

Министерство образования Республики Беларусь  
Учреждение образования «Витебский государственный  
университет имени П.М. Машерова»  
Кафедра экологии и охраны природы

**И.А. Литвенкова, В.Е. Савенок**

# **ГИДРОЭКОЛОГИЯ**

*Курс лекций*

**В 2 ЧАСТЯХ**

**Часть 1**

*Витебск*  
*ВГУ имени П.М. Машерова*  
*2013*

УДК 574.5(075.8)  
ББК 28.082я73  
Л64

Печатается по решению научно-методического совета учреждения образования «Витебский государственный университет имени П.М. Машерова». Протокол № 1 от 24.10.2013 г.

Авторы: заведующий кафедрой экологии и охраны природы ВГУ имени П.М. Машерова, кандидат биологических наук, доцент **И.А. Литвенкова**; доцент кафедры экологии и охраны природы ВГУ имени П.М. Машерова, кандидат технических наук **В.Е. Савенок**

**Р е ц е н з е н т ы :**

доцент кафедры зоологии ВГУ имени П.М. Машерова,  
кандидат биологических наук *С.И. Денисова*;  
доцент кафедры охраны труда и промышленной экологии  
УО «ВГТУ», кандидат технических наук *А.В. Гречаников*

**Литвенкова, И.А.**

**Л64** Гидроэкология : курс лекций : в 2 ч. / И.А. Литвенкова, В.Е. Савенок. – Витебск : ВГУ имени П.М. Машерова, 2013. – Ч. 1. – 48 с.

Курс лекций «Гидроэкология» состоит из двух частей и подготовлен в соответствии с типовой учебной программой для студентов, обучающихся по биологическим специальностям вуза. Рассматриваются вопросы структурно-функциональной организации водных экосистем.

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

© Литвенкова И.А., Савенок В.Е., 2013  
© ВГУ имени П.М. Машерова, 2013

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Предисловие</b> .....	4
<b>1. Введение. Гидроэкология как наука</b> .....	5
1.1. Определение и содержание гидроэкологии .....	5
1.2. История возникновения и развития гидроэкологии .....	6
1.3. Методы гидроэкологических исследований .....	9
<b>2. Водная среда и ее характеристики</b> .....	12
2.1. Температура как абиотический фактор среды водоемов .....	12
2.2. Кислород гидросферы и его роль в водных экосистемах .....	17
2.3. Солевой состав вод и адаптация к нему гидробионтов .....	19
2.4. Свет и его роль в функционировании водных экосистем .....	25
<b>3. Сообщества водных экосистем</b> .....	27
3.1. Планктон и нектон .....	28
3.2. Бентос и перифитон .....	33
3.3. Нейстон и плейстон .....	34
<b>4. Биологическая продуктивность водоемов</b> .....	36
4.1. Первичная продукция и методы ее определения .....	36
4.2. Вторичная продукция и методы ее определения .....	40
4.3. Получение полезной биологической продукции. Аквакультура ...	41
<b>5. Роль биоты в самоочищении водных экосистем</b> .....	44
<b>Литература</b> .....	47

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Данное учебное издание включает материалы к курсу лекций; в конце представлен список основной и дополнительной литературы, рекомендуемой для более детальной подготовки по теоретической части материала. Курс «Гидроэкология» читается для студентов биологического факультета специальности 1-33 01 01 «Биоэкология» и включает основные вопросы структурно-функциональной организации водных экосистем.

Преподавание дисциплины идет по модульно-рейтинговой системе, в соответствии с планом которой выделяются 3 модуля: «Введение. Факторы водной среды», «Водные экосистемы и их экологическая зональность», «Глобальные экологические проблемы и пути управления водными ресурсами». 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 водоемов, рассматриваются основные сообщества гидробионтов. Третий модуль посвящен изучению вопросов биологической продуктивности водных экосистем, оценке загрязнения и самоочищения водоемов.

Курс лекций подготовлен в соответствии с типовой учебной программой курса «Гидроэкология».

# 1. ВВЕДЕНИЕ. ГИДРОЭКОЛОГИЯ КАК НАУКА

## 1.1. 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 гидроэкологии* 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.

## **1.2. 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 спиригиру, 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:* обеспокоенность 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 1876г. – Ньюпортская станция на атлантическом побережье США, основанная А. Агассизом. Несколько позже стали создаваться пресноводные биологические станции: в 1890г. – на оз. Плен (Германия), в 1891г. – в Московской области на оз. Глубокое. В 1900г. 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 гидроэкологическое 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 (1936–1966гг.) 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 (1905–1987гг.) заложил основы экспериментальной гидробиологии и гидроэкологии, внес крупный вклад в изучение биотического баланса вещества и энергии озер, энергетического 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.



### 1.3. 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, планктончерпатели, 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.).

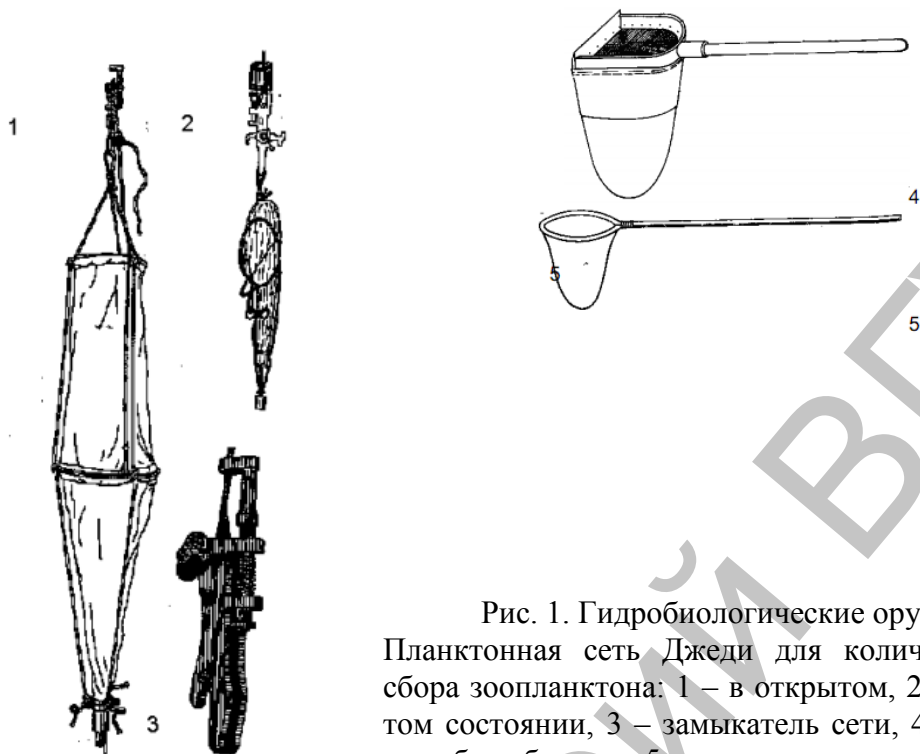


Рис. 1. Гидробиологические орудия. Планктонная сеть Джеди для количественного сбора зоопланктона: 1 – в открытом, 2 – в закрытом состоянии, 3 – замыкатель сети, 4 – скребок для сбора бентоса, 5 – сачок.

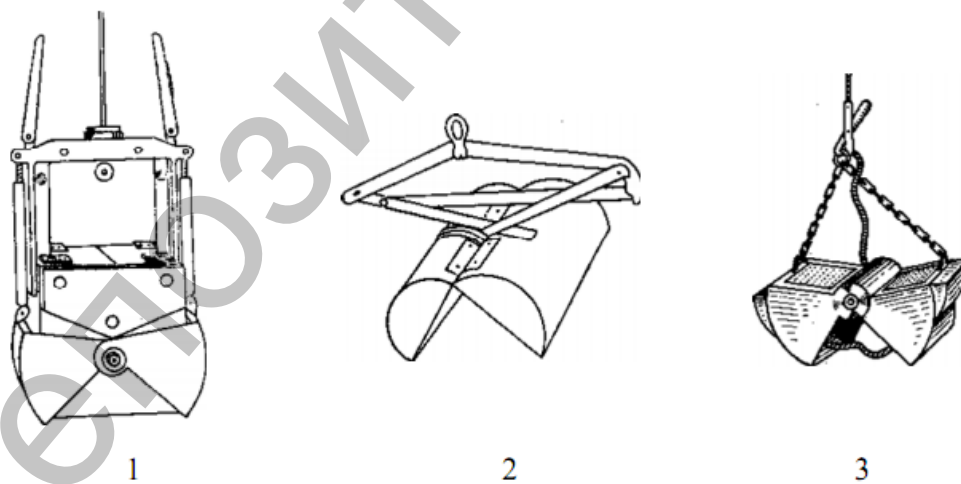


Рис. 2. Гидробиологические орудия. Дночерпатели для количественного сбора бентоса: 1 – Экмана-Берджа. 2 – Петерсена. 3 – Петерсена модифицированный.

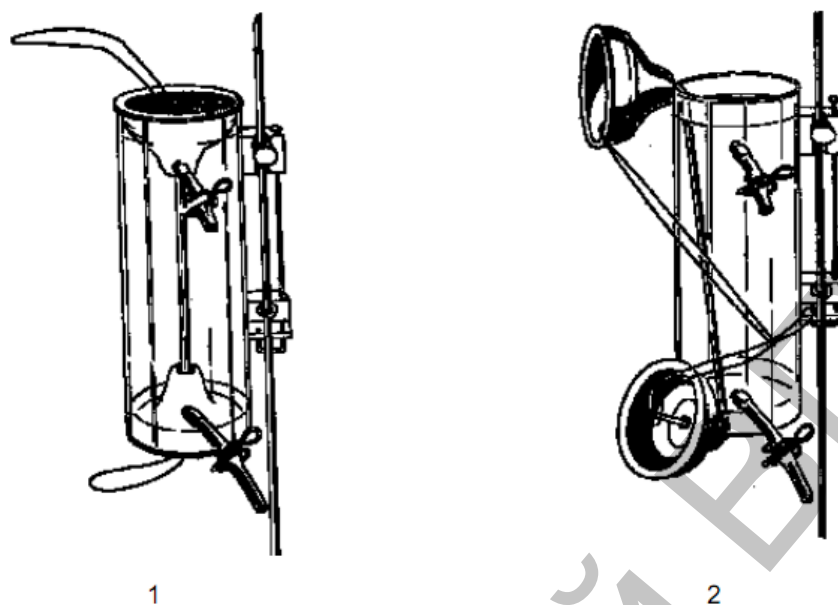


Рис. 3. Гидробиологические орудия.

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

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.

*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 приоритетные 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.

## **2. ВОДНАЯ СРЕДА И ЕЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ**

### **2.1. Температура как абиотический фактор среды водоемов.**

**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) – гипolimнион, 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 точностью 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. 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 темпе-

ратурой 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.

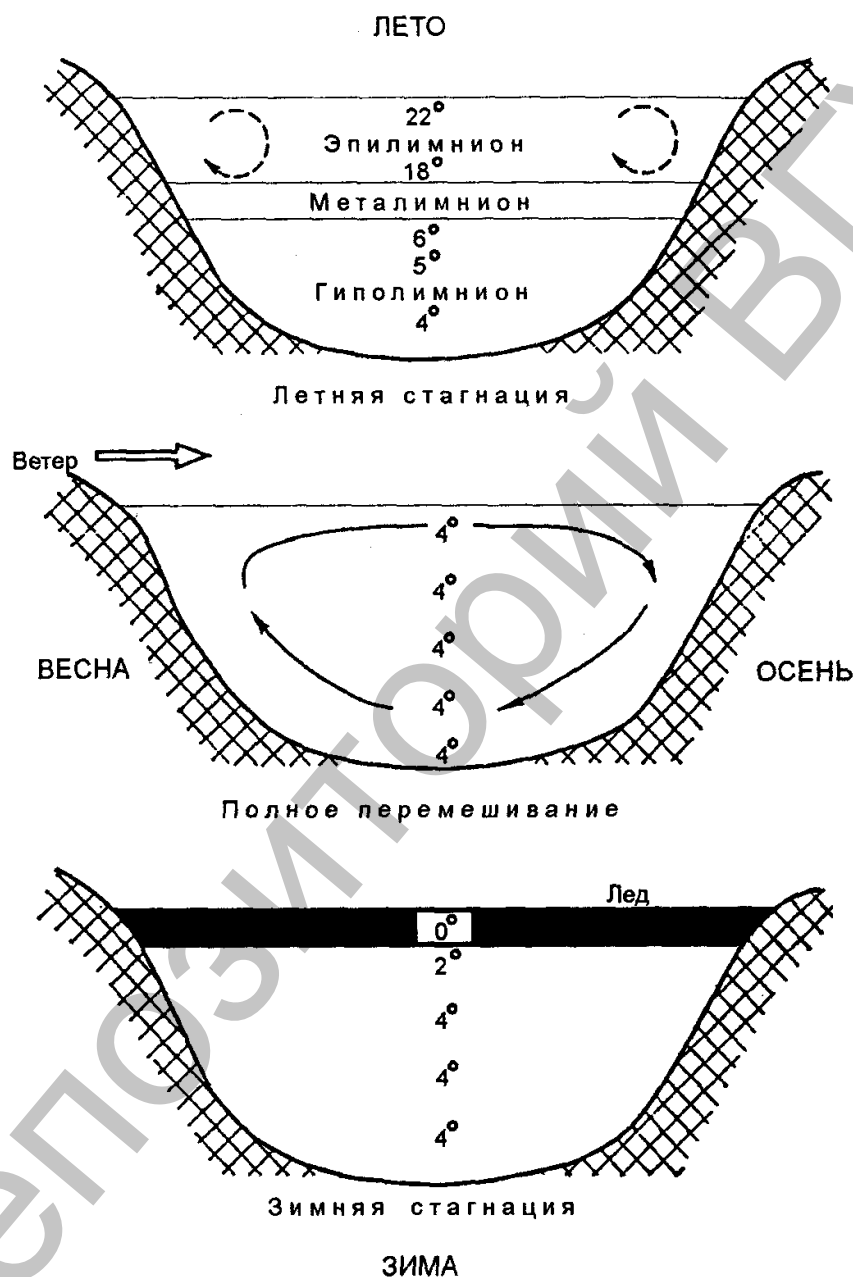


Рис. 4. Стратификация и перемешивание воды в озере (по Э. Гюнтеру и др., 1982)

**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 внутритропической 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).

**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 °С), называются *эвритермными* (например, моллюск *Hydrobia anopensis* живет при температуре от 1 до 60 °С), в узком – *стенотермными*. Последние могут быть теплолюбивыми, или *термофильными* (например, рачок *Thermosbaena mirabilis* обитает при 45–48 °С, не выдерживая охлаждения до +30 °С), 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°С скорость метаболических реакций удваивается. Влияние температуры на скорость реакций определяется уравнением:

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

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 °С) заметно снижается по мере приближения температур к оптимальным и неодинакова для разных физиологических процессов. Скорость развития дафний с повышением температуры от 10 до 30 °С 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 стено-термных. 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 онтогенеза 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 °С. Например, такие температуры выдерживают мидии. Моллюск *Palingera polaris*, вмерзая в лед, легко выносит охлаждение до 11 °С и ниже, окружая себя



слизью, ингибирующей рост ледяных кристаллов. У трески *Gadus ogas* летом точка замерзания плазмы обычно равна 0,8 °С, а зимой снижается до 1,6 °С, 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.*

## **2.2 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 O<sub>2</sub>/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 расходовании 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 расходования 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 инвазия 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 *стеноксибные* формы (*эври-* и *стеноксибионты*), 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 *стеноксибионтам* 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 лопухи, 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.

### **2.3. 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 раствора ( $\text{мг/дм}^3$ ), солоноватых и морских – в промилле (‰); 1 ‰ соответствует концентрации 1 грамм на дециметр кубический ( $\text{г/дм}^3$ ). 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 солёности: 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 солёность; в) измерение солёности по электропроводности; г) определение содержания хлора как преобладающего элемента путем осаждения его (титрования) и вы-

числения 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 ‰),
- *солончатые* (1,0-30 ‰). Солончатые 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  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{Mg}^{2+}$  на  $\text{Na}^+$ . 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  $\text{Mg}^{2+}$ . Такими свойствами обладают воды океанов, морей, лиманов, реликтовых водоемов.

К водам **типа IV**, не содержащим  $\text{HCO}_3$ , относятся кислые воды. Это воды болот, шахтные, вулканические или воды, сильно загрязненные промышленными стоками.

Характеристики вод обозначаются следующим образом: класс – химическим символом соответствующего аниона (С, 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. Алекн 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 слаборастворимых 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  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ , в сульфатных –  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  и  $\text{MgSO}_4$ , а в хлоридных –  $\text{NaCl}$ ,  $\text{MgCl}_2$  и  $\text{CaCl}_2$ .

**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 солоноватых 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, пладктонный 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 жи-

вотных, обитающих в пресноводных водоемах, относится к стеногалинным организмам. Некоторые группы встречаются преимущественно или исключительно в пресной воде – жаброногие раки, ветвистоусые раки, коловратки, 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 являюся кокколитофориды, радиолярии, гидроидные полипы, коралловые полипы, сцифоидные медузы, многощетинковые черви, крылоногие моллюски, килевогие моллюски, головоногие моллюски, плеченогие, щетинкочелюстные, усконогие раки, эвфаузиды, ротоногие 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.

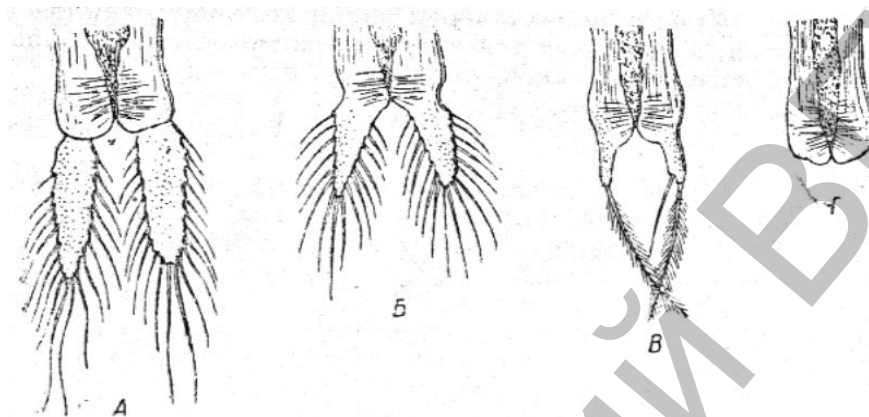


Рис. 5. Ультрагалинные организмы (число щетинок и размеры фурки варьируют в зависимости от количества растворенных в воде солей):  
*Artemia salina*, конец абдомена с фуркой различных вариететов: А-*var.principalis*;  
 Б-*var.arietina*; В-*var.milhauseni*; Г-*var.koppeniana*

*Пойкилосмотические* организмы не способны поддерживать более или менее постоянно осмотическое давление при изменении солености водной среды. К пойкилосмотическим относятся низшие беспозвоночные, двустворчатые моллюски, многие виды кольчатых червей, иглокожие. Таких морских беспозвоночных еще называют осмоконформерами. По характеру приспособления к солености воды пойкилосмотическим организмам относятся практически все водоросли. В отношении растений часто применяют другое определение – пойкилогидрические организмы, что подчеркивает степень обводнения их цитоплазмы.

К *гомойосмотическим* 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.



## 2.4. 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 системы. 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 су-

мерки 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 «теневого 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 выражена 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 сине-фиолетовых лучах воспринимается как черный. Красная окраска характерна для таких животных сумеречной зоны, как морской окунь, красный коралл, различные ракообразные и др.

### 3. СООБЩЕСТВА ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

*Жизненные формы* – это конвергентно возникшие совокупности организмов разного систематического положения, обладающие прин-

ципиально 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.

### 3.1 Планктон и нектон

*Планктон* (planktos – блуждающий, парящий) – это совокупность пелагических организмов, которые не обладают способностью к быстрому 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 *мега-*, *макро-*, *мезо-*, *микро-*, *нанно-* 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.

**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 кишечнополост-

ные, 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.

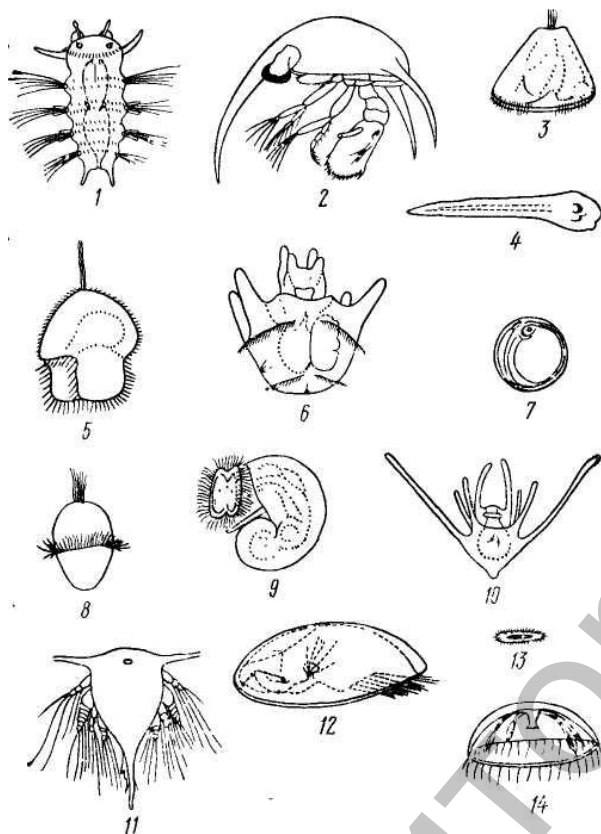


Рис. 6. Представители морского меропланктона (по Одуму, 1975). 1 – личинка червя *Platynereis*, 2 – зоеа краба *Emerita*, 3 – личинка мшанки, 4 – личинка сессильных оболочников, 5 – пилидий немертин, 6 – плутеус морского ежа, 7 – икринка рыбы, 8 – трохофора полихет, 9 – велигер моллюсков, 10 – плутеус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

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

цветки обуславливается 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 фитопланктона (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*, *эпibatическим* 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).

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 нектона, 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.

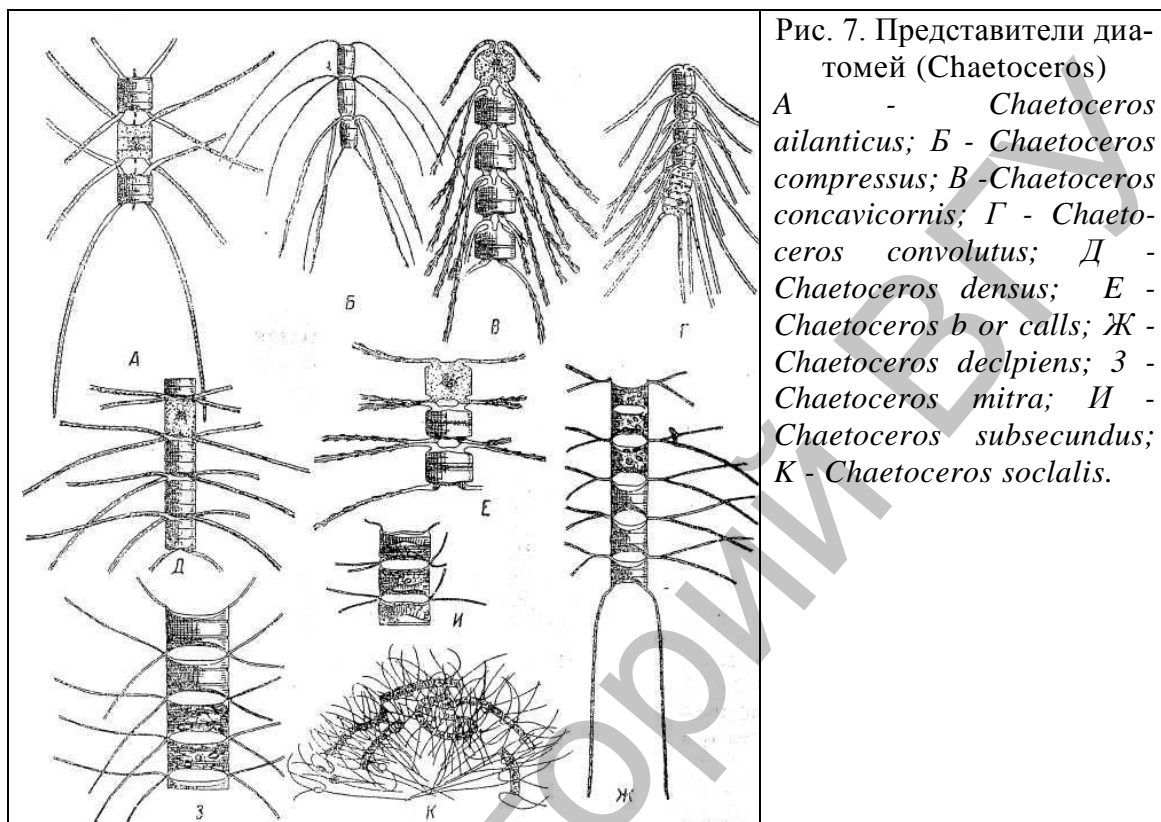


Рис. 7. Представители диатомей (*Chaetoceros*)  
 А - *Chaetoceros aillanticus*; Б - *Chaetoceros compressus*; В - *Chaetoceros concavicornis*; Г - *Chaetoceros convolutus*; Д - *Chaetoceros densus*; Е - *Chaetoceros borcallis*; Ж - *Chaetoceros declpiens*; З - *Chaetoceros mitra*; И - *Chaetoceros subsecundus*; К - *Chaetoceros soclalis*.

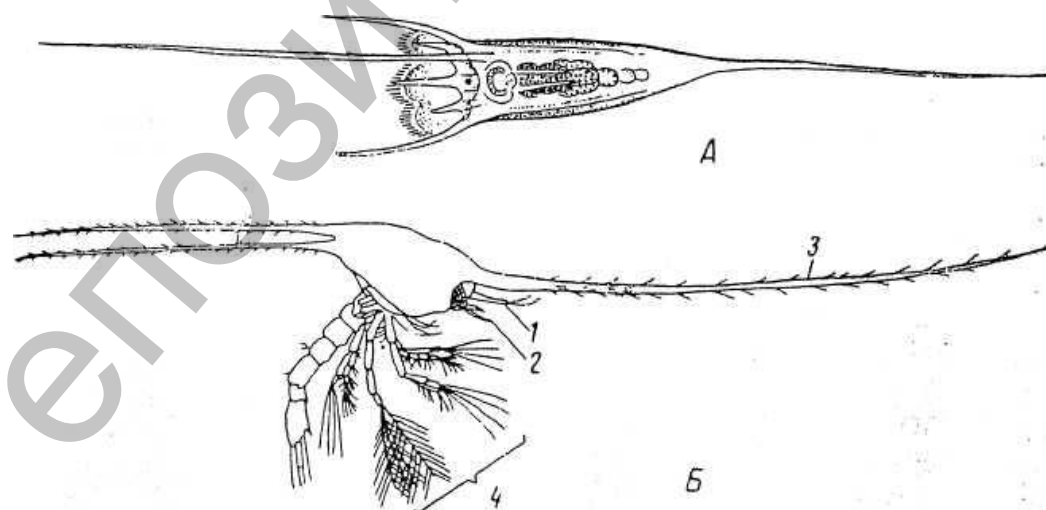


Рис. 8. Увеличение сопротивления формы.  
 А - *Notholca longispina*; Б - личинка краба *Porcellana*:  
 1-антеннула, 2 - антенна, 3-роstrум, 4-максиллярные ноги



### 3.2. 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-*, *мезо(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 хода 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 «хominga» – 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 молодки, ведущей пелагический образ жизни.

### 3.3 Нейстон и плейстон.

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

кую 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.

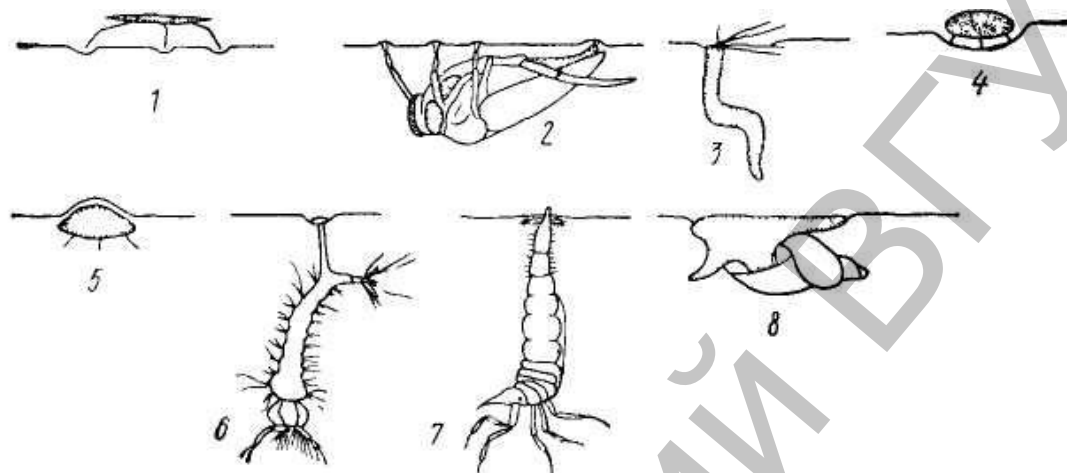


Рис. 9. Представители нейстона.

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 плейстонные 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 предупреждают соответствующая изогнутость листовой пластинки и восковой налет, обеспечивающий ее несмачиваемость. Из плейстонных жи-

вотных 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.

#### 4. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

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 (*аллохтонные* 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 быстротекущих участках они осуществляются по аллахтонному типу питания системы, на участках с медленным течением – по автохтонному.

##### 4.1. Первичная продукция и методы ее определения.

Первичная продукция – это количество биомассы, образованной в единице объема 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:

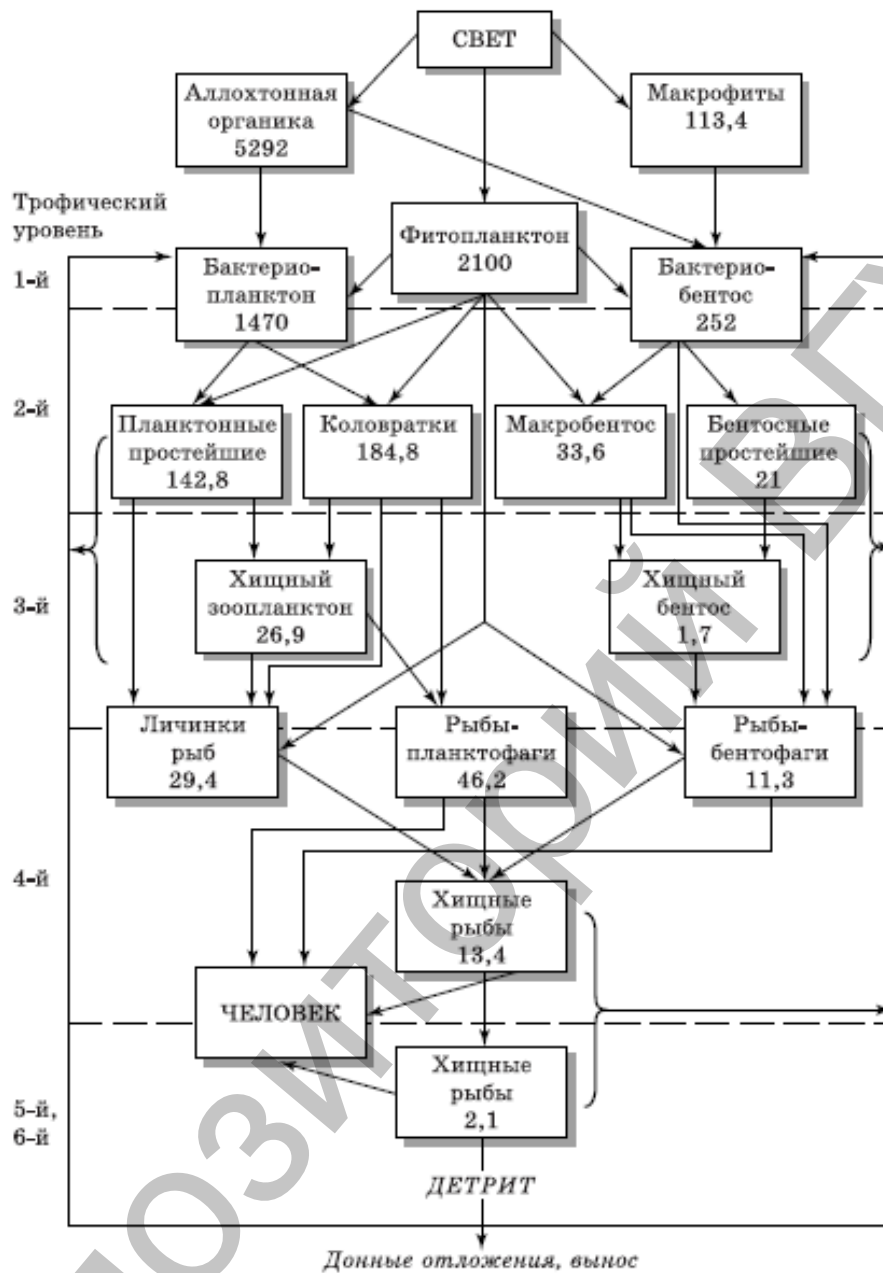


Рис. 10. Схема потоков энергии в трофической сети биоценоза (по Н. В. Бутуруну, А. Г. Поддубному): цифры – годовая продукция популяций,  $\text{kJ/m}^2$ .

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 течении определен-

ного 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  $1 \text{ м}^2$ . Выделяют три зоны Мирового океана в зависимости от продуктивности: открытые районы ( $50 \text{ г С/м}^2$  в год); прибрежные воды ( $100 \text{ г С/м}^2$  в год); зона апвеллинга ( $300 \text{ г С/м}^2$  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  $250 \text{ г С/м}^2$  в год, речных дельт  $1500 \text{ г С/м}^2$  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  $2000 \text{ г С/м}^2$  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 Винк-

лера 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 дм<sup>3</sup>:  $A = C - T$ . 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  $A/R$  – отношение валовой продукции к деструкции. При наличии данных о биомассе определяют  $A/B$  (валовую удельную продукционную способность водорослей) или  $P/B$ , 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<sup>2</sup> в сутки или в граммах кислорода на 1 м<sup>2</sup> в сутки, а для эпифитных сообществ водорослей – на единицу массы высших водных растений (мг О<sub>2</sub> 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<sup>2</sup> (для плавающих растений – 4 м<sup>2</sup>). Абсолютно сухую массу из таких проб получают после высушивания в сушильном шкафу при температуре от

60 до 100 °С. 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.

#### **4.2. 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 двухстворчатых 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.

#### **4.3. 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 применением 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 образованием 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.

## 5. РОЛЬ БИОТЫ В САМООЧИЩЕНИИ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

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 ЗВ и биогенов; биотрансформация ЗВ; внеклеточная ферментативная трансформация ЗВ; удаление взвешенных частиц из воды в результате фильтрации; удаление ЗВ из столба воды в результате сорбции пеллетами; выделение в воду органических веществ, которые служат фотосенсибилизаторами фотолиза ЗВ; выделение в воду органических веществ, с которыми связываются ЗВ с образованием менее токсичных комплексов; выделение в воду веществ, которые участвуют в свободно-радикальных и редокс-каталитических механизмах разрушения ЗВ; предотвращение или замедление выхода биогазов и ЗВ из донных осадков в воду, аккумуляция биогенов и ЗВ бентосными организмами; повышение содержания органического вещества в донных осадках, 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, питание рыбацких 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, двустворчатые 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 (совокупность 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 сво-

бодно-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  $\text{CO}_2$ , 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.

## 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. – Мн.: Издательство АН БССР, 1960. – 329 с.
3. *Жадин, В.И.* Методы гидробиологических исследований. – 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. – Т. 1. – 1969. – 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. *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

**ЛИТВЕНКОВА** Инна Александровна

**САВЕНОК** Владимир Евгеньевич

**ГИДРОЭКОЛОГИЯ**

Курс лекций

**В 2 ЧАСТЯХ**

**Часть 1**

Технический редактор

*Г.В. Разбоева*

Компьютерный дизайн

*Л.Р. Жигунова*

Подписано в печать . . . . . 2013. Формат 60x84<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага офсетная.

Усл. печ. л. 2,79. Уч.-изд. л. 2,47. Тираж экз. Заказ .

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

ЛИ № 02330/110 от 30.01.2013.

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

210038, г. Витебск, Московский проспект, 33.