

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ОДЕСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ ЕКОЛОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

О.В. Курілов

ГІДРОБІОЛОГІЯ

Конспект лекцій
Частина I

Одеса - 2008

ББК 28.082
К 93
УДК 574.5 /6

*Друкується за рішенням Вченої ради Одеського державного екологічного університету
(протокол № _____ від _____.____.2008 р.).*

Курілов О.В.

Гідробіологія: конспект лекцій. Частина I. – , Вид-во _____, 2008. –
с.: іл.

У I частині конспекту лекцій послідовно викладено загальні відомості про гідробіологію як комплексну науку та її місце в системі екологічних знань. Наводяться дані про умови існування та життєві форми угруповань пелагіалі і бенталі. Надається характеристика основних чинників навколишнього середовища, аналізується вплив найважливіших факторів на життєдіяльність гідробіонтів.

Конспект лекцій розраховано на студентів, магістрів, аспірантів гідроекологічного напрямку.

© Одеський державний
екологічний університет, 2008

Зміст

П Е Р Е Д М О В А	6
1 П Р Е Д М Е Т І З А Д А Ч І Г І Д Р О Б І О Л О Г І І	8
1.1 Місце гідробіології в системі біологічних наук	9
1.2 Методи гідробіології	11
1.3 Завдання гідробіології і її значення	12
1.4 Розділи гідробіології	13
1.5 Напрямки гідробіології	14
1.6 Загальні принципи і поняття гідробіології	14
1.7 Виникнення і розвиток гідробіології	15
2 Ф І З И К О - Х І М І Ч Н І У М О В И І С Н У В А Н Н Я В О Д Н О Г О Н А С Е Л Е Н Н Я	19
2.1 Фізико-хімічні властивості води	19
2.1.1 Хімічний склад і будова води	20
2.1.2 Термічні особливості води	20
2.1.3 Густина води	21
2.1.4 В'язкість води	23
2.1.5 Рух води й водні маси	24
2.2 Фізико-хімічні властивості ґрунтів	26
3 Г І Д Р О С Ф Е Р А Я К С Е Р Е Д О В И Щ Е Ж И Т Т Я Г І Д Р О Б І О Н Т І В	28
3.1 Середовище та його елементи	28
3.2 Екологічна валентність	29
3.3 Адаптації	30
3.4 Фактори середовища: основні поняття	31
3.5 Основні фактори водного середовища	33
4 П Е Л А Г І А Л Ь	36
4.1 Життєві форми гідробіонтів	36
4.2 Основні зони пелагіалі Світового океану	38
4.3 Внутрішні водойми	39
4.4 Річки й канали	40
4.5 Планктон	41
4.5.1 Розмірний склад планктону	42
4.5.2 Плавучість	42
4.6 Нейстон, пелагобентос і плейстон	46
4.6.1 Пелагобентос	46
4.6.2 Нейстон	47
4.6.3 Плейстон	50
4.7 Рух пелагобіонтів	50
4.7.1 Планктон	52
4.7.2 Нектон	53
4.8 Міграції	54

4.8.1	Вертикальні міграції	54
4.8.2	Горизонтальні міграції	58
4.9	Конвергенції при активному плаванні	59
5	БЕНТАЛЬ	60
5.1	Життєві форми бенталі	60
5.2	Рух бентонтів	63
5.3	Міграції бентонтів	65
5.4	Населення бенталі морів і океанів	66
5.4.1	Кількісний і якісний розподіл бентосу	66
5.4.2	Перифітон	67
5.4.3	Інфауна, онфауна, епіфауна, нектобентос і пелагобентос	68
5.4.4	Псамон	69
5.5	Пристаювання гідробіонтів для життя в бентосі й перифітоні	70
6	ВОДНО-СОЛЬОВИЙ ОБМІН ГІДРОБІОНТІВ	72
6.1	Класифікація природних вод по сольовому складу	72
6.1.1	Сольовий склад океанічних і морських вод	73
6.1.2	Сольовий склад континентальних вод	76
6.2	Водно-сольовий обмін, значення розчинених солей	78
6.3	Захист від обсихання й виживання у висохлому стані	80
6.3.1	Запобігання обсиханню	80
6.3.2	Зменшення вологовіддачі	81
6.3.3	Вживання у висохлому стані	82
6.4	Захист від осмотичного зневоднювання і обводнювання	82
6.4.1	Вибір осмотично сприятливого середовища	83
6.4.2	Осмоізоляція	84
6.4.3	Осморегуляція	85
6.5	Сольовий обмін і виживання в умовах різної солоності	86
6.5.1	Пасивний сольовий обмін	87
6.5.2	Активний сольовий обмін	88
6.5.3	Вживання в умовах різної солоності	89
6.6	Населення вод різної солоності	91
7	ГАЗООБМІН ГІДРОБІОНТІВ	92
7.1	Дихання гідробіонтів	92
7.2	Адаптації гідробіонтів до газообміну	93
7.3	Інтенсивність дихання	97
7.3.1	Інтенсивність газообміну у різних гідро біонтів	98
7.3.2	Залежність інтенсивності газообміну від зовнішніх умов	99
7.4	Газообмін як показник обміну речовин і енергії	101
7.5	Стійкість гідробіонтів до дефіциту кисню і заморні явища	102
8	РОЛЬ ТЕМПЕРАТУРИ В ЖИТТІ ГІДРОБІОНТІВ	105
8.1	Температура як фактор	105
8.2	Значення температури для гідробіонтів	107
8.3	Адаптивні механізми регуляції температури в різних типів	108

гідробіонтів.....	108
8.4 Вплив температури на фізіологічні процеси гідробіонтів	
Рівняння Ареніуса.....	109
8.5 Населення різних температурних зон Світового океану та континентальних водойм. Вплив температури на просторово-часовий розподіл гідробіонтів.....	112
9 ВПЛИВ КОМПЛЕКСУ ФАКТОРІВ НА ВОДНІ ОРГАНІЗМИ.....	116
9.1 Водневі іони та окислювально-відновний потенціал.....	116
9.2 Світло	117
9.2.1 Сигнальне значення світла	118
9.2.2 Сприйняття світла гідробіонтами.....	119
9.2.3 Світлові умови у воді.....	120
9.2.4 Колір води	121
9.3 Звук, електрика і магнетизм.....	122
9.4 Загальна характеристика екологічної ніші. Багатомірна ніша.....	123
9.5 Вплив сезонних явищ на життя гідробіонтів.....	124
Бібліографічний опис	127

П Е Р Е Д М О В А

Дисципліна «Гідробіологія» входить до навчального плану підготовки студентів за спеціальністю «водні біоресурси». Запропонований конспект лекцій з гідробіології має на меті надати студентам загальні знання про склад, функціонування та закономірності існування гідробіоти як невід'ємної частини будь-якого водного об'єкта. Ці знання дадуть можливість випускникам в повній мірі орієнтуватися в екологічних процесах, що відбуваються в водоймах різного типу, з метою розробки заходів щодо обґрунтованого і раціонального використання та охорони водних біоресурсів.

У першій частині конспекту викладені теми, де послідовно розглядається склад населення Світового океану та внутрішніх водойм, висвітлюються основні аспекти життєдіяльності гідробіонтів на організменному рівні, надаються базові відомості про життєві форми, що сформувалися під впливом різноманітних факторів навколишнього середовища.

На початку конспекту в розділі 1 містяться базові відомості про гідробіологію – її предмет і задачі, місце в системі біологічних наук. Наводяться сучасні завдання, напрямки та розділи гідробіології, викладені основні етапи виникнення і розвитку гідробіології, зокрема в Україні.

Найважливішими факторами, що визначають особливості функціонування організмів, є властивості біотопу, а саме фізико-хімічні властивості їхніх складових – води та донних відкладів. Їхня характеристика надана в розділі 2 **«Фізико-хімічні умови існування водного населення»**.

Розділ 3 **«Гідросфера як середовище життя гідробіонтів»** присвячений розгляду базових понять про навколишнє середовище та його фактори. Розглядається відгук організму на вплив зовнішніх чинників у формі різноманітних пристосувань, перелічуються та характеризуються найважливіші фактори водного середовища.

У розділах 4 **«Пелагіаль»** і 5 **«Бенталь»** надається характеристика населенню цих величезних та найважливіших екологічних зон гідросфери, аналізуються чинники, що обумовлюють сучасний стан різноманіття життєвих форм і угруповань гідробіонтів у Світовому океані і внутрішніх водоймах. Багато уваги приділено пристосуванням водних організмів до існування на поверхні і в товщі води та ґрунту.

Розділи 6 **«Водно-сольовий обмін гідробіонтів»**, 7 **«Газообмін гідробіонтів»** і 8 **«Роль температури в житті гідробіонтів»** присвячені розгляду деяких аспектів фізіології водних мешканців, безпосередньо пов'язаних з умовами їхнього існування. Аналізуються залежності рівня метаболізму від зовнішніх чинників. Розглянуті адаптивні механізми, спрямовані на запобігання негативним факторам зовнішнього середовища.

Надана характеристика населенню вод з різною солоністю, забезпеченістю киснем та різними температурними умовами.

У розділі 9 «Вплив комплексу факторів на водні організми» аналізується вплив деяких періодичних (коливальних) та неперіодичних факторів на гідробіонтів – водневого показника, окислювально-відновлювального потенціалу, звуку, електрики і магнетизму. Особлива увага приділена світлу як найважливішому джерелу енергії, його сигнальному значенню, а також світловим умовам у воді і сприйняттю світла гідробіонтами. Розглядається вплив на організм одночасно декількох факторів і даються базові уявлення про екологічну нішу. Описані зміни, що відбуваються в гідробіоценозів із сезонними явищами.

Таким чином, конспект, Ч. I містить передмову і 9 розділів. Усі розділи завершуються запитаннями для самоконтролю.

В основу лекційного курсу покладені наукові видання з гідробіології і гідроекології та інших наук у кількості 10 посилань. Конспект повністю охоплює матеріал першого семестру навчальної дисципліни.

Конспект розрахований на студентів, що розпочинають вивчати основи гідроекології паралельно з вивченням таких дисциплін як зоологія, ботаніка, хімія і вища математика. Важливе значення в підготовці студентів мають базові знання, отримані на базі загальноосвітньої школи.

1 ПРЕДМЕТ І ЗАДАЧІ ГІДРОБІОЛОГІЇ

Населення Землі, що утворює разом із субстратом, у якому воно живе, біогеосферу нашої планети, сконцентровано в газоподібній оболонці – атмосфері, твердій – літосфері й рідкій – гідросфері, причому остання являє собою найбільш широку арену життя. Із загальної площі поверхні нашої планети, рівної приблизно 510 млн. км², близько 362 млн. км², тобто більше 70,5 % припадає на водне дзеркало, а якщо взяти до уваги й підземні води, які є майже повсюдно, те виявиться, що водна оболонка практично вкриває всю Землю. Крім того, на відміну від атмосфери й літосфери гідросфера заселена у всій своїй товщі, що вимірюється сотнями й тисячами метрів.

Населення гідросфери, або *гідробіос*, відіграє в житті людини величезну роль, що безупинно зростає із прогресом цивілізації. Воно експлуатується промислом, у найсильнішій мірі впливає на якість води і стан водойм, з ним доводиться рахуватися в медицині й ветеринарії, при будівництві й експлуатації гідротехнічних споруд, у водопостачанні, навігації і в багатьох інших областях практичної діяльності людини. Тому в міру освоєння гідросфери усе необхіднішим ставало її біологічне вивчення в інтересах оптимізації природокористування й охорони середовища людини. Завдання такого вивчення біологічних явищ у гідросфері взяла на себе наука гідробіологія (*hydro* – вода, *bios* – життя, *logos* – слово, наука) що виникла наприкінці минулого століття. Сучасна гідробіологія входить до складу комплексу екологічних наук, що вивчають населення Землі в його взаємодії з неживою природою з метою прогнозу біосферних явищ, керування ними й розробки біологічних основ раціонального природокористування.

Як відзначається в "Гамільтонській заяві про керування спільними водними ресурсами", прийнятій на Всесвітній зустрічі по стійкому розвитку в Йоганнесбурзі (2002 р.), "...сьогодні більше половини населення світу проживає в межах 150 км від узбережжя. Це зростаюче населення своїм проживанням, промисловою діяльністю й відпочинком робить усе більш сильний тиск на ці цінні й уразливі екосистеми. Берега морів і прісноводних водойм в усьому світі перебувають у критичному стані". Все це негативно позначається на стані морських і континентальних водойм. Погіршується якість їхньої води, знижуються видовий склад і чисельність гідробіонтів.

Особливо складно вирішуються проблеми охорони водних ресурсів у країнах, що відчувають їх природний дефіцит. До їхнього числа входять багато країн Європи, Азії та інших континентів. Недостатність прісних вод проявляється і в регіонах з досить високими запасами природних вод у місцях надмірної концентрації водоємних виробництв. При цьому зростає

безповоротне водоспоживання, погіршується якість природних вод і знижується самоочисна здатність водних екосистем.

Для вирішення проблем навколишнього середовища в ситуації, що склалася, необхідна повсякденна кваліфікована робота спеціалістів-гідроекологів, спрямована на пошук і практичне застосування науково обґрунтованих методів раціонального використання й охорони водних ресурсів.

1.1 Місце гідробіології в системі біологічних наук

Як наука екологічна, гідробіологія вивчає населення гідросфери у взаємозв'язку з навколишнім середовищем і біологічні явища у водоймах, що виникають у результаті взаємодії різних живих компонентів один з одним і з неживою природою. На перших етапах свого розвитку гідробіологія найбільшу увагу приділяла екологічному вивченню особин окремих видів. Такий *аутекологічний* напрямок зберігся і в сучасній гідробіології, але вже займає підлегле положення. На перший план висунулися *демекологічні* (популяційні) й *синекологічні* (біоценологічні) дослідження – вивчення популяцій і біоценозів як "надорганізмних форм життя", яким властиві певна структура, функція і характер взаємодії із навколишнім середовищем. Особливо інтенсивно в сучасній гідробіології вивчаються водні екосистеми – структурно-функціональні одиниці біосфери, що відрізняються між собою своїми фізико-хімічними характеристиками, складом населення та особливостями внутрішньосистемних взаємодій. Висування на перший план біоценологічних досліджень зміцнило в гідробіології системний підхід з використанням всіх засобів системного аналізу.

Стосовно до окремих організмів гідробіологія обмежується аналізом їхньої взаємодії з навколишнім середовищем без вивчення морфології та фізіології самих організмів, оскільки цим займаються спеціальні науки. Інший підхід потрібен був до демекологічних і синекологічних досліджень, оскільки спеціальних наук, що вивчають морфологію та фізіологію надорганізмних систем, немає. Тому при демекологічних і синекологічних дослідженнях гідробіологи повинні вивчати не тільки взаємодію популяцій і біоценозів з навколишнім середовищем, але також з'ясувати їхню структуру і внутрішньосистемні взаємозв'язки. Вивченість надорганізмних систем поки ще дуже невелика, тому що концепція ієрархії рівнів організації живої матерії, яка є найбільшим завоюванням сучасної біології, досить чітко сформувалася тільки останнім часом. Разом із тим зараз стало зрозумілим, що головний шлях до керування живою природою лежить через пізнання закономірностей існування і взаємодії надорганізмних систем, для чого необхідно їхнє вивчення в структурному і функціональному відношеннях. Із цієї причини

воно стало центральним завданням сучасної екології й відповідно гідробіології. Разом з тим не зникла необхідність в екологічному вивченні окремих організмів як компонентів більш складних біологічних систем. Це тим більш справедливо, що нові концепції в екології, пов'язані з вивченням надорганізмених систем, зажадали для своєї конкретизації багато таких відомостей аутоекологічного характеру, на одержання яких раніше не зверталось достатньої уваги.

Гідробіологія вивчає в екологічному аспекті ту ділянку біосфери, що лежить у межах водної оболонки Землі і може бути названою *біогідросферою*. Пізнання біогідросфери у всій повноті – завдання не тільки гідробіології, але й таких наук як гідрологія, гідрохімія, гідрофізика, гідрогіологія і ряду інших. Разом з тим гідробіолог не вивчає організми, популяції й біоценози у відриві від абіотичного середовища, а досліджує їх у рамках екосистеми як частину останньої з урахуванням всіх її особливостей. Такий підхід до дослідження створив у деяких фахівців неправильне уявлення про гідробіологію як науку комплексну, що вивчає не тільки живий, але й мертвий компоненти екосистеми. Це уявлення помилкове. Звичайно, не можна уявити собі організм поза популяцією, останню поза біоценозом, що у свою чергу не може існувати поза екосистемою. Усюди проявляється єдність живої природи, єдність живого й мертвого її компонентів. Однак не можна на цій підставі розвивати гідробіологію як науку комплексну, одночасно вивчаючи об'єкти біотичні й абіотичні. Властивості останніх і закономірності їхнього існування не досліджуються гідробіологами, хоча всебічно враховуються при екологічному аналізі. Звичайно, гідробіолог вимірює температуру води, її прозорість, швидкість руху, але це не робить його фізиком, як визначення солоності води – хіміком, а обчислення кількості гідробіонтів – математиком. Гідробіологія користується методами різних наук, але в подібному стані в цей час перебуває переважна більшість інших дисциплін, що не дає підстав уважати їх комплексними.

Іноді гідробіологію необгрунтовано зближають або навіть ототожнюють з тими географічними дисциплінами, які, вивчаючи водойми як природні тіла, враховують особливості їхнього населення, вплив його на внутрішньоводоймові процеси. Найчастіше таке зближення припускається відносно прісноводної гідробіології й лімнології (*limne* – озеро) – географічної (гідрологічної) дисципліни, що вивчає озера або, у розширеному розумінні, всі континентальні водойми. Однак лімнолог, географ за освітою, не досліджує життя у водоймі, а лише враховує його значення як гідрологічного фактора. Навпаки, гідробіолог (біолог) не вивчає мертве, хоча ретельно оцінює його стан при екологічному аналізі. Таким чином, гідробіологія і гідрологія, зокрема лімнологія, тісно контактуючи між собою і взаємно збагачуючи одна одну своїми даними, залишаються за метою і завданням зовсім самостійними дисциплінами

відповідно біологічного і географічного профілю.

З біологічних дисциплін найбільш тісно контактують з гідробіологією зоологія, ботаніка, мікробіологія та біогеографія. Опіраючись на них, гідробіолог отримує уяву про склад населення водойм і ряд інших відомостей, що потім використовуються в екологічному аналізі. В свою чергу розвиток вищезазначених і багатьох інших біологічних дисциплін в цей час неможливий без врахування даних про екологію водного населення.

1.2 Методи гідробіології

До основних методів гідробіології відносяться кількісний облік різних груп населення і оцінка їхньої функціональної ролі. Облік *численності* – чисельності й біомаси (сумарної маси) особин, з одного боку, дозволяє уточнити уяву про їхню екологію. Наприклад, порівнюючи численність особин даного виду (віку, стану) на різних ґрунтах, можна бачити, якому з них і в якій мірі віддається перевага; подібним чином можна виявити відношення особин до температури, солоності та інших факторів середовища. З іншого боку, визначаючи чисельність і біомасу різних груп населення, судять про структуру популяцій і біоценозів, динаміку їхнього стану, локальної мінливості. Нарешті, дані про кількість тих або інших організмів необхідні для сумарної оцінки їхньої ролі в різних екосистемних процесах.

Для кількісного обліку водного населення використовуються прилади, які занурюють звичайно у водойму з борта судна (дночерпачі, драги, планктонні сітки, планктоночерпачі, помпи, батометри та ін.). З їхньою допомогою обловлюються певні ділянки води, ґрунту або інших субстратів, встановлюється видовий склад, чисельність і біомаса організмів, знайдених у пробах, з наступним перерахуванням на одиницю площі або об'єму.

В ряді випадків для оцінки кількості організмів у водоймах використовуються біофізичні й біохімічні методи. Наприклад, по концентрації хлорофілу або АТФ судять відповідно про кількість водоростей і бактерій; по спектральному складу світла, що виходить з води (дистанційна спектроскопія) – про вміст хлорофілу. Підводні й надводні відеоспостереження, фотографування, ехолокація, а також візуальні спостереження, виконані з літаків, підводних човнів, батискафів, за допомогою аквалангів і в стаціонарних підводних лабораторіях доповнюють арсенал засобів, за допомогою яких визначають концентрацію і розподіл водного населення, структуру популяцій і гідробіоценозів. Останнім часом до вищезазначених засобів додаються і набувають особливої перспективності спостереження з космосу, що дозволяють майже одночасно оцінювати багато параметрів стану гідросфери та її

населення в цілому.

Для оцінки функціональної ролі окремих груп населення в екосистемі встановлюється їхнє значення в трансформації речовин і енергії. З цією метою використовуються фізіологічні, мікробіологічні, біохімічні, токсикологічні, біофізичні й багато інших методів (визначення величини фотосинтезу, енерговитрат, використання їжі на ріст, фільтраційної активності та ін.). Сучасні засоби математичного аналізу використовуються для створення схем, що моделюють основні біологічні процеси, які відбуваються в екосистемах.

1.3 Завдання гідробіології і її значення

Основне завдання гідробіології – вивчення екологічних процесів у гідросфері з метою знаходження шляхів керування, знаходження тих форм відносини людей до водних екосистем, при яких користь від останніх була б найбільшою, а шкода – найменшою. Біологічні основи освоєння гідросфери розробляються стосовно до умов комплексного використання водойм, коли інтереси різних форм водокористування й водоспоживання тісно погоджуються один з одним відповідно до перспектив найбільш раціонального природокористування. У зв'язку із цим перед гідробіологією встає завдання створення наукових основ охорони водних екосистем, що, однак, не слід розуміти як збереження всіх їх у вихідному стані. Людство не може існувати тільки за рахунок природних ресурсів без перетворення частини природних наземних і водних екосистем у штучні. Охорона водних екосистем - це захист від всіх впливів, що ускладнюють підтримку їх у стані найбільшої відповідності тим вимогам, які диктуються життєвими інтересами людини. Точна оцінка останніх украй складна, і гідробіологія повинна працювати з більшим випередженням, щоб сьогоднішнє розуміння інтересів не виявилось згодом небезпечною оманною.

З конкретних практичних завдань гідробіології насамперед можна назвати ту, котра пов'язана з підвищенням біологічної продуктивності водойм, одержанням з них найбільшої кількості біологічної сировини. Друге, не менш важливе завдання гідробіології полягає в пошуку засобів забезпечення людей чистою водою, оскільки потреба в ній з ростом цивілізації безупинно збільшується, а наявні природні запаси виснажуються, особливо в результаті забруднення водойм.

Гідробіологи беруть участь в оптимізації екосистем, що створені для промислового очищення питних і стічних вод, забезпечення космонавтики й у деяких інших цілях. До винятково важливих завдань гідробіології, що здобуває в наш час все більше значення, відноситься експертна оцінка екологічних наслідків зарегулювання й перерозподіли стоку рік, антропогенної зміни гідрологічного режиму озер і морів. До цього ж кола

завдань відноситься гідробіологічна експертиза, що оцінює значення знову створюваних промислових, сільськогосподарських й інших підприємств для водних екосистем з метою охорони останніх від неприпустимих ушкоджень.

З ростом цивілізації все ясніше видно, що за гідробіосферою, як і за сільськогосподарськими угіддями потрібний «догляд», без чого задоволення багатьох життєвих потреб людей почне швидко погіршуватися аж до катастрофічних наслідків. Гідробіологія і є тією наукою, що забезпечує розробку екологічних основ необхідного «догляду» за біогідросферою в інтересах оптимізації її стану для людини. Відповідно до необхідності рішення різних питань у гідробіології сформувалися й деякі спеціальні розділи.

1.4 Розділи гідробіології

Продукційна гідробіологія вишукує перспективні шляхи збільшення і якісного поліпшення сировинної бази промислу водних організмів, розробляє методи прогнозування продуктивності водойм у її підвищення за рахунок спрямованої зміни умов існування водного населення, складу останнього й раціоналізації промислу (створює теоретичні основи раціонального ведення аквакультури).

Санітарна гідробіологія досліджує біологічні процеси, відповідальні за формування якості води й можливі шляхи керування цими процесами в інтересах охорони здоров'я людини при використанні водойм як джерела питного водопостачання, зон відпочинку й в інших цілях; досягнення санітарної гідробіології використовуються при організації очищення питних і стічних вод.

Технічна гідробіологія займається вишукуванням засобів боротьби з обростанням кораблів, гідротехнічних і портових споруд, боротьби з обростанням каналів, водоймищ, трубопроводів, промислового устаткування та інших об'єктів. Вона також вивчає можливості боротьби з біологічною корозією металів, що перебувають у воді, із червицями й каменеточцями.

Сільськогосподарська гідробіологія займається вивченням формування водного населення на тимчасово затоплених ділянках, оброблення напівводних культур, у першу чергу рису, і з'ясуванням шляхів керування цим процесом в інтересах підвищення врожайності полів і біологічної продуктивності водних екосистем, що внаслідок цього утворилися.

Навігаційна гідробіологія вивчає біологічні явища у воді, з якими доводиться рахуватися в судноплаванні (перекручування даних ехолокації та інших вимірів через присутність гідробіонтів, біоломінесценція, біологічні перешкоди й ін.).

Поряд з перерахованими й деякими іншими розділами, пов'язаними з безпосереднім обслуговуванням різних форм практичної діяльності людини, у сучасній гідробіології розвиваються багато напрямків, що розробляють окремі актуальні наукові проблеми.

1.5 Напрямки гідробіології

Трофологічний напрямок досліджує харчування й харчові взаємини гідробіонтів, причинні зв'язки й механізми продукційного процесу в їхній динаміці,

енергетичний – досліджує біологічну трансформацію енергії, потік останньої у водоймах, *токсикологічний* – досліджує критерії токсичності, гранично припустимі для гідробіонтів концентрації окремих токсикантів і механізми їхньої дії,

етологічний – досліджує закономірності поведінки гідробіонтів та їхніх популяцій, *радіоекологічний* – досліджує шляхи міграції, процеси нагромадження й виведення радіонуклідів, їхній вплив на водне населення,

палеогідробіологічний – досліджує виявлення історії населення водойм по субфосильним залишкам гідробіонтів.

Один з наймолодших напрямків – *системний* – являє собою застосування загальної теорії систем та її методів до водної екології. Він розглядає загальні проблеми організації біосистем у гідросфері, їхню поведінку, самоорганізацію, саморегуляцію й керування, розробляє моделювання як специфічний підхід до вивчення і опису біосистем, прогнозу їхнього стану при різних змінах навколишнього середовища. Крім перерахованих напрямків є деякі інші, висунуті потребами життя й логікою розвитку науки.

1.6 Загальні принципи і поняття гідробіології

Гідробіологія, як наука екологічна, насамперед виходить із подання про те, що живе, виникле з неживого, залишається в тісному взаємозв'язку з останнім, перебуває з ним у структурно-функціональній єдності. Це рівною мірою стосується як організмів, так і й інших форм життя – видів, популяцій, біоценозів. На всіх рівнях організації живе існує тільки як частина суперечливого цілого – біокосного тіла, у його взаємозв'язках з усією сукупністю навколишніх умов.

Організми, популяції, види й біоценози, що являють собою різні рівні організації живої матерії, є біологічними системами різного рангу. Як будь-які системи, вони являють собою сукупність елементів, взаємодіючих один з одним, об'єднаних у єдине ціле виконанням загальної функції. Біосистема взаємодіє із зовнішнім миром як єдине ціле, зберігаючи загальну структуру взаємодії елементів при зміні зовнішніх умов і свого

внутрішнього стану. Вхідні змінні перетворюються біосистемою у вихідні змінні відповідно до її функцій. Всі біосистеми відносяться до тих що *самоорганізуються* (тобто до тих, які накопичують негентропію), мають здатність до самовідтворення й доцільної саморегуляції, спрямованої на досягнення стійкої термодинамічної нерівноваги. Організованість й упорядкованість біосистем визначається ступенем їхнього відхилення від максимально неупорядкованого стану системи молекул, що знаходиться в термодинамічній рівновазі. Всі біосистеми належать до класу *імовірнісних*, що характеризуються (на відміну від детермінованих) тем, що їхні елементи перебувають під впливом надзвичайно великої кількості факторів, і тому результати їхньої взаємодії точно не передбачувані.

Надорганізменні біосистеми відрізняються від організменних більшою рухливістю зв'язків між елементами, не мають жорстко запрограмованого розвитку, мають багато ярусів керування (популяційний, видовий, біоценотичний), які побудовані в основному на *статистичному* типі. На відміну від *структурованого* керування, властивого організмам, що здійснюється по певних каналах зв'язку, статистичний тип формується за рахунок того, що елементи систем вступають у випадкові взаємини шляхом обміну інформацією або спільними діями. При такому типі керування в порівнянні зі структурним значення перешкод зростає, а швидкодія знижується, оскільки зберігання інформації стає функцією середовища, що одночасно здійснює функцію каналів зв'язку між елементами системи, функцію «біологічного сигнального поля».

1.7 Виникнення і розвиток гідробіології

Джерела гідробіології сходять до самих ранніх епох людської культури, коли почали накопичуватися відомості про спосіб життя водних організмів, у першу чергу тих, які використовувалися в їжу або для інших цілей. Розрізнені екологічні відомості про водні організми нерідко зустрічаються в древній індійській і китайській літературі, часто приводяться в книгах грецьких і римських натуралістів, зокрема в Аристотеля (наприклад, електричний скат).

Становлення гідробіології як самостійної науки може бути віднесене до середини ХІХ століття. До цього часу біологічні ресурси водойм, особливо морів, багатьом здавалися невичерпними, турбота про відтворення промислових організмів – зайвою, а їхнє екологічне вивчення – не потрібним для практики. У середині минулого століття життя змусило людей відмовитися від такої заспокійливої точки зору навіть стосовно до морських водойм: китобійний промисел у північній півкулі почав різко скорочуватися, траулери стали залишати місця, що раніше буяли рибою, підірваним виявився промисел устриць.

Потреби промисловості водних організмів, особливо рибної, що зазнавала збитків через підрив сировинної бази, послужили першим потужним стимулом до вивчення водних організмів. У другій половині XIX в. для вивчення населення вод стали створюватися спеціальні установи. В 1859 р. була створена перша у світі біологічна станція на морі – Морська біологічна лабораторія при Коллеж де Франс у Конкарно, на березі Атлантичного Океану. В 1867 – біостанція в Аркашоні (Франція). Одна з перших морських біологічних станцій була заснована в Севастополі в 1871 р. з ініціативи О. О. Ковалевського і існує дотепер (Інститут біології південних морів НАН України, його філії в Одесі та на Карадазі). В 1872 році створена біостанція в Роскові (Франція) і Неаполі (Італія). В 1876 – Ньюпортська станція на атлантичному узбережжі США. У 1877 р. В. Гензен почав роботи в Кільській затоці по вивченню запасів риб та їхніх кормових ресурсів із застосуванням спеціальної планктонної сітки для кількісного обліку організмів, що живуть у товщі води. Через кілька років гідробіологічні дослідження починають проводитися і у прісних водах. У 1882 створена лабораторія у Вільфранш (Франція). В 1885 – Мільпорт (Англія). У 1888 р. – А. Коротневим відкрита біостанція «Російський будинок» у Вільфранш, відкривається Плімутська морська станція (Англія). У 1889 р відкривається Андумская морська станція в Марселі. 1892 р. – відкриті біостанції на о. Гельголанд (Німеччина) і в м. Бергені (Норвегія).

Трохи пізніше стали створюватися прісноводні біологічні станції: в 1890 м – на озері Полон (Німеччина), в 1891 р. – на оз. Глибоке (Московська обл.), в 1894 р. – на р. Іллінойс (США). В 1900 р. на Волзі в Саратові відкрилася перша в Європі річкова біологічна станція.

У 1909 р. був сконструйований *дночерпач* – прилад для кількісного обліку донного населення водойм, і на цей час, власне кажучи, завершується становлення гідробіології як самостійної дисципліни. Велике значення для її подальшого розвитку мало утворення Міжнародної ради по вивченню морів (1899 р.) і Міжнародної асоціації теоретичної й прикладної лімнології (1922 р.), що існують дотепер. З 1906 р. виходить міжнародний гідробіологічний журнал «Archiv fur Hydrobiologie» («Архів гідробіології»), з 1908 р. – журнал «Internationale Revue der gesantes Hydrobiologie und Hydrologie» («Міжнародний огляд загальної гідробіології та гідрології»). З 1926 р видається орган міжнародної Ради по вивченню морів «Journal du Conseil» («Журнал Ради»).

Інтереси промислу водних організмів були важливим, але не єдиним стимулом для виникнення гідробіології. Розвиток промисловості й транспорту спричинило забруднення прісних водойм, особливо рік, що стало досить помітним у другій половині позаминулого століття, що висунуло на перший план проблему чистої води. Разом з тим в 1869 – 1870 рр. А. Мюллер і Ф. Кін звернули увагу на величезну роль біологічного

самоочищення водойм, здійснюваного різними гідробіонтами. Стало ясно, що вивчення питань забруднення й очищення водойм неможливо вести без обліку ролі гідробіонтів, без знання їхньої екології. Надалі в роботах Р. Кольквітца і М. Марссона, Я. Я. Никитинського, Г. І. Долгова та С. Н. Строганова, виконаних наприкінці позаминулого й на початку минулого століття, була уточнена роль окремих організмів у процесах самоочищення водойм і розвинений принцип оцінки ступеня забруднення останніх по присутності в них гідробіонтів з різними вимогами до чистоти води. Необхідність екологічного вивчення водного населення в інтересах вирішення проблеми чистої води найбільшою мірою сприяла становленню гідробіології як самостійної науки.

Перше велике дослідження біології морів у Росії було здійснено науково-промисловою експедицією по вивченню рибальства й рибних запасів у Каспійське море, проведеної в 1853–1856 р. під керівництвом К. Бера й Н. Данилевського. В 1899–1906 рр., більші дослідницькі роботи на Баренцевому морі виконала експедиція під керівництвом М. М. Кніповича. Приблизно в цей же час експедиція, організована М. Андрусовим, А. Остроумовим, Ш. Шпіндлером і А. А. Лебединцевим досліджувала Чорне море і, зокрема, відкрила факт насичення його глибинних шарів сірководнем. Трохи пізніше С. О. Зернов провів поглиблене вивчення біоценозів Чорного моря. В 1912–1913 рр. величезний гідробіологічний матеріал зібрала на Каспійському морі експедиція на чолі з М. М. Кніповичем. На далекосхідних морях великі дослідження проводяться В. К. Бражніковим (1899–1904), П. Ю. Шмідтом (1900–1901) і В. К. Солдатовим (1907–1913).

На початку 20-х років під керівництвом М. М. Кніповича почали працювати Азово-Чорноморська науково-промислова експедиція. Більшу роль у посиленні морських біологічних досліджень зіграла організація в 1921 р. Плавучого морського наукового інституту (Плавморін). Експедиційний корабель цього інституту «Персей», починаючи з 1923 р. зробив більше 100 експедицій у Баренцевому, Білому, Карському, Гренландському і Норвезькому морях, під час яких учасники досліджень зібрали найбагатший гідробіологічний матеріал.

На початку 30-х років створюється Всесоюзний інститут морського господарства та океанографії (ВНИРО), який в цей час має у своєму розпорядженні велику мережу філій і відділень на всіх морях. На Україні – АзЧерНІРО. В 30-х роках К. М. Дерюгіним і його учнями здійснюється велика програма гідробіологічного дослідження морів Далекого Сходу, з 1949 р. протягом 20 років під керівництвом Л. Л. Зенкевича й В. Г. Богорова відбуваються рейси експедиційного судна «Вітязь», спеціально обладнаного для дослідження морських глибин. Численні дослідження, зокрема десятки тралень на глибинах до 10 км, виконані за допомогою цього судна у водах Тихого океану, значно розширили уявлення про життя

гідросфери.

Паралельно морським біологічним дослідженням розвивалося й гідробіологічне вивчення прісних вод. Це перші роботи (Д. О. Свіренко) на організованій в 1909 р. з ініціативи Біологічної комісії при Київському суспільстві аматорів природи під головуванням проф. А.А. Коротнева Дніпровської станції в Києві в районі Труханового острова.

В Україні протягом 60–90-х років минулого сторіччя працювали такі судна, як «Академік Вернадський», «Гідробіолог» (на Дніпрі), «Академік Топачевський» (на Дніпрі й Дунаї), сейнер «Академік Зернов» (у низов'ях Дніпра й лиманах північно-західного Причорномор'я), «Олександр Ковалевський», «Професор Водяницький» (на морях й океанах). У результаті експедицій на цих судах зібраний величезний матеріал, що послужив основою багатьом науковим розробкам.

В Україні гідроекологічними дослідженнями займаються наукові установи Національної Академії Наук: Інститут біології південних морів ім. О.О. Ковалевського (Севастополь, філія в Одесі і в Криму – Карадаг); Інститут гідробіології (Київ), Інститут біології Дніпропетровського університету, Інститут екологічних проблем (Харків). Гідроекологічні питання, пов'язані з інтересами рибного господарства, вивчають також Інститут рибного господарства Української аграрної академії наук (Київ), Південний науково-дослідний інститут рибного господарства (Керч) і його Одеська філія. Окремі питання гідроекології розробляються на кафедрах Дніпропетровського, Київського, Львівського, Одеського, Тернопільського, Ужгородського, Харківського й Чернівецького університетів. Оперативний моніторинг якості води в ріках, водоймищах й інших водних об'єктах здійснює Гідрометеорологічна служба України.

На перших етапах свого розвитку гідробіологія не могла скільки-небудь повно займатися вивченням екології водного населення, тому що останнє було ще вкрай слабо досліджене відносно систематики й фауністики, убогі відомості були по морфології і фізіології водних організмів. Крім цього, проведення гідробіологічних досліджень ускладнювалося обмеженістю необхідних для екологічного аналізу гідрологічних знань. Тому спочатку гідробіологи паралельно екології вивчали систематику, морфологію й фізіологію гідробіонтів з одночасним проведенням гідрохімічних, гідрологічних та інших небіологічних досліджень. Таке положення викликало в деяких фахівців неправильне уявлення про гідробіологію як комплексну науку, що досліджує не тільки життя у водоймах, але й самі водойми.

По мірі розвитку суміжних з нею наук і зникненням необхідності займатися вирішенням не властивих їй завдань гідробіологія поступово стає чисто екологічною дисципліною («гідроекологія»), що усе більше концентрує свою увагу на питаннях аутоекологічного, демоекологічного й синоекологічного вивчення водного населення, причому в цей час на

перший план усе більше виступає дослідження функціональних особливостей і структури надорганізмних систем в інтересах розробки проблем біологічної продуктивності та охорони біогідросфери. Остання проблема стає для людства усе більш актуальною і привертає до себе все більше уваги.

Питання для самостійного вивчення

1. Місце гідробіології в системі біологічних наук
2. Методи гідробіології
3. Завдання гідробіології і її значення
4. Розділи гідробіології
5. Напрямки гідробіології
6. Виникнення і розвиток гідробіології

2 ФІЗИКО-ХІМІЧНІ УМОВИ ІСНУВАННЯ ВОДНОГО НАСЕЛЕННЯ

2.1 Фізико-хімічні властивості води

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

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

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

2.1.1 Хімічний склад і будова води.

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

Вхідні до складу молекули води ядра водню й кисню утворюють рівнобедрений трикутник зі стороною 15 нм. У його основі перебувають два протони, а у вершині – ядро атома кисню. З 8 електронів зовнішнього електронного шару кисню дві пари утворюють ковалентні зв'язки О–Н, а інші – дві неподілені електронні пари. Електрони, що утворюють зв'язки О–Н, зміщені до електронегативного кисню, у результаті чого атоми Н здобувають ефективні позитивні заряди. Неподілені електронні пари зміщені щодо атома кисню й створюють два негативних полюси (рис. 2.1).



Рис. 2.1 Схема будови молекули води

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

При таненні льоду частина водневих зв'язків руйнується, молекули що відірвалися розміщуються в порожнечах вихідних агрегатів, щільність води зростає. З подальшим нагріванням до 4°C розрив водневих зв'язків триває, ущільнення води переважає над ефектом теплового розширення. Після 4° С теплове розширення починає переважати над ущільненням, спричиненим триваючим розривом водневих зв'язків, густина води починає знижуватися. Розрив всіх зв'язків відбувається тільки при переході води в пару; при 20°C зберігається їх половина.

2.1.2 Термічні особливості води

У порівнянні із ґрунтом і повітрям вода відрізняється набагато більшою термостабільністю, що сприятливо для існування життя. Збереженню температурної сталості води сприяє її надзвичайно висока теплоємність, рівна $4,19 \times 10^3$ Дж/(кг·К) або 1 кал/(г·град). Пояснення такої

аномально високої теплоємності полягає в тому, що частина одержуваної теплової енергії витрачається на розрив водневих зв'язків між асоційованими молекулами. У результаті вода повільно проохолоджується й нагрівається при зміні сезонів року, а також часу доби, відіграючи роль важливого регулятора температури. Максимальні коливання її у Світовому океані не перевищують 30–40°C, у той час як у ґрунті й на повітрі вони можуть досягати 110–120°C. Підвищенню термостабільності води в природних умовах сприяє її аномальна властивість зменшувати свою густину зі зниженням температури від 4 до 0°C (для прісної води). Розширюючись при замерзанні, вода перетворюється в лід, що, будучи більш легким, ніж вода, плаває на її поверхні й утворює теплоізоляційний шар, що попереджає промерзання водойм.

Узимку підлідні холодні води не поринають углиб, плаваючи на більш теплих; улітку прогріті води не опускаються до дна, де перебувають більш холодні і тому більш щільні води. Шаруватість, що утворюється, або *температурна стратифікація*, улітку попереджає прогрівання до дна навіть порівняно дрібних водойм, а взимку – охолодження всієї водної маси нижче 4 С. Наприклад, у рибоводних ставках глибиною 1–1,5 м різниця в температурі води дна й поверхні може досягати в жаркі дні 7–10°. Аномальні властивості, що обумовлюють виникнення температурної стратифікації, а також порівняно низька теплопровідність води (0,557 Вт/(см·К), або 1,110 кал/(см·град)) істотно гальмують вирівнювання температурних градієнтів у пелагіалі водойм.

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

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

2.1.3 Густина води

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

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

На перший погляд, зміни густини з підвищенням температури не так істотні. Однак варто врахувати, що питома вага гідробіонтів звичайно відрізняється від одиниці лише в другому або навіть у третьому знаку.

Тому температурні коливання густини води в межах третього й четвертого знака означають дуже багато в житті пелагічних організмів в сенсі зміни умов плавання (різна опірність середовища). Інше значення густини води як екологічного фактора пов'язане з її тиском на організм, що на глибинах, вимірюваних кілометрами, виражається сотнями атмосфер. З поглибленням на 10,3 м у прісну й на 9,986 м у морську воду (при 4°C) тиск зростає на 1 атм і в океанічних глибинах може досягати понад 1000 атм.

Організми, здатні існувати в широкому діапазоні тиску води, називаються *еврибатними* (*bathus* – глибина), а ті що не витримують більших коливань цього фактора – *стенобатними*. Наприклад, голотурії *Elpidia* й *Myriotrochus* зустрічаються на глибинах від 100 до 9000 м, хробак *Priapulius caudatus* – у літоралі й на глибині до 7 тис. м. Найбільш стійкі до підвищення гідростатичного тиску еврибатні форми, що витримують 1130 атм. Серед видів витривалих (600-1000 атм) і помірно витривалих (400–600 атм) є морські літоральні, пелагічні морські й прісноводні, серед мало витривалих (100–300 атм) і найбільш чутливих - прісноводні й морські пелагічні форми. Середня витривалість у літоральних донних видів вище, ніж у планктонних. Реакція на підвищення тиску подібна у всіх гідробіонтів: спочатку порушення й посилення рухової активності, потім тетанус, інактивація й загибель.

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

Крім зрушення рівноваги реакцій зі зміною тиску спостерігається й інший ефект – іншими стають швидкості реакцій. Це пов'язане з утворенням тієї або іншої кількості проміжних активованих комплексів.

Якщо об'єм системи, що містить неактивовані вихідні речовини, менше, ніж при їхній активації, остання буде гальмуватися, і реакції, що каталізуються ферментами, будуть протікати повільніше. Коли об'єм активованого комплексу буде менше, ніж об'єм його компонентів до активації, швидкість реакцій, що каталізуються ферментами, з підвищенням тиску зросте. Інший шлях впливу тиску на швидкість реакції пов'язаний зі зміною в'язкості протоплазми й відповідно прискоренням або вповільненням дифузії. З підвищенням тиску рівновага в системі золь – гель зміщується в праву сторону, швидкості дифузії знижуються. Оскільки підвищення температури веде до зсуву рівноваги у зворотному напрямку, воно може знімати розглянуті баричні ефекти.

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

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

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

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

2.1.4 В'язкість води

У порівнянні з іншими рідинами вода має порівняно малу в'язкість. Так, для води з температурою 10° С в'язкість дорівнює $1,31 \cdot 10^2$ Пуаз (пз), а для гліцерину в тих же умовах – $39,5 \cdot 10^4$ пз. Мала в'язкість води полегшує

організмам плавання, оскільки на подолання внутрішнього тертя шарів води, що приводять у рух, затрачається порівняно невелика сила. Підвищення температури супроводжується зниженням в'язкості води:

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

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

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

2.1.5 Рух води й водні маси

Природні води перебувають у безперервному русі під впливом сили ваги, вітру, життєдіяльності гідробіонтів й інших впливів. Рух води проявляється головним чином у формі течії, хвилювань і турбулентного перемішування.

Течії по своєму походженню можуть бути *гравітаційними* – під впливом сили ваги, – і *фрикційними*, викликаними тертям між повітряними масами та поверхнею водойми. Під впливом сили ваги переміщуються з високого на більш низький рівень води рік й інших проточних водойм. Складною взаємодією сил тяжіння Землі, Місяця й Сонця викликаються припливи й відливи й пов'язані з ними *приливно-відливні* течії. До *градієнтно-гравітаційних* відносять течії, що обумовлені зміною нахилу поверхні водойми у зв'язку з різною густиною води (температурні градієнти, розходження в солоності), перепадами атмосферного тиску,

випаданням опадів, випаруванням та ін. У зв'язку з розташуванням розрізняють течії поверхневі, глибинні, придонні, прибережні та ін.; по траєкторії – прямолінійні, циклонічні й антициклонічні; по характері руху водних часток – ламінарні й турбулентні; залежно від фізико-хімічних особливостей – теплі, холодні, солоні й т.п.; по стійкості - постійні, періодичні й тимчасові.

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

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

Хвилі, які в основному спричиняються взаємодією водних і повітряних мас, особливо велике значення мають для мешканців прибережжя, де прибій перетирає ґрунт, переміщує його по вертикалі й горизонталі, несе з одних місць і відкладає в інші. Деяке уявлення про силу прибою і його значення для гідробіонтів може дати той факт, що біля скелястих берегів вода іноді злітає на висоту до 100–150 м. Життя в зоні прибою вкрай збіднюється, і тут існують лише деякі форми, що пристосувалися до ударів хвиль.

Для сприйняття рухів води в гідробіонтів існують всілякі рецептори. Риби оцінюють швидкість і напрямок течій за допомогою органів бічної лінії, ракоподібні – антенами, молюски – рецепторами у виростах мантиї. У дуже багатьох безхребетних є віброрецептори, що сприймають коливання

води. У гребневиків вони виявлені в епітелії, у гідромедуз – по краях манубріума, у раків представлені віялоподібними органами, що сидять у поглибленнях на поверхні тіла, личинки комах сприймають вібрацію води різними волосками й щетинками.

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

2.2 Фізико-хімічні властивості ґрунтів

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

Дрібнозернисті ґрунти називаються *м'якими*. До них відносяться глини (*пеліти*), мули (*селіти*, *алевриту*) і пісок, що мають розмір зерен відповідно менш 0,01 мм, 0,01 – 0,1 та 0,1 – 1,0 мм відповідно. *Тверді* ґрунти представлені гравієм (0,1 – 1 см), галькою (1 – 10 см), валунами (10 – 100 см) і брилами (більше 1 м).

Дрібнозернисті ґрунти залежно від вмісту в них тонких фракцій (частинок дрібніше 0,01 мм) підрозділяються на пісок, мулистий пісок, піщанистий мул, мул і глинистий мул (тонких фракцій відповідно до 5, 10, 30, 50 і більше 50 %). Якщо в ґрунті присутні декілька різнорозмірних фракцій, то його називають змішаним. Стосовно ґрунтів розрізняють *стено-* і *евриедафічні* форми (*edaphon* – ґрунт, ґрунт), з яких перші виявляють приуроченість до якому-небудь одного субстрату, а другі живуть на різних ґрунтах. Серед стеноедафічних форм розрізняють *літофілів*, що живуть на каменях, *псамофілів*, що живуть на піску, *аргілофілів*, що селяться на глині, і *пелофілів*, життя яких пов'язана з мулистими ґрунтами (*lithos* – камінь, *psammos* – пісок, *pelos* – мул, *argillos* – глина).

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

Атрактивність («привабливість») ґрунтів визначається не тільки їх гранулометричним складом, але й багатьма іншими якостями. Дрібнозернисті ґрунти, особливо мулисті, мають різний ступінь ущільнення й у верхніх шарах лежать більш пухко, ніж у нижніх. В міру ущільнення ґрунтів занурення в них стає більше скрутним, і організми закопується на меншу глибину. З іншого боку, занадто м'які, напіврідкі ґрунти стають недостатньо опорними й тому несприятливі для існування донних організмів. Наприклад, у Баренцевому морі з переходом від гравію до піску й мулу середня маса гідробіонтів, що живуть на цих ґрунтах знижується з 1,34 до 0,31 і 0,05 разів. Що стосується форм, що живуть у товщі ґрунту, то тут спостерігалася зворотна картина: у гравії їхня середня маса рівнялася 3 мг, у мулі – 8 мг. Серед великих часток, які важко розсовувати, дрібним організмам пересуватися легше, і цим пояснюється різниця в розмірі тварин, що живуть у мулистому ґрунті й гравії.

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

Украй несприятлива для існування донного населення недостатня стабільність ґрунтів: осідання частинок, знесення поверхневих шарів струмами води й переміщення частинок відносно одна одної. У першому випадку мешканці ґрунту засипаються шаром наносів, у другому – вимиваються й несуться течією, у третьому – перетираються, не можуть вкоренитися. Наносом і змивом ґрунту пояснюється, наприклад, крайня бідність бентосу в рівнинному плинні середньоазіатських рік Сирдар'ї, Амудар'ї, Кури й інших рік, у яких йде енергійне розмивання русла в одних місцях і седиментація суспензій – в інших.

Перемішування ґрунтів може викликатися не тільки рухом води, але і діяльністю самих організмів. Наприклад, поліхети *Arenicola* у популяціях із щільністю 40 екз/м² щодня пропускають через свої кишечники 1,5 кг ґрунту, а за рік – близько 0,25 м³, тобто переміщують весь ґрунт у шарі

глибиною 20–30 см. Креветка *Axius serratus* риє нори на глибину до 3 м; проникаючи в товщу донних опадів, креветки роблять ґрунт більш пористим і обводненим, змінюють його геологічні якості, перемішують його шари.

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

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

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

Питання для самостійного вивчення

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

3 ГІДРОСФЕРА ЯК СЕРЕДОВИЩЕ ЖИТТЯ ГІДРОБІОНТІВ

3.1 Середовище та його елементи

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

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

Елементи середовища, що здійснюють той чи інший безпосередній вплив на існування населення, називаються *факторами впливу* або просто *факторами*. По своїй природі вони можуть бути розділені на: *абіотичні* – фізико-хімічні впливи неживого середовища, *біотичні* – впливу одних елементів населення на інші й *антропогенні* (точніше *антропічні*) – впливу людини на живу природу як свідомі, так і мимовільні.

3.2 Екологічна валентність

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

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

Види, стенобіонтні відносно якогось фактора, існують при його високих або низьких абсолютних значеннях. Якщо вони мають потребу у високих значеннях якогось фактора, то до назви останнього додається «-любний», а до грецького – «-фільний» (*fileo* – люблю). Наприклад, стенотермні форми, що живуть у теплих водах, будуть називатися

теплолюбними або *термофільними*, у холодних – холодолюбними або *криофільними* (*krios* – холод). Якщо особини виду уникають високих значень фактора, то це позначається терміном, утвореним з назви даного фактора з додаванням грецького «-фобний» (*fobos* – страх). Наприклад, форми, що не терплять помітного осолонення води, будуть називатися *галофобними* (*galos* – сіль). Іноді використовується інша термінологія: види, що живуть в умовах високої виразності даного фактора, називаються його *біонтами*. Так, форми, що населяють солоні води, називаються *галобіонтами*, що живуть на течії, – *реобіонтами* (*reo* – течу) і т.п.

Екологічна валентність виду тим ширше, чим мінливіше його середовище. Із цієї причини, наприклад у морях, прибережні форми, як правило, більш евритермні й евригалінні, ніж мешканці відкритої зони, де температурні й сольові умови стійкіше. Точно так само мешканці поверхневого шару води більш евритермні й евригалінні ніж глибоководні форми, що живуть в умовах значної сталості температурного та сольового режиму. Чим варіабільніше умови життя у водоймі, тим різноманітніше видовий склад його населення, чим більше який-небудь фактор відхиляється у водоймі від середніх значень, тим одноманітніше населення останнього.

3.3 Адаптації

Організми, популяції, види й біоценози – не жорсткі системи, які руйнуються, якщо стани середовища відрізняються від оптимальних. Для них характерна здатність адаптуватися до середовища, тобто зберігати свою структурну цілісність і функціональну стійкість у мінливих (до певної межі) умовах зовнішніх впливів. Усі адаптації проявляються в тім, що, регулюючи надходження або втрату енергії, вони забезпечують енергетичний баланс біологічних систем при різних станах зовнішнього середовища. Відповідно до рангу систем (організм, популяція, біоценоз) можна говорити про такі адаптації:

- онтогенетичні,
- філогенетичні
- ценогенетичні.

По механізму здійснення розрізняють адаптації:

- біохімічні,
- фізіологічні,
- поведінкові,
- морфологічні й деякі інші.

Звичайно вони, співіснуючи, підкріплюють один одного, підсилюючи адаптаційний ефект. Наприклад, утворення підшкірного шару жиру (морфологічна адаптація) знижує дію температурних коливань. Одночасно з цією ж метою може відбуватись вибір ділянок із кращими

температурами (поведінкова адаптація) або відповідні зрушення в роботі ферментної системи (біохімічна адаптація). У всіх випадках сукупність реакцій на зміни зовнішнього середовища є відбиттям регуляторних процесів, спрямованих на збереження стабільності біологічної системи.

3.4 Фактори середовища: основні поняття

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

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

Оптимальні й критичні значення окремих факторів не мають твердих значень для окремих організмів, популяцій і видів, будучи, зокрема, результатом адаптації до конкретних умов існування. Наприклад, терморезистентність, стійкість до дефіциту кисню, висихання, зміні солоності та інших несприятливих факторів різна в організмів, що перебувають у різних умовах, в особин популяції з ділянок видового арсеналу, що екологічно відрізняються одна від іншої, в особин близьких видів, що живуть у водоймах різного типу.

Велике екологічне значення має не тільки абсолютна величина того або іншого фактора, але й швидкість його зміни. Якщо вона невелика, пристосування до нових умов (аклімация) відбувається легше. Різкі впливи на біологічні системи, що викликають їхню перенапругу, одержали назву *стресових*. Стосовно до окремих впливів можна говорити, наприклад, про температурний стрес при швидкому нагріванні або охолодженні водойми, сольовий стрес, викликаний різкою зміною солоності води, і т.п.

Населення окремих ділянок гідросфери неоднаково, оскільки вони розрізняються між собою по фізико-хімічних та інших характеристиках. Кожен вид потребує для свого існування певних умов і не може процвітати там, де їх немає. Фактори середовища, що виключають або обмежують процвітання виду, називаються *лімітуючими*. В 1840 р. Ю. Лібіх сформулював принцип, названий згодом «законом мінімуму», відповідно

до якого величина врожаю (продукції) залежить від кількості живильних речовин, що перебувають у мінімумі. Цей принцип має потребу в ряді обмежень. Нерідко дефіцитна речовина може бути замінена іншою (наприклад, кальцій стронцієм при побудові раковин молюсків) або ефект дефіциту тією чи іншою мірою знімається сприятливою комбінацією інших факторів («закон сукупної дії факторів»). «Закон» Лібиха не стосується систем з нестійким станом, коли надходження в них різних речовин незакономірно міняється і як наслідок лімітуючими поперемінно або одночасно стають багато факторів. Принцип «мінімуму», сформульований Ю. Лібихом стосовно до живильних речовин, надалі був розповсюджений і на інші абіотичні фактори, а потім доповнений принципом «максимуму».

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

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

Різні фактори можуть взаємодіяти між собою, підсилюючи позитивний або негативний вплив на біоту або послабляючи його. У першому випадку мова йде про *синергічну* дію, а в другому – про *антагоністичну*. Наприклад, отруєння риб токсичними речовинами підсилюється в умовах кисневого дефіциту, а вищі водні рослини є антагоністами водоростей, оскільки виділяють речовини, що згубно впливають на них (альгіциди або антибіотики природного походження). Крім того, характер взаємодії може бути непрямим, опосередковуючись через ряд проміжних процесів, або двостороннім: наприклад, риба білий амур, виїдаючи вищі водні рослини, підвищує рибопродуктивність ставків, але разом з тим підриває кормову базу коропа, що харчується серед заростей макрофітів, і викликає погіршення газового режиму внаслідок їхнього видалення. Багатофакторність водного середовища і взаємодія факторів обумовлюють труднощі, що виникають при з'ясуванні причин аномальних явищ у водних екосистемах, а також при прогнозуванні змін, які можуть відбутися під впливом природних або антропогенних факторів.

У природних умовах окремі фактори діють не ізольовано, а сукупно, і при цьому їхня роль може сильно трансформуватися. Наприклад, оптимум освітленості для організмів сильно змінюється в різних температурних умовах залежно від концентрації кисню, активної реакції середовища і її окислювально-відновного потенціалу. Підвищення температури, що прискорює обмін речовин й одночасно послабляє зв'язування кисню гемоглобіном, може бути сприятливим для гідробіонтів, коли вода добре аерована, і згубним, якщо респіраторні умови гірше. Чим сильніше міняється даний елемент середовища в просторі й у часі, тим звичайно більше його екологічне значення. Істотну роль грає також ступінь регулярності впливу даного фактора на населення, регулярність його зміни в часі. Відповідно до цього, серед мінливих факторів варто розрізняти ті, які змінюються закономірно періодично й без закономірної періодичності. Фактори, що змінюються закономірно періодично, обумовлюють формування у видів характерних для них біологічних циклів (добових, сезонних, річних й ін.), специфічних типів динаміки чисельності й деяких інших видових ознак. Фактори, що змінюються без закономірної періодичності, головним чином впливають на поширення виду й на його чисельність.

Вплив факторів на населення може бути залежним або незалежним від його численності. Перший випадок більш характерний для дії біотичних факторів. Наприклад, результат впливу хижака на популяцію жертви в найсильнішій мері залежить від щільності останньої. Та ж картина спостерігається при впливі паразитів на їхніх хазяїв. Абіотичні фактори, особливо різкі зміни фізичних умов (шторми, різкі похолодання й ін.), як правило, впливають на населення поза залежністю від його щільності, хоча в окремих випадках і тут виявляється зв'язок. Наприклад, у прибережних зонах водойм, зокрема морів, донні макрофіти, що перебувають у заростях, легше переносять прибій, ніж одиночні рослини. Риба в скупченнях проявляє більшу стійкість до токсичної дії деяких шкідливих речовин, нейтралізуючи їхню дію масою виділеного слизу. Обидва наведені приклада ілюструють можливості населення кондиціювати своє середовище, тобто робити його більш відповідним своїм життєвим потребам.

3.5 Основні фактори водного середовища

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

екологічний фактор життєдіяльності водних організмів. Крім того, на все живе на Землі, у тому числі й на гідробіонтів, діють різні види космічного випромінювання, зокрема γ -промені та інші радіоактивні фактори, а також магнітне поле Землі, що періодично обурюється під впливом вибухів на Сонці. Природний магнетизм відіграє значну роль у міграціях водних ссавців (китів, кашалотів, дельфінів) і деяких риб (вугрів).

Найважливішу екологічну роль грають сили всесвітнього тяжіння, що обумовлюють в океанах і морях припливно-відливні явища і, як наслідок, – непостійні умови життя організмів шельфу й літоралі, що періодично обводнюється й висихає. Чергування дня та ночі й інші періодичні явища, пов'язані з обертанням Землі навколо Сонця, впливають на поведінку, спосіб життя й процеси розмноження водних тварин.

Наслідком пристосування гідробіонтів до періодичних коливань космічних факторів є формування так званих біологічних годинників (або циркадних ритмів), тобто ритмічних коливань життєвих процесів водних тварин відповідно до коливань умов навколишнього середовища (ритмічні коливання зберігаються й у тих випадках, коли гідробіонти живуть за межами свого природного середовища, наприклад в акваріумах). Біоритми відомі навіть у водоростей (зокрема, у синьозеленої водорості осциляторії). Цей механізм вироблений у ході тривалого еволюційного процесу й закріплений генетично. До чергування дня й ночі пристосувалися багато з «нічних» тварини, що харчуються переважно вночі.

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

Гідрологічний режим водойм визначає формування специфічних угруповань організмів, пристосованих до умов уповільненої течії (*стагнофільні* угруповання) або до умов проточності (*реофільні* угруповання). Відповідно формуються *лентичні* або *лотичні* екосистеми, які істотно відрізняються як по складу біоти, так і по особливостях протікання гідробіологічних процесів.

На значних глибинах океанів і морів найважливішим серед фізичних факторів є атмосферний тиск.

До *фізико-хімічних факторів* відносяться активна реакція

середовища (рН), окислювально-відновний потенціал (Eh), лужність, жорсткість, осмотичний тиск.

Хімічні фактори – це вміст кисню, діоксиду вуглецю, інших розчинених газів, мінералізація, сольовий склад, солоність, концентрація органічних речовин, наявність забруднюючих речовин різного хімічного складу.

Для донних організмів важливе значення мають структура донних відкладів, рівень замуленості, вміст органічної речовини в мулах та ін.

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

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

В ХХ столітті найбільше значення для водного середовища мають *антропогенні фактори*.

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

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

Серед антропогенних факторів, що найбільшою мірою змінюють якість природних вод та знижують біологічну продуктивність водойм, можна відзначити наступні: евтрофікація, що обумовлена підвищенням

вмісту у воді біогенних речовин – азоту й фосфору, приводить до надмірного розвитку водоростей, а при їхньому відмиранні – до наступного самозабруднення водойми; *органічне* забруднення (*санпробізація*); токсичне забруднення хімічними речовинами різного походження (*токсифікація*); «теплове» забруднення внаслідок скидання у водні об'єкти підігрітих вод теплових і атомних електростанцій; кислотні дощі, які змінюють активну реакцію води – рН (*ацидіфікація*). В 50-70-і роки ХХ століття, внаслідок багаторазового випробування атомної й термоядерної зброї, велике значення для біосфери в цілому і для гідросфери зокрема набуло *радіонуклідне забруднення*, пов'язане також з аваріями на атомних електростанціях (в Україні – це аварія на Чорнобильській АЕС в 1986 р.). У той же час, на водні організми протягом всієї геологічної історії Землі впливала природна радіоактивність гірських порід, океанічного дна й інших природних джерел.

Абіотичні й антропогенні фактори піддаються кількісній оцінці й виражаються у відповідних міжнародних стандартизованих одиницях виміру (табл. 3.1).

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

Питання для самостійного вивчення

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

4 ПЕЛАГІАЛЬ

4.1 Життєві форми гідробіонтів

Гідросфера, як арена життя, підрозділяється на більш-менш відмежовані одна від одної ділянки – *біотопи*, або *екотопи*, що характеризуються специфічними умовами існування. До найбільш великих біотопів водойм належать їхня товща, або *пелагіаль* (*pelagos* – відкрите море), дно із прилеглим до нього шаром води, або *бенталь* (*bentos* – глибина), і поверхневий шар води, що граничить із атмосферою, або *нейсталь* (*nein* – плавати). Населення пелагіалі називається *пелагосом*, бенталі – *бентосом*, нейсталі – *нейстоном*.

Таблиця 3.1 – Основні одиниці виміру факторів середовища

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

До *пелагобентосу* відносять форми, здатні поперемінно вести як пелагічний, так і бентосний спосіб життя. Населення, що виявляється на різних предметах і живих тілах, які перебувають у товщі води, одержало назву *перифітона* (*peri* – навколо, *phyton* – рослина). Серед населення пелагіалі розрізняють представників *планктону* і *нектону* (*planktos* – ширяючий, *nektos* – плаваючий). До першого належать форми або не здатні до активних рухів, або рухливі, але не здатні протистояти токовищам води, якими переносяться з місця на місце (водорості, найпростіші, коловертки, рачки й інші дрібні тварини). Пелагічні організми, частина тіла яких перебуває у воді, а частина над її поверхнею (деякі сифонофори, ряска й ін.), одержали назву *плейстона* (*plein* – плавати на кораблі). До нектонних форм належать великі тварини, рухова активність яких достатня для подолання водних течій (риби, кальмари, ссавці). Представників бентосу, планктону, нектону, нейстону, плейстону й перифітону відповідно називають *бентонтами*, *планктонтами*, *нектонтами*, *нейстонтами*, *плейстонтами* й *перифітонтами*. Сукупність зважених у воді організмів називають *сестоном* (*sestos* – просіяний).

Поряд з *гологідробіонтами* – видами, адаптованими до життя тільки у водному середовищі, гідробіологія вивчає також ті форми, які можуть існувати як у воді, так і на суші. Деякі з таких форм (водний жовтець, земноводна гречка, стрілолист та ін.) однаково добре живуть в обох середовищах, інші (жаби, тритони, деякі раки й риби) переважно адаптовані до життя у воді, але можуть значний час перебувати на суші. Всі перераховані форми, адаптовані до життя як у воді, так і в повітряному середовищі, називають *амфібіонтними* або *мерогідробіонтами*. Серед них в особливу групу виділяють *напівводні організми*, частина тіла яких перебуває у воді, а частина – на повітрі (очерет, осока та ін.). До мерогідробіонтів належать і водні стадії *гетеротопних*, або *повітряно-водних* організмів, частина життєвого циклу яких здійснюється в повітряному, а частина – у водному середовищі (наприклад, багато комах, що ведуть в імагінальній стадії повітряний спосіб життя, а в личиночній – водний).

4.2 Основні зони пелагіалі Світового океану

Пелагіаль (від грець. *pelagos* – відкрите море) – це товща води морів й океанів, що є середовищем перебування водних організмів, не пов'язаних із дном водойми. Її межа простирається від літоралі до самих віддалених від берегів ділянок океану. Пелагіаль ділиться на три зони: *епіпелагіаль*, або шар води, що покриває материкову обмілину (глибина 0–200 м), *батіпелагіаль*, або товща води над материковим схилом, і *абісопелагіаль* – товща води над океанічним ложем.

Епіпелагіаль – найбільш продуктивна зона морських екосистем. У її верхній частині найбільш інтенсивно протікають біологічні процеси (фотосинтез автотрофних організмів – фітопланктону) і створюється первинна органічна продукція, що використовується тваринними організмами, які живуть у батіпелагіалі, абісопелагіалі й бенталі. На глибині 2,5–3 км, біля підземних термальних вод, органічні речовини можуть утворюватися також у результаті хемосинтезу, що здійснюється хемотрофними бактеріями.

Великомасштабні циркуляційні процеси в екосистемі океану формують своєрідний хімічний, гідрологічний і гідробіологічний режим його окремих зон. Кожна з них характеризується певними умовами, до яких пристосовуються морські організми. Циркуляція водних мас визначає розподіл зважених і розчинених речовин абіотичного й біотичного походження як по акваторії, так і по глибині морів й океанів.

Під *водною масою* розуміють не всю воду моря або океану, а лише певний, невеликий її обсяг, пов'язаний з конкретним районом Світового океану. Її формування пов'язане із кліматичними та фізико-географічними умовами певних морських акваторій. Водні маси не поширюються по всій акваторії і не змішуються повністю із сусідніми водами. На перший погляд, це здається неможливим. Якщо ж урахувати, що в океані внаслідок температурної та сольової різниці формуються зони з неоднорідною щільністю води і різко обмежується турбулентний обмін між ними, то стане зрозумілою можливість існування серед просторів океану окремих водних мас.

У межах більших водних мас можуть формуватися водні маси не тільки першого, але й другого, третього і наступного порядків, обсяг яких менший, а властивості не так різко відрізняються між собою. Як правило, первинні водні маси прив'язані до певних кліматичних районів океану, а вторинні утворюються на межі двох сусідніх первинних, або в районах проникнення в океан водних мас із прилеглих морів. Циркуляційні води, які при цьому формуються, швидше обновляються, їхні властивості не такі постійні, як властивості первинних водних мас.

Загальна циркуляція водних мас у Світовому океані відбувається внаслідок вітрової напруги на поверхні води, нерівномірного розподілу атмосферного тиску й температурного режиму окремих його зон. У шельфовій зоні морів й океанів внаслідок невеликих глибин і сусідства суши формуються найбільш сприятливі умови для розвитку життя (високої біологічної продуктивності).

4.3 Внутрішні водойми

Водні об'єкти, розташовані серед суходільних масивів, називаються *континентальними*, або *внутрішніми*. Вони діляться на водойми, або водні

об'єкти вповільненого стоку, і *водотоки* – водні об'єкти прискореного стоку. До перших належать водосховища, озера, ставки, болота, калюжі, до других – річки й канали.

Типи водних об'єктів вивчають науки: *лімнологія* (наука про озера, від грець. *лімнос* – озеро), *гелеобіологія* (наука про болота, від грець. *гелеос* – болото), *потамологія* (наука про ріки, від грець. *потамос* – ріка).

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

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

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

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

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

4.4 Річки й канали

Рипаль характеризується наявністю заростей вищих водних рослин, у яких живе велика кількість водних тварин. У відкритій зоні ріки, де швидкість води висока, видове різноманіття гідробіонтів та їхня численність нижче, оскільки вони зносяться потоком води.

У напрямку від витоків до гирла ріка має поздовжню зональність. Потік поділяють на верхню, середню й нижню течії. У місцях впадання річки в море значні площі мілководь формують *дельту* або вузькі морські затоки – *естуарії*.

Рівень води в річці, її гідрохімічний режим, швидкість течії, прозорість, наявність поверхневого стоку, характер ґрунтів та інші абіотичні фактори визначають особливості формування живого населення річкових екосистем. Швидкість течії поступово падає від витоків до гирла. На рівнинних ріках у меженний період вона становить у середньому

близько 1 м/с, а під час повені зростає до 1,5–2 м/с. Набагато вище швидкість течії в гірських річках (5–6 м/с). У зв'язку з тим, що водні потоки сприяють розмиванню ґрунтів або їхньої ерозії, ложі рік у середньому плинні здобувають звивисту форму. При цьому утворюються закрути, або *меандри*, ріки. У тих випадках, коли відбувається природне випрямлення русла річки, меандри залишаються відділеними від основного русла і перетворюються в ізольовані *стариці*. Меандри, що не втратили зв'язки з основним плином ріки, утворюють різні затоки й протоки.

Серед абіотичних факторів річкових систем, які впливають на гідробіонтів, найбільш істотними є повіддя й паводки. Вони визначаються рівнем дощових опадів і сніготаненням. Поталі води мають невисоку мінералізацію і під час весняного повіддя інтенсивно промивають річкові системи, у яких протягом зимових місяців накопичується значна кількість відмерлих організмів, органічних і мінеральних речовин і забруднюючих речовин антропогенного походження.

Під час повені рівень води в ріках може підніматися на 10–15 м. При цьому інтенсивно розмиваються береги і у воду надходить велика маса зважених частинок, вода стає більш каламутною і менш прозорою. У меженний період водність рік значно падає, підвищується температура води і її прозорість.

4.5 Планктон

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

За ступенем пристосованості організмів до водної товщі розрізняють *голопланктон* і *меропланктон*. До першого належать організми, все активне життя яких проходить у товщі води, і тільки спочиваючі стадії (бруньки, яйця та ін.) можуть перебувати на дні. До меропланктону належать форми, що живуть у товщі води тільки на якомусь відрізку свого

активного існування, а іншу частину життя їм властивий інший спосіб життя (пелагічні личинки донних тварин, ікра й личинки риб, личинки плейстонта фізалиї).

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

4.5.1 Розмірний склад планктону

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

4.5.2 Плавучість

Наведений раніше розподіл мешканців товщі води на планктон і нектон, залежно від їхньої здатності протистояти течії можна уточнити, використовуючи гідродинамічні показники, зокрема, *число Рейнольдса* (Re), що виражає відношення сил інерції до сили тертя: $Re = v \cdot l \cdot K$, где v – швидкість руху рідини, l – довжина тіла, K – кінематична в'язкість. Як було досліджено, планктери плавають при $Re < 2 \cdot 10^7$, звичайно при $Re < 10^5$, характеризуються розгалуженістю, численністю виступаючих деталей і поганою обтічністю, що забезпечує їм добре виражений парашутний ефект і створює високий рівень спротиву при поступовому русі. Нектанти відрізняються зворотними ознаками; мають обтічну форму, плавають в режимі $Re > 2 \cdot 10^7$. Такий рівень Re зазвичай спостерігається при довжині не менше 2–3 см, і вона є мінімальною для нектонтів.

Пристосування організмів до пелагічного способу життя зводяться насамперед до забезпечення плавучості – розвитку різних адаптацій, що

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

Плавучість. Вона може розглядатися як занурення з найменшою швидкістю, і тоді формула плавучості здобуває наступний вид (В. Оствальд): $a = b/(c \cdot d)$, де a – швидкість занурення, b – залишкова вага (різниця між вагою організму й вагою витиснутої їм води), c – в'язкість води, d – опір форми. Із цієї формули треба, що організми можуть збільшувати плавучість, підвищуючи тertia об воду й зменшуючи залишкову вагу.

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

Із сезонними коливаннями температури води, що супроводжуються змінами її густини та в'язкості, пов'язаний *цикломорфоз*. Він проявляється в тім, що в теплу пору року у деяких прісноводних організмів (рачків, коловерток й ін.) збільшується питома поверхня тіла за рахунок зміни його пропорцій і подовжуються різні вирости тіла; з похолоданням починається розвиток у зворотному напрямку (рис. 4.1).

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

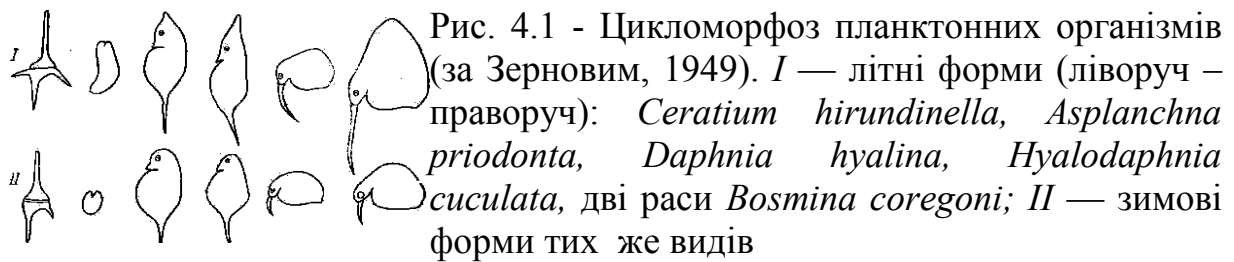


Рис. 4.1 - Цикломорфоз планктонних організмів (за Зерновим, 1949). I — літні форми (ліворуч – праворуч): *Ceratium hirundinella*, *Asplanchna priodonta*, *Daphnia hyalina*, *Hyalodaphnia cuculata*, дві раси *Bosmina coregoni*; II — зимові форми тих же видів

Зниження залишкової ваги. Густина води помітно зростає зі зниженням температури, а також з підвищенням солоності й тиску, у зв'язку із чим умови плавучості організмів помітно міняються. Відповідно до цього у планктонів питома вага регулюється таким чином, щоб вона наближалася до густини води. Як правило, питома вага прісноводних планктонних організмів не перевищує $1,01\text{--}1,02\text{ г/см}^3$, морських – $1,03\text{--}1,06\text{ г/см}^3$ і їхня плавучість наближається до нейтральної. У тих випадках, коли гідробіонти здійснюють вертикальні міграції або переміщуються в ділянки з іншою густиною води, вони звичайно змінюють свою питому вагу, модулюючи склад тіла. Щільність його окремих компонентів виражається наступними середніми величинами (при 20°C): сквален – 0,86; воскові ефіри – 0,90; діацилгліцериновий ефір – 0,91; триацилгліцерин – 0,92; білок – 1,33; кістякова тканина – $2\text{--}3\text{ г/см}^3$. Украй неоднакова маса різних іонів.

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

Значне зменшення кількості білка відзначено в деяких глибоководних риб – до 5 % від маси тіла замість звичайних 20–25 %. Зменшення сумарної концентрації іонів у рідинах тіла характерно для багатьох морських тварин, що здійснюють гіпоосмотичну регуляцію. Заміна важких іонів на легкі простежується у багатьох безхребетних і водоростей, коли замість Mg^{2+} , Ca^{2+} й SO_4^{2-} у тілі накопичуються Na^+ і NH_4^+ . Наприклад, активне видалення сульфат-іона характерно для медуз, гребневиків, птеропод, гетеропод і пелагічних оболонників. У водорості *Entomodiscus rex* активно виділяються з вакуолей іони Mg^{2+} , Ca^{2+} й SO_4^{2-} . Спливання ноктилюки обумовлюється видаленням двовалентних іонів із

заміною їх на легкі одновалентні. У різних кальмарів є спеціальні резервуари з менш щільною рідиною. Наприклад, у Cranchidae, в яких ціломічна рідина становить 65 % всієї маси тіла й має щільність 1,01, нейтральна плавучість повністю забезпечується за рахунок заміни Mg^{2+} , Ca^{2+} на NH_4^+ .

Один із самих звичайних способів зниження питомої ваги в гідробіонтів – *накопичення жиру*. Багаті жиром ноктілюки *Noctiluca*, радіолярії *Spumellaria*, гіллястовусі й веслоногі рачки. Жирові краплі є в пелагічній ікрі ряду риб (кефалеві, камбали, скумбрія). Жир замість важкого крохмалю відкладається в якості запасної живильної речовини в планктонних діатомових, синьозелених і зелених водоростей. В акул *Cetorhinus* і риби-місяць *Mola* так багато жиру, що вони майже без усяких активних рухів тримаються в поверхні води, де харчуються планктоном.

Часто накопичення жиру супроводжується характерними змінами в його складі. Наприклад, в акул *Centrophorus* жирові відкладення на 90 % представлені найбільш легким ліпідом – скваленом. У собачої акулі спостерігається адаптивна зміна в накопиченні діацилгліцеринового ефіру замість більш важкого тріацилгліцерину. Коли до грудних плавців цих риб підвішували грузики, відношення першого ліпиду до другого в них зростало вдвічі в порівнянні з контрольним. У мезопелагічних риб і ракоподібних відзначене переважне накопичення (до 90 %) вісків (природних ефірів жирних кислот і спиртів, відмінних від гліцерину). При більших тисках ці ліпіди довше інших зберігаються в рідкому стані і, вірогідно, із цих причин накопичуються в тілі глибоководних тварин. Зокрема, глибоководний зоопланктон містить більше вісків і менше тригліцеридів, аніж мілководний. З виходом гідрофобних вісків з водоростей і ракоподібних, коли ними харчуються інші гідробіонти, пов'язана поява жирових плівок на поверхні води.

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

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

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

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

Один з найпоширеніших способів зниження залишкової ваги – *підвищення змісту води в тілі*. Кількість останньої досягає в деяких салп, гребневиків *Cestus veneris* і трахимедуз *Cararina* 99 %. При такому змісті води залишкова маса організму наближається до 0 і здатність до пасивної флотації практично стає безмежною. У деяких випадках питома вага знижується шляхом виділення навколо організму великих кількостей слизу, хоча біологічне значення її утворення значно ширше.

4.6 Нейстон, пелагобентос і плейстон

Значна частина гідробіонтів пристосувалася до існування на межі розділу води із твердою й газоподібною фазами. У зоні контакту водної товщі із дном живуть представники пелагобентоса, або плаваючі, або ті що пересуваються по ґрунті або закопуються в нього. На поверхні морів формується тонка плівка (від 0,1 до 1 см), що містить велику кількість біогенних елементів. У цій плівці виявлені аліфатичні спирти, білки, жирні кислоти, полісахариди та інші органічні речовини. У ній активно розвиваються різні форми життя. Поверхневий (1 см) шар води поглинає до 20 % падаючої сонячної радіації, шар товщиною 5 см – 40 %, а наступний, товщиною 10 см – 50 % сумарної радіації. Це й визначає високу біологічну продуктивність поверхневого шару морської води. Поверхневий шар товщиною 5 см розглядається як мікроекосистема Світового океану. Він виділений Ю. П. Зайцевим у *нейсталь*, а організми, що живуть у цій зоні, називаються *нейстоном*. Приповерхній шар води є біотопом нейстона й плейстона. Істотна різниця між представниками цих двох життєвих форм полягає в тім, що нейстони – мікроскопічні або дрібні форми, що живуть на поверхні плівки (епінейстон) або безпосередньо під нею (гіпонеїстон), а плейстони – організми великих або середніх розмірів, частина тіла яких занурена у воду, а частина виступає над нею.

4.6.1 Пелагобентос

Залежно від розмірів і ступеня рухливості представники пелагобентосу відносяться до *некто-* або *планктобентосу*. Серед представників нектобентоса найбільш звичайні вищі раки й риби. Наприклад, проникають у поверхневий шар ґрунту багато креветок і

мізиди, що каламутять мул з метою добування їжі. Морські риби піщанки закопуються в пісок, рятуючись від переслідування. Накидаючи на себе пісок, частково закопуються в ґрунт плоскі скати й камбала. Такою же здатністю володіють личинки міног – піскорийки, які по декілька днів не піднімаються у воду із ґрунту.

До типових планктобентонтів належать поперемінно живучі у воді й ґрунті прозорі личинки комара *Chaoborus*, багато жуків, веслоногі й гіллястовусі рачки, ряд коловерток, що мають ногу, численні хлорококкові, десмідієві й синьо-зелені водорості. Черепашкові рачки ведуть переважно донний спосіб життя, але часто тримаються у воді над ґрунтом і багато хто з них є типовими планктобентонтами. Регулярне переміщення із ґрунту в придонні шари води, і навпаки, спостерігається у деяких інфузорій відповідно до настання темного й світлого часу доби. Поперемінне перебування в товщі води й ґрунті веде до вироблення в планкто- і нектобентонтів специфічних адаптацій, що забезпечують, з одного боку, здатність проникати в ґрунт і залишатися в контакті з ним, а з іншого боку – можливість знаходження у зваженому стані, причому в обох випадках вести активний спосіб життя, що супроводжується нормальним ростом і розвитком особин. Наприклад, всі риби, що закопуються в ґрунт, мають змієподібне витягнуте тіло, що полегшує занурення в щільний субстрат. Перебуваючи в ньому, вони активно харчуються, зберігаючи здатність до добування корму під час знаходження в товщі води.

4.6.2 Нейстон

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

Епінейстон. По верхній стороні плівки натягу в прісних водоймах бігають клопи-водомірки *Gerris* й *Hydrometra*, жуки-вертячки *Gyrinus*, подури, мухи *Ephydra*; на поверхні океанів численні клопи-водомірки *Halobates*. Плівка під ногами комах, що бігають, прогинається, але не рветься, чому сприяє незмочуємість їхнього тіла, що дозволяє використовувати вертикальну складову сили поверхневого натягу води. Умови життя епінейстонів характеризуються посиленою сонячною радіацією (світловий потік падаючої та відбитої радіації), високою вологістю повітря, рухливістю поверхні опори. Висока концентрація органічних речовин, що скопичується на поверхневій плівці і під нею, створює сприятливі умови для харчування епінейстонів. З іншого боку, вони самі досить уразливі для ворогів, тому що можуть піддаватися нападу з води й повітря, а яких-небудь притулків позбавлені.

Гіпонеїстон. До гіпонеїстону відносять сукупність організмів, що

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

Надзвичайно характерна для приповерхнього шару води висока концентрація органічних речовин. З одного боку, на поверхню води осідають трупи різних аеробіонтів, особливо комах, а також утримуючий органіку пил, принесений із суши. З іншого боку, із глибин до поверхні спливають залишки відмерлих гідробіонтів, утворюючи так званий «антидош трупів». Нарешті, істотну роль у підвищенні концентрації органіки в поверхній воді грають газові пухирці, що піднімаються, і піна. Як показали дослідження багатьох авторів, пухирці газу, що виникають у результаті хвилювання води, фотосинтезу, гниття та інших причин, адсорбують органічні речовини і транспортують їх у приповерхневий горизонт. Характерно, що в періоди хвилювання моря концентрація бактерій у гіпонеїсталі зростає в 10–100 разів. Кількість органічного детриту, що утворюється в приповерхньому шарі за рахунок адсорбції розчиненої органіки на пухирцях газу, приблизно в 10 разів більше того, що продукується в тім же шарі фотосинтетиками. Зараз ще важко сказати, яка якість піни – трофічна або стимулююча – має більше значення для життя гіпонеїстонів. Піна концентрує в собі багато хімічних елементів, має різноманітну ферментативну активність, містить різні стимулятори росту, що виділяються бактеріями.

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

Слід зазначити, що нейстон існує в дуже складних абіотичних умовах, випробовуючи на собі дію інтенсивної сонячної радіації, у тому числі й ультрафіолетової, різкі перепади температури, солоності (осолонення в результаті випаровування, опріснення при випаданні

опадів). Складність біотичних умов визначається тим, що нейстони існують під впливом «подвійного преса» хижаків, тому що піддаються нападу з боку аеробіонтів (птахи, кажани та ін.) і гідробіонтів. Захист від хижаків обмежений високою освітленістю води, відсутністю екранів і укриттів а також зниженими можливостями відходу від переслідування гідробіонтами (неможливість руху нагору).

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

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

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

До складу гіпонеїстону входять бактерії, найпростіші, ракоподібні, молюски, комахи, молодь риб і представники багатьох інших груп. Украй характерна присутність у гіпонеїстоні яєць і молоді багатьох гідробіонтів, зокрема риб, для яких теплий поверхневий шар води що добре аерується відіграє роль своєрідного «інкубатора».

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

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

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

4.6.3 Плейстон

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

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

4.7 Рух пелагобіонтів

Переміщення організмів під дією зовнішніх сил у воді виражено значно сильніше, ніж на суші, внаслідок рухливості самого біотопу

гідробіонтів – водних мас. З мешканців пелагіалі, планктонні форми переміщуються зовнішніми силами в більшому масштабі, ніж нектонні.

У ряді випадків малорухомі форми, власне кажучи, користуються різними видами «природного транспорту», досягаючи за допомогою активних пересувань потрібних маршрутних ліній і переміщаючись із них, коли це потрібно, на інші. Наприклад, рачковий планктон, що відгодовується влітку в поверхневому шарі антарктичних вод, несеться течією на північний схід. Восени, опускаючись у більш глибокий теплий шар води із протилежно спрямованою течією, планктон рухається на південний захід і в такий спосіб не виходить за межі свого ареалу. В інших випадках, перетинаючи шари із по-різному спрямованим бігом води, організми планктону маневрово переміщаються в тім або іншому напрямку. Такі розселення, зокрема, порушують генетичну ізоляцію окремих популяцій, підсилюють обмін спадкоємним матеріалом і, збагачуючи генофонд видів, сприяють їхньому процвітанню.

Величезне по своїх масштабах перенесення гідробіонтів течіями води в океані. Морські течії, що характеризуються великою довжиною й високою швидкістю, здатні обумовлювати переміщення рослин і тварин на тисячі кілометрів. Як приклад можна вказати на занесення тепловодної сифонофори *Physophora hydrostatica* водами Гольфстріму до Лафотенських островів, а іноді навіть до Нової Землі. Цією ж течією тепловодна зелена водорість *Halosphaera viridis* заноситься в Карське море. Навпаки, Східноісландська полярна течія приносить такі арктичні форми, як *Ceratium arcicum* і *Clione borealis*, до берегів Норвегії. Личинки вугра, що лупляться з ікринок у центральній частині Атлантичного океану (Саргасове море), переносяться Гольфстрімом у північно-східному напрямку на 7-8 тис. км. Поряд з горизонтальними переміщеннями гідробіонти перетерплюють і вертикальні, обумовлені виходом глибинних вод на поверхню, або зануренням поверхневих вод у глибину. Наприклад, атмосферні циклони, що рухаються безперервним ланцюгом навколо Антарктиди, викликають підйоми більш теплих глибинних вод, у яких тримаються рачки евфаузіїди, на поверхню. Найбільший розмах вертикальних переміщень гідробіонтів токовищами води спостерігається в помірних і приполярних водах, у зонах дивергенцій і конвергенції водних мас.

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

Переміщення планктонів може відбуватися повітряними течіями, наприклад, коли водойми або їхні окремі ділянки піддаються обсиханню.

Піднімаючи пил з обсохлого ґрунту, вітер переносить разом з нею спочиваючі стадії планктонних бактерій, водоростей, найпростіших, коловерток, рачків та інших тварин, забезпечуючи їхнє розселення по інших водоймах. Умерзаючи в лід, переміщуються разом з ним багато представників морського й прісноводного планктону. Також субстратом, що переміщує, можуть бути днища кораблів та інші плаваючі предмети, а також різні гідробіонти, до яких тимчасово прикріплюються планктонні організми.

4.7.1 Планктон

Плавання здійснюється за допомогою джгутиків і війок, згинанням тіла, веслуванням кінцівками та реактивним способом. Останнє досить ефективне. Серед найпростіших воно властиво, наприклад, джгутиконосцю *Medusochloris phiate* та інфузорії *Craspedotella pileolus*, колоколоподібне тіло яких, скорочуючись, викидає воду. Вертикальні переміщення в товщі води можуть досягатися шляхом зміни питомої ваги організмів. Скорочуючи купол, рухається більшість медуз. Пересування за допомогою війок і джгутиків ефективно тільки при невеликих розмірах організмів (50-200 мкм), і тому спостерігається лише у мікроскопічних істот (найпростіших, водоростей, коловерток). Як локомоторний орган значно могутніші кінцівки, які у зв'язку з функцією плавання здобувають ряд адаптивних рис. Так, у всіх плаваючих комах гомілки ніг відносно коротшають, лапки подовжуються, членики ніжок сплющуються, а безладне розташування волосків заміняється впорядкованим, так що вони утворюють ряди, що збільшують опору поверхню кінцівки.

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

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

Активний рух за рахунок зміни питомої ваги характерний для багатьох представників фітопланктону і дрібних зоопланктерів, рідше він зустрічається у великих пелагобіонтів. Оточуючи себе мікроскопічними пухирцями кисню, що виділяється при фотосинтезі, водорості спливають нагору, а скинувши «поплавці», рухаються вниз. Принципово подібний із цим механізм вертикального переміщення водоростей, коли вони поперемінно накопичують у клітинах важкі або легкі іони, змінюючи

таким шляхом свою плавучість. Мінняючи знак останньої, водорості активно обирають обрії води, сприятливі по освітленості або в інших відносинах. Крім цього саме переміщення має для них величезне біологічне значення, забезпечуючи зміну мікрообсягів води, що виснажують, на нові, з більш високим вмістом біогенів, тобто цей процес аналогічний зміні пасовищ у тварин.

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

4.7.2 Нектон

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

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

Для багатьох нектонтів, зокрема риб, характерна уроджена реореакція – рух проти течії, що забезпечує тварині перебування в межах свого місцеперебування. Орієнтація (в основному зорова і дотикальна) відбувається по нерухомих орієнтирах. Гранична швидкість течії, що

викликає реореакцію, у донних риб вище, ніж у пелагічних, критична (знос всупереч реореакції) – нижче; у риб зі швидкоплинних водойм критичні швидкості вище, ніж у представників того ж виду, що живуть в умовах меншої проточності.

До польоту здатні багато представників головоногих молюсків та риб. Кальмар *Stenoteuthis bartrami*, довжиною 30–40 см, розігнавшись у воді, може пролітати над нею більше 50 м зі швидкістю близько 50 км/год. До такого польоту він прибігає, рятуючись від переслідування великих хижих риб – макрелей і тунців. Добре пристосувалися до польоту багато риб, зокрема представники сімейства *Exocoetidae*. Розганяючись у воді, летучі риби вистрибують з неї, і, плануючи на надзвичайно сильно розвинених грудних плавцях, можуть триматися в повітрі близько 10 с, пролітаючи за цей час відстань до 100 м. Політ має значення як захист від переслідування хижаками – тунцями й ін.

4.8 Міграції

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

4.8.1 Вертикальні міграції

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

Добові вертикальні міграції властиві як прісноводними, так і морськими пелагічним організмам, але в останніх мають більший розмах. Серед пелагічних організмів розрізняють мігрантні види, що здійснюють добові вертикальні міграції, і немігрантні, в яких вони відсутні. Навіть у

межах одного виду не всі особини поводяться однаково і залежно від свого віку, стану та місцезнаходження можуть бути мігрантними або немігрантними.

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

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

Розмах міграції часто обмежується різкими температурними градієнтами, тому що тварини, здатні адаптуватися до поступових змін зовнішніх умов, погано переносять їхню швидку зміну. Подібно термокліну, розмах міграцій можуть обмежувати й інші різкі гідрологічні градієнти, зокрема розходження солоності й аерованості суміжних шарів води. Діапазон добових вертикальних міграцій у пелагічних морських форм різний. Говорячи про причини добових вертикальних міграцій, треба (що не завжди робиться) строго розмежовувати два моменти: для чого вони і які сигнали викликають їхнє здійснення. Сигналом до здійснення добових вертикальних міграцій служать зміни середовища, які обумовлені ритмікою геофізичних циклів, у першу чергу коливанням освітленості. Більшість мігрантів піднімається до поверхні води наприкінці дня й поринає вглиб зі сходом сонця. Наприклад, планктоноїдні риби на всіх широтах піднімаються до поверхні з початком сутінків при тих самих величинах освітленості. Зрушення в часі сутінкового висвітлення, обумовлений різним географічним положенням водойм або сезонних змін тривалості дня, веде до відповідного зсуву строків добового міграційного циклу. Сутінки поширюються у воді зі швидкістю близько 0,5-2,5 см/с у напрямку до поверхні; приблизно з такою же швидкістю піднімаються риби. Тривалість сутінків знижується із просуванням до екватора й подібним образом змінюється по широтах швидкість підйому риб – від 2,5 год. у північнобореальній зоні до 10–50 хв. у тропічній. Тривалість переміщення однакова для водойм даної широти, незалежно від глибини знаходження й видової приналежності риб. Так, в бореальній області підйом норвезьких веснянонерестуючих оселедців із глибини 350 м, північноморських – зі 140 і атлантичного шпроту – з 18 м триває однаковий час – близько 3 год. В тропіках сардинела долає шлях в 100–120 м за 10 хв. Подібна картина залежності міграційного поведження від світлового фактора спостерігається в багатьох планктонних організмів. Не рідкі випадки, коли міграційне поведження гідробіонтів виявляється незалежним від світлового фактора.

Біологічне значення добових вертикальних міграцій у край різноманітно. Є розвиненими уявлення про захисно-кормове значення добових вертикальних міграцій. У темний час доби планктонні тварини-фітофаги харчуються у верхніх шарах води, де спостерігається найбільш висока концентрація водоростей, а на світлий час доби йдуть углиб, і тим самим різко зменшують свою доступність для риб-зоопланктофагів, насамперед «зорових». В експериментах було встановлено, що такі планктофаги можуть досить ефективно харчуватися планктоном тільки при освітленості понад 0,1 лк. У такий спосіб планктонти, мігруючи, активно знижують свою доступність для планктофагів, що орієнтуються за допомогою зору. Риби та інші планктофаги в якості контрадаптації також піднімаються до поверхні у вечірній час і використовують сутінки для інтенсивного харчування; у ряду планктоноїдних безхребетних (медузи, гребневики, сифонофори) також виробилися вертикальні міграції, що дозволяють їм впливати за своєю їжею й харчуватися цілодобово.

Не слід забувати, що риби-планктофаги самі служать об'єктом харчування для хижаків і їхнє міграційне поведження необхідно розглядати в рамках *тріотрофа*. У схемі планктофаги вночі тримаються дисперсно, зменшуючи доступність для нічних хижаків. Ранком планктофаги починають харчуватися й збиратися в зграї. В цей момент вони найбільш доступні для сутінково-денних хижаків (наприклад, окуня, щуки). Удень планктофаги утворюють оборонні зграї, припиняють харчування; припиняється й полювання хижаків. Увечері планктофаги починають харчуватися, їхні зграї розпадаються, і на короткий час вони стають доступніше сутінково-денним хижакам. Інтенсивне харчування останніх припиняється в сутінках, коли починається полювання великих нічних хижаків, що винищують дрібних денних хижаків.

Вагомим доводом на користь правильності трактування добових вертикальних міграцій, як захисних, є той факт, що мігрантні види звичайно належать до масових, існують у водоймах цілорічно, часто мають тривалий життєвий цикл і порівняно невисоку плідність. Всі ці ознаки характерні для форм, що піддаються слабкому знищенню; протилежними ознаками характеризуються немігрантні види. Можна думати, що в одних випадках адаптації до збереження виду в планктонних організмів формувалися в напрямку підвищення темпу відтворення (немігрантні види), в інших – за рахунок вироблення додаткових засобів захисту проти виїдання (вертикальні переміщення мігрантних форм).

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

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

1) існують міграції на невелику глибину, що не виводять мігрантів із зони

харчування риб;

2) деякі форми вночі піднімаються до поверхні, а інші, часто систематично близькі їм, опускаються;

3) в одному місці в той самий час глибина міграції в деяких мігрантів може розрізнятися на 300-400 м;

4) міграції різкіше виражені в антарктичних водах, де на відміну від субарктичних вод пелагічних риб мало й планктон в основному виїдається китами;

5) багато мігрантів яскраво світяться в темряві, демаскуючи себе, будучи, за висловленням відомого океанолога А. Харді, «ілюміновані, як різдвяний пиріг»;

6) пігментовані, більш помітні форми часто мігрують менш інтенсивно, ніж прозорі.

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

Знаходження в холодній воді може забезпечувати мігрантам досягнення більшого розміру й відповідне підвищення плідності. Це створює демографічні переваги для тих форм, у яких розмір тіла й плідність перебувають у зворотній залежності від температури. Для харчування тварини піднімаються у верхні шари, де корму більше, а після відгодівлі поринають углиб. Підйом до поверхні в нічний час не випадковий, тому що дає відомі переваги (зниження виїдання). Світло служить основним сигнальним фактором, що регулює періодичність міграційної активності, ендогенна ритміка має корегуюче значення. Можна думати, що добові вертикальні міграції пелагічних організмів, поліфункціональні за своїм значенням, являють собою інтегральні реакції, що визначаються дуже багатьма біологічними факторами, і вироблені історично в якості однієї з адаптацій видів до умов свого існування.

З вертикальними міграціями мешканців пелагіалі пов'язані зміни в розташуванні глибинних шарів, що розсіюють звук. Ехолоти на глибинах 300–500 м реєструють подібність «дна» внаслідок знаходження тут скупчень організмів, що відбивають звук і створюють ілюзію існування «мілководдя». Такий ефект виникає при зростанні концентрації евфаузиї до 6–7 екз./м³, сифонофор – до 0,3 колоній на 1 м³, риб – до 0,017 екз./м³. Такі шари, що розсіюють звук, здійснюють добову міграцію, звичайно піднімаючись уночі до поверхні зі швидкістю від 0,6 до 9 м/хв.; частина їх піднімається до поверхні не ближче ніж на 200 м, інші – ближче, треті зовсім не мігрують.

Сезонні й вікові вертикальні міграції відповідно пов'язані із сезонними змінами різних гідрологічних показників, і зі змінами в стані самих організмів. У Чорному морі холодноводні *Calanus helgolandicus*,

Pseudocalanus elongatus, *Oithona similis*, *Sagitta euxina*, *Evadne nordmanni* і *Pleurobrachia pileus* улітку не зустрічаються в поверхневому шарі 0–50 м, де присутні взимку. Величезні по своєму розмаху (до 2–3 тис. м) сезонні міграції здійснюють деякі батіпелагічні веслоногі, зокрема в далекосхідних морях. У найбільшому числі випадків останні копеподитні стадії і дорослі рачки в теплу пору року піднімаються у верхні шари води, а в холодний час опускаються в глибинні.

4.8.2 Горизонтальні міграції

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

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

Горизонтальні міграції нектонтів можуть досягати дуже великої довжини. Креветка *Penaeus plebejus* переборює відстані до тисячі й більше кілометрів. Молодь креветки *Penaeus*, що живе в естуаріях південної Флориди, мігруючи на місця відгодівлі, за кілька місяців проходить шлях в 250–300 км. Гренландські тюлені відгодовуються серед плаваючих льодів, а восени мігрують на південь, де розмножуються на льоді й залишаються тут до весни. Грандіозні міграції деяких прохідних риб: 3–4 тис. км долають нерка й чавича, що йдуть на нерест зі східних районів Берингового моря у верхів'я р. Юкон, на величезні відстані мігрують кета, горбуша, сьомга, осетри. Шлях в 7–8 тис. км пропливають вугри, що йдуть із рік Північної Європи в Саргасове море, де після нересту гинуть. Покриваючи величезні відстані під час міграцій, тварини виявляють разючі навігаційні здібності.

Наприклад, риби незмінно йдуть на нерест у ті самі місця, вибираючи серед десятків і сотень приток річки той, у якому народилися.

4.9 Конвергенції при активному плаванні

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

Крім обтічної форми тіла забезпеченню високої швидкості руху сприяють виділення слизу, що знижує тертя (риби, головоногі), і специфічна будова шкірних покривів тварин. Встановлено, наприклад, що опір води дельфінові в 10 разів менше, ніж рівновеликій моделі тієї ж форми. Звичайне обтікання тіла, що рухається, спочатку відбувається так, що в межовому шарі біля тіла течія ламінарна, завихрення відсутні й сила тертя мінімальна. Потім, на деякій відстані, плин у межовому шарі стає турбулентним, виникаючі вихри підсилюють тертя, а біля самого кінця тіла може відбуватися зрив обтікання з утворенням вакууму, що робить сильний опір руху. Турбулізація плину пов'язана з виникненням коливань у примежовому шарі й затримується *демпферними* (тими, що гасять коливання) системами. У покривах дельфінів, наприклад, демпферування досягається тим, що рідкий жир під тиском епідермісу пересувається в проміжках між пружними волокнами. Перешкоджати утворенню завихрень можуть і гідрофобні якості шкіри, що підвищують, крім того, швидкість руху, тому що поліпшують ковзання щодо межового шару води.

Плаваючі тварини, як правило, мають негативну або позитивну плавучість, відповідно до чого повинні мати пристосування, що перешкоджають у першому випадку зануренню, а в другому – виштовхуванню з води. У зв'язку із цим тіло тварин з негативною плавучістю, як правило, більш опукло зверху, ніж знизу, у результаті чого під час їхнього руху утворюється підйомна сила, що нейтралізує сили залишкової ваги; у тварин з позитивною плавучістю тіло більш опукло знизу і під час їхнього руху виникає заглиблююча сила, що нейтралізує дію спрямованої нагору гідростатичної сили. Таким чином, нектонти мають надзвичайно економічний підтримуючий механізм і майже не витрачають енергію на забезпечення плавучості. Цікаво відзначити, що в тюленів, які мають позитивну плавучість, черевна сторона не може бути опуклою, оскільки заважала б тварині лежати на льоду або березі. У зв'язку із цим

тюлені плавають нагору черевом, і більш опукла спинна сторона створює потрібну заглиблюючу силу.

Питання для самостійного вивчення.

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

5 БЕНТАЛЬ

5.1 Життєві форми бенталі

Бенталь (грець. *benthos* – глибина) – екологічна зона Світового океану, область водойм що заселена донними організмами. В залежності від глибин та віддаленості від берега в складі бенталі Світового океану виділяють декілька екологічних підзон. *Літораль* (*litus* – берег) – узбережжя, що періодично заливається водою під час припливів. В деяких внутрішніх морях, наприклад у Чорному, амплітуда рівня води під час припливів і відливів майже непомітна (декілька сантиметрів), тому власно літораль в таких морях відсутня. Вище зони літоралі розташована *супралітораль* – зона, що періодично заливається заплеском хвиль і бризками води. Зона, яка розташована між нижньою та верхньою границею заплеску хвиль має назву *псевдолітораль*. Нижче літоралі виділяють *сублітораль*, яка продовжується до нижньої межі розповсюдження донних фотосинтезуючих рослин. Якщо глибина шельфу, або *материкової мілини*, яка включає всі вищеперелічені зони, перевищує 200 м, то виділяють *псевдоабісаль*, що простирається до нижньої межі субліторалі. *Материковий схил* займає зона *батіалі*, що характеризується слабкою освітленістю, незначними коливаннями температури і солоності води. Нижче батіалі (2 тис. м), на *океанічному ложі* розташована *абісаль*, яка на глибині 6 – 7 тис. м. переходить в *ультраабісаль*, або *гадаль*. Ці зони характеризуються майже повною відсутністю течій, відсутністю світла і низькою температурою води (близько -2°C). Життя на таких

глибинах представлено майже виключно мікроорганізмами.

На відміну від Світового океану, в прісних водоймах, зокрема в озерах, виділяють 3 зони: *літораль*, що займає узбережжя і відповідає підводній терасі зі слабким ухилом углиб, *сублітораль*, що простирається до нижньої зони розповсюдження водної рослинності і відповідає *свалу* з більшим кутом ухилу вглиб озера. Іншу частину, що відповідає частині свалу і *котлу* (найбільш глибокій частині озера) називають *профундаль*.

В річках виділяють прибережну зону з водною рослинністю *рипаль* і *медіаль* – зону, що охоплює відкриту частину річки. Остання менше заселена гідробіонтами внаслідок течії.

Бентосні організми живуть на поверхні ґрунту і в його товщі, відповідно до чого населення дна підрозділяється на *епі-* і *ендобентос*. За таким же принципом, стосовно до донних тварин, виділяють представників *епі-* і *інфауни*. За ступенем рухливості розрізняють форми бродячі, або *вагільні* (краби, восьминоги, морські зірки та ін.), *седентарні*, які лежать на ґрунті, не здійснюючи значних переміщень (багато молюсків, морські їжаки), і прикріплені, або *сесильні* (наприклад, губки, моховинки, корали). По розмірній ознаці виділяють організми *макро-*, *мейо-* (*мезо-*) і *мікробентосу*. До мейобентосу належать форми розміром 0,1–2 мм, до макробентосу – більші, до мікробентосу – меншої величини.

Найбільш масові компоненти *мікробентосу* – бактерії, гриби, водорості, найпростіші (особливо, інфузорії), дрібні нематоди, кліщі, нижчі ракоподібні, зародки різних гідробіонтів.

Мейобентос представлений в основному дрібними олігохетами, нижчими ракоподібними (остракодами, гарпактицидами), ікринками риб, молоддю молюсків та ін.

Для *макростообентосу* характерні личинки комах, великі молюски, олігохети, поліхети, голкошкірі, вищі ракоподібні.

Розрізняють *евмікробентос* (організми із граничним розміром у дорослому стані 0,1 мм) і *псевдомікробентос* (організми розміром до 0,1 мм тільки на ранніх стадіях розвитку). За таким же принципом мезобентос ділиться на *евмейобентос* і *псевдомейобентос*.

Терміном «перифітон» А. Л. Бенінг назвав у 1924 р. населення субстратів, що вводяться у воду людиною (кораблі, плоті, палі і т.п.). Ще раніше для позначення організмів, що поселяються на живих і мертвих субстратах у товщі води, Е. Гентшель запропонував термін «обростання». В наш час обидва терміни використовуються в подібному значенні для позначення тварин і рослин, що живуть у товщі води на живих і мертвих субстратах, піднятих над дном, незалежно від їхнього походження й ступеня рухливості.

Бентос є екологічним угрупованням мешканців дна морів і прісних водних об'єктів. В його склад входять бактерії, рослини, безхребетні тварини, молюски, ракоподібні та інші групи гідробіонтів. Вони можуть

жити на поверхні дна або поринати в донний ґрунт. Організми бентосу називають бентонтами.

Розрізняють *фітобентос*, *бактеріобентос* і *зообентос*. Фітобентос морських шельфових мілководних зон складається із червоних, бурих та інших макроводоростей і вищих водяних рослин. Фітобентос континентальних водойм представлений, в основному, діатомовими, синьо-зеленими, зеленими, харовими і деякими іншими водоростями. Розрізняють *мікрофітобентос* і *макрофітобентос*. До складу останнього входять переважно макроскопічні форми зелених і харових водоростей.

Значну роль у прісноводних водоймах відіграють вищі водяні рослини (рогоз, рдест, очерет та інші квіткові рослини). Їхні угруповання специфічні і звичайно розглядаються не як фітобентос, а як окремий компонент прісноводних екосистем – вища водна рослинність. У заростях вищих водяних рослин живуть бактерії, водорості, безхребетні тварини.

Бактеріобентос – це бактерії, що живуть у донних відкладеннях. Він відіграє особливу роль у перетворенні як органічних, так і мінеральних речовин. Так, у донних ґрунтах більшості мезотрофних й евтрофних озер за участю бактерій протікають процеси утворення метану, редукції сульфатів і масляно-кислого бродіння. На більшій глибині залягання донних відкладів мікробіологічні процеси поступово послабляються внаслідок зменшення вмісту легкозасвоюваних бактеріями фракцій органічної речовини, зменшення вмісту біогенних елементів та інших факторів.

Бентосні організми розрізняють за розмірами. *Мікрозообентос* представлений дрібними (менше 0,1 мм) організмами, що живуть на поверхні донного ґрунту. У цю групу входять і дрібні форми, які живуть у поровій воді між частками піску або мулу і являють собою *інтерстиціальну* фауну. До прісноводного мікрозообентосу належать інфузорії, корененіжки, джгутикові, коловертки, нематоди, деякі турбеларії.

Мейобентос складається з організмів розміром від 0,1 до 1 мм. Це мешканці верхнього шару донних ґрунтів. До складу *мезобентосу* входять організми (розміром 0,5 – 5–10 мм), які можуть бути постійними компонентами донних ґрунтів (гіллястовусі, веслоногі й черепашкові ракоподібні, дрібні хробаки – олігохети, личинки комарів – хірономіди, водяні кліщі та ін.), або тимчасовими мешканцями дна. До останнього належать личинки бабок, поденок, жуків й інших комах, які протягом свого життєвого циклу міняють одне середовище на інше (гетеротопи): личинки й лялечки живуть у водному середовищі, а дорослі стадії (імаго) – у повітряній.

До складу *макрозообентосу* входять тварини, розмір яких перевищує 5 мм. Це представники багатьох класів прісноводних тварин: поліхети, олігохети, червононогі молюски, двостулкові молюски, ракоподібні,

личинки комах. У складі морського зообентосу найбільшу роль відіграють двостулкові молюски (серед них величезні тридакни), голкошкірі (морські зірки, морські їжаки та ін.), ракоподібні (омари, лангусти, краби), багатощетинкові хробаки – поліхети.

Видове різноманіття і біомаса бентосних організмів закономірно знижуються зі збільшенням глибини. Так, якщо біомаса бентосу літоральних і верхніх субліторальних екологічних зон моря становить, у середньому 5–10 кг/м², то в субліторальній зоні вона зменшується до сотень і десятків грамів, а в батіалі обчислюється вже в грамах на 1 м². Як показують розрахунки, у шельфовій зоні морів, на яку доводиться близько 8 % загальної площі дна Світового океану, біомаса бентосних організмів становить близько 60 % біомаси всього океанічного бентосу. Якісний і кількісний склад бентосу прісних водойм значно бідніше, ніж морських.

5.2 Рух бентонтів

По ступеню рухливості серед бентосних і перифітонних організмів виділяються форми бродячі, або *вагільні*, *седентарні*, і прикріплені, або *сесильні*. У цілому в мешканців бенталі й перифіталі здатність до активних рухів виражена слабкіше, ніж у пелагічних організмів, і одночасно вони в меншій мірі адаптовані до пасивних переміщень. Мала рухливість, характерна для багатьох бентонтів і перифітонтів у дорослому стані, звичайно компенсується високою мобільністю їх молоді, що веде пелагічний спосіб життя. У ряді випадків з метою зміни біотопу спливають у товщу води й розносяться з течіями дорослі стадії бентосних форм (молюски, олігохети та ін.).

Залишаючи ґрунт, бентонти можуть той або інший час перебувати в товщі води, спливаючи до її поверхні, або пересуваючись у горизонтальному напрямку за допомогою греблі кінцівками, згинання тіла або іншим способом. Вже через кілька годин моноліти ґрунту, підвішені над дном в товщі води, зазвичай виявляються рясно заселеними діатомовими, нематодами, олігохетами, моллюсками, великими личинками хірономід та іншими бентосними організмами. Широко використовують для розселення течію рік вищі ракоподібні. Попадають у воду й осідають на нові поверхні багато перифітонтів, наприклад моллюск дрейссена.

Серед різних ґрунтів найбільшою опірністю володіють тверді (кам'янисті), завдяки чому на них можуть утримуватися й пересуватися більші організми. Чим м'якше ґрунти, тим сутужніше гідробіонтам утримуватися на їхній поверхні, і тим менші розміри мають особини.

Навіть особини одного виду можуть мати різні розміри залежно від ступеня твердості ґрунту, па якому вони живуть. Так, в Азовському морі двостулковий моллюск *Abra ovata* на твердих ґрунтах (пісок і ракуша) має товсту раковину й досягає 25 мм довжини. На мулі його довжина не

перевищує 20 мм, а раковина стає тонкою й прозорою.

Рух по поверхні твердого субстрату відбувається шляхом бігання або ходіння, повзання, стрибання. Бігання й ходіння на ґрунті властиво багатьом ракоподібним, водним комахам і їхніми личинкам, павукоподібним і хребетним. Особливо широко обидва розглянуті способи пересування використовуються тваринами, що живуть на морській літоралі.

Повзання відбувається за рахунок амебоїдних рухів (кореніжки), перистальтичним скороченням тіла (хробаки), за допомогою кінцівок (личинки ряду комах) і війок (інфузорії, різні хробаки, молюск *Caecum* та ін.). Часто воно здійснюється підтягуванням тіла до місця прикріплення з послідовним перенесенням його вперед по напрямку руху. Наприклад, восьминіг присмоктує щупальці до того або іншого субстрату, потім підтягує до місця прикріплення все тіло, після чого щупальця знову викидаються вперед і прикріплюються до субстрату. За рахунок підтягування тіла пересуваються п'явки, голкошкірі й деякі інші гідробіонти.

Здатність стрибати властива порівняно небагатьом бентосним організмам. Молюски *Strombidae* стрибають, опираючись на передній край ноги і вузьку кришечку, що лежить на середній частині ноги. Стрибками (за рахунок різкого згинання тіла) рятуються креветки.

Повзання характерно для багатьох комах, лапки яких пристосовані до чіпляння за нерівності субстрату або дозволяють рухатися навіть по зовсім гладких поверхнях. Серед риб здатні до повзання деякі морські коники, що чіпляються за саргасові водорості сильно видозміненими грудними й черевними плавцями. Риба-стрибун (*Periophthalmus* sp.) повзає по коріннях мангрових заростей, обхоплюючи їх м'ясистими грудними плавцями, що викидають уперед. Потім вона підтягує все тіло, підштовхуючи його хвостом.

У ґрунті тварини переміщуються у вузьких проміжках між частками, розсовуючи їх, або заковтуючи з наступним викидом через анальний отвір. Пересування між частками ґрунту можливо тільки для дуже дрібних організмів, як правило тих що володіють нитковидним тілом, – багатьох інфузорій, коловерток, гастротрих, нематод, личинок двокрилих. У піщанистому ґрунті, з розмірами частинок менше 0,1 мм, капілярні ходи дуже малі, тому інфауна майже відсутня.

Для багатьох представників бентосу характерне явище «хомінга» – повернення в місце постійного перебування. Залишаючи свої притулки заради харчування або інших цілей, тварини щораз повертаються «додому», керуючись роботою самих різних органів почуттів. Особливо характерний хомінг для молюсків і вищих раків.

5.3 Міграції бентонтів

Регулярні масові переміщення бентонтів відбуваються по дну, у товщі ґрунту й шляхом підйому у водну товщу, де вони підхоплюються різними течіями. Найбільш значні горизонтальні міграції на ґрунті здійснюють великі ракоподібні. Для відгодівлі з відкритих частин моря до прибережжя мігрують багато креветок, краби, омари, лангусти. На відстань до 200 км із прибережжя у відкрите море переміщається восени камчатський краб *Paralithodes camtschatica*, а навесні з місць зимівлі знову повертається в прибережні води. Подібні міграції здійснюють американський омар, що зимує на глибинах близько 180 м, і деякі інші ракоподібні. Лангусти *Panulirus argus*, роблячи масові міграції, утворюють ланцюжки з десятків особин, які рухаються один за одним, торкаючись абдомена або хвоста попереднього антенами або преподами; масові міграції відбуваються восени з початком штормів зі швидкістю 1 км/год протягом декількох днів.

Китайський краб *Eriocheir sinensis* піднімається для годівлі нагору по течіях рік на сотні кілометрів, а для розмноження мігрує з рік у море. Від берегів у відкриті ділянки моря йдуть для розмноження креветка *Crangon crangon*, камбала *Pleuronectes platessa*. Восени переміщаються із прибережжя озер і рік у більш глибокі частини водоїм личинки комах, олігохети, молюски й ракоподібні.

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

Вертикальні міграції в товщі ґрунту носять добовий і сезонний характер. Добові переміщення звичайно пов'язані із захистом від виїдання, з розселенням, харчуванням, добуванням кисню. У Каспійському морі інфузорії вночі концентруються у верхніх шарах ґрунту (0–4 см), удень максимум їхнього знаходження зміщається в більше глибокі шари (6–10 см); улітку і в ясну погоду міграції виражені різкіше, ніж узимку і в похмурі дні. Чітко виражені вертикальні міграції інфауни на піщаній морській літоралі простежуються у зв'язку із чергуванням припливів і відливів.

Зимку багато представників озерного бентосу, наприклад олігохети і личинки хірономід, переміщуються в поверхневі шари ґрунту, що пов'язано з погіршенням кисневого режиму й зниженням харчової активності ворогів. Уникаючи промерзання в ґрунті, глибше закопуються в

нього взимку личинки деяких комарів. Зимове переміщення в більш глибокі шари ґрунту відзначено в бентосних інфузорій Каспійського моря; у перифітонних форм простежена нічна міграція до поверхні води, а вдень – осідання на залишені субстрати.

5.4 Населення бенталі морів і океанів

5.4.1 Кількісний і якісний розподіл бентосу

Донна флора в основному представлена бактеріями, грибами, водоростями і деякими квітковими рослинами. У фауні переважають найпростіші, хробаки, вищі ракоподібні, червононогі й двостулкові молюски, голкошкірі.

Бактеріобентос зустрічається на всіх глибинах, хоча на мілководді він звичайно більш багатий. Із просуванням углиб ґрунту кількість бактерій звичайно знижується, причому нерідко в сотні й тисячі разів. Особливо швидко падає кількість аеробних бактерій, внаслідок чого їхнє відношення до числа анаеробів із просуванням у ґрунт знижується.

Гриби переважно представлені фікоміцетами, серед яких найбільш численні сапрофітні форми. Їхня кількість звичайно досягає декількох десятків тисяч в 1 м² ґрунту.

Фітобентос в основному представлений бурими, червоними і зеленими водоростями, а також деякими квітковими рослинами. До бурих водоростей, які живуть у прибережжі, прикріплюючись спеціальними коренеподібними виростами до морського дна, належать близько 900 видів. Червоних водоростей, що у деяких випадках суцільним килимом встеляють дно мілководь, налічується більше 2500 видів. Набагато менш різноманітні у фітобентосі зелені та інші водорості, декількома видами представлені квіткові рослини – зостера, морський льон, посейдонія і деякі інші. По частоті зустрічності і масовості у фітобентосі перше місце займають бурі водорості *Fucus*, *Cystoseira*, *Laminaria*, *Macrocystis*, друге – червоні (*Phyllophora*, *Polysiphonia*, *Laurencia*), третє – зелені (*Ulva*, *Cladophora*, *Enteromorpha*, *Caulerpa*, *Codium*). Сумарна кількість фітобентосу у Світовому океані оцінюється приблизно в 200 млн. т.

У північних морях, із просуванням на схід, в міру того як температурні й льодові умови стають більш суворими, спостерігається видове збіднення фітобентосу. У високих арктичних широтах в області постійної дії плавучих льодів літораль практично позбавлена фітобентосу і лише на глибині 4–5 м зустрічаються окремі таломі *Fucus evanescens*. На літоралі і у верхньому горизонті субліторалі тропічних морів фітобентос, як правило, відсутній, за винятком місць із постійним і сильним прибоєм. Це пов'язане із сильним прогріванням води й ґрунту (під час відливів), а також зі шкідливим впливом занадто яскравого сонячного опромінення.

Певна закономірність у розподілі фітобентосу простежується у зв'язку з різною здатністю водоростей протистояти руху води, що вириває рослини із ґрунту.

Зообентос представлений різноманітними групами тварин, і якщо немає жодного типу, всі види якого були б пелагічними, то відносно бентосу спостерігається інша картина. Винятково донний спосіб життя ведуть у дорослому стані всі представники губок, моховинок, плечоногих і майже всі голкошкірі. Сумарна кількість зообентосу у Світовому океані оцінюється приблизно в 10 млрд. т. Особливо високі біомаси бентосу (у середньому 1 кг/м^2) характерні для прибережних районів із заростями макрофітів. На материковому шельфі біомаса бентосу становить, в середньому 200 г/м^2 , на глибинах від 200 до 3000 м – близько 20 г/м^2 і на ґрунтах абісали – $0,03\text{--}0,08 \text{ г/м}^2$.

У бентосі морів найбільш багаті видами вищі ракоподібні, молюски, поліхети, моховинки, гідроїди, голкошкірі й тунікати. Вкрай різноманітні й численні інфузорії, кількість яких особливо у верхньому (0–2 см) шарі ґрунту часто досягає більше 5 млн. екз. / м^2 . У прибережній зоні кількісно переважають молюски, що дають біомасу до 50 кг/м^2 , як це, наприклад, спостерігається в щітках мідій. Найбільш масові форми серед молюсків – *Mytilus*, *Macoma*, *Cardium*, *Abra*. У дуже значних кількостях можуть зустрічатися в прибережній смугі ракоподібні, асцидії, голкошкірі й хробаки.

З переходом від шельфового району до зон батіалі й абісали видовий склад зообентосу стає бідніше, причому для багатьох форм характерна пристосованість до тих або інших глибин, що, однак, може мінятися в особин виду залежно від ділянки ареалу, в якому вони живуть. Так, арктичні види в південних частинах свого ареалу, як правило, зустрічаються на більших глибинах, ніж у північних районах.

З переходом від кам'янистих ґрунтів до піщанистих і мулистих чисельність донних тварин звичайно збільшується, а їхня середня маса знижується в результаті зменшення розмірів представників епіфауни (зменшення опірності ґрунту, неможливість знаходження на ньому великих форм). За рахунок представників інфауни загальна біомаса бентосу на м'яких ґрунтах може бути вище, хоча біомаса тварин епіфауни тут нижче, ніж на твердих ґрунтах.

5.4.2 Перифітон

Перифітон – поселення гідробіонтів на поверхні занурених у воду твердих предметів. Ці поселення можуть мати вигляд твердих обростань різних субстратів – днищ кораблів, трубопроводів, водозабірних споруджень, занурених у воду конструкцій, каменів, скель, поверхні тіла морських тварин. Основу обростань становлять бактеріальна плівка,

прикріплені рослини (водорості) і тварини (ракоподібні, молюски, гідроїди, губки й інші безхребетні). Сукупність організмів різних трофічних рівнів формує своєрідний біоценоз, що характеризується специфічними взаєминами між представниками окремих систематичних груп. Серед прикріплених організмів обростань можна спостерігати вільноплаваючих або плазуючих гідробіонтів.

Перифітонти розмножуються переважно з утворенням вільноплаваючих стадій (спори, планктонні личинки), що сприяють їхньому розселенню у водоймах. У заростях водяних рослин і бентосних водоростей-макрофітів формуються специфічні багатокомпонентні біоценози – зоофітос. До його складу входять бактерії й планктонні безхребетні, зокрема численні комахи – як дорослі, так і личиночні стадії, молюски. У цих умовах проходить ранні стадії розвитку ікра деяких риб і земноводних. Безхребетними зоофітоса харчуються мальки риб.

До складу перифітону входять діатомові й інші водорості, гриби, найпростіші, губки, моховинки, хробаки, молюски, вусоногі раки та інші безхребетні. Спочатку субстрати покриваються слизовою плівкою з мікроорганізмів. Потім на них осідають личинки й дорослі форми безхребетних. Покрив з організмів, що прикріплюються, полегшує знаходження в перифітоні рухливих форм. Шорсткуваті субстрати заселяються швидше гладких (зручність прикріплення), а горизонтальні інтенсивніше вертикальних (менше змив водою, осідання детриту зверху, природне положення тіла); верхні поверхні звичайно заселяються сильніше нижніх (менше нагромадження детриту, затіненість, більший змив); максимум обростання спостерігається на деякій глибині, де умови освітлення та інші абіотичні фактори найбільш сприятливі для розвитку перифітону. Швидкість заселення субстратів, зокрема, мікроорганізмами тісно корелює з їхньою концентрацією в планктоні й температурою води; наростання чисельності й біомаси припиняється після досягнення деяких меж у результаті відмирання й відриву частини перифітонтів.

5.4.3 Інфауна, онфауна, епіфауна, нектобентос і пелагобентос

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

Типовими представниками *інфауни* є багатощетинкові хробаки, двостулкові молюски, деякі голкошкірі та інші безхребетні. Угруповання організмів *онфауни* утворюють ракоподібні, молюски, деякі багатощетинкові хробаки, більшість голкошкірих (у морі). *Епіфауна*

складається з губок, гідроїдів, актиній, моховинок, морських жолудів, коралових поліпів й ін.

В окрему екологічну групу *нектобентос* виділені водні тварини, які плавають у придонному шарі води й періодично піднімаються до поверхні. До складу нектобентосу входять придонні риби, креветки, мізиди, деякі голотурії та інші безхребетні. *Пелагобентос* – сукупність організмів, які поперемінно перебувають або в товщі води, або на дні водойм, деколи закопуються в донні ґрунти. Він представлений вищими раками, рибами й деякими іншими тваринами, які постійно мігрують між водною товщею й донними ґрунтами. До пелагобентонтів відносяться також личинки комарів, деякі гіллястовусі, веслоногі й черепашкові ракоподібні, ряд коловерток, деякі зелені, діатомові й синьо-зелені водорості.

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

5.4.4 Псамон

Інтерстиціальні води. Волога, що знаходиться між окремими піщинками, зустрічається не тільки в ґрунтах поблизу водойм, але й на значному видаленні від них, наприклад у пустелях Середньої Азії. Ходи між окремими піщинками можуть бути заповнені солоною або прісною водою. Перший випадок найбільш звичайний для пісків морських пляжів і донних опадів морів, другий – для узбережжя прісних водойм і в пісках під їхнім ложем. Істотно розрізняються між собою за фізико-хімічними умовами і своєму населенню поверхневі й глибинні інтерстиціальні води. У поверхневих шарах піску температура ґрунтової води помітно міняється протягом дня й протягом року. Атмосферні опади, просочуючись крізь пісок, надають інтерстиціальним водам відомий ступінь проточності, помітно впливають на їхній сольовий склад і газовий режим. Надзвичайно важливий той факт, що в поверхневий шар піску на глибину кілька сантиметрів проникає сонячне світло, що уможливорює існування тут фотосинтезуючих рослин.

Глибинні інтерстиціальні води подібно печерним характеризуються високою термостабільністю, низькими температурами, відсутністю світла й часто високою мінералізацією. Серед них виділяють як особливий біотоп *гіпореал* – шар піску під ложем рік і струмків, заповнений водою, що просочується сюди. Цей біотоп, як і інші глибинні інтерстиціальні води, характеризується відсутністю світла, порівняльною стійкістю термічного режиму. Разом з цим тут більше кисню, вище проточність води й більш сприятливі умови харчування. Населення поверхневих інтерстиціальних вод, що заповнюють простори між піщинками, одержало назву *псамон*. Типовий розріз піску, населеного *псамонтами*, представлений зверху незабарвленим шаром, далі йде зелений, бурий, попелястий і

незабарвлений шарі. Товщина верхнього незабарвленого шару коливається від декількох міліметрів до 15 см, зеленого – у межах від декількох міліметрів до декількох сантиметрів. Основна маса псамонтів зосереджена в зеленому шарі, де багато фотосинтезуючих рослин і сприятливі харчові умови для тварин. З водоростей у цьому шарі в значних кількостях присутні діатомові, протококові й синьо-зелені. Представники останніх, особливо *Phormidium* й *Oscillatoria*, в основному й обумовлюють зелене забарвлення піску. Навіть 10-15 см піску, що лежить на забарвленому шарі, не виключають розвитку в останньому фотосинтезуючих водоростей. Чим інтенсивніше сонячна радіація, тим під більш товстим шаром незабарвленого піску може лежати зелений шар псамону. Із тварин у зеленому шарі найбільш часто зустрічаються інфузорії, коловертки, вийчасті, круглі й малоцетинкові хробаки, слабкіше зеленого шару заселені інші горизонти піску.

Населення глибинних інтерстиціальних вод залежно від їхнього місцезнаходження має різний склад. В пісках морського ложа найбільш звичайні інфузорії, круглі хробаки, ракоподібні, нерідкі асцидії і навіть голотурії. У пісках морських пляжів часто зустрічаються турбеларії й нематоди, гастротрихи, найпростіші, архіанеліди й молюски. Інтерстиціальна фауна гіпоралу складається з гіллястовусих, веслоногих і черепашкових рачків, олігохет, нематод, інфузорій і ряду інших форм. В інтерстиціальній фауні пісків річкових пляжів частіше інших зустрічаються нематоди, кліщі, ракоподібні й багатоніжки. У фауні пісків Каракумів знайдені багатоканерні корененіжки, які поза морськими водами звичайно не зустрічаються.

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

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

5.5 Пристосування гідробіонтів для життя в бентосі й перифітоні

Пристосування гідробіонтів до бентосного й перифітонного способу життя зводяться насамперед до розвитку засобів утримання на твердому субстраті, захисті від поховання осідаючою суспензією, до вироблення найбільш ефективних способів пересування. Украй характерні для організмів бентосу й перифітону пристосування до тимчасового переходу

до планктонного способу життя. Це забезпечує малорухомим формам можливість значних переміщень в інтересах розселення або зміни біотопів.

Утримання на твердому субстраті. Для організмів бентосу й перифітону істотне збереження своєї приуроченості до того або іншого біотопу всупереч різним силам зсуву (руху води, гравітаційні сили й ін.). Протистояння переміщенням досягається підвищенням питомої ваги, прикріпленням до субстрату, заглибленням у нього і в деякі інші способи.

Підвищення питомої ваги звичайно досягається утворенням важкого масивного кістяка, завдяки якому гідробіонти не переміщуються на субстраті навіть порівняно сильними течіями. Такий, наприклад, кістяк є в багатьох голкошкірих, масивні раковини червононогих і двостулкових молюсків, карапакси крабів. У тілі неприкріплених бентосних організмів не зустрічаються повітрямісні порожнини, значні скупчення жиру. Характерно, що кореніжка *Diffugia limnetica*, що веде влітку пелагічний спосіб життя, має у своїй протоплазмі газові вакуолі, а восени, переходячи до бентосного існування, втрачає їх.

Прикріплення до субстрату спостерігається в багатьох рослин, найпростіших, губок, кишковопорожнинних, хробаків, молюсків й голкошкірих, причому воно може бути тимчасовим або постійним. У першому випадку організми можуть багаторазово міняти місце прикріплення протягом життя (п'явки, актинії, молюски та ін.). При постійному прикріпленні організми не можуть довільно змінювати місце свого знаходження (губки, моховинки, устриці, вусоногі раки та ін.).

Заглиблення в субстрат здійснюється у формі часткового або повного закопування в ґрунт, а також зануренням у тверді породи шляхом їхнього висвердлювання й проточування. Здатність закопуватися в ґрунт притаманна багатьом молюскам (*Venus*, *Mya*, та ін.), голкошкірим, більшості олігохет і поліхет, личинкам багатьох комах і навіть деяких риб. Наприклад, трубковий вугор, що живе в Червоному морі, звичайно перебуває у воді у вертикальному положенні, чіпляючись заднім кінцем за верхній край нірки й ховаючись у ній у випадку небезпеки. До тимчасового закопування в ґрунт пристосувалися багато крабів, креветки, головоногі молюски, морські зірки, деякі риби (наприклад, камбала). Занурюються в тверді субстрати, руйнуючи їх механічно або хімічно (розчинення кислотами), деякі губки, молюски, ракоподібні, голкошкірі та інші організми. У ряду форм фіксація досягається сплюсненням тіла, утворенням усіляких виростів, що підсилюють зчеплення організмів із ґрунтом, побудовою прикріплених до ґрунту або вільно лежачих на ньому будиночків і деякими іншими засобами.

Захист від засипання суспензією. Зваж, що осідає на дно з товщі води, може бути згубною для прикріплених бентонтів, у зв'язку із чим у багатьох з них конвергентно виробляється одна загальна властивість – піднесеність над ґрунтом. Це досягається витягуванням самого організму,

причому якщо він має раковину, то знизу (наприклад, у молюсків) утворюються перегородки або днища, що підіймаються одна над іншою. У деяких двостулкових молюсків спіральні загорнені вершини обох стулок, і утворюється стеблинка, що піднімає тварин над поверхнею ґрунту. За допомогою стеблинок прикріплюються морські лілії, на довгих ніжках піднімаються над дном багато губок (кубок Нептуна та ін.). Деякі з них, наприклад скляні, самі перетворюються в довгу вертикально трубку. У прикріплених черевоногих черепашкова спіраль часто розгортається, подовжується й завдяки цьому тварини помітно піднімаються над ґрунтом. Подібний ефект тими ж самими засобами досягається в багатьох сидячих хробаків. Поряд з витягуванням нагору, захист від засипання суспензією у прикріплених організмів досягається поселенням на субстратах, що піднімаються над дном (як живих, так і мертвих). Прирастають до скель і каменів, до різних твердих предметів й організмів вусоногі рачки, молюски дрейсени, моховинки. Швидке наростання стебел рятує рослини від засипання.

У бентонтів, що живуть на напіврідкому ґрунті, є ряд пристосувань, що попереджають занурення в нього. До них належать: зниження питомої ваги організмів (зокрема, витончення раковин у молюсків і плечоногих), «айсбергова адаптація» – занурення частини тіла до більш щільного шару ґрунту, «лижна адаптація» – сплюснення тіла, а також зменшення розмірів.

Питання для самостійного вивчення

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

6 ВОДНО-СОЛЬОВИЙ ОБМІН ГІДРОБІОНТІВ

6.1 Класифікація природних вод по сольовому складу

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

Всі природні води (відповідно до загальноприйнятої Венеціанської

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

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

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

6.1.1 Сольовий склад океанічних і морських вод

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

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

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

Магній по поширеності в морській воді займає серед катіонів друге місце. Завдяки гарній розчинності й високому вмісту в ґрунті він протягом тривалого геологічного часу у великій кількості надходив у ріки, а з річковою водою – в океан. Але, незважаючи на великі запаси цього елемента в земній корі, його концентрація у воді океанів значно нижче, ніж натрію. Це обумовлено рядом причин, серед яких варто виділити утворення доломітів, особливо інтенсивне в період докембрію й у ранньому протерозої. Вміст магнію у воді знижувалося також внаслідок його включення в метаболічні процеси, пов'язані з утворенням вапняних кістяків гідробіонтів.

Основним джерелом надходження *кальцію* в океан протягом геологічної історії Землі був стік прісноводних рік, що містить значну кількість сполук кальцію. Його концентрація в ріках і морях залежить від

карбонат-бікарбонатної рівноваги, режиму CO_2 і температури. Низький вміст CaCO_3 , у водах високих широт, в акваторіях, розташованих біля полюсів Землі, і в глибоких холодних водоймах негативно впливає на життєдіяльність організмів. Наприклад, глибоководні (1000–4000 м) тварини (м'які морські їжаки, голотурії та форамініфери), що випробовують дефіцит кальцію, різко відстають у зрості, мають недостатньо розвинений вапняний покрив.

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

Склад океанічної води зіграв істотну роль в еволюції тваринного світу. Первинні організми накопичували одні елементи й виводили інші, неорганічні іони почали брати участь у специфічних біохімічних реакціях. У процесі еволюції деякі неорганічні іони включалися в молекули органічних речовин, змінюючи їхні специфічні властивості, структуру й функції. Ще із протерозойської ери морські організми використовували для побудови тканин опорного апарата різні, погано розчинні сполуки, що містяться в океанічній воді, такі як карбонат кальцію (арагоніт), фосфати кальцію й магнію, апатити (гідроксилапатит і фторапатит), фторид кальцію та ін. Хімічний склад кістяків різних морських організмів відбиває особливості мінерального обміну у водних тварин залежно від характеру вод. Так, у первісних тварин кістяк складався головним чином з SiO_2 . Така структура кістяка збереглася тільки в скляних губок. У молюсків на побудову зовнішнього кістяка (раковини) використовується переважно карбонат кальцію, а в деяких – фосфатні сполуки кальцію й магнію.

Фосфатно-хітинові опорні тканини еволюційно збереглися лише в членистоногих, тоді як фосфатно-кальцієві кістяки, побудовані на основі білкового матриксу, стали опорним апаратом у риб, морських ссавців і наземних тварин. Кальцій і фосфор стали найважливішими пластичними компонентами тканинних структур водних і наземних хребетних тварин. Вони беруть участь у регуляції багатьох біохімічних процесів.

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

У порівнянні з океаном солоність внутрішніх морів, у які впадають повноводні ріки, менша. У той же час у внутрішніх морях тропічних і субтропічних областей (Середземного й Червоного моря), де випаровування води постійно перевищує її надходження, солоність зростає

до 38–42%. Незважаючи на зміни загальної солоності, співвідношення окремих хімічних елементів у сольовому складі морських вод залишається практично постійним. Формування сольового складу Світового океану залежить від багатьох факторів, у тому числі від протікання хімічних, фізичних і біологічних процесів. Елементами приходної частини балансу солей є винос іонів з поверхневим і підземним континентальним стоком в океан, виверження вулканів і вихід хімічних елементів із земних тріщин, що утворюються на дні морів і океанів. З атмосферними опадами в океан надходить від 1 до 1,3 млрд. т солей вулканічного, морського й континентального походження. Із всіх розчинених в океанічній і морській воді солей найбільша кількість припадає на хлорид натрію (близько 78%) і хлорид магнію (близько 11%).

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

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

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

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

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

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

Між океаном, атмосферою й сушею відбувається постійний водно-сольовий обмін. Річковий стік приносить у моря й океани протягом року $2,5 \cdot 10^9$ т солей. У свою чергу, у процесі випару води з поверхні океану в атмосферу надходять аерозолі, у яких розчинені солі перебувають у дисперсному стані. Частина пароподібної вологи, насиченої хлоридами, випадає на поверхню океану, а більш легкі аерозолі, збагачені сульфатами морської води, переносяться вітровими потоками на сушу. При випаровуванні морської води в атмосферу надходять солі з якісно іншим хімічним складом, що являє собою суть сольового обміну між океаном, атмосферою й сушею. Завдяки зазначеним процесам сульфати океанічного походження, що випадають на земну поверхню, знову повертаються в океан з поверхневим стоком. У такий спосіб здійснюється колообіг не тільки сульфатів, але й інших розчинених у морській воді солей.

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

6.1.2 Сольовий склад континентальних вод

На відміну від морських вод, що характеризуються сталістю сольового складу, прісні води різних ландшафтних зон істотно відрізняються по вмісту основних іонів. Природні води підрозділяються по сольовому складу на три класи: гідрокарбонатні (С), сульфатні (S) і хлоридні (Cl). Кожен клас, залежно від переважних макрокомпонентів, розділяється на три групи: кальцієва, магнієва та натрієва, а кожна група, у

свою чергу, по кількісному співвідношенню іонів, – на чотири типи (I, II, III, IV).

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

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

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

До вод типу IV, що не містять HCO_3^- , відносяться кислі води. Це води боліт, шахтні, вулканічні або води, сильно забруднені промисловими стоками.

Характеристики вод позначаються в такий спосіб: клас – хімічним символом відповідного аніона (C, S, Cl), група – символом катіона (Ca, Na, Mg). Приналежність до типу позначається римською цифрою в нижньому індексі, до групи – символом у верхньому індексі. Наприклад, $\text{C}_{\text{II}}^{\text{Ca}}$ – гідрокарбонатний клас, група кальцію, тип II; $\text{Cl}_{\text{III}}^{\text{Mg}}$ – хлоридний клас, група магнію, тип III і т.д.

Поверхневі води суши за сольовим складом характеризуються такими показниками, як загальна мінералізація, співвідношення іонів і вміст хлоридів і сульфатів. На більшій частині Європейського континенту води рік мають невелику або середню мінералізацію і належать переважно до гідрокарбонатного класу, кальцієвої групи. Для степових і напівпустельних зон характерна підвищена мінералізація вод сульфатного класу. У Європі такі ріки займають лише 3–4% площі всіх річкових басейнів. Ще менше річкових басейнів, води яких відносяться до хлоридного класу, натрієвої групи. Як правило, ці води характеризуються високою мінералізацією. На території України річкові води належать переважно до карбонатного класу. Основними іонами сольового складу води Дніпра і його водоймищ є гідрокарбонати і Ca^{2+} , тобто вода характеризується гідрокарбонатним класом, групою кальцію, другим типом.

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

Формування сольового складу зарегульованих рік залежить не тільки від складу води, що надходить із водозбірної площі, але й від характеру внутриводоймних процесів. При багаторічному регулюванні стоку

мінералізація води може підвищуватися лише до певного рівня, тобто до встановлення сольової рівноваги. Сезонні коливання мінералізації та іонного складу води великих водосховищ обумовлюються, головним чином, припливом річкових вод, а при каскадному їхньому розташуванні – надходженням води з вищерозташованих водосховищ і незарегульованих ділянок ріки. У невеликих водосховищах у формуванні іонного складу води важливу роль грає також змив розчинених солей із прибережних схилів, надходження ґрунтових вод і атмосферних опадів, випаровування, забір води для господарсько-побутових потреб.

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

В воді солоних озер концентрація солей близька до океанічної або перевищує її. При цьому якщо нижня межа їхньої солоності лімітується верхньою межею солоності солонуватих (30‰) вод, то верхня не обмежена нічим. Солоні озера часто розглядаються як лікувальні з висококонцентрованими розсолами, основними компонентами яких є Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- , SO_4^{2-} , HCO_3^- , і CO_3^{2-} . Для таких озер характерні висококонцентровані розчини декількох солей, і тому їхній клас може бути визначений не по одному, а по двох аніонах, наприклад хлоридно-сульфатний або сульфатно-хлоридний. У такому випадку в назві класу на першому місці ставиться аніон, що переважає. Виділяють наступні класи вод солоних озер: карбонатні (содові), сульфатні й хлоридні. В карбонатних переважає Na_2CO_3 , у сульфатних – Na_2SO_4 й MgSO_4 , а в хлоридних – NaCl , MgCl_2 і CaCl_2 . В Україні є солоні озера, склад вод яких визначає їхнє лікувальне використання. Це озера Криму (Сасик, Сакське), Куяльницький лиман в Одеській області, група Слов'янських озер (Ріпне, Вейсове, Слепноє) у басейні Сіверського Дінця й деякі інші.

6.2 Водно-сольовий обмін, значення розчинених солей

Водно-сольовий обмін у водних організмів протікає інакше, чим у наземних, тому що гідробіонти, перебуваючи у воді, випробовують на собі дію осмотичного тиску. Поверхня водних організмів у тім або іншому ступені проникна для різних речовин, тому при гіпо- або гіпертонії

середовища для гідробіонтів створюється погроза порушення гомеостазу (зміна концентрації й співвідношення окремих іонів, обводнювання й зневоднювання тканин та ін.). Сталість хімічного складу тіла є однією з найважливіших умов гомеостазу, і тому в гідробіонтів виробився ряд адаптацій, що дозволяють їм зберігати стабільність водно-сольового обміну. У першу чергу мова йде про забезпечення сталості осмотичного тиску, тобто можливості попередження надлишкового обводнювання або зневоднювання організму, зміни його хімічного складу. При цьому клітини повинні не тільки вміти втримувати велику кількість іонів від зрівноважування із зовнішнім середовищем, але й мати здатність «розпізнавати» різні іони й регулювати їхньої концентрації відповідно до фізіологічних потреб.

У найпростішому випадку гідробіонти *ізоосмотичні* з навколишнім середовищем, хоча мають інше співвідношення іонів, ніж в останній. Енергія при цьому витрачається тільки на підтримку градієнтів концентрації окремих іонів. Такий тип організації водно-сольового обміну характерний для багатьох морських організмів, в основному мікроорганізмів і безхребетних. При іншому типі регуляції гідробіонти підтримують не тільки специфічне співвідношення окремих іонів, але й певний осмотичний тиск, відмінний від наявного в середовищі. Такий тип, що потребує більшого енергетичного забезпечення, однак створює стабільність не тільки співвідношення, але й абсолютних концентрацій іонів, властивий прісноводним і високоорганізованим морським організмам. Є істотна різниця в організації водно-сольового обміну в одноклітинних і багатоклітинних організмів. Перші здійснюють регуляторні функції тільки на одній поверхні розподілу – між зовнішнім середовищем і клітиною. У багатоклітинних крім цього механізму регуляції діє й інший – між клітинами і внутрішніми рідинами, зокрема кров'ю.

У прісноводних і морських організмів адаптації до водно-сольового обміну відбувались по-різному. Концентрація іонів у тканинах всіх тварин і рослин набагато вище, ніж у прісній воді, тому в мешканців останньої виникли механізми, що дозволяють підтримувати *гомойосмотичність* у різко гіпотонічному середовищі. Для морських організмів виявилися можливими два шляхи. Перший з них, більш давній, – *ізотонія*, при якій вплив фізико-хімічних процесів зводиться до мінімуму. Разом з тим висока сталість концентрації та співвідношення різних іонів у морській воді створюють для гідробіонтів умови, що імітують гомойосмотичність. Інший шлях – забезпечення сталості вмісту в організмі води й окремих іонів за рахунок вироблення відповідних регуляторних механізмів. Такий шлях більш прогресивний, тому що дозволяє не тільки підтримувати стабільність тоничності та співвідношення іонів, але також задавати цим станам оптимальний рівень, чого не дозволяє перший спосіб. Наявність

відповідної адаптації, що лежать в основі евригалінності, дозволяє багатьом гідробіонтам існувати в біотопах з нестійким сольовим режимом. Захист від осмотичного обводнювання і зневоднювання досягається вибором середовища з тієї або іншою тонічністю, *осморегуляцією* та *осмоізоляцією*. Сталість сольового складу досягається іонною регуляцією, що забезпечує збалансованість процесів надходження й виведення різних іонів з навколишнього середовища. Ряд адаптацій спрямований на забезпечення виживання гідробіонтів при пересиханні водою, тимчасовому осушенні біотопів (відливи й ін.), виході з води й висиханні.

6.3 Захист від обсихання й виживання у висохлому стані

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

6.3.1 Запобігання обсиханню

Попередження обсихання в багатьох гідробіонтів досягається, насамперед, завчасним відходом від місць, що піддаються осушенню. У прісних водах, під час зниження рівня води, личинки бабок, поденок і комарів, а також деякі молюски та інші тварини залишають прибережжя, коли глибина води падає тут до декількох сантиметрів. Якщо рівень знижується занадто швидко, і багато гідробіонтів не встигають піти завчасно, тоді вони намагаються впливати за відступаючою водою, і часто їхні зусилля виявляються успішними, особливо в похмуру погоду. Наприклад, більшість молюсків уніонід встигають іти слідом за відступаючою водою, якщо швидкість оголення дна не перевищує 2,5 см/год. У морях під час відливу багато літоральних тварин переміщуються в сублітораль.

Якщо тварини не йдуть із водою і залишаються на вологому березі, що обсихає, то, як правило, рятуються від згубного висихання. Морські літоральні тварини після відливу ховаються під камені, де залишаються невеликі скупчення води, а затіненість місця знижує випаровування. В інших випадках тварини зариваються в пісок, або, закриваючи стулки раковин (молюски, вусоногі раки), зберігають запас води до наступного припливу. Особливо широко поширене закопування в ґрунт у прісноводних тварин, що залишаються поза водою. Глибина закопування

може варіювати від декількох сантиметрів до 30–40 см і більше, як це спостерігається в деяких олігохет і личинок комарів. Риби, наприклад в'юни, африканський лускатник і деякі інші, можуть закопуватися на глибину більше 1 м. Закопування в ґрунт відомо у водних клопів, личинок бабок, личинок комарів, у п'явок, олігохет, у черевоногих молюсків, у двостулкових молюсків і навіть у деяких планктонних рачків, наприклад в *Diacyclops* і *Megacyclops*. Про ефективність закопування в ґрунт як способу захисту від висихання свідчить збереження життєздатності молюсками протягом року й більше після осушення водойми. В області розливу Дунаю після спаду його вод поверхня ґрунту висихає настільки, що по ній вільно їздять, а в глибині перебувають в'юни, що перечікують посуху. На о. Шрі-Ланка можна ловити рибу в сухих западинах через кілька днів після випадання дощів, тому що водойма, яка утворилася, наповнюється рибою, що виходить із товщі ґрунту.

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

6.3.2 Зменшення вологовіддачі

В умовах обсихання, що вимагають скорочення втрат води до мінімуму, вологовіддача може знижуватися, насамперед шляхом утворення щільних зовнішніх покривів, якими володіють багато молюсків, членистоногі, голкошкірі, хробаки та інші тварини. Найпростіші під час висихання утворюють щільні цисти і зберігаються в них живими багато місяців і років. У водних комах, що живуть в умовах періодичного обсихання, посилено розвивається кутикула. Серед молюсків високою стійкістю до обсихання відрізняються передньозяберні черевоногі, що мають кришечку. Завдяки цьому втрата води тваринами знижується до мінімуму і молюски стійко переносять навіть тривале обсихання. Серед легеневих деякі види виробили здатність до виділення слизової плівки, що не тільки закриває устя раковини, але одночасно приклеює його до субстрату.

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

6.3.3 Виживання у висохлому стані

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

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

6.4 Захист від осмотичного зневоднювання і обводнювання

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

Серед морських організмів тільки деякі – кишковопорожнинні й голкошкірі – мають тонічність навколишньої води. Злегка гіпертонічні пріапуліди, кільчасті хробаки, молюски, плечоногі, більшість ракоподібних; гипотонічні мізиди, креветки й більшість крабів, а також всі хребетні. Всі прісноводні тварини різко гіпертонічні.

Пристосування гідробіонтів до захисту від осмотичного зневоднювання або обводнення насамперед зводяться до запобігання

середовища із різко відмінними умовами солоності, як це спостерігається у стеногалінних форм. В евригалінних гідробіонтів регулювання водного обміну може досягатися частковим або повним усуненням осмотичного тиску за рахунок утворення непроникних покривів (*осмоізоляція*), зведенням до мінімуму різниці в тонічності тканин і навколишньої води або протиставленням осмотичному тиску механічного. Якщо ці шляхи не реалізовані або недостатньо ефективні, евригалінні організми можуть існувати, протиставляючи осмотичному тиску води інший, що йде в протилежному напрямку й компенсує по своїй величині перший. Завдяки цьому приплив або відтік води під дією фізико-хімічних сил знімається фізіологічною роботою, спрямованою на збереження водного балансу. Якщо захист від осмотичного зневоднювання неможливий, багато організмів, втрачаючи вологу, впадають в анабіоз.

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

6.4.1 Вибір осмотично сприятливого середовища

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

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

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

6.4.2 Осмоізоляція

Сталість сольового складу організмів в умовах мінливої солоності води може бути забезпечена за рахунок утворення осмотично непроникних покривів. Такий спосіб захисту від осмотичного обводнювання й зневоднювання властивий всім водним ссавцям і птахам, покриви яких волого- і соленепроникні. У водних організмів, що дихають киснем, розчиненим у воді, розвитку волого- і соленепроникності покривів перешкоджає необхідність здійснення через них газообміну. Чим щільніше зовнішні покриви, тим повільніше дифундують крізь них кисень і вуглекислий газ, тобто погіршуються умови дихання. У зв'язку із цим у багатьох тварин щільність покривів на тілі стає досить різною. На ділянках, що використовуються для газообміну (зябра й т.п.), покриви залишаються тонкими й ніжними, на іншій поверхні тіла вони товщають, якоюсь мірою або повністю стаючи вологонепроникними.

У ракоподібних, особливо вищих, осмотичній ізоляції сприяє розвиток панцира. Сильно послабляється віддача води в гіпертонічному середовищі в личинок комах з добре розвиненою епі- і екзокутикулою, наприклад у різних бабок, поденок, клопів, жуків. Істотний засіб забезпечення осмотичної ізоляції – слиз. Наприклад, яйця багатьох хробаків, не здатні до осморегуляції, добре виживають у гіпо- і гіпертонічному середовищі тільки тому, що укладені в слизову кладку. Осмотичному захисту допомагає утворення слизу на поверхні тіла, що спостерігається у риб і багатьох інших організмів. У двостулкових молюсків осмоізоляція в несприятливому сольовому середовищі забезпечується змиканням раковини. Так, мідії, устриці та інші морські молюски, потрапляючи в опріснену воду, можуть довго виживати в ній із закритими стулками, а їхня гемолімфа кілька днів залишається нерозбавленою. Подібно молюскам, можуть тимчасово за рахунок осмоізоляції виносити різкі зміни солоності морські жолуді та інші тварини з раковинами, що закриваються. Здатність багатьох крабів й інших вищих раків існувати в умовах різких змін солоності середовища значною мірою обумовлена водонепроникністю їхнього панцира, що покриває більшу частину поверхні тіла тварин. Часткова осмоізоляція полегшує роботу осморегуляторних механізмів.

У рослин, що живуть у гіпотонічному середовищі, осмотичне

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

6.4.3 Осморегуляція

Гомойосмотичні організми здійснюють або *гіперосмотичну* регуляцію, коли підтримується концентрація солей у тілі на більш високому рівні, ніж у середовищі, або *гіпоосмотичну*, коли середовище гіпертонічне відносно організмів. Перший випадок спостерігається у прісноводних організмів і у морських, що живуть в опрісненій воді. Гіпоосмотична регуляція властива деяким морським формам і тим прісноводним організмам, які виявляються в осолоненій воді. При знаходженні прісноводних організмів у гіпотонічному середовищі (прісна вода) вода безупинно проникає в їхнє тіло, від якої вони повинні звільнитися, щоб уникнути механічних ушкоджень і розведення соків свого тіла. Внаслідок того, що строго напівпроникних мембран (тобто проникний тільки розчинник) у тварин, очевидно, немає, останні не можуть виділяти чисту воду. Тому прісноводні тварини-осморегулятори повинні володіти адаптаціями до утримання солей і до відновлення їхніх запасів у своєму тілі.

Утримання солей в організмів досягається низькою проникністю їхніх зовнішніх покривів і реабсорбцією солей у сечовіддільних органах. Деяка втрата солей замінюється їхнім активним вилученням з навколишньої води: у ракоподібних і риб – через зябра, у жаб – через шкіру. Особливим і дуже важливим способом збільшення осмотичного тиску є підвищення концентрації в гемолімфі амінокислот, дуже характерне для личинок комах. У них, на відміну від інших тварин, амінокислоти забезпечують 60–70% осмотичного тиску і лише 30–40% його створюється за рахунок присутності хлоридів. Підвищення в крові концентрації вільних амінокислот відзначено при акліматизації до морської води прісноводних крабів. Мінімальна мінералізація води, коли різні прісноводні тварини ще можуть здійснювати гіперосмотичну регуляцію, характеризується наступними величинами (у мМ): річкові раки – 0,0005, беззубки й живородки – 0,005, перловиці й дрейсени – 0,1,

китайський краб – 0,2, ставковики – 0,4. Чим вище різниця осмотичного тиску в середовищі і тілі прісноводних тварин, тим енергійніше доводиться виводити їм воду, що поступає усередину. Інтенсивність виділення води в прісноводних найпростіших дуже висока. У великій кількості віддається вода з гіпотонічною сечею в прісноводних риб, хробаків, молюсків, ракоподібних і інших тварин.

Якщо у всіх прісноводних організмів має місце гіперосмотична регуляція, то у морських організмів поряд з нею спостерігається і гіпоосмотична. У пойкилоосмотичних форм концентрація солей регулюється так, що вона завжди ледве вище, ніж у навколишньому середовищі. Настання ізотонії виключає приплив води ззовні, а, отже, унеможливорює сечовиділення й виведення продуктів метаболізму. Створюючи слабкий ступінь гіпертонії, морські пойкилоосмотичні організми нормально функціонують без активного споживання води. Збільшення концентрації соків тіла з підвищенням солоності води властиво як тваринам, так і рослинам. Морські гомойосмотичні організми з гіперосмотичною регуляцією в певному діапазоні підвищення солоності майже не міняють осмотичного тиску своїх соків, поки залишаються помітно гіпертонічними в порівнянні з навколишнім середовищем. Коли анізотонія стає занадто малою, щоб забезпечити надходження води в організм і створити умови для нормального сечовиділення, тварини починають підвищувати осмотичний тиск соків.

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

6.5 Сольовий обмін і виживання в умовах різної солоності

Сольовий склад організмів виявляє риси подібності з тим, який характерний для того середовища, де виникли й формувалися окремі види. Тому в ділянках біосфери з різним хімічним складом вміст окремих елементів у живих організмах помітно варіює. Створене А.П. Виноградовим навчання про біогеохімічні провінції стосується і гідросфери, хоча вода значно рухливіше, ніж ґрунт, і сольові градієнти в ній виражені слабкіше. Навіть у межах одного Чорного моря виділено ряд районів, планктон яких характеризується різним хімічним складом. Маючи

певний сольовий склад, організми повинні підтримувати його сталість, причому гідробіонтам це часом важче здійснювати, чим наземним тваринам і рослинам. Покриви водних організмів проникні для іонів, тому збереження сталості їхнього співвідношення, як і сумарної концентрації в тілі, оточеному водою з різним сольовим складом, вимагає безперервної й інтенсивної роботи, що нейтралізує дію фізико-хімічних сил вирівнювання, які безупинно порушують хімічний гомеостаз гідробіонтів. Пасивному сольовому обміну, що порушує гомеостаз, організми протиставляють активне, стабілізуюче співвідношення окремих іонів та їхню сумарну концентрацію. Досконалістю механізмів регуляції сольового складу, а також витривалістю тканин до його зміни визначається виживання гідробіонтів у водах з різним сольовим складом.

6.5.1 Пасивний сольовий обмін

Фізико-хімічні процеси вирівнювання концентрацій іонів, що перебувають по обох сторонах покриву організмів, тим інтенсивніше, чим сильніше відрізняється іонний склад організму від того, який є в навколишній середовищі, і тим слабкіше, чим менш проникні для іонів покриви тіла. Вміст різних іонів в організмах різко відмінний, ніж у воді, причому це спостерігається не тільки в гомойосмотичних, але й у пойкилоосмотичних гідробіонтів. Як правило, морські організми, в порівнянні з навколишньою водою, в 2–3 рази багаче калієм, але бідніше натрієм, магнієм і сульфатами. Різні пропорції й у вмісті окремих іонів у різних організмів, що живуть в одному і тому ж сольовому середовищі. Збереження певного сольового складу соків у гідробіонтів можливо насамперед завдяки малій проникності покривів відносно різних речовин, що залежить від величини й ступеня поляризації розчинених частинок. Чим менше частинки, тим вони легше проходять крізь оболонки, а частинки з нульовою полярністю проникають легко, незалежно від їхньої величини. Сутужніше проникають поляризовані молекули. Їхня полярність, як відомо, визначається тим, що електричні заряди розподілені між атомами нерівномірно: в одній частині молекули можуть переважати позитивні заряди, а іншої – негативні. Ступінь полярності молекул визначається дипольним моментом – добутком величини різнойменних зарядів на відстань між ними. Особливо великий дипольний момент в електролітів, і тому вони найбільш важко проникають через клітинні оболонки. Меншу полярність і, отже, більшу проникність мають карбоксильні, гідроксильні й амінні групи. Неполлярні вуглеводородні групи (CH_4 , CH_2). Молекули води, як полярні, легко проникають крізь клітинні оболонки, мабуть, внаслідок свого невеликого розміру. Розходженням швидкості проникнення крізь покриви іонів електролітів і молекул води обумовлюється зміна маси тварин після осолонення або

опріснення води. У випадку різкого осолонення середовища осмотична рівновага досягається не стільки надходженням іонів в організм, скільки міграцією води назовні, і маса тварин зменшується. Різке опріснення середовища супроводжується вирівнюванням осмотичного градієнта в першу чергу за рахунок проникнення води усередину тіла, і маса організмів збільшується. Поступове вирівнювання тисків усе більшою мірою обумовлюється міграцією іонів, і маса тварин у сильно опрісненій або осолоненій воді повертається до норми.

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

6.5.2 Активний сольовий обмін

Не тільки в гомойосмотичних, але й у переважної більшості пойкилоосмотичних гідробіонтів існують різні механізми, які всупереч фізико-хімічним силам вирівнювання підтримують певний рівень загального вмісту солей у рідинах тіла, і, що не менш важливо, забезпечують стабільність концентрації в організмі окремих іонів та їхнього співвідношення. Особливо характерний для багатьох гідробіонтів так званий «натрієвий насос». Активний перенос Na^+ звичайно сполучений з еквівалентним, але протилежно спрямованим пересуванням якого-небудь «протиіону», звичайно K^+ або NH_4^+ . За пересування Na^+ відповідальна Na^+K^+ -АТФ-аза, що стимулюється іонами Na^+ і K^+ , і цей фермент є векторіальний, тобто має просторово спрямовану дію. Натрієвий насос в одних випадках звільняє організм від надлишку іонів Na^+ , що надходять пасивно, в інших – працює у зворотному напрямку, коли натрію в навколишній воді мало й організм втрачає його внаслідок дифузії. Наприклад, у прохідних риб при адаптації в солоній воді, в хлоридних клітинах зябер (клітини Кейс-Вільмера) активність Na^+K^+ -АТФ-ази зростає в багато разів, транспортна система поляризована таким чином, що Na^+ перекачується назовні. При зниженні концентрації Na^+ у навколишньому середовищі (перехід риб у прісну воду) також підвищується активність ферменту, але транспортна система поляризується у зворотному напрямку, тобто Na^+ перекачується усередину. Активний сольовий обмін, пов'язаний зі здатністю деяких клітин захоплювати іони з води або виділяти їх з тіла всупереч фізико-хімічним силам, властивий як рослинам, так і тваринам. Більшою сталістю концентрації різних іонів відрізняються тканини риб.

У прісноводних гідробіонтів стабільна концентрація іонів у тілі пов'язана з їхньою сорбцією клітинами, що лежать на поверхні тіла, або в спеціальних екскреторних органах. У костистих риб захоплення або віддача іонів натрію відбувається в результаті діяльності так званих кейсвильмеровських клітин у зябрах. У морських риб ці клітини служать для екскреції надлишку солей назовні, у прісноводних – для захоплення іонів із зовнішнього середовища. Зміна функції кейсвильмеровських клітин спостерігається і в прохідних риб, що йдуть на нерест із моря в прісну воду. Здатність до змінного захоплення або віддачі іонів тими самими клітинами, залежно від біологічних потреб, відома для багатьох ракоподібних і личинок комах (наприклад, *Chironomus*).

У прохідних риб цитологічні й гістохімічні перетворення в кейсвильмеровських клітинах, що відбивають зміни їхньої функції, відбуваються до зміни солоності середовища, і тому подальше перебування риби в солоній воді стає неможливим. Підвищення осмотичного тиску крові, що виникає як неминучий наслідок зміни функції клітин Кейс-Вильмера, спонукує рибу йти в прісну воду. Таким чином, перебудова механізму осморегуляції в цьому випадку випереджає майбутню зміну осмотичного тиску середовища.

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

6.5.3 Вживання в умовах різної солоності

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

Толерантність до зміни солоності звичайно підвищується з віком. Різна витривалість до зміни солоності може спостерігатися в особин різної статі. У форм, що стали більш стеногалінними в процесі філогенезу, молодь евригалінніше дорослих. Стійкість гідробіонтів до зміни солоності звичайно зростає зі зменшенням швидкості зміни цього фактора. Менша толерантність гідробіонтів до різких змін солоності середовища пов'язана з різною проникністю покривів тіла для іонів і води. Коли, наприклад,

солоність середовища різко знижується, вода швидко спрямовується в організм, викликаючи його сильне, часом необоротне набрякання. Якщо тонічність середовища знижується поступово, частина іонів з організму встигає дифундувати назовні. Завдяки цьому осмотичний градієнт не досягає дуже великих величин і відповідно організми не піддаються різко вираженому обводненню. Відоме значення має також поступове звикання (аклімація) організмів до існування в новому сольовому режимі. Процес аклімації має коливальний характер, триває не менш 1–2 тижнів, його механізм пов'язаний зі зміною біосинтетичної діяльності клітин; шляхом східчастої аклімації можна досягти межі фенотипічної адаптації. Принцип поступовості зміни сольового режиму дуже важливо враховувати в акліматизаційних роботах при переселенні гідробіонтів у водойми іншої солоності.

Толерантність до коливань солоності звичайно знижується в гідробіонтів з підвищенням температури. У середовищі, що містить більше двовалентних іонів, організми витримують зміни солоності гірше, ніж у тій, де переважають одновалентні іони, що краще проникають крізь покриви тіла. Із цієї причини, зокрема в Азовському морі, де у воді переважають одновалентні іони, гідробіонти здатні освоювати більш опріснені ділянки, ніж у Каспійському, вода якого містить багато іонів Ca^{2+} , Mg^{2+} , SO_4^{2-} і CO_3^{2-} . Важливо відзначити, що в природних умовах організми іноді уникають води з такою солоністю, яку добре переносять або навіть обирають в експерименті. Очевидно, у природі позначається вплив якихось інших факторів, які не враховують в лабораторних умовах.

Помічено, що евригалінність переважної більшості гідробіонтів обмежена бар'єром в 5–8‰, що одержав назву «критичної солоності». По обох сторін від цієї зони розвиваються різні фауністичні комплекси, по-різному протікають обмінні процеси в цілих організмах і тканинах, неоднакова структура ряду макромолекулярних речовин. Існуванням сольового бар'єра порозумівається незмішуваність морської та прісноводної фауни і «парадокс солонуватих вод» – видова бідність останніх, оскільки морські форми звичайно не виносять падіння солоності нижче 5–8‰, а прісноводні – її підвищення до таких величин. Передбачається, що вихідний стан предків нижчих тварин – перебування в середовищі із солоністю ледве вище критичної (близько 10‰). Першими такими формами були, очевидно, тварини, ще позбавлені справжнього внутрішнього середовища, які розселилися в діапазоні солоності від критичної до повної морської, забезпечуючи евригалінність ізоосмотичною внутрішньоклітинною регуляцією (ряд найпростіших, губок, кишковопорожнинних, турбеларій). Із цих форм відтворилися пойкилоосмотичні організми із внутрішнім середовищем (целомічна рідина та ін.), солоністий спектр і механізм евригалінності яких був тим же, що і в попередньої групи. Справжні пойкилоосмотики дали початок

гіперосмотичним тваринам, які перейшли бар'єр критичної солоності й заселили прісну воду; для запобігання тих стадій життєвого циклу, які не захищені регульованою внутрішньою солоністю від згубного впливу концентрацій нижче 5–8‰, виникли, наприклад, такі адаптації, як живородіння нереїд, паразитизм в уніонід і деякі інші.

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

6.6 Населення вод різної солоності

Населення морських, пересолених, солонуватих і прісних вод має свої різко виражені особливості. Генетично подібним є морські й прісноводні форми, за рахунок яких пізніше виникло населення пересолених і солонуватих вод. Серед останнього немає ендемічних родин і рядів, у той час як серед населення морських і прісних вод є навіть ендемічні класи й типи. Населення пересолених вод складається з евригалінних морських видів, що живуть при солоності до 75–80‰, і форм прісноводного походження, що звичайно зустрічаються при $> 80‰$ (рачки *Artemia salina*, личинки комара *Chironomus salinarius* та ін.). У солонуватих водах головним чином зустрічаються морські евригалінні й прісноводні види, а також невелике число специфічних солонуватоводних форм. Загальних форм для морів і прісних вод практично немає, якщо не вважати тих, які поперемінно ведуть морський або прісноводний спосіб життя (прохідні форми). Для морських і прісноводних форм крайня границя поширення лежить у межах 7–8‰. Важливо відзначити, що зазначена межа простежується в самих різних морях: Азовському й Чорному, Каспійському, Білому, Балтійському, Північному та ін., а також для різних фауністичних груп, тобто має універсальний характер. Це пов'язане із впливом критичної солоності на багато біологічних процесів. Солоність 7–8‰ виявляється граничною для морських і прісноводних форм, і внаслідок цього населення вод із солоністю 7–8‰ виявляється збідненим. Флора макролітів, у порівнянні з фауною, в міру опріснення вод збіднюється не так сильно. Так, число видів тварин у Білому морі знижене на 50%, а

макрофітів – на 24%; у Чорному – відповідно на 75 й 50%, у Балтійському – на 95 й 80%. Більша стійкість макрофітів до зниження солоності пов'язана з наявністю в них міцних клітинних оболонок, що роблять механічний опір осмотическому надходженню води в організм.

Цікаво відзначити, що деякі прісноводні форми виявляють найбільш сильний кількісний розвиток при солоності 3–5‰. У тих випадках, коли морські форми переходять до існування в опрісненій воді, спостерігається їх здрібнення. Як приклад здрібнення прісноводних форм при осолоненні води можна привести балтійських молюсків *Theodoxus fluviatilis* і *Bithynia tentaculata*. Солонуватоводні форми дрібніють із просуванням у прісну воду, але з переходом у солону їхні розміри не міняються (наприклад, молюск *Hydrobia ulvae*).

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

Питання для самостійного вивчення

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

7 ГАЗООБМІН ГІДРОБІОНТІВ

7.1 Дихання гідробіонтів

У широкому змісті дихання розуміється як процес біологічного окиснення, що вивільняє енергію, причому як окислювач, тобто акцептор електронів, може використовуватися молекулярний кисень (аеробне дихання) або інші субстрати (анаеробне дихання, бродіння). Перший тип дихання має найбільше значення в енергетиці водних екосистем. Помітно меншу роль грає анаеробне дихання. Найбільше часто воно проявляється в гідробіонтів у формі «сульфатного» й «нітратного» дихання, коли

акцепторами електронів служить відповідно кисень іонів SO_4^{2-} й NO_3^- – (сульфатредуючі й денітрифікуючі бактерії). При бродінні вивільнення енергії відбувається в процесі дегідратування, що супроводжується розщепленням складних органічних молекул на більш прості. При такому способі добування енергії (бродінні), для гідробіонтів найбільш характерний гліколіз – поступове розщеплення гексоз до 2 молекул пірувату. У цьому процесі 2 молекули НАД відновлюються до НАД·Н, а регенерація перших здійснюється за рахунок відновлення піровиноградної кислоти в молочну, що є кінцевим продуктом гліколітичного бродіння. Енергетичний вихід – 2 молекули АТФ на 1 молекулу гексози замість 36 при аеробному процесі.

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

Крім розширеного розуміння дихання як усякого біологічного окиснення, що вивільняє енергію, є й більш вузьке, що поширюється тільки на процеси, пов'язані з поглинанням кисню, тобто на ті, які за попередньою термінологією називалися аеробним диханням. Добувати кисень для забезпечення аеробного дихання водним організмам набагато складніше, ніж наземним. З одного боку, концентрація кисню у воді в багато разів нижче, ніж у повітрі, з іншого боку – процес її відновлення в зоні збитку, викликаного диханням, протікає повільніше (менша швидкість дифузії газів у воді й менша змішуваність води в порівнянні з повітрям). Характерно, що більшість вторинноводних тварин, адаптуючись до нового середовища, не виробило здатності до водного дихання, зберігши вихідний, більше ефективний спосіб добування кисню з повітря. Складність забезпечення аеробного дихання у воді обумовила вироблення в гідробіонтів відповідних морфологічних, фізіологічних і поведінкових адаптацій, і в підсумку інтенсивність газообміну в мешканців гідросфери приблизно та ж, що в наземних організмів.

7.2 Адаптації гідробіонтів до газообміну

Прискорення газообміну в гідробіонтів, відповідно до законів дифузії може досягатися збільшенням площі дихальних поверхонь, витонченням і розпушенням покривів, крізь які повинні дифундувати гази, створенням високого градієнту концентрації кисню на внутрішній і

зовнішній сторонах покривів, зокрема, шляхом приведення останніх у контакт із аерованою водою або газоподібним киснем.

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

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

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

Адаптація до використання розчиненого кисню. Контакт дихальних поверхонь із добре аерованою водою, насамперед, досягається в гідробіонтів вибором місцеперебування, де вода має досить високий вміст кисню, а також її періодичним відновленням поблизу свого тіла. У випадку

різкого погіршення респіраторного середовища багато організмів переміщуються навіть у не властиві їм біотопи. Наприклад, сувойка *Vorticella nebulifera* при дефіциті кисню утворює заднє кільце війок, відокремлюється від стеблинки й веде планктонний спосіб життя доти, поки респіраторні умови біля дна не зміняться на кращі. Хробаки *Nereis*, личинки комара *Chironomus* і ряд інших тварин виповзають на поверхню ґрунту, коли респіраторні умови в його товщі різко погіршуються. Вибір місць із більш сприятливими умовами дихання спостерігається і у пелагічних тварин, коли вони лишають ділянки водойми з недостатньою для них концентрацією кисню. Особливо яскраво це явище спостерігається під час заморів, коли риби, клопи, жуки та інші тварини нерідко переміщуються на значні відстані в пошуках досить аерованої води.

Універсальна адаптація гідробіонтів до аерування дихальних поверхонь відбувається шляхом відновлення контактуючої з ними води. Це відновлення може забезпечуватися природними токовищами води, пересуванням організмів у її товщі або за рахунок спеціальних дихальних рухів. З енергетичної точки зору перебування в проточній воді – найбільш економічне рішення щодо відновлення води навколо організму. Таким способом користуються багато мешканців рік – реофільні хробаки, личинки поденок, веснянок, та інші організми. Відновлення води за рахунок поступального руху самого організму здійснюється в ряду ракоподібних, найпростіших, хробаків, личинок комах і багатьох інших тварин.

Зміна води біля поглинаючих кисень поверхонь за рахунок спеціальної роботи організму зустрічається в представників всіх типів тварин. Дихальні рухи, здійснювані всім тілом, властиві багатьом хробакам, личинкам комах і деяким риbam, причому в багатьох випадках ці рухи служать одночасно для фільтрації їжі. Наприклад, багато поліхет, живучи в U-образних трубках, побудованих у ґрунті, хвилеподібними рухами проганяють воду крізь свої норки, що забезпечує їм дихання і харчування. Таке ж двояке значення має створення токовища води в багатьох личинок комах, погонофор, двостулкових молюсків, багатьох ракоподібних і риб. У ряду хробаків, личинок бабок і двокрилих зі зниженням вмісту у воді кисню темп дихальних рухів зростає, що сприяє підтримці потрібного рівня газообміну. У тих випадках, коли вода в шарі, де перебуває тварина, украй бідна киснем і її відновлення майже не поліпшує умов дихання, гідробіонти пристосовуються до забору води з вище розташованих, більш аерованих шарів. З цією метою двостулкові молюски витягають нагору вхідні сифони, личинки багатьох комах будують трубки, що піднімаються над ґрунтом.

Іноді відновлення води досягається не створенням її току, а рухами самого організму або його окремих частин у товщі води. Так, наприклад, коливаються, висунувшись із ґрунту заднім кінцем тіла багато олігохет,

зокрема *Tubifex tubifex*, п'явок. Висунувшись нагору з нірки й зачепившись за її верхній край заднім кінцем тіла, хитається рибка трубковий вугор. Швидкі ритмічні рухи зябрами роблять багато риб і безхребетні. Чим гірше респіраторні умови, тим жвавіше дихальні рухи.

Адаптація до використання газоподібного кисню. Контакт дихальних поверхонь із газоподібним киснем можливий у результаті його захоплення з атмосфери, з підлідних скупчень, з повітрявмісних тканин рослин і пухирців, що утворюються в товщі води. Захоплення кисню з атмосфери досягається або шляхом періодичного спливання тварин до поверхні води, або висуванням у повітря спеціальних дихальних трубок. Спливання для захоплення кисню зустрічається в деяких комах та їхніх личинок, у моллюсків, риб і багатьох інших тварин. Спливають до поверхні води для дихання легеневи моллюски, земноводні й ссавці. Газоподібним киснем гідробіонти можуть дихати не тільки на поверхні води, але й в її товщі. Так, павук *Argyroneta aquatica* будує під водою купол і заповнює його повітрям, принесеним з поверхні. Перебуваючи в такому куполі, павук довгий час може не спливати для дихання. Багато комах, наприклад жуки-плавунці, у зимовий час, коли поверхня води покрита льодом, утворюють на кінці тіла пухирець повітря, що одягає дихальця. Такий пухирець дуже довго може забезпечувати дихання тварини, функціонуючи в якості своєрідного «фізичного» зябра. У міру того як концентрація кисню в пухирці падає, газ починає усе сильніше дифундувати сюди з навколишньої води. Вуглекислота, навпаки, виводиться з пухирця, як тільки її концентрація починає перевищувати ту, котра є у воді.

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

Комбінування водного і атмосферного дихання. Здатність до комбінування повітряного й водного дихання зустрічається в багатьох рослин і тварин, допомагаючи їм ширше використовувати ті або інші респіраторні ситуації. Комбінований спосіб дихання мають, зокрема, багато рослин, листи яких плавають у воді. Останні, подібно листам наземних рослин, несуть устячка, але не на обох сторонах, а тільки на верхній, причому їхнє число дуже велике. Наприклад, у латаття *Nymphaea alba* воно досягає 400 на 1 мм², у рогоза – більше 1300 на 1 мм². У

наземних рослин число устячок менше (у середньому 100–300 на 1 мм²), тому що площа листової поверхні, що стикається з повітрям, більше й дихання іде легше. Будова плаваючих листків така, що попереджає заливання устячок водою під час хвилювань (відповідна зігнутість листової пластинки, восковий наліт, що робить її не змочуваною).

Здатність брати кисень із води і з повітря мають багато легеневих молюсків. Досить поширене комбінування повітряного й водного дихання в ракоподібних. Личинки деяких бабок при різкому зниженні концентрації кисню у воді піднімаються до її поверхні і забирають пухирець повітря в задню кишку. Часто зустрічається комбінування різних способів дихання у риб, наприклад, у в'юнів, вугрів та ін. В одних гідробіонтів така здатність є адаптацією до існування в середовищі, періодично або постійно несприятливому в респіраторному відношенні. В інших вона забезпечує можливість переходу з водного середовища в повітряне для харчування або розселення. Цікаво відзначити, що більшість гідробіонтів, що дихають розчиненим і атмосферним киснем, живе в тропічній і субтропічній областях, де висока вологість повітря полегшує тваринам вихід на сушу.

7.3 Інтенсивність дихання

Під інтенсивністю дихання розуміється кількість кисню, споживаного організмом в одиницю часу на одиницю маси. Кількість спожитого кисню оцінюється в об'ємній або ваговій одиницях, вага виражається стосовно до всієї речовини тіла або його м'яких частин (наприклад, виключення ваги раковини в молюсків). Звичайно розрахунки ведуться на сиру (живу) масу, рідше на суху речовину або його калорійний еквівалент. Відсутність єдиної оцінки кількості речовини часто ускладнює аналіз і порівняння наявних даних. Наприклад, виключення з маси важких кістякових утворень при оцінці дихання молюсків, вусоногих раків та інших завищує їхній обмін у порівнянні з тими тваринами, у яких є ті ж, але менш виражені структури, що включають у загальну масу (раковини рачків і панцири ракоподібних, голкошкірих та ін.). Інтенсивність дихання організмів з різним вмістом води складно порівнювати. Тому необхідно проводити уніфікацію способів оцінки маси організмів, кількості речовини, на яку розраховується споживання кисню. Великий інтерес можуть мати дані про інтенсивність дихання, виражені відношенням енергетичної вартості кисню, спожитого організмом, і енергоємності останніх. Таке відношення – гарна характеристика метаболічної активності живої речовини різних організмів і більш точна міра інтенсивності їхнього газообміну.

Величина споживання кисню характеризує рівень окисних процесів, що відбуваються в організмі, і, відповідно, його енергетичні витрати в процесі життєдіяльності. Сума всіх енерговитрат визначає величину

обміну. Розрізняють обмін *основний, стандартний, активний і загальний (середній)*. Під основним обміном, розуміється рівень енерговитрат під час повного спокою голодних організмів в умовах абіотичного середовища, близьких до оптимальних. Стандартний обмін, близький до основного, характеризує енерговитрати організмів з виключеною руховою активністю в деяких певних умовах середовища, зокрема температурних. За величину активного обміну приймаються енерговитрати, пов'язані із забезпеченням рухової активності тварин. Сукупність основного й активного обміну позначають як загальний або середній обмін. Тому що в безхребетних важко не тільки викликати стан повного спокою, але й охарактеризувати цей стан, у дослідях з гідробіонтами звичайно визначають стандартний або загальний обмін. Тварини утримуються в піддослідних судинах під час відсутності їжі той або інший термін, після чого визначається сумарна величина спожитого ними кисню і обчислюється його середнє поглинання в одиницю часу на одиницю маси, тобто середня інтенсивність дихання.

7.3.1 Інтенсивність газообміну у різних гідро біонтів

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

Хоча представникам різних видів притаманний характерний, властивий тільки ним тип енергетичного режиму, помічено, що зі збільшенням розміру організмів інтенсивність їхнього обміну, як правило, знижується. Згідно М. Рубнеру, ця закономірність порозумівається тим, що величина обміну прямо пропорційна площі поверхні організмів. Остання для тіл, що збільшуються зі збереженням геометричної подоби, пропорційна їхньому обсягу в ступені $2/3$: $Q = aw^k$, де Q – величина газообміну організма, w – його маса, $k = 2/3$, a – питома інтенсивність дихання. Зниження інтенсивності обміну зі зменшенням відносної поверхні тіла простежується в багатьох гідробіонтів, однак показник k у рівнянні рідко дорівнює 0,66, як це варто очікувати виходячи з гіпотези М. Рубнера. Звичайно k помітно вище 0,66 і часто наближається до 1, що говорить про розвиток у гідробіонтів різних компенсаторних механізмів, які знімають тверду залежність інтенсивності газообміну від величини поверхні. Рівняння звичайно досить задовільно описує зростання величини дихання в онтогенезі тварин, особливо якщо їх біологічні, біохімічні, фізіологічні й екологічні особливості не перетерплюють різких змін з віком. Однак у багатьох випадках співвідношення респіраторно активних і

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

7.3.2 Залежність інтенсивності газообміну від зовнішніх умов

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

З підвищенням температури газообмін може значно зростати, але ця залежність носить дуже складний характер, оскільки є результируючою двох різнонаправлених процесів. З одного боку, відповідно до законів хімічної кінетики температурні зрушення ведуть до прискорення всіх ферментативних реакцій, і газообмін підсилюється. Паралельно цьому починають працювати біохімічні механізми, що компенсують температурні ефекти і стабілізують рівень метаболізму. Можуть змінюватися концентрація ферментів, зростати або слабшати їхня активність, з'являтися ізоферменти з іншою спорідненістю до субстратів. У деяких організмів включення механізмів біохімічної регуляції може відбуватися дуже швидко (утворення «миттєвих ізоферментів»), в інших, не адаптованих історично до швидких змін температури, компенсаторний відгук настає пізніше і не завжди достатній для збереження гомеостазу. У підсумку характер залежності газообміну від температури вкрай різний у гідробіонтів різного систематичного положення, віку і особливо неоднакових по своєму екологічному стану. Наприклад, метаболізм літоральних безхребетних, що живуть в умовах різкої зміни температури, майже не виявляє залежності від останньої. Особливо слабка в них залежність від температури основного обміну, що може зберігатися на одному рівні в інтервалі від 10 до 25°C. Сплощені або навіть горизонтальні ділянки на кривих, що зв'язують газообмін з температурою, виявлені при вивченні дихання ряду молюсків, риб та інших пойкилотермних тварин. Ділянка температурної шкали, у межах якої величина дихання відносно стабільна, називається «температурна зона адаптації». Можна думати, що ця зона відповідає тій, у якій організми, за рахунок роботи регуляторних механізмів, здатні зберігати подібний рівень обміну всупереч змінам температури. Показано, що температурна зона адаптації може в деяких

межах зрушуватися залежно від конкретних умов перебування особин. У ряді дослідів із всілякими гідробіонтами добре простежується зростання газообміну з підвищенням температури, подібне з тим, яке описується кривою Крога. Це, однак, не виключає можливості підтримки організмами подібного рівня газообміну всупереч температурним зрушенням. У короткочасних лабораторних дослідах, що тривають кілька годин, тварини не завжди можуть настроїти систему регуляції на нові умови, і на якийсь час, різний для різних форм, газообмін дуже різко залежить від температури. В інших гідробіонтів, з більш швидким відгуком, уже протягом дослідів починає виявлятися компенсаторна регуляція і на кривій газообміну з'являються сплюснені ділянки більшої або меншої довжини. Зі збільшенням строку впливу нових температурних умов сплюснені ділянки повинні ставати виразніше і спостерігатися в більшого числа форм. Це положення гарно підкріплюється даними про величину газообміну при температурній аклімації. Чим довше вона триває, тим меншим стає відхилення рівня дихання від вихідного. Показано, що в деяких риб, адаптованих до низьких температур, рівень метаболізму на 30–40% вище того, котрий варто очікувати відповідно до кривої Крога. З падінням концентрації кисню нижче певних значень, інтенсивність газообміну гідробіонтів звичайно падає. У різних видів ця закономірність проявляється по-різному і часто простежується лише в обмеженому діапазоні тисків кисню. Тісна кореляція між тиском кисню й величиною газообміну характерна для водних макрофітів. У риб простежене розширення інтервалу тисків кисню, що впливають на газообмін, коли температура води підвищується.

Вплив солоності на величину газообміну може бути двояким. З одного боку, відхилення тонічності середовища від найбільш сприятливої для організму супроводжується збільшенням роботи осморегуляторних механізмів, що спричиняє посилення дихання. В інших випадках зміна солоності може гнітити життєдіяльність організмів, і тоді їхній газообмін падає. Зміна інтенсивності газообміну з підвищенням або зниженням солоності в пойкилоосмотичних тварин простежується, звичайно, тільки в короткочасних дослідах. Якщо тварини перебувають в умовах зміненої солоності кілька днів, то звичайно адаптуються до нового середовища, і їхній газообмін повертається до норми. Характерно також, що повернення до норми властиве і для темпу росту, що спочатку сильно гальмується через зміну солоності.

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

Інтенсивність газообміну гідробіонтів звичайно вище в проточній воді. Зі збільшенням швидкості бігу води газообмін особливо різко зростає в типових реофілів. Посилення дихання з підвищенням проточності води може бути пов'язане з додатковими енергетичними витратами на протистояння струму, а з іншої сторони, відбиває поліпшення умов дихання.

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

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

7.4 Газообмін як показник обміну речовин і енергії

Досліди по спалюванню різних речовин, проведені різними дослідниками, показали, що на окиснення однакових кількостей білків, жирів і вуглеводів витрачається різна кількість кисню, але одночасно, майже точно в тій же пропорції, міняється й кількість енергії, що виділяється. Інакше кажучи, виділення енергії в результаті окиснення різних речовин майже точно пропорційно кількості спожитого кисню. У процесі біологічного окиснення на одиницю споживання кисню у всіх випадках виділяється практично та саме кількість енергії. Отже, знаючи величину споживання кисню організмами, можна одержати досить точне уявлення про їхні енергетичні витрати. Відношення кількості енергії (у калоріях), що виділяється при окисненні речовини, до маси спожитого кисню (у мг) одержало назву *оксикалорійного коефіцієнта*. На підставі даних про хімічний склад різних гідробіонтів В. С. Івлєв (1939) знайшов, що середнє значення оксикалорійного коефіцієнта для водних організмів дорівнює 3,38 кал/мг O₂. Окремі дані ухиляються від знайденого середнього значення тільки в третьому знаку. Таким чином, вимірюючи дихання гідробіонтів у різних умовах, можна дати характеристику їхньої енергетики без безпосереднього обліку окремих сторін енергетичного балансу. Величина оксикалорійного коефіцієнта не залежить від умов, у яких відбувається аеробне дихання, тобто від умов, у яких перебувають організми. Визначення газообміну дозволяє скласти уявлення не тільки про величину енергетичних витрат у гідробіонтів, але й про те, за рахунок яких речовин добувається енергія, тобто судити про хімічний склад їжі. Таке судження можна одержати, порівнюючи кількості споживаного організмами кисню і виділеної ними вуглекислоти. Коли енергія

добувається за рахунок харчування вуглеводами, організм виділяє стільки вуглекислого газу, скільки споживає кисню (по об'єму). При білковому харчуванні відношення виділюваного вуглекислого газу до спожитого кисню становить 0,77–0,82, а у випадку споживання жиру – 0,7. Відношення об'єму вуглекислого газу, що виділився в процесі дихання, до об'єму спожитого кисню одержало назву *дихального коефіцієнта*. Іноді він перевищує 1, що звичайно обумовлюється частково анаеробним добуванням енергії, коли організми випробовують дефіцит кисню. При повному анаеробіозі дихальний коефіцієнт стає величиною нескінченною. На величину дихального коефіцієнта можуть також впливати температура і деякі інші фактори.

7.5 Стійкість гідробіонтів до дефіциту кисню і заморні явища

Далеко не всі гідробіонти здатні постійно жити в безкисневому середовищі, тобто відносяться до групи анаеробів (переважно бактерії і найпростіші). Переважна більшість мешканців водойм має потребу в кисні, хоча деякі з них, як було зазначено вище, можуть іноді переносити його відсутність і здійснювати *аноксибіоз*. Здатність до нього в ряду гідробіонтів-аеробів є адаптацією до перенесення несприятливих кисневих умов, що періодично виникають у природних місцеперебуваннях.

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

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

Гідробіонти мають ряд біохімічних адаптацій до забезпечення постачання організму киснем в умовах його дефіциту. До них відносяться посилення вентиляції і кровообігу, підвищення концентрації дихальних пігментів, синтез їх нових, більше ефективних варіантів, зміна внутрішнього середовища, що підвищує здатність пігментів зв'язувати і звільняти кисень. Остання адаптація (ефекти Бора і Рута) іноді проявляється у зворотній формі – зниженні чутливості гемоглобіну до підвищення концентрації H^+ . У деяких активних риб створюються дуже високі концентрації лактата, і рН може так падати, що ускладнює зв'язування кисню гемоглобіном у зябрах. У цих риб знайдені варіанти гемоглобіну, не чутливі до H^+ , тобто не виявляють ефект Бора. Їх звичайно небагато і вони відіграють роль «аварійного резерву». При тимчасовій аноксії багато гідробіонтів можуть здійснювати аеробний обмін за рахунок мобілізації запасів кисню з каротиноїдів, гем-вмісних пігментів та інших депо. Звичайно цих запасів вистачає не більше, ніж на кілька десятків хвилин. Подальше добування енергії може забезпечуватися в багатьох гідробіонтів за рахунок анаеробного гліколізу і, ймовірно, іншими способами. Тривалість знаходження і виживання гідробіонтів при аноксії сильно варіює, залежно від їхньої видової приналежності, фізіологічного стану та зовнішніх умов. Форми, у яких лактат, що утворюється при гліколізі, не накопичується, здатні жити під час відсутності кисню значно довше тих, що накопичують молочну кислоту. Другі, після переходу в аеробні умови, виявляють «екстрадихання» – підвищення споживання кисню, пов'язане з окислюванням недоокислених з'єднань, що накопилися. У перших форм «екстрадихання» не спостерігається, «кисневої заборгованості» не виникає і вони при невеликих енергетичних витратах можуть жити без кисню протягом декількох місяців. Тварини, що накопичують при аноксидозі недоокислені продукти, менш стійкі до тривалої відсутності кисню. Черепахи, поринаючи, можуть жити за рахунок гліколізу кілька годин або днів і, спливаючи, компенсують «кисневу заборгованість». Личинки хірономід хоча й накопичують лактат, але, повністю втрачають рухливість і перебуваючи в стані пасивного анаеробіозу, витримують тижні й місяці аноксії. Устриці та інші молюски, що замикають раковини у відливний час, безболісно витримують аноксію протягом декількох годин, накопичуючи продукти гліколізу. Здатність до аноксидозу найбільш характерна для представників донної фауни, що живуть в умовах періодичного зниження концентрації кисню до величин, близьких до 0. Під час аноксидозу вони не харчуються, втрачають рухливість, перестають рости й розвиватися. Концентрація кисню, нижче якої гідробіонти переходять від активного існування до пасивного, залежить від видових особливостей, розміру і деяких інших факторів. Як правило, форми, що живуть у більш аерованому середовищі, впадають в аноксидоз раніше, коли кисень присутній ще в помітних кількостях.

Молоді організми, звичайно більше вимогливі до вмісту кисню, виключаються з активного життя раніше дорослих.

Замори. У природних водоймах нерідко спостерігаються випадки масової загибелі гідробіонтів від асфіксії. Вони виникають не тільки внаслідок дефіциту кисню, але й в результаті накопичення у воді значних кількостей вуглекислого газу, сірководню й метану. Вміст цих газів звичайно підвищується паралельно зниженню концентрації кисню і тому особливо згубний для гідробіонтів. Під час заморів у першу чергу гинуть форми, менш стійкі до дефіциту кисню, а потім і більше витривалі, аж до самих стійких, якщо катастрофічне погіршення умов дихання затягується на довгий строк. У водоймах високих широт замори звичайно виникають узимку, коли лід перешкоджає надходженню кисню у воду з повітря. Літні замори звичайно спостерігаються в стоячих водоймах, особливо під час масової появи водоростей. Удень внаслідок фотосинтетичної діяльності рослин кисню багато, уночі ж його концентрація різко знижується, і можуть виникати заморні явища, що супроводжуються загибеллю тварин.

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

Особливо гостро протікають заморні явища взимку, коли вони можуть спостерігатися не тільки в стоячих водоймах, але навіть і в річках. Наприклад, грандіозні по своїх масштабах щорічні зимові замори в р. Обі. Грунтові води, якими вона харчується, містять дуже мало кисню і багато гумінових речовин (сильно заболочена водозбірна площа). Коли після льодоставу атмосферна аерація води практично припиняється, невеликі кількості кисню, що перебуває в ній, швидко витрачаються на окиснення гумінових кислот, і виникає замор. Звичайно він починається наприкінці грудня у верхній течії ріки і, поширюючись униз зі швидкістю 30–40 км за добу, досягає гирла через 1,5–2 місяці. Припиняється замор у травні – червні, коли ріка починає поповнюватися зовнішніми водами. Вміст кисню під час замору падає до 2–3% від нормального, і багато гідробіонтів, особливо риби, гинуть від задухи, хоча більша частина їх рятується в деяких припливах Обі, де заморні явища не розвиваються. Донні тварини, більш пристосовані до існування в умовах дефіциту кисню, під час заморів страждають менше, ніж пелагічні. Площа заморної зони річкових басейнів Західно-Сибірської низовини близько 1,3 млн. км²; по масштабу заморних

явищ Обський басейн посідає перше місце у світі.

Питання для самостійного вивчення

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

8 РОЛЬ ТЕМПЕРАТУРИ В ЖИТТІ ГІДРОБІОНТІВ

8.1 Температура як фактор

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

Температура в природних водах коливається від $-7,75^{\circ}\text{C}$ у деяких сильно мінералізованих озерах до $96,3^{\circ}\text{C}$ у гарячих ключах. У Світовому океані діапазон температур не перевищує 38°C : від -2 до $+36^{\circ}\text{C}$. Термічний режим окремих водойм визначається їхнім географічним положенням, глибиною, особливостями циркуляції водних мас і багатьма іншими факторами. Надходження тепла у водойму залежить, головним чином, від проникнення сонячної радіації і контакту з більш нагрітою атмосферою. Відому роль відіграє також тепло опадів, берегів і те, що утворюється під час переходу води з рідкого стану у тверде. Охолодження води відбувається в результаті випаровування, випромінювання, контакту з менш нагрітими шарами атмосфери і берегами, за рахунок надходження холодних опадів і поглинання тепла під час танення льоду.

В останні роки тепловий режим багатьох водойм перетерплює істотні зміни під впливом надходження в них підігрітих вод з охолоджуючих контурів теплових та атомних електростанцій. У результаті

цього температура у водоймах-охолоджувачах підвищується на кілька градусів, і в помірних широтах вони взимку звичайно не замерзають.

Надходження сонячної радіації у водойми, що в основному визначає їх терміку, головним чином залежить від їхнього географічного положення – широти місцевості і характерними для неї станами атмосфери, що впливають на ступінь проникнення сонячного світла у воду, випаровування і випадіння опадів. Як правило, із просуванням з низьких широт у високі водойми стають більш холодними і менш термостабільними (принаймні, у своєму поверхневому шарі). У найвищих широтах коливання температури води знову зменшуються. У межах однієї водойми помітні зміни температури простежуються із зануренням у глибину. Улітку поверхневий шар води більш теплий, ніж глибинний, узимку – навпаки. Перехід від більше до менш нагрітих шарів часто відбувається не поступово, а стрибкоподібно, і між ними утворюється шар так званого *температурного стрибка*, або *термоклін*. Розшарування води на теплу і холодну називається *температурною стратифікацією*, а розходження в температурі – *температурною дихомією*. Розрізняють *пряму стратифікацію*, коли більш нагріті шари лежать ближче до поверхні, і *зворотну*, коли із просуванням углиб температура підвищується. У випадку інтенсивної вертикальної циркуляції водних мас температурні градієнти вирівнюються, і такий стан отримав назву *гомותרмії*.

Різниця в температурі верхніх і глибинних шарів може виражатися десятками градусів (наприклад, у тропічній зоні Світового океану) і не уступає тієї, яка в поверхневих водах обумовлюється зміною сезонів. На температурі глибинних вод зміна сезонів року практично не позначається. Поверхневі води випробовують вплив не тільки сезонних, але й добових змін інтенсивності сонячної радіації. Температура води в ріках залежить від характеру її живлення, клімату району, де вона протікає, і різних гідрологічних особливостей. Великі ріки, що течуть у широтному напрямку, несуть теплі води у високі широти і холодні – у низькі. Внаслідок інтенсивного перемішування води в річках, її температура в різних ділянках розтину потоку подібна. Сезонні коливання температури в річках укладаються в амплітуду 0–30°C, 10–20°C досягають добові у джерелах гірських рік і всього 1–1,2°C – у рівнинних.

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

порушується, і у водоймі настає період застою, або *стагнації*. Навесні холодна поверхнева вода нагрівається до 4°C і, стаючи найбільш густою, починає поринати вглиб, а на її місце знизу піднімається менш густа вода. В результаті виниклої циркуляції у водоймі настає гомотермія, коли температура у всій масі води стає однаковою, рівною 4°C. З подальшим підвищенням температури поверхневі води, стаючи менш густими, не переміщуються углиб і поступово прогріваються усе більше, так що температурна дихотомія підсилюється. Наступає літня стагнація. Восени поверхневі води, охолоджуючись і стаючи більше густими, починають опускатися вглиб, і процес перемішування йде доти, поки не наступить нова, осіння гомотермія. Коли поверхневі води почнуть охолоджуватися нижче 4°C, вони, як менш щільні, більше не опускаються вглиб, осіння циркуляція закінчується, і у водоймі знову встановлюється температурна дихотомія. Наступає зимова стагнація.

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

8.2 Значення температури для гідробіонтів

Здатність організмів існувати при тих або інших температурах тісно пов'язана із впливом останніх на «слабкі зв'язки», що грають найважливішу роль у біологічних системах (сили Ван-дер-Ваальса, водневі та іонні зв'язки, гідрофобні взаємодії). Ці зв'язки визначають вищі рівні структура білків, структуру мембран і води, взаємодії між ліпідами, ланцюгами нуклеїнових кислот і т.п. Впливаючи на взаємодії, температурні зрушення, зокрема, змінюють швидкість протікання різних

метаболических реакцій і при відсутності ефективної регуляції порушують гомеостаз організмів. Відхилення температур за межі деяких критичних можуть вести до руйнування тих або інших структур в організмах і викликати їхню загибель.

Види, що адаптувалися до існування в широкому температурному діапазоні (більше 10–15°C), називаються *евритермними* (наприклад, молюск *Hydrobia anopensis* живе при температурі від –1 до +60°C), у вузькому – *стенотермними*. Останні можуть бути теплолюбними, або *термофільними* (наприклад, рачок *Thermosbaena mirabilis* живе при 45–48°C, не витримуючи охолодження до +30°C), і холодолюбивими, або *криофільними* (багато приполярних організмів, що не зустрічаються при позитивних температурах). Чим варіабільніше термічні умови в даному місцеперебуванні, тим евритермніше його населення.

8.3 Адаптивні механізми регуляції температури в різних типів гідробіонтів

Адаптація пойкилотермних гідробіонтів до мінливості температурних умов у гідросфері йде по двох лініях: одна з них – вироблення евритермності, інша – вибір місць перебування зі стійким температурним режимом або такою їхньою зміною, при якій організми уникають впливу крайніх температур. Так, багато безхребетних і риб ідуть восени з вод прибережжя, що охолоджуються, у відкриті зони водойм, а навесні мігрують у зворотному напрямку. З тією же метою відбуваються і вертикальні переміщення для знаходження оптимальних температурних умов на тій або іншій глибині. У зв'язку з різними вимогами до температури на різних стадіях онтогенезу може спостерігатися просторова роз'єднаність місць знаходження молодих і дорослих стадій.

Звичайно, морські організми менш евритермні, ніж мешканці континентальних водойм, де температурні коливання виражені різкіше. Евритермність гідробіонтів визначається не тільки діапазоном стерпних температур, але також ступенем пригнічення їхньої життєдіяльності з відхиленням умов від оптимальних. Чим вище вершина кривої, що описує зміну активності організму з підвищенням температури, тим стенотермніше вид. Характерна асиметрія кривої: оптимум значно ближче до максимуму, ніж до мінімуму. Кількісне вираження евритермності виду одержимо, якщо поділити площу під кривою на величину найбільшої ординати. Цей принцип оцінки можна поширити і на інші характеристики еврибіонтності видів.

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

температур, улітку – у зворотному напрямку. Теплотривкість клітин морських безхребетних пов'язана із широтним поширенням видів, вертикальним положенням у морі і особливостями екології; вона не пов'язана з філогенетичним положенням виду, а визначається лише температурними умовами його існування. Наслідком адаптивної зміни теплотривкості білків і клітин є розходження терморезистентності особин з популяцій, що живуть у більш холодних або більш теплих водах. Наприклад, холодове заціпеніння медуз *Aurelia aurita*, що живуть у берегів Флориди ($t = 29^{\circ}\text{C}$), настає при $7,7\text{--}11,8^{\circ}\text{C}$, а тепловий шок – при $36,4^{\circ}\text{C}$; у тих же медуз у берегів Нової Шотландії ($t=14^{\circ}\text{C}$) холодове заціпеніння настає вже при $1,4^{\circ}\text{C}$, а тепловий шок – при $29\text{--}29,7^{\circ}\text{C}$.

8.4 Вплив температури на фізіологічні процеси гідробіонтів. Рівняння Ареніуса

Ще більше екологічне значення, ніж вплив на структуру живого, має температура як фактор, що впливає на рівень метаболізму. Як відомо, з підвищенням температури все більша частина молекул стає реакційноздатною, і швидкість протікання реакцій закономірно зростає, причому набагато швидше, ніж підвищується кінетична енергія всієї сукупності молекул (непропорційно зростає частка активованих молекул). Було знайдено, що в ряді випадків підвищення швидкості багатьох біологічних процесів зі зростанням температури відповідає емпіричному правилу Ван-Гоффа (підвищення швидкості хімічних реакцій в 2–3 рази зі зростанням температури на 10°C). Тому що коефіцієнт Ван-Гоффа (Q) у різних ділянках температурного діапазону різний, С. Арреніус запропонував використовувати стосовно до біологічних явищ рівняння:

$$K_2 = K_1 \cdot e^{\mu \left(\frac{T_2 - T_1}{T_1 T_2} \right)} \quad \mu = 4,6 \frac{\ln K_2 - \ln K_1}{\frac{1}{T_1} - \frac{1}{T_2}},$$

де K_2 і K_1 – швидкості процесів при температурах T_1 і T_2 по абсолютній шкалі, μ , – константа, e – основа натуральних логарифмів. А. Крог, осереднивши великий фактичний матеріал, побудував емпіричну криву залежності газообміну від температури, що часто використовується для температурних корекцій і приблизно передається наступними величинами Q_{10} у своїх різних ділянках:

Інтервал температур, $^{\circ}\text{C}$	0–5	6–10	11–15	16–20	21–25	26–30
Q_{10}	10,9	3,5	2,9	2,5	2,3	2,2

Таким чином, використання кривої Крога, а також інших універсальних засобів для оцінки можливих змін обміну з підвищенням температури досить обмежено. При температурах, придатних для життя, ковалентні зв'язки розриваються і утворюються вкрай повільно, і хімічні перетворення, що лежать в основі метаболізму, можливі лише завдяки присутності біологічних каталізаторів, що прискорюють протікання реакцій в 10^8 – 10^{12} разів. Рівень метаболізму пойкилотермних тварин визначається «інтересами» самих організмів, і температурні впливи, особливо коли вони не носять раптового характеру, у значній мірі знижуються біологічними засобами. Останніх тим більше, чим довше час для пристосування; у евртермних організмів, еволюційно адаптованих до температурних перепадів, аклімація відбувається швидше, ніж у стенотермних.

Стабілізація метаболізму при зміні температури, насамперед, може досягатися збільшенням або зменшенням концентрації ферментів (регуляція швидкості їхнього утворення і розщеплення). Інший шлях підтримки гомеостазу – зміна набору ферментів, зокрема поява їхніх варіантів – ізоферментів, що розрізняються по спорідненості до субстратів у різних ділянках температурного діапазону. Наприклад, у райдужної форелі піруваткіназа та ацетилхолінестераза існують в «тепловому» і «холодовому» варіантах, що синтезуються переважно під час аклімації відповідно до тепла і холоду. «Теплові» ізоферменти проявляють високу спорідненість до субстрату при 15–20°C, втрачаючи його при 10°C, коли найбільше ефективно працюють «холодові» варіанти. При 12°C синтезуються обидва варіанти ізоферментів; з переходом від зими до літа синтез «холодових» ізоферментів припиняється і починають вироблятися «теплові» варіанти. Третій шлях зняття температурних ефектів – модуляція (зміна) активності наявних ферментів. Наприклад, у райдужної форелі, акліматизованої відповідно до 2 й 18°C, спорідненість ацетилхолінестерази до ацетилхоліну було найбільшим відповідно при 3 і 20°C. У евртермної риби *Gillichthys*, що живе при 4–30°, у літоральних моллюсків, у деяких кальмарів, які щодня мігрують крізь термокліни в 10°, здатність піруваткінази зв'язувати субстрат дуже мало залежить від температур, які на них впливають у природних умовах. Підвищення активності ряду ферментів зі зниженням температури відзначено у багатьох видів риб, крабів та інших гідробіонтів. Відповідність температури найбільшій спорідненості ферментів з їхніми субстратами і тієї, яка характерна для місцеперебувань гідробіонтів, відзначена для антарктичних і тропічних риб. Зміна активності існуючих ферментів є основним засобом негайної компенсації температурних впливів на метаболізм. Широкий набір біохімічних засобів для підтримки гомеостазу в умовах коливань температур у сполученні з різними поведінковими й анатомічними адаптаціями значною мірою дозволяє гідробіонтам здійснювати той рівень

обміну, що відповідає їх «інтересам» незалежно від того, в теплих або холодних водах вони живуть. Є форми, що швидко ростуть в арктичних і антарктичних морях, у помірних і тропічних водах. Раніше згадувана медуза *A. aurita* у берегів Нової Шотландії не міняє частоти плавальних скорочень у діапазоні від 4 до 20°C. Майже не залежить від температури обмін у безхребетних літоралі, які протягом доби попеременно піддаються значному охолодженню і нагріванню. Слабко розрізняється рівень основного обміну в приполярних і тропічних риб, що живуть відповідно при температурах, близьких до 0° і при 25–30°C. Не перетерплює зміни на тих або інших відрізках температурної шкали інтенсивність дихання в багатьох ракоподібних та інших безхребетних.

У ряді випадків зі зниженням температури рівень обміну та росту падає, але це часто порозумівається не фізико-хімічними, а біологічними закономірностями. Наприклад, узимку зниження обміну, коли їжі мало, охороняє гідробіонтів від виснаження. Точно так само енергетично вигідніше знизити метаболізм після відгодівлі в поверхні і наступного занурення в більш холодні глибинні шари, де мігранти не харчуються.

Значно сильніше, ніж на обміні та рості, позначається підвищення температури на швидкості розвитку організмів. У результаті дуже часто простежується здрібнення особин у більш теплих водах. Аналогічна реакція на підвищені температури виявляється і в лабораторних умовах.

Багато гідробіонтів періодично піддаються дії негативних температур, і в них виробляються адаптації, що попереджають замерзання соків тіла. В основному вони зводяться (якщо не говорити про реакції запобігання небезпечних зон) до зниження точки замерзання соків і підвищенню їхньої здатності до переохолодження. Завдяки таким адаптаціям багато літоральних організмів витримують зниження температури до –10°C. Наприклад, такі температури витримують мідії. Оживає після тривалого вмерзання в лід риба далія. Активний спосіб життя при –2°C ведуть арктичні і антарктичні риби, зокрема сайка, нототенія та ін. Замерзання соків тіла попереджається виробленням спеціальних антифризів – глікопротеїдних молекул, які, впливаючи на водневі зв'язки між гідролями, послабляють структуру льоду так, що він тане. Концентрація антифризу в крові риб пропорційна небезпеці замерзання. У деяких безхребетних роль антифризу виконує гліцерин, що знижує точку замерзання і переохолодження. Його гідроксильні групи, взаємодіючи з водою, зменшують агрегацію молекул останньої, знижують її структурованість і можливість утворення льоду.

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

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

Підйом до поверхні холодних глибинних вод, або *апвелінг*, спостерігається і вздовж меж, що відокремлюють північну і південну пасатні течії від міжпасатної. Виходи холодних глибинних вод до поверхні мають місце уздовж західних берегів Африки, Індонезії, Австралії і Південної Америки. Пасати несуть звідси поверхневі води, і їхній відтік компенсується виходом глибинних.

У зв'язку з різним рівнем прогрівання поверхневих вод Світового океану в ньому розрізняють (до глибини $500-1000$ м) 5 температурних зон: *тропічну*, *бореальну*, що лежить на північ, а на південь – *нотальну* і дві *приполярні* – *арктичну* і *антарктичну*. Тропічна область розташована приблизно між 40° півн. шир. і 40° півд. шир., її межею служить зимова ізотерма 15°C . Сезонні коливання температури тут рідко перевищують $3-4^{\circ}\text{C}$. Північна межа бореальної зони лежить приблизно на 60° півн. шир. і визначається присутністю льодів у літню пору, тобто відповідає літній ізотермі 0°C . Температурні коливання тут досягають $8-12^{\circ}\text{C}$, середня температура дорівнює $8-10^{\circ}\text{C}$. Південна межа нотальної зони проходить між 50 й 60° півд. шир. Середня температура тут дорівнює $7-8^{\circ}\text{C}$, її коливання звичайно не перевищують $6-8^{\circ}\text{C}$. В арктичній і антарктичній областях температура води цілий рік близька до 0°C , її сезонні коливання не перевищують $2-3^{\circ}\text{C}$. Зміна температурних умов із просуванням з низьких широт у високі відбувається в поверхневому шарі води і на дні в

області континентального шельфу. Для гідробіонтів має значення не тільки охолодження вод з віддаленням від екватора, але також зміна амплітуди добових і сезонних змін температури.

Кожна з температурних зон має характерне населення. Серед великих мешканців арктичної зони можна назвати моржів, білих ведмедів, полярну трісочку, нельму. Для бореальної зони характерні тріскові, оселедцеві, камбалові та лососеві риби, для тропічної – летучі риби, тунці, рифоформуючі корали і мангри з їхньою особливою фауною. У нотальній зоні зустрічаються свої види анчоусів, сардин, китів; антарктичної – пінгвіни, вухасті тюлені та ін. Часто види по своєму походженню відносяться до однієї зони, а живуть в іншій. Тоді до їхньої назви по місцю перебування додається приставка, що вказує на зону походження. Наприклад, арктичні види, що живуть у бореальній зоні, називаються *арктобореальними*, у зворотному випадку – *бореарктичними*.

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

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

Основна причина кількісної бідності населення багатьох районів тропічної зони полягає в нестачі біогенів, що обмежує чисельність фотосинтезуючих рослин і, відповідно, тварин що харчуються ними. Бідність поверхневого шару тропічних вод живильними солями насамперед пояснюється дуже слабким виносом їх сюди із глибин, тому що перемішування води в цій зоні дуже незначне. У тих тропічних водах, де перемішування вище і, отже, більше біогенів виноситься до поверхні, кількість організмів відразу ж зростає. Така картина спостерігається, зокрема, в області міжпасаатної (екваторіальної) протитечії і в деяких інших районах. Певною мірою кількісна бідність населення багатьох тропічних районів пов'язана з високою температурою. З її підвищенням інтенсивність обміну речовин у пойкилотермних організмів росте, і для існування однієї і тієї ж біомаси в тропіках потрібно більше їжі, ніж у помірних і приполярних областях.

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

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

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

Тільки в тропіках живуть кіленогі молюски і коралові поліпи, не

здатні існувати при температурі нижче 20°C. Майже винятково в цій області зустрічаються планктонні корененіжки, сифонофори, деякі медузи, планктонні поліхети Alciopidae, планктонні черевоногі молюски *Janthina*, сагіти й сальпи. З водоростей тільки при 20°C і вище зустрічаються синьозелені *Trichodesmium*, більшість видів *Syracosphaera* (коколітофори) і деякі види дінофітових водоростей. Вкрай характерні для тропіків коралові рифи і мангрові зарості.

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

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

Питання для самостійного вивчення

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

9 ВПЛИВ КОМПЛЕКСУ ФАКТОРІВ НА ВОДНІ ОРГАНІЗМИ

9.1 Водневі іони та окислювально-відновний потенціал

Концентрація водневих іонів у природних водах досить стійка, оскільки вони завдяки присутності карбонатів являють собою сильно забуферену систему. При відсутності карбонатів рН води може знижуватися до 5,67, коли є її повне насичення вуглекислим газом. У сфагнових болотах рН може знижуватися до 3,4, тому що, з одного боку, у їхній воді мало карбонатів, а з іншого боку – присутня сильна сірчана кислота. Під час інтенсивного фотосинтезу рН може підніматися до 10 і більше внаслідок майже повного зникнення з води вільного CO_2 (споживаного рослинами) і підлюговування середовища карбонатами. У морських водах рН звичайно дорівнює 8,1–8,4. Природні води із рН від 3,4 до 6,95 називаються *кислими*, із рН від 6,95 до 7,3 – *нейтральними* й із рН $> 7,3$ – *лужними*. У тому самому водоймі рН протягом доби може коливатися на 2 одиниці і більше: уночі вода підкисляється вуглекислим газом, що виділяється в процесі дихання, удень підлюговується в результаті споживання CO_2 рослинами. У ґрунтах озер і боліт рН звичайно нижче 7, у морських відкладах він часто вище 7. Наприклад, рН червоної глини, одного з найпоширеніших океанських ґрунтів, дорівнює 7,05–7,41.

Екологічна дія рН, очевидно, позначається через зміну проникності зовнішніх мембран і водно-сольового обміну в організмів. Серед останніх розрізняють форми *стеноіонні*, що живуть у водах з коливаннями рН в 5–6 одиниць, і *евриіонні*, що витримують більші зміни цього фактора. З евриіонних форм можна назвати личинок комара *Chironomus*, здатних витримувати коливання рН від 2 до 10, рачків *Cyclops languidus* і *Chydorvis ovalis*, коловерток *Anuraea cochlearis* та ін.

Стеноіонні форми, що віддають перевагу кислим водам, називаються *ацидофільними*, ті що живуть у лужних водах – *алкаліфільними*. До перших, зокрема, належать джгутикові *Cartesia obtusa* і *Astasia*, коловертка *Elosa worallii* та інші мешканці сфагнових боліт, що живуть у воді із рН до 3,8 і не зустрічаються в нейтральних і лужних водах. Прикладом

алкаліфільних гідробіонтів є молюски з вапняною раковиною, що живуть у водах із рН > 7. Бентосні форми прісних вод, що живуть в умовах деякого підкислення середовища, помітно легше витримують відхилення рН убік менших величин, ніж більших. З віком стійкість гідробіонтів до зрушення рН підвищується. Так, молоді рачки *Gammarus pulex* гинуть у воді із рН 6–6,2 через 1,5–2 доби, а більші – через 5 діб.

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

Вода морських і прісних водойм, що містить значну кількість кисню, має позитивний *Eh* порядку 300–350 мв, тобто є середовищем окисленим, і величина *rH* у ній може доходити до 35–40. У придонних шарах води, де вміст кисню різко падає, *Eh* стає негативним, *rH* падає до 15–12, а в присутності сірководню ще нижче. При очищенні стічних вод в умовах анаеробного окиснення *Eh* середовища дорівнює від –400 до –200 мв, у мулі що розкладається від –295 до –200 мв, у свіжому мулі від –75 до –100 мв, у сирій стічній воді 0–400 мв, в очищеній – до 1000 мв.

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

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

9.2 Світло

Особливо велике екологічне значення світло має для фотосинтезуючих рослин. Через його недостатність вони, наприклад, повністю відсутні в багатокілометровій товщі глибинних океанічних вод. Рідше спостерігається картина, коли рослини страждають від надлишку

світла і відсутні в поверхневому шарі води, коли його освітленість стає для них надмірною.

Більшості тварин світло потрібне для розпізнавання середовища і орієнтації рухів, часто воно має сигнальне значення, що визначає багато сторін життєдіяльності гідробіонтів. Під контролем світлового фактора відбуваються грандіозні міграції зоопланктону і багатьох риб, коли щодоби мільярди тонн живих організмів переміщуються на сотні метрів з поверхні в глибину і назад. У ряді випадків виявлена безпосередня дія світла на тварин як фактора, що впливає на життєво важливі біохімічні процеси, зокрема на синтез вітамінів. Для коловерток *Brachionus rubens* простежений вплив світлового фактора на зміну форм розмноження. Зміною світлового режиму контролюються в каракатиці *Sepia officinalis* терміни статевого дозрівання і відкладення ікри. У молюсків-ставковиків недостача освітленості викликає зниження плідності. У дуже великому ступені залежить від світла забарвлення гідробіонтів, яке в деяких тварин може навіть мінятися, забезпечуючи маскування на тім або іншому ґрунті (камбали, скорпени та ін.).

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

9.2.1 Сигнальне значення світла

Сигнальне значення світла відбивається через фотодинамічний ефект, тобто через ті або інші рухові реакції. У багатьох гідробіонтів чітко виражений фототропізм, причому в планктонних форм він частіше позитивний, у бентосних – негативний. У переважного числа фотонегативних бентосних тварин личинки світлолюбні, завдяки чому якийсь час тримаються в товщі води, де знаходять для себе більш сприятливі умови (їжа, кисень). Переміщення личинок токовищами води забезпечує малорухомих бентосних форм можливість широкого розселення у водоймі. З віком личинки стають фотонегативними і, опускаючись на дно, переходять до бентосного способу життя. Знак фототропізму може мінятися залежно від стану зовнішнього середовища. В умовах різкого дефіциту кисню дуже багато представників прісноводного бентосу з фотонегативних стають фотопозитивними і, орієнтуючись на

світло, спливають до поверхні, де респіраторні умови краще. Подібна картина спостерігається у випадку різкого підвищення концентрації ряду шкідливих речовин. Висока освітленість як би символізує для тварин чистоту води, оскільки біля дна вона містить більше розчинених речовин, ніж у поверхні.

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

Знак фототропізму не являє собою постійну властивість організмів, а змінюється, маючи пристосувальне значення. Орієнтуючись на світло, гідробіонти знаходять для себе найбільш вигідне положення в просторі. Особливо велике значення це має для морських планктонних організмів, які, здійснюючи регулярні добові міграції, уночі піднімаються до поверхні води, а вдень опускаються на глибину 100–200 м. У більшості випадків початок підйому і опускання визначається часом настання тієї або іншої освітленості, і в такий спосіб світло набуває для організмів сигнального значення. Значну роль грає світло і в прояві вертикальних міграцій у бентосних форм, коли вони спливають у товщу води заради розселення, розмноження та інших потреб.

9.2.2 Сприйняття світла гідробіонтами

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

океанів зменшується з глибиною і віддаленням від екватора: наприклад на широті 60° пд. ш. рівна кількість сліпих і видючих форм спостерігається на глибині 150–500 м, у тропіках – на глибині 1200–1400 м.

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

9.2.3 Світлові умови у воді

Світло, що падає на поверхню води, частково відбиваючись від неї, проникає в глибину, де поглинається і розсіюється молекулами води та інших речовин, а також зваженими частинками. При стрімкому падінні радіації вона відбивається на 2%, зі зменшенням кута падіння до 30 й 5° – на 25 й 40% відповідно. Якщо гладкість водної поверхні порушується (хвилювання), ступінь відбиття падаючої радіації помітно зростає. Поглинання проникаючого світла водою неоднаково для променів з різною довжиною хвилі і визначається по формулі:

$$I_r = I_0 \cdot e^{-m(\lambda)z},$$

де I_r – енергія радіації, що дійшла до глибини z , I_0 – енергія падаючої радіації, m – коефіцієнт, що залежить від оптичних властивостей води і довжини хвилі променів (λ). Величина коефіцієнта m досягає 0,402 для червоних променів ($\lambda=670-680$ нм), для зелених ($\lambda=520-560$ нм) і синіх (440 нм) він дорівнює 0,021, тобто в 20 разів нижче. Внаслідок цього із просуванням в глиб водної товщі спектральний склад падаючої сонячної радіації сильно змінюється. У природних водах, що містять велику кількість різних зважених частинок, коефіцієнт поглинання всіх променів значно підвищується. Паралельно поглинанню світла в товщі води відбувається його розсіювання, тобто відхилення променів в усі сторони від первісного напрямку молекулами води та іншими частинками. Ослаблення світлового потоку за рахунок розсіювання виражається рівнянням, аналогічним попередньому:

$$I_r = I_0 \cdot e^{-kz},$$

де k – коефіцієнт молекулярного розсіювання, що залежить від довжини променів ($k = 0,000156 \div \lambda$). Отже, короткохвильові промені розсіюються молекулами води сильніше довгих (наприклад, сині в 3 рази сильніше

червоних). Зважені у воді частинки переважно розсіюють довгохвильові промені; розсіювання світла зваженими частинками в природній воді може перевершувати молекулярне в десятки й сотні разів. Сумарне ослаблення світла за рахунок його поглинання і розсіювання виражається рівнянням:

$$I_z = I_0 \cdot e^{-(k+m)z},$$

де $(k+m)$ – сумарний коефіцієнт загасання світла.

Під *прозорістю* води (F) розуміється відношення потоку випромінювання, що пройшло через шар товщиною z (I_r), до вхідного (I_0):

$$F = \frac{I_r}{I_0} = e^{-(k+m)z}$$

Як деяка характеристика прозорості води служить глибина, на якій стає невидимим білий диск діаметром 30 см (*диск Секкі*). Прозорість по диску Секкі (P) досить тісно корелює з коефіцієнтом загасання світла: наприклад, у Білому морі відношення $P \div (k+m)$ рівняється 1,7, у Каспійському і Чорному морях – 1,8.

9.2.4 Колір води

Колір води як і її прозорість, залежить від вибірковості поглинання і розсіювання різних променів, і визначається відношенням світлового потоку, що виходить із води, до падаючого на її поверхню. Від *кольору* води варто відрізнити *забарвлення поверхні водойм*, що на відміну від першого залежить від погодних умов (хмарність, вітер, хвилювання) і кута зору. Наприклад, близькі ділянки здаються більш темними, ніж віддалені, які у великих водоймах зливаються на обрії по своєму забарвленню із піднебінням. Якщо дивитися на поверхню водойми вертикально, око спостерігача вловлює світловий потік, що виходить в основному з води (її власний колір). З відхиленням від вертикалі в око попадає усе більше відбитого світла, і відповідно міняється спектральний склад сумарно сприйманого світлового потоку (забарвлення поверхні води). Чиста вода розсіює переважно короткохвильові промені і тому, у відповідності зі спектральним складом вихідного з неї світлового потоку, здається синьою. Зі збільшенням у воді кількості зважених частинок, включаючи дрібні організми, зростає розсіювання довгохвильових променів, і її колір здобуває жовтуватий або коричнюватий відтінок. Таким чином, по кольору води часто можна судити про її багатство планктоном. Наприклад, синій колір звичайно характерний для «водних пустель».

В озерах і водоймищах із прозорістю 1–2 м на глибину 1 м проникає не більше 5–10% енергії всієї радіації, що надійшла, глибше 2 м від неї

залишаються тільки десяті частки відсотка, що складає 0,003–0,01 кал/см²·хв. У великих чистих озерах і морях із прозорістю 10–20 м сонячна радіація проникає глибше, і звичайно дорівнює в 10 м від поверхні 0,05–0,1 кал/см²·хв, в 20 м – 0,01–0,02 і в 30 м – 0,0005–0,001 кал/см²·хв. У зв'язку з вгасанням сонячного світла із просуванням вглиб водойм, в них розрізняють 3 зони. Верхня зона, де освітленість достатня для забезпечення фотосинтезу рослин, зветься *евфотичною*, далі простирається сутінкова, або *дисфотична* зона і ще глибше – *афотична*, куди денне світло не проникає.

Велике значення має світло як джерело інформації про середовище, а також для орієнтації рухів. У зв'язку із цим у гідробіонтів добре розвинені різні фоторецептори. Багато морських форм мають здатність до світіння, або *біолюмінесценції*. Її біологічне значення різноманітно: для залучення особин іншої статі, для захисту (утворення світлової зависи, що засліплює переслідувача, як у каракатиць *Sepiolinae*), для підманювання здобичі (риби сімейства *Ceratiidae*). У бактерій і найпростіших світіння, очевидно, не має спеціального призначення, будучи побічним явищем в окисних процесах. Біолюмінесценція може бути позаклітинною і внутрішньоклітинною. Здатність багатьох організмів до біолюмінесценції викликає своєрідне явище *світіння моря*. Максимальна інтенсивність біолюмінесценції спостерігається на глибині 50–200 м. Особливо яскраве море спалахує при механічному подразненні світних організмів, тому вночі добре видно світло, що залишає рухоме судно. Інтенсивне світіння моря в зоні прибою видно з великої відстані і може попередити вночі про близькість берега.

9.3 Звук, електрика і магнетизм

На відміну від інших розглянутих вище факторів звук, електрика і магнетизм грають у житті гідробіонтів в основному сигнальну роль (засобу спілкування, орієнтації і оцінки середовища). Сприйняття звуку у водних тварин розвинене відносно краще, ніж у наземних. Якщо світло у воді вгасає в багато разів швидше, ніж у повітрі, то звук, навпаки, швидше й далі поширюється у воді. Деякі гідробіонти можуть уловлювати інфразвукові коливання, завдяки чому «чують» звуки, що виникають від тертя хвиль об повітря (8–13 Гц). Завдяки цьому вони (наприклад, медузи) заздалегідь довідуються про наближення шторму і відпливають від берегів, де могли б постраждати від ударів хвиль. Сконструйований навіть прилад «вухо медузи», що приблизно за 15 годин попереджає про наближення шторму.

У багатьох гідробіонтів добре розвинена ехолокація. Кити за її допомогою розшукують скупчення кормового планктону, дельфіни відстежують зграї риб на відстані до 3 км. Ехолокація використовується

водними ссавцями не тільки для відшукування їжі. За її допомогою тварини прокладають свій курс, уникаючи мілин, тримають зв'язок один з одним. Очевидно, досить значну, але поки ще мало вивчену роль грають у житті водного населення електричні й магнітні поля. Їхні параметри на Землі випробовують закономірні річні, сезонні і добові коливання. Тому зміни цих полів не тільки істотно відбиваються на стані гідробіонтів, але також можуть служити для них надійними «реперами» часу. Наприклад, напруженість геомагнітного поля різко підвищується в періоди рівнодень і в полудні, кут його відмінювання вдень інший, ніж уночі; напруженість електричного поля Землі взимку приблизно вдвічі вище, ніж у середині літа, і закономірно мінняється протягом доби. Здатність до сприйняття електромагнітних впливів виявлена в дуже багатьох гідробіонтів. Позитивний електротаксис виявляють багато морських риб, негативний – прісноводні, що використовується при організації електричного лову. Негативний електротаксис хробаків, молюсків і ракоподібних використовується для попередження їхнього осідання на днища кораблів та інші об'єкти, що оберігаються від обростання.

Деякі водні організми використовують для орієнтації відбиття вироблених ними електричних імпульсів. Рибка водяний слон (*Mormyrus kneri*), що живе на дні рік і озер посилаючи до 30 імпульсів у секунду, вистежує кормових тварин, що перебувають у ґрунті, і добуває їх без допомоги зору (харчується в умовах сильної замуленості ґрунту, коли через непрозорість води очі не можуть виявити здобич). Багато гідробіонтів для орієнтування в мутній воді або в темряві користуються слабкими електричними розрядами різної частоти. Цей механізм не радар: сприймаються не відбиті імпульси, а зміни електричного поля в навколишній воді. Механізм допомагає орієнтуватися в просторі радіусом близько 50 см. Різні електричні вугри здійснюють від 65 до 1000 електричних імпульсів у хвилину. Навколо голови міноги утворюється електромагнітне поле, зміни якого при взаємодії з різними тілами інформують тварину щодо знаходження останніх. Здатні орієнтуватися в магнітному полі водорості *Volvox*, молюск *Nassarius* і деякі інші організми.

9.4 Загальна характеристика екологічної ніші. Багатомірна ніша

Для організмів кожного виду характерно певне *місцеперебування* – місце, де вони живуть, зустрічаються. Більш широке поняття – *екологічна ніша*. Спочатку вона розумілася як одиниця розподілу, у межах якої вид утримують його структурні та інстинктивні обмеження. Пізніше Ч. Елтон (1928) розвив подання про нішу виду як його функціональну роль в угрупованні. В 1957 р. Г. Хатчинсон показав, що екологічну нішу можна розглядати як деякий екологічний простір (по Хатчинсону *гіперпростір*), у

якому умови середовища допускають необмежено тривале існування особин виду. При цьому Г. Хатчинсон розрізняє *фундаментальну нішу* – найбільший гіперпростір, що може заселятися видом під час відсутності конкуренції, і *реалізовану нішу* – менший гіперпростір, що займає вид в умовах біотичних обмежень.

З огляду на різні аспекти розгляду екологічної ніші, Ю. Одум (1975) включає в це поняття фізичний простір, що займає організм, його функціональну роль в угрупованні і положення щодо градієнтів зовнішніх факторів. За образним висловлюванням Ю. Одума, місцеперебування – це як би «адреса» організму, а екологічна ніша – його біологічна «професія» – де і як він працює на життєвій арені, яке місце займає в біотичній системі. Разом з тим ніша – це сукупність всіх умов, необхідних для існування виду, його необмеженого збереження в часі і просторі. Мак Артур (1968) показав, що термін «ніша» в одному з його аспектів аналогічний поняттю «*фенотип*», оскільки в обох випадках мова йде про ознаки (властивості) організмів, що відбивають зв'язки організму із середовищем. У розглянутому плані можна говорити про «*оптимальний фенотип*» – найбільшій відповідності екологічного вигляду організмів умовам, у яких вони живуть. Оптимальний фенотип реалізується на основі єдності організму і середовища як інтегральне рішення шляху максимального освоєння життєвих ресурсів або, висловлюючись за Ч. Дарвіном, підвищення «суми життя». Розрізняють: 1) *просторову нішу* – її визначення пов'язане з вивченням типу розподілу особин у межах його місцеперебування; 2) *функціональну* (= *трофічну*) – складніше всього визначити, тому що для цього необхідно знати джерела харчування виду, швидкості метаболізму і росту, вплив, що здійснює даний вид на інші види й середовище; 3) *багатомірну нішу* – деякий гіперпростір у системі з n координат, де n – кількість факторів і всі можливі комбінації їхніх взаємодій, тобто n -мірний гіперобсяг, що охоплює повний діапазон умов, при якому організм може успішно відтворити себе. Всі ці типи ніш можуть бути з різним ступенем точності описані та оцінені кількісно. Повний опис ніші – нескінченний ряд біологічних характеристик і фізико-хімічних параметрів.

9.5 Вплив сезонних явищ на життя гідробіонтів

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

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

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

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

Біологічна зима настає при наростаючому похолоданні, поверхня полярних морів покривається льодом, інтенсивність освітлення найменша, кількість біогенів, внаслідок розкладання планктону, що відмирає, і підняття багатих живильними солями глибинних вод до поверхні, безупинно наростає. У біологічному відношенні зима характеризується мінімумом планктону, сезонний показник менше одиниці. Різні види водоростей часто перебувають у стадії спокою або зимуючих клітин; у зоопланктоні головне значення мають дорослі тварини або їхні зимуючі стадії, нових генерацій не утворюється.

В водоймах різних широт ті самі біологічні сезони мають неоднакову тривалість і доводяться на різні місяці. Вегетаційний період, що відповідає біологічним весні, літу й осені, з 12 місяців в екваторіальних морях

скорочується до одного-двох місяців у полярних. Біологічної зими, навпаки, немає в екваторіальних водах, а в полярних вона досягає 10–11 місяців. Із просуванням до полюсів термін настання біологічної весни запізнюється: у тропічних морях вона настає в зимові місяці, у полярних – у серпні. Тривалість біологічного літа в тропічних водах – сім місяців, у полярних – від одного до двох місяців. Із просуванням на північ і південь біологічна осінь настає усе раніше, її тривалість скорочується і у високих широтах вона стає скороминушою.

Для сезонних змін населення пелагіалі характерні не тільки певні зрушення у видовому складі й кількісному співвідношенні різних форм. Одночасно чітко простежуються зміни у віковій і розмірній структурі популяцій, у трофічній структурі біоценозів. Наприклад, у тропічній Атлантиці середня маса копепод навесні менше, ніж восени, що пов'язано з річним циклом їхнього розвитку і підвищенням чисельності молодих стадій навесні. Максимум розвитку продуцентів тут спостерігається в лютому – квітні, консументів першого порядку у квітні – серпні, консументів другого порядку в серпні – грудні. Таке ж зрушення в часі росту популяцій послідовних трофічних рівнів є адаптацією споживачів до утилізації своєї кормової бази.

Питання для самостійного вивчення

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

Бібліографічний опис

1. *Константинов А.С.* Общая гидробиология. – М.: Высш. шк., 1986. – 472 с.
2. *Березина Н.А.* Гидробиология. – М.: Легкая и пищевая промышленность. – 1984. – 360 с.
3. *Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений (Под ред. Абакумова В.А.)* – Л.: Гидрометиздат. 1983. – 239 с.
4. *Киселёв И.А.* Планктон морей и континентальньк водоемов. – Л.: Наука. – 1969. – 657с.
5. *Романенко В.Д.* Основи гідроекології. – К.: Обереги, 2001. – 728 с.
6. *Определитель фауны Черного и Азовского морей / Под ред. Мордухай-Болтовского Ф.Д.* – К.: Наукова думка. – Т.1. 1968, 436 с; Т.2. – 1969, 532 с; Т.3, – 1972, 336 с.
7. *Яшинов В.А.* Практикум по гидробиологии. – М.: Высшая школа. 1969. – 428 с.
8. *Северо-западная часть Чёрного моря: биология и экология / Под ред. Зайцева Ю.П., Александрова Б. Г., Миничевой Г. Г.* – К.: «Наукова думка», 2006. – 703 с.
9. *Зайцев Ю. П.* Введение в экологию Чёрного моря. – Одесса: «Эвен», 2006. – 224 с.
10. *Бурковский И.В.* Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. – 285 с.

Навчальне видання

Курілов Олександр Вікторович

ГІДРОБІОЛОГІЯ

Конспект лекцій
Частина I

Підп. до друку . . .08
Умовн. друк. арк. . .

Формат 60x84/16
Тираж 200

Папір офс.
Зам. №

Надруковано з готового оригінал-макета

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