 90%) в скелете, цезий-137 – главным образом в мышцах и мягких тканях, кобальт-60 – в печени и почках.

Нефть. Загрязнение водоемов нефтью и различными продуктами ее переработки (бензин, керосин, соляровое масло, мазут и др.) происходит главным образом при транспортировке жидкого топлива и повреждениях нефтепроводов, работе флота, подводных бурениях нефтяных скважин, в результате сбросов стоков нефтеперерабатывающих предприятий, смыва нефтепродуктов, загрязняющих сушу.

Среднее содержание нефти в пелагиали Мирового океана достигает 10–20 мкг/л. Заметно выше оно в континентальных водоемах. Особую форму нефтяного загрязнения представляют мелкие комочки, в огромном количестве плавающие в толще воды. Комочки становятся субстратом, на котором обильно поселяются бактерии, простейшие и другие организмы, образующие своеобразное перифитонное сообщество.

Образуя на поверхности воды пленку, нефть нарушает дыхание гидробионтов, так как препятствует проникновению кислорода в толщу воды. Растворяющиеся в воде фракции нефти остро токсичны для подавляющего большинства гидробионтов. Опускающиеся на дно тяжелые фракции склеивают частицы грунта. При сильном загрязнении образуются зоны, практически лишенные жизни, если не считать развивающихся здесь в большом количестве нефтеокисляющих бактерий.

Личинки рыб примерно на порядок устойчивее икры, взрослые рыбы выдерживают еще более высокие концентрации. Сравнительно устойчивы к нефтяному загрязнению многие донные животные (мидии, мраморные крабы, раки-отшельники и др.), выдерживающие концентрации до 10^{-3} – 10^{-4} мг/л. Мидии, фильтруя морскую воду, освобождают ее от эмульгированной нефти, переводя последнюю в комочки псевдофекалий.

Острая токсичность нефти и ее продуктов связана с тем, что углеводороды легко смачивают поверхность гидробионтов и, проникая внутрь, растворяют липоидные фракции клеточных оболочек и мембран, разрыхляют их, изменяют их проницаемость. Разрушая липопротеидные комплексы, входящие в состав клеток, углеводороды изменяют физико-химическое состояние цитоплазмы и нарушают упорядоченность биохимических процессов. Имеются данные о резком воздействии нефти и ее продуктов на генетический аппарат гидробионтов, в частности на содержание в клетках РНК и ДНК.

Пестициды. К пестицидам относят многие тысячи химических препаратов, синтезированных для борьбы с вредными животными и растениями. По назначению их подразделяют на инсектициды, акарициды, нематоциды, моллюскоциды, ихтиоциды, альгициды, гербициды и некоторые другие. По химическому составу различают хлорорганические (ДДТ, гексахлоран, альдрин, эндрин и др.) и фосфорорга-

нические (метафос, хлорофос, карбофос), Хлорорганические пестициды малорастворимы в воде и хорошо в жирах, липидах, восках и поэтому накапливаются в жировой ткани, печени, почках и мозге водных животных. Период полураспада этих пестицидов более 10 лет. Попав в организм, они долго удерживаются в нем. Фосфорорганические пестициды в организмах не накапливаются, быстро разлагаясь под действием внутриклеточных эстераз.

Пестициды попадают в водоемы с поверхностным стоком, из атмосферы, особенно при опылении полей с самолетов с большей высоты и в ветреную погоду, при обработке водоемов различными препаратами с целью уничтожения вредных гидробионтов и другими путями. Среднее содержание пестицидов в пелагиали Мирового океана достигает 10–20 нг/л. Заметно выше оно в континентальных водоемах.

Из отдельных пестицидов особенно опасны хлорорганические соединения из-за их устойчивости и разнообразных эффектов воздействия (токсический, мутагенный, канцерогенный). Рыбы эвтрофных водоемов устойчивее к действию пестицидов, чем представители ихтиофауны более холодных и чистых вод. Заметно чувствительнее к действию пестицидов беспозвоночные. Хлорорганические пестициды хорошо растворяются в нефти и ее продуктах, загрязняющих воду, вследствие чего становятся еще более опасными.

Заметно токсичнее хлорорганических фосфорорганические пестициды. С повышением температуры токсический эффект пестицидов возрастает.

Внутри организмов пестициды в основном попадают через тонкие поверхности, в частности через жабры и другие органы дыхания. Механизм действия различных пестицидов в зависимости от их химической природы крайне многообразен: угнетение фотосинтеза растений и дыхания животных в результате блокирования реакций с переносом электронов, нарушение обмена через мембраны, ингибирование синтеза белка и хитина, нарушение функций нервной системы. При воздействии пестицидов на гидробионты наблюдается характерная фазность; после возбуждения следуют депрессия и гибель.

Тяжелые металлы. Среди тяжелых металлов наибольшую роль в загрязнении водоемов играют ртуть, свинец, олово, кадмий, хром, медь, цинк. Попадают они в водоемы с промышленными стоками, из атмосферы (например, свинец выхлопных газов автомобилей), из лакокрасочных покрытий, защищающих суда от обрастания, и некоторыми другими путями. Токсичность отдельных соединений сильно колеблется и неодинакова для разных гидробионтов. В организм водных животных металлы попадают в основном с пищей; меньшее значение имеет непосредственное проникновение через поверхность тела - путь, характерный для водных растений. Токсичность металлов за-

висит не только от их концентрации и продолжительности действия. Большую роль играют температура, насыщенность воды кислородом, синергизм и антагонизм ионов, жесткость воды и другие факторы.

Наиболее опасное действие тяжелых металлов отравление системы ферментов. Например, ртуть, медь и серебро, имея высокое сродство с амино- и сульфогидрильными группами, блокируют многие реакции. Опасность тяжелых металлов как загрязнителей усугубляется тем, что они устойчивы к разрушению в течение многих лет, быстро накапливаются в гидробионтах и, обладая в сульфидной форме большой стабильностью, очень медленно выводятся из организмов.

Лекция 11. Самоочищение и восстановление водоемов

Факторы самоочищения водоемов можно условно разделить на три группы: физические, химические и биологические.

К физическим факторам самоочищения водоемов относятся: растворение и разбавление загрязняющих веществ (ЗВ), вынос на берег, вынос в сопредельные водоемы и водотоки, сорбция ЗВ взвешенными частицами с последующей седиментацией; сорбция ЗВ донными осадками, испарение.

К химическим факторам самоочищения водоемов относятся: процессы гидролиза, фотохимические превращения, редокс-каталитические превращения, превращения с участием свободных радикалов, уменьшение токсичности ЗВ в результате связывания с растворенными органическими веществами, химическое окисление ЗВ с участием кислорода.

К биологическим факторам самоочищения водоемов относятся: выделение кислорода, который окисляет ЗВ; сорбция и накопление гидробионтами загрязняющих веществ и биогенов; биотрансформация загрязняющих веществ; внеклеточная ферментативная трансформация загрязняющих веществ; удаление взвешенных частиц из воды в результате фильтрации; удаление загрязняющих веществ из столба воды в результате сорбции пеллетами; выделение в воду органических веществ, которые служат фотосенсибилизаторами фотолиза загрязняющих веществ; выделение в воду органических веществ, с которыми связываются загрязняющие вещества с образованием менее токсичных комплексов; выделение в воду веществ, которые участвуют в свободно-радикальных и редокс-каталитических механизмах разрушения загрязняющих веществ; предотвращение или замедление выхода биогазов и загрязняющих веществ из донных осадков в воду, аккумуляция биогенов и загрязняющих веществ бентосными организмами; повышение содержания органического вещества в донных осад-

ках, что повышает связывание донными осадками поллютантов; выделение соединений азота и фосфора в воду (рециклинг элементов), что способствует росту фототрофных организмов, выделяющих кислород; вынос углерода, азота, фосфора из водной экосистемы благодаря вылету водных насекомых, выходу из воды амфибий, питанию рыбадных птиц; биотрансформация и сорбция ЗВ в почве – при поливе земель загрязненными водами; регуляция численности и активности организмов-участников процессов очищения воды.

Физические и химические процессы самоочищения воды нередко регулируются биотическими факторами или существенно зависят от них. Биотические факторы находятся в центре всей системы самоочищения воды.

К основным **функциональным блокам системы самоочищения водных экосистем** относят: 1) блок фильтрационной активности («фильтры»); 2) блок механизмов переноса, перекачивания химических веществ из одной среды в другую, иными словами, «насосы» в составе механизмов самоочищения водных экосистем; 3) блок расщепления молекул загрязняющих веществ («мельницы», перемалывающие загрязняющие вещества). В совокупности они охватывают значительную часть общего гидробиологического механизма самоочищения водных экосистем.

Фильтры. Выделяют четыре фильтрующие системы: а) совокупность беспозвоночных гидробионтов-фильтраторов. Скорость фильтрации у некоторых групп гидробионтов (асцидии, усоногие раки, мшанки, иглокожие, двусторчатые моллюски, гастроподы, полихеты, губки) нередко составляет от 1 до 8.8 л/ч в расчете на 1 г обеззоленной сухой массы тела; б) пояс прибрежных макрофитов, который задерживает часть биогенов и загрязняющих веществ, поступающих в экосистему с прилегающей территории; в) бентос, задерживающий и поглощающий часть биогенов, мигрирующих на границе раздела вода/донные осадки; г) микроорганизмы, сорбированные на взвешенных частицах, которые перемещаются относительно водной массы вследствие гравитационного оседания частиц: в результате микроорганизмы извлекают из воды растворенные органические вещества и биогены.

Насосы. Следующие функциональные системы способствуют перемещению веществ из одного участка в другой: а) блок процессов, действующих как насос, способствующий перемещению части поллютантов из водной толщи в осадки (такие процессы, как седиментация, сорбция); б) блок процессов, действующих как функциональный насос, способствующий перемещению части поллютантов из водной толщи в атмосферу (испарение); в) блок процессов, действующих как функциональный насос, способствующий перемещению части биогенов из воды на территорию окружающих наземных экосистем (сово-

купность миграционных процессов в связи с вылетом имаго тех насекомых, у которых личиночная стадия проходит в воде); г) аналогичный блок процессов – перемещение части биогенов из воды на территорию окружающих наземных экосистем благодаря жизнедеятельности тех видов птиц, которые питаются гидробионтами, изымая биомассу из водной экосистемы, но гнездятся на территории, окружающей водоем или водоток; д) блок процессов перемещения части биогенов из воды на территорию береговых экосистем благодаря выходу из водоема земноводных, начальные стадии онтогенеза которых проходят в воде.

Мельницы – это функциональные системы, которые разрушают избыток органических веществ и расщепляют загрязняющие вещества: а) молекулярная мельница внутриклеточных ферментативных процессов; б) мельница внеклеточных ферментов, находящихся в водной среде; в) мельница фотохимических процессов, сенсibilизированных веществами биологического происхождения; г) мельница свободно-радикальных процессов с участием лигандов биологического происхождения.

Принципы функционирования биоты, как фактора самоочищения воды.

1. *Максимальная диверсификация исполнителей основных функций* в механизме формирования параметров водной среды и ее самоочищения. Т.е. практически все функции (выделение кислорода, окисление и трансформация растворимых органических веществ, фильтрация воды и т.д.) продублированы и осуществляются многими видами данной экосистемы.

2. Во многих случаях наблюдается *максимизация числа стадий на пути биогенной миграции элементов* в ходе функционирования биотических механизмов формирования параметров водной среды и ее очищения.

3. *Синэкологическая кооперативность*: многие процессы, вовлеченные в формирование параметров водной среды и самоочищение, осуществляются с большей скоростью и большей эффективностью благодаря совместному участию двух и большего числа видов.

4. *Континуальность значимости биоты* – значимость биоты непрерывно сохраняется на высоком уровне во всех точках пространства, занятого водной экосистемой, и во все моменты времени – независимо от времени суток, сезона года и стадии сукцессии.

5. Имеет место *сочетание и сбалансированность взаимно противоположных процессов*: организмы одновременно выделяют и поглощают молекулы органических веществ, выделяют и поглощают кислород, выделяют и поглощают CO_2 , создают взвешенное органическое вещество и удаляют его из воды в ходе ее фильтрации.

Самоочищение и охрана водных ресурсов.

1. Поскольку почти вся водная биота участвует в формировании качества воды, самоочищении водных экосистем, либо в регуляции этих процессов, то необходимо сохранять все биоразнообразие в водных экосистемах.

2. Поскольку в очищении воды активно участвуют виды наземных экосистем и местообитаний, пограничных с водоемами и водотоками, то в целях сохранения качества воды необходима охрана биоразнообразия и этих прибрежных наземных экосистем.

3. Для определения критических антропогенных нагрузок на водную экосистему необходимо учитывать лабильность и уязвимость процессов самоочищения экосистемы.

4. Борьба с эвтрофикацией для формирования природоохранного режима на акваториях.

5. Выявление и борьба с новыми загрязняющими веществами, которые снижают способность водных экосистем (водоемов и водотоков) к самоочищению.

Лабораторная работа № 5 Оценка процессов самоочищения по гидробиологическому режиму малых рек

Цель работы: приобрести навыки в расчете самоочищения малых рек по гидробиологическим показателям.

Контрольные вопросы:

1. Общие тенденции и принципы функционирования системы самоочищения воды.

2. Роль химических, физических и биологических процессов в самоочищении водных экосистем.

3. Основные элементы теории о полифункциональной роли биоты в самоочищении водоемов и водотоков.

4. Основные функциональные блоки системы самоочищения водных экосистем.

5. Участие основных крупных таксонов в процессах самоочищения.

Биологическое самоочищение рассматриваем как процесс, в котором в результате биотического круговорота веществ, осуществляемого через трофические связи бактериального, растительного и животного населения вод, происходит деструкция и трансформация органического загрязнения в биомассу гидробионтов. Потребление оп-

ределенного звена в трофической цепи другими гидробионтами стимулирует его биоактивность, поэтому считаем, что средняя для исследуемого участка биомасса всех основных звеньев трофической цепи отражает состояние динамического равновесия водной экосистемы в данный момент. Разложение биохимически разрушающихся загрязнений сопровождается изменением кислородного баланса водоемов, ввиду чего в качестве меры присутствующих органических загрязнений определяли БПК₅ седимента (по изложенной выше методике) и ХПК воды как показатели суммарного содержания биохимически окисляющихся органических примесей в донных отложениях и воде. Методом БПК₅ определяются только биохимически окисляющиеся вещества, но и они не окисляются полностью; некоторая часть их не реагирует, а другая усваивается микроорганизмами с образованием ила. В общем кислородном балансе потребление кислорода гидробионтами в процессе обмена вряд ли играет существенную роль, поскольку в малых реках дефицит кислорода покрывается за счет атмосферной аэрации. В силу этого потребление кислорода гидробионтами не учитывалось и принимали, что БПК₅ и ХПК отражают общее содержание органического загрязнения в водотоке.

За основу количественного исследования процессов самоочищения взят метод экспериментального определения основных количественных показателей самоочищения в зависимости от гидрологических параметров водотока, свойств и содержания органического загрязнения в водотоке.

Задание. Произвести расчет величин, определяющих количественные показатели самоочищения р. Рауна, р. Светупе. Проанализировать полученные показатели по двум водоемам. Расчеты производят на основе осредненных величин ведущих групп гидробионтов летней межени за годы исследований и показателей гидрологических параметров, близких к норме для этого периода (табл. 1, 2). Полученные и промежуточные результаты занести в таблицу 2. Сделать выводы.

1) **Рассчитать величину самоочищения водоемов.** Данный показатель отражает уменьшение влекомой потоком органики на исследованном участке. Она зависит от расхода воды и концентрации «органического» вещества.

$$S_m = Q \cdot (C_0 - C_t), \text{ г/с, где}$$

Q (л/сек) – расход воды, C_0 – количество органического загрязнения в начале участка, C_t – то же в конце участка. Полученный результат перевести в граммы.

2) **Рассчитать скорость самоочищения водоемов.** Данный показатель отражает уменьшение концентрации органического вещества

за единицу времени. Рассматривая поток переноса загрязнений на исследуемом участке как транзитный (без учета циркуляционных водоворотных образований), принимаем за «время самоочищения» время добегания воды на данном участке.

$$S_r = \frac{(C_0 - C_t)}{t}, \text{ г/л}\cdot\text{с, где}$$

C_0 – количество органического загрязнения в начале участка, C_t – то же в конце участка, t (с) – время добегания воды на участке.

3) **Рассчитать удельную самоочищающую способность биомассы.** Данный показатель рассматривается как интенсивность самоочищения (как объем органического загрязнения, которое за единицу времени перерабатывает 1 г биомассы). Этот показатель зависит преимущественно от расхода воды Q и скорости течения v .

$$S_c = -\frac{Q \cdot (C_0 - C_t)}{t(g' \cdot P \cdot v + g'' \cdot Q)}, \text{ гО}_2\text{/л}\cdot\text{с, где}$$

Q (л/сек) – расход воды, P (м) – ширина русла, v (м/с) – скорость течения, g' – биомасса гидробионтов в грунтах и фитофильных биоценозах с учетом коэффициента зарастания (k), g'' – взвешенная биомасса.

$$g' = g/(1-k), \text{ г/м}^2$$

Таблица 3.1 – Осредненные биомассы основных групп гидробионтов на исследованных участках

Группа гидробионтов	р. Рауна	р. Светупе
Биомасса гидробионтов в грунтах и фитофильных биоценозах, г/м ²		
Бактериопланктон		0,6
Простейшие	0,75	0,89
Коловратки и ракообразные	10,5	24,6
Макробентос	33	16,6
Всего		
Взвешенная биомасса, г/л		
Бактериопланктон	0,002	0,0006
Фитопланктон	0,001	0,002
Зоопланктон	0,001	0,016
Всего		

Таблица 3.1 – Количественные показатели процессов самоочищения в реках

Параметр	р. Рауна	р. Светупе	Обозначения в таблице
Q , л/с	90	120	Расход воды

v , м/с	0,3	0,1	Скорость течения
t , с	26666	80000	Время добегаания воды на участке
P , м	6	10	Ширина русла
k	0,4	0,6	Коэффициент зарастаемости
$g/(1-k)$, г/м ²			Биомасса гидробионтов в грунтах и фитオフィльных биоценозах с учетом k
g'' , г/л			Взвешенная биомасса
C_0 (ХПК _{водн} +БПК _{5седим})	(61+332)=39 3	(35+438)=47 3	Кол-во органического загрязнения в начале участка
C_t (ХПК _{водн} +БПК _{5седим})	(32+172)=20 4	(35+262)=29 5	Кол-во органического загрязнения в конце участка
S_m , г/с			Величина самоочищения
$S_r \cdot 10^{-3}$, г/л*с			Скорость самоочищения
$S_r \cdot 10^{-3}$, гО ₂ /л*с			Интенсивность самоочищения

Контроль по Модулю 4: устный опрос

1. Естественная и антропогенная эвтрофикация.
2. Индикаторные характеристики эвтрофикации: физические, химические и биологические факторы эвтрофирования.
3. «Цветение» воды как гидробиологический процесс, обусловленный эвтрофикацией.
4. Термофикация водоемов и ее влияние на гидробионтов.
5. Токсическое загрязнение и его последствия для водных экосистем. Влияние ксенобиотиков на гидробионтов.
6. Биологическая детоксикация.
7. Распределение и миграция радионуклидов в водных экосистемах. Накопление радионуклидов в организме гидробионтов. Кислотные дожди.
8. Общие тенденции и принципы функционирования системы самоочищения воды.

9. Роль химических, физических и биологических процессов в самоочищении водных экосистем.

10. Основные элементы теории о полифункциональной роли биоты в самоочищении водоемов и водотоков.

11. Основные функциональные блоки системы самоочищения водных экосистем.

12. Участие основных крупных таксонов в процессах самоочищения.

РАЗНОУРОВНЕВЫЕ ЗАДАНИЯ ПО КУРС

Уровень 1. Тематика рефератов.

1. Загрязнение водных объектов Беларуси.
2. Антропогенные и естественные факторы деградации водных экосистем.
3. Ход антропогенного эвтрофирования на примере Нарочанской группы озер (Нарочь, Мястро, Баторино).
4. Гидроэкологические проблемы Белорусского Полесья.
5. Охрана водных экосистем в Беларуси.

Уровень 2. Тестовые задания.

Сборник тестов по специальности «Биоэкология»: в 3 ч. / сост.: И.А. Литвенкова, Г.Г. Сушко, А.А. Лакотко. – Витебск: ВГУ имени П.М. Машерова, 2013. – Ч. 1. – 50 с.

Уровень 3. Расчет продуктивности популяции донного сообщества.

Цель работы: приобрести навыки оценки продуктивности популяции донного сообщества по предложенному алгоритму.

Оборудование и материалы: линейки, калькуляторы, бумага, словарь видового состава с указанием трофического статуса, коэффициентов *a* и *b*.

Отработка практического навыка: Рассчитать продуктивность популяции донного сообщества. Исходные данные табл.1.

Таблица 1. Исходные данные к расчету продукции зообентоса (Водоем «К», $t = 15^{\circ}\text{C}$, $H = 10$ м.)

Вид (i)	Способ питания	Численность (N_i), экз./м ²	Биомасса (B_i), мг/м ²	Коэффициент		K_2
				a	b	
<i>Sphaerium sueticum</i>	Мирный	160	8000,0	0,129	0,75	0,26
<i>Ephemera lineata</i>	Мирный	120	312,0	0,235	0,78	0,40
<i>Chironomus plumosus</i>	Факультативно-хищный	1320	2776,0	0,126	0,75	0,40
<i>Stylaria lacustris</i>	Мирный	80	12,0	0,105	0,75	0,30
<i>Berosus luriduse</i>	Облигатно-хищный	40	120,0	0,159	0,75	0,30

Алгоритм расчетов

Пример расчета по *Sphaerium sueticum* (см. табл. 1).

1. Индивидуальная масса особи *i*-го вида в граммах сырой массы:

$$W_i = \frac{B_i}{N_i}, \text{ г/особь, (1)}$$

где B_i - биомасса *i*-го вида (см. табл. 1); N_i - численность *i*-го вида (см. табл. 1).

$$W_i = 8000/160 = 50 \text{ мг/особь} = 0,05 \text{ г/особь.}$$

2. Скорость потребления кислорода особью *i*-го вида:

$$Q_i = a \cdot W_i^b, \text{ мгО}_2/\text{ч, (2)}$$

где W_i из (1); a и b из словаря видового состава.

$$Q_i = 0,129 \cdot 0,05^{0,895} = 0,0088 \text{ мгО}_2/\text{ч.}$$

3. Индивидуальные траты на обмен:

$$R_i = Q \cdot 3,38 \cdot 24/q, \text{ кал/сут, (3)}$$

$$q = 2,25^{0,1(20-t)} = 1,57$$

$$R_i = 0,0088 \cdot 3,38 \cdot 24/1,57 = 0,456 \text{ кал/сут.}$$

4. Траты на обмен всей популяции *j*-го вида:

$$R_j = R_i \cdot N_j, \text{ кал}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут}), \text{ (4)}$$

где R_i из (3); N_j из табл. 1.

$$R_j = 0,456 \cdot 160 = 73,03 \text{ кал}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут}).$$

5. Продукция популяции *j*-го вида:

$$P_j = K_2 \cdot R_j / (1 - K_2), \text{ кал}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут}), \text{ (5)}$$

где R_j из (4); K_2 из таблиц видового состава для *j*-го вида.

$$P_j = 73,03 \cdot 0,26 / (1 - 0,26) = 25,66 \text{ кал}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут}).$$

6. Рацион питания мирных (C_m) и хищных (C_x) животных донного сообщества:

$$C_{jm} = (R_{jm} + P_{jm}) \cdot 1,66, \text{ кал}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут}), \text{ (6)}$$

$$C_{jx} = (R_{jx} + P_{jx}) \cdot 1,25, \text{ кал}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут}), \text{ (7)}$$

где R_{jm}, P_{jm} — для мирных животных; R_{jx}, P_{jx} - для хищных животных; 1,66 и 1,25 из табл. 1.

$$C_j = (73,03 + 25,66) \cdot 1,66 = 163,8 \text{ кал}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут}) = 163,8 \cdot 4,19 \text{ Дж} = 686,4 \text{ Дж}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут}).$$

7. Энергетические траты на обмен всего донного сообщества:

$$R_c = \sum_{i=1}^n R_j, \text{ кал}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут}), \text{ (8)}$$

R_j из (4).

8. Реальная продукция зообентоса по (8):

$$P_c = P_m + P_x - (C_{jxo} + 0,5C_{jxf}), \text{ кал}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут}), \text{ (9)}$$

где P_m, P_x из (5), $C_{jxo}, 0,5C_{jxf}$ из (7)

9. Величины энергетического бюджета зообентосного сообщества по (8) и (9) переводятся в эквивалентные величины - Дж (1 кал = 4,19 Дж). Величины, рассчитанные по п. 1-8, заносят в табл. 2.

Таблица 2. Расчетные величины показателей энергетического бюджета зообентосного сообщества (водоем К, $t=15^{\circ}\text{C}$, $q=2,25^{0,1(20-15)}=1,57$, $H=10$ м)

Вид (j)	W_i , г/особь по (1)	Q_i , мгO ₂ / ч по (2)	R_i , кал/сут по ()	R_j , кал/(м ² ·сут), по ()	P_j , кал/(м ² ·сут), по ()	C_j , кал/(м ² ·сут), по ()	R_c , кал/(м ² ·сут), (Дж/м ² *с ут)) по ()	P_c , кал/(м ² ·сут), (Дж/м ² ·сут)) по ()
Sphaeriumsubesicium	0,05	0,008	0,456	73,03	25,66	163,8		

Задание 1. Самостоятельно рассчитать продукцию популяций донного сообщества по одному из примеров для индивидуальной работы (Табл. 3).

Таблица 3. Варианты примеров для индивидуальной работы

Вид (i)	Численность (N _i), экз./м ²	Биомасса (B _i), мг/ м ²
<i>Ст. 1, H=10 м, t = 17 °C</i>		
<i>Harnischia fuscimana</i>	40	100,0
<i>Pentapedilum exectum</i>	2720	1500,0
<i>Procladius ferrungineus</i>	600	356,0
<i>Nais bretscheri</i>	80	24,0
<i>Euglesa obtusalis</i>	40	220,0
<i>Ст. 2, H =18 м, t = 10 °C</i>		
<i>Uncinaiis uncinata</i>	40	4,0
<i>Ephemera lineata</i>	40	8,0
<i>Tanytarsus bathophilus</i>	400	220,0
<i>Chloroperla apicalis</i>	480	120,0
<i>Tanypus punctipennis</i>	160	134,0
<i>Ст. 3, H =30 м, t = 9°C</i>		
<i>Tubifex tubifex</i>	3640	956,0
<i>Procladius ferrungineus</i>	120	210,0
<i>Cryptochironomus defectus</i>	40	108,0
<i>Nematoda, sp</i>	160	12,0
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	320	572,0

ВОПРОСЫ К ЭКЗАМЕНУ ПО КУРСУ «ГИДРОЭКОЛОГИЯ»

**для студентов IV курса биологического факультета
(специальность 1-33 01 01 «Биоэкология»)**

1. Гидроэкология как наука, ее предмет, задачи и место в системе научных дисциплин.
2. История развития гидроэкологических исследований.
3. Основные направления развития и методы гидроэкологии.
4. Вертикальное распределение температуры в озерах умеренной зоны. Прямая и обратная температурная стратификация, понятие термоклина.
5. Температурные зоны Мирового океана. Термические классификации озер Ф.Фореля, Д.Хатчинсона.
6. Влияние температуры на биологические явления. Температурные адаптации пойкилотермных и гомойотермных гидробионтов.
7. Цикломорфоз у пресноводных планктических организмов.
8. Кислород как экологический фактор водной среды.
9. Устойчивость и адаптация водных организмов к дефициту кислорода.
10. Свет и его роль в функционировании водных экосистем. Световые зоны водоема.
11. Классификация природных вод по солевому составу (Венецианская система).
12. Солевой состав континентальных вод (классификация О.А. Алекина).
13. Осмотические факторы среды и осморегуляция у гидробионтов.
14. Классификация озер: по происхождению; по характеру водного питания; биолимнологическая; ихтиологическая.
15. Типы озер в зависимости от характера и степени развития водной растительности.
16. Вертикальное расчленение озера. Экологические зоны бентали и пелагиали.
17. Основные факторы среды озер: движение водных масс; температурный и световой режимы; характер грунтов.
18. Население озер: экология фито- и зоопланктона.
19. Население озер: экология nekтона, бентоса и макрофитов.
20. Сравнительная характеристика лотических и лентических местообитаний.
21. Морфология реки и речной долины.
22. Гидрологический и гидрохимический режимы рек.

23. Население рек: отличительные характеристики реопланктона.
24. Особенности населения бентоса в зависимости от биотопа.
25. Теория речного континуума. Перекаты и плесы. Экология малых рек. Концепция динамики пятен и рефугиумов при антропогенных и зоогенных воздействиях.
26. Типы водохранилищ, особенности формирования фауны и флоры.
27. Экологические особенности болот: общая характеристика, гидробионты болотных экосистем.
28. Экология и население пещерных вод.
29. Поверхностные и глубинные интерстициальные воды. Псаммон как экологическая система.
30. Экологическая зональность Мирового океана и морей.
31. Общая характеристика населения Мирового океана. Биоценозы бентали и пелагиали.
32. Сообщества водных экосистем: планктон.
33. Приспособления планктона и нектона к пелагическому образу жизни.
34. Вертикальные и горизонтальные миграции гидробионтов.
35. Сообщества водных экосистем: бентос и пелагобентос.
36. Перифитон и макрофиты.
37. Нейстон и плейстон.
38. Первичная и вторичная продукция в различных водоемах.
39. Аквакультура.
40. Эвтрофикация водоемов: химические и физические факторы эвтрофирования.
41. Эвтрофикация как гидробиологический процесс. «Пятна цветения» и их характеристика.
42. Негативные последствия эвтрофикации и меры по предотвращению цветения водоема.
43. Химическое загрязнение водоемов: реакции гидробионтов на токсическое воздействие.
44. Основные загрязняющие вещества и их влияние на гидробионтов.
45. Радионуклидное загрязнение водных экосистем и его влияние на гидробионтов.
46. Самоочищение водных экосистем: физические и химические процессы, ведущие к очищению воды.
47. Основные функциональные блоки биологического самоочищения водоемов.
48. Общие принципы функционирования биоты, как фактора самоочищения воды.

ЛИТЕРАТУРА

Основная

1. *Алимов, А.Ф.* Введение в продукционную гидробиологию / А.Ф. Алимов. – Л.: Гидрометеиздат, 1989. – 152 с.
2. *Алимов, А.Ф.* Элементы теории функционирования экосистем / А.Ф. Алимов. – СПб.: ЗИН РАН, 2000. – 147 с.
3. *Константинов, А.С.* Общая гидробиология / А.С. Константинов. – М.: Высшая школа, 1986. – 466 с.
4. *Романенко, В.Д.* Основы гидроэкологии / В.Д. Романенко. – К.: Генеза, 2004. – 664 с.

Дополнительная

1. *Бреховских, В.Ф.* Биота в процессах массопереноса в водных объектах / В.Ф. Бреховских, В.Д. Казмирук, Г.Н. Вишневская. – М.: Наука, 2008. – 315 с.
2. *Винберг, Г.Г.* Первичная продукция водоемов / Г.Г. Винберг. – Минск: Изд-во АН БССР, 1960. – 329 с.
3. *Жадин, В.И.* Методы гидробиологических исследований / В.И. Жадин. – М.: Высш. шк. – 1960. – 451 с.
4. *Израэль, Ю.А.* Антропогенная экология океана / Ю.А. Израэль, А.В. Цыбань. – Л.: Гидрометеиздат, 1989. – 528 с.
5. *Киселев, И.А.* Планктон морей и континентальных водоемов: в 2 т. / И.А. Киселев. – Л.: Наука, 1969. – Т. 1. – 658 с. – Т. 2. – 1980. – 439 с.
6. *Китаев, С.П.* Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов / С.П. Китаев. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. – 395 с.
7. *Протасов, А.А.* Пресноводный перифитон / А.А. Протасов. – Киев: Наукова думка, 1994. – 307 с.
8. Сборник тестов по специальности «Биоэкология»: в 3 ч. / сост.: И.А. Литвенкова, Г.Г. Сушко, А.А. Лакотко. – Витебск: ВГУ имени П.М. Машерова, 2013. – Ч. 1. – 50 с.
9. *Шитиков, В.К.* Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения / В.К. Шитиков, Г.С. Розенберг, Т.Д. Зинченко. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. – 463 с.

Учебное издание

ГИДРОЭКОЛОГИЯ
ДЛЯ СПЕЦИАЛЬНОСТИ (НАПРАВЛЕНИЕ СПЕЦИАЛЬНОСТИ)
1-33 01 01 БИОЭКОЛОГИЯ

Учебно-методический комплекс по учебной дисциплине

Составитель

ЛИТВЕНКОВА Инна Александровна

Технический редактор

Г.В. Разбоева

Компьютерный дизайн

Л.Р. Жигунова

Подписано в печать .2017. Формат 60x84 ¹/₁₆. Бумага офсетная.

Усл. печ. л. 8,02. Уч.-изд. л. 8,06. Тираж экз. Заказ .

Издатель и полиграфическое исполнение – учреждение образования
«Витебский государственный университет имени П.М. Машерова».

Свидетельство о государственной регистрации в качестве издателя,
изготовителя, распространителя печатных изданий

№ 1/255 от 31.03.2014 г.

Отпечатано на ризографе учреждения образования
«Витебский государственный университет имени П.М. Машерова».

210038, г. Витебск, Московский проспект, 33.