

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ОДЕСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ ЕКОЛОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

О.В. Курілов

ГІДРОБІОЛОГІЯ

Конспект лекцій
Частина II

Одеса - 2009

ББК 28.082
К 93
УДК 574.5 /6

*Друкується за рішенням Вченої ради Одеського державного екологічного університету
(протокол № _____ від _____.____.2009 р.).*

Курілов О.В.

Гідробіологія: конспект лекцій. Частина II. – , Вид-во _____, 2009.

У II частині конспекту лекцій викладені загальні відомості про особливості функціонування водних систем надорганізмного рівня – популяцій, гідробіоценозів і водних екосистем. Наводяться дані про їхню структуру, роль у формуванні біологічної сировини та якості водного середовища. Надається гідроекологічна характеристика найважливіших водних об'єктів України

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

© Одеський державний
екологічний університет, 2009

ПЕРЕДМОВА

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 другій частині конспекту викладені теми, де розглядаються особливості життєдіяльності гідробіонтів на різних рівнях організації, висвітлюються основні аспекти структурно-функціональної організації надорганізменних систем. Надається загальна характеристика водних біоресурсів Світового океану і континентальних водойм. Приведені дані про моря і внутрішні водойми України, їхній рослинний і тваринний світ.

На початку, в розділі 10 містяться базові відомості про особливості живлення гідробіонтів, акцентується увага на біосферному значенні харчування гідробіонтів як основному процесу, завдяки якому здійснюється колообіг речовин і енергії в природі.

Розділ 11 «**Популяції гідробіонтів**» присвячений характеристиці популяцій як надорганізменних систем. Розглядається їх структурно-функціональна організація, відтворення і динаміка, особливості внутріпопуляційних відносин.

У розділах 12 «**Гідробіоценози**» і 13 «**Водні екосистеми**» акцентується увага на подальшому ускладненні надорганізменних систем, що проявляється у появі нових властивостей, які забезпечують їхню стійкість і здатність до саморегуляції. Розглядаються форми взаємин між окремими видами та різними угрупованнями. Надаються базові подання про склад, структуру, функцію і розвиток систем.

Розділ 14 «**Біологічна продуктивність водних екосистем**» містить сучасні уявлення про біологічну продукцію як найважливіший екосистемний процес. Надається характеристика продукції гідробіонтів різних таксономічних і розмірних груп в різних районах Світового океану і континентальних водоймах, аналізується вплив чинників навколишнього середовища на рівень продукційного процесу. Наводяться основні методи визначення первинної і вторинної продукції.

Різні види забруднень і реакція на них угруповань гідробіонтів розглядаються у розділі 15 «**Забруднення водойм та роль гідробіонтів у їх очищенні**». Характеризується наслідки для гідросфери евтрофікації, токсифікації, термофікації, радіонуклідного та біологічного забруднення. Аналізується роль гідробіонтів у процесах самоочищення водойм.

У розділі 16 «**Біологічні ресурси гідросфери**» надається характеристика рибним та нерибним об'єктам промислу, а також заходам щодо охорони та відновленню водних біоресурсів. Наведені дані про аквакультуру, марикультуру, акліматизацію та основи рибництва.

Розділ 17 «**Моря і континентальні водойми України**» містить характеристику основних водних об'єктів України – морей і лиманів, озер, ставків, водосховищ і каналів. Надана загальна характеристика водойм, особливості їх походження та формування їхньої гідробіоти. Приділена увага господарському використуванню водойм та заходам щодо їх збереження.

Таким чином, конспект, Ч. II містить передмову і 8 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 другого семестру навчальної дисципліни. Конспект розрахований на студентів, що продовжують вивчати основи гідроекології паралельно з вивченням таких дисциплін як зоологія, екологія, ботаніка, хімія і вища математика. Важливе значення в підготовці студентів мають базові знання, отримані на базі загальноосвітньої школи.

10 ЖИВЛЕННЯ ГІДРОБІОНТІВ

У біосферному аспекті живлення – один з основних процесів, завдяки якому здійснюється колообіг органічних речовин на Землі. Керування цим процесом з метою посилення відтворення потрібної біологічної сировини, формування високої якості води й охорони чистоти водойм в умовах їхнього комплексного використання – одна з найбільш актуальних проблем людства.

Живлення гідробіонтів може бути автотрофним, гетеротрофним і міксотрофним, коли автотрофні організми тією чи іншою мірою використовують органічні речовини (наприклад, одноклітинні водорості). Серед гетеротрофів розрізняються *фаготрофи*, що поїдають живі організми або частки органічних речовин, і *сапрофіти* (*осмотрофи*), які здебільш харчуються осмотично, поглинаючи розчинені у воді продукти розкладання органічних речовин і метаболіти інших організмів (бактерії й гриби). Іноді гетеротрофів поділяють на *біофагів*, що харчуються живими організмами, і сапрофагів – споживачів мертвої органічної речовини. Такий розподіл, звичайно, досить умовний, оскільки, наприклад, навіть такі біофаги, як риби, в значній мірі використовують детрит, зокрема його мертвий компонент.

Особливо складна класифікація форм живлення спостерігається у бактерій, в яких енергетичний і конструктивний обміни не об'єднані в один механізм і якоюсь мірою є незалежними. Серед автотрофних бактерій розрізняють *хемоліто-*, *фотоліто-* і *хемоорганавтотрофів*. Всі вони в якості джерела вуглецю для побудови тіла використовують CO_2 , але розрізняються за способами видобування енергії. Хемолітоавтотрофи (нітрифікуючі, водневі, безбарвні сірчані, деякі тіонові, метаноутворюючі й залізні бактерії) використовують енергію окиснення NH_3 , NO_2^- , H_2 , H_2S або інших відновлених речовин. Фотолітоавтотрофи (ціанобактерії, прохлорококові водорості, зелені й пурпурні сірчані бактерії) утилізують енергію сонячного світла, хемоорганавтотрофи – енергію окиснення метанолу, оксалату та інших органічних речовин. Гетеротрофні бактерії, серед яких розрізняють *хемооргано-*, *хемоліто-* і *фотоорганогетеротрофів*, для конструктивного обміну використовують зазвичай вуглець органічних сполук. У хемолітогетеротрофів (сульфатвідновлюючі, деякі метаноутворюючі, тіонові бактерії та ін.) енергія черпається за рахунок окиснення H_2 і $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ з відповідним відновленням CO_2 і SO_4^{2-} . Хемоорганогетеротрофи (більшість аеробних мікроорганізмів, анаеробні денітрифікатори, деякі безбарвні сіркобактерії та ін.) здобувають енергію, окислюючи різні органічні речовини, фотоорганогетеротрофи (несірчані пурпурні бактерії) використовують енергію світла.

Джерелами живлення гетеротрофних гідробіонтів практично є всі форми живої і неживої органічної речовини, що перебуває у водоймах. Екологічні адаптації водних організмів для задоволення харчових потреб, з одного боку, спрямовані на здобування корму потрібної якості, тобто обумовлюють вибірковість, або *елективність*, живлення. З іншого боку, харчові адаптації забезпечують певний рівень інтенсивності живлення, тобто добування корму в потрібній кількості.

10.1 Їжа гідробіонтів

Їжею гетеротрофних гідробіонтів в основному є живі або мертві організми, а також продукти їхнього розкладу і життєдіяльності. Стосовно до окремих видів гідробіонтів коло можливих джерел харчування звужується, тому що не кожна органічна речовина (ОР) має всі ті властивості, які пред'являються до їжі тими або іншими споживачами. Їжа, насамперед, повинна бути повноцінною за хімічним складом, тобто містити всі елементи й незамінні речовини, яких бракує споживачу. Неповноцінність хімічного складу одних харчових об'єктів може компенсуватися споживанням інших, які містять те, чого немає в перших. Вміст всіх потрібних хімічних компонентів у кормовому об'єкті ще не робить його повноцінною їжею. Треба щоб організм, що споживає даний харчовий субстрат, міг засвоювати хімічні речовини, що містяться в ньому. Наприклад, водорості, у випадку заковтування їх у незруйнованому стані, не засвоюються більшістю безхребетних, тому що останні не мають ферментів, що розщеплюють клітковину оболонки. Повноцінний за хімічним складом й добре засвоєний харчовий об'єкт може знов-таки не задовольнити споживача через свою неприступність, що в одних випадках обумовлена труднощами виявлення тих чи інших харчових організмів, в інших – їхньою озброєністю, швидкістю руху та ін. У деяких випадках харчові об'єкти не використовуються внаслідок енергетичної не вигідності. Очевидно, якщо на здобування й перетравлення їжі витрачається більше енергії, ніж її міститься в засвоєній речовині, то споживання такого об'єкта є біологічно не вигідним. Кити, наприклад, не можуть харчуватися ракоподібними в концентраціях менш $2 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$, тому що інакше витрати на рух виявляться вище за енергію їжі, що заковтується.

Для оцінки кількості їжі у водоймах і умов живлення гідробіонтів звичайно використовуються наступні поняття: кормові ресурси, кормова база, кормність і забезпеченість кормом. *Кормові ресурси* водойми – вся сукупність організмів, продуктів їхнього розкладу та інших органічних речовин, що є їжею для гідробіонтів. *Кормова база* – кількість корму в даній водоймі для тієї чи іншої групи організмів, тобто та частина кормових ресурсів яка може використовуватися даним споживачем. Частина кормової бази, що у дійсності використовується їм, називається

кормністю водойми відносно даного організму. Під *забезпеченістю кормом* розуміється відношення кількості їжі, споживаною популяцією виду в даній водоймі, до кількості, що потрібна для повного задоволення харчових потреб.

Всі перераховані показники, що характеризують трофічний потенціал водойм, виходять з оцінки статистичних величин запасів їжі без обліку процесу їхнього витоку й надходження. Більш точні уявлення про кормові ресурси, кормову базу й інші характеристики трофічного потенціалу водойм дає облік динаміки надходження в них *алоктонного* харчового матеріалу, величини продукції корму і його виносу за межі водойми у формі живих організмів або мертвої органіки.

10.1.1 Кормові ресурси

До кормових ресурсів, загалом, відносять всі форми мертвої й живої ОР. Першої у водоймах незмірно більше, ніж живої, але в процес біологічного колообігу вона втягується слабкіше. Основна маса мертвої ОР водойм перебуває в розчиненому вигляді (розчинені органічні речовини – РОР) й у ґрунтах, менше її у зваженому стані та у вигляді колоїдів. Сумарна кількість вуглецю РОР у водах Світового океану, досягає $3 \cdot 10^{12}$ т ($1,5\text{--}2 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$). На його частку доводиться 90–95% всієї ОР морських вод. Щорічно ріки виносять у Світовий океан близько $6 \cdot 10^8$ т РОР. Тільки невелика їхня частина використовується деякими організмами, переважно бактеріями, а інша являє собою грандіозний енергетичний резерв гідросфери.

Величезна кількість ОР (яка, до речі, важко піддається обліку) міститься у ґрунтах водойм. Органіка ґрунту значною мірою являє собою важкі для засвоєння організмами форми речовин. Крім того, вона перебуває на глибинах, куди не проникають гідробіоти, за винятком деяких бактерій. Таким чином, ОР ґрунту, як і РОР, утворює величезний, але важко реалізований харчовий потенціал гідросфери. Щорічно в донні відкладення Світового океану надходить близько $3 \cdot 10^9$ т завислих органічних речовин (ЗОР). Порівняно невелика кількість таких речовин міститься в товщі води. В океані їх вміст в середньому складає $0,03\text{--}0,05 \text{ мгС} \cdot \text{дм}^{-3}$, що в перерахунку на обсяг всієї гідросфери дає приблизно 40–70 млрд. т. ЗОР значною мірою є добре засвоюваним матеріалом і тому відіграє значну роль у харчуванні гідробіотів. Слід зазначити, що під ЗОР розуміється детрит, в якому поряд з мертвим компонентом у великій кількості містяться бактерії, які є чудовим кормом для всіляких тварин. Наприклад, у морському детриті вміст бактерій, в перерахунку на органічний вуглець, досягає в середньому 4–5%. В тій чи іншій мірі ЗОР споживають близько 25% всіх форм гідробіотів, а його частка в раціоні тварин може перевищувати 50%.

Жива ОР представлена в гідросфері здебільш організмами планктону, нектону й бентосу. Хоча її в тисячі разів менше, ніж мертвої, вона являє собою основу кормової бази населення гідросфери. Особливо велика роль мікроскопічних водоростей, на частку яких припадає порівняно небагато ОР, але які, разом з тим, посідають перше місце як джерело харчування тварин. Це пояснюється тим, що наявна в гідросфері біомаса водоростей незмірно нижче тієї, котра відтворюється ними протягом року: річний урожай водоростей у Світовому океані досягає 550 млрд. т, в той час як для зоопланктону він дорівнює 53 млрд. т, для зообентосу – 3 млрд. т і для нектону – 0,2 млрд. т. Таким чином, у Світовому океані значення водоростей як джерела їжі гетеротрофних гідробіонтів приблизно в 10 раз вище, ніж всіх інших груп організмів, не враховуючі бактерій. Роль останніх ще недостатньо вивчена. Якщо взяти до уваги грандіозність продукування бактерій у гідросфері і їхню високу засвоюваність, можна вважати цей компонент одним з основних у кормових ресурсах гідробіонтів. Посиленню ролі бактерій як джерела харчування сприяє їхня агрегація й стратифікація. Наприклад, у Тихому океані 20–40% бактерій утворюють агрегати розміром більше 4 мкм, в Атлантиці 45–86% їх агрегована в частинки розміром більше 1,5 мкм. Такі агрегати доступні не тільки фільтраторам, але й *фаготрофам* (ті що живляться оформленими харчовими частинками, схоплюючи їх). Наприклад, частка бактерій у добовому раціоні зоопланктерів-фільтраторів в тропічних районах Тихого океану становить близько 10%.

10.1.2 Кормова база

Наявні у водоймах кормові ресурси використовуються гідробіонтами вкрай непропорційно, зокрема, слабо утилізується ЗОР й особливо РОР. Незважаючи на це, розчинені органічні речовини є одним з основних джерел харчування бактерій і таким шляхом широко втягуються в трофодинамічні процеси. Використанню РОР бактеріями сприяє її адсорбція на частках детриту й стінках пухирців газу, де розвивається рясне бактеріальне населення. В значній мірі використовують розчинену органіку багато мікроводоростей. Осмотичне харчування тварин поширено досить широко й відбувається за рахунок поглинання легкозасвоюваних фракцій РОР. Водоростями розчинена органіка споживається при концентрації понад 0,5 мг/л за допомогою дифузійного механізму; при концентрації менш 0,1 мг/л, вона може використовуватися шляхом активного транспорту через клітинну мембрану. Серед РОР найбільше значення як джерела осмотичного харчування мають амінокислоти, глюкоза й жирні кислоти.

ЗОР представлені головним чином частинками детриту, зваженими у воді й осідаючими на ґрунт. Крім органічної речовини у формуванні

детриту велика роль належить мінеральній суспензії. На частинках детриту концентрується величезна кількість бактерій, які розвиваються не тільки на поверхні, але й проникають углиб. Розвитку бактерій на частинках детриту сприяє адсорбція на їхній поверхні РОР, а також залучення бактеріями в обмін розчинених мінеральних речовин і газів. Харчова цінність детриту значною мірою пов'язана з його походженням, віком і вмістом бактерій.

Серед *детритофагів* є багато бентичних форм (поліхети, олігохети, ракоподібні, молюски), пелагічних (інфузорії, коловертки, гіллястовусі й веслоногі ракоподібні) та ряд інших організмів. Бактеріями в тій чи іншій мірі харчуються представники всіх типів тварин, але найбільше значення вони мають в раціоні ґрунтоїдних форм і *сестонофагів*. Дуже велику роль бактерії відіграють у харчуванні організмів-фільтраторів. Планктонними водоростями харчуються багато кореніжок, радіолярії, сонцевики, багато молюсків (устриці, мідії), більшість нижчих ракоподібних. Серед риб фітопланктоном живляться тихоокеанська сардина, білий товстолобик і деякі інші. Фітобентос служить їжею для деяких ракоподібних, комах, молюсків, риб, черепах і ссавців, причому переважно споживаються водорості, у той час як вищі рослини зазвичай використовуються значно менше. Особливо велике значення в кормовій базі гідробіонтів мають веслоногі, гіллястовусі й евфаузієві ракоподібні, двостулкові, черевоні й головоногі молюски, поліхети й олігохети, риби.

10.1.3 Кормність і забезпеченість їжею

При оцінці кормності водойм і умов харчування гідробіонтів не можна виходити з одних даних про кількість наявної їжі, або тієї, що утвориться. В дійсності, мова йде про складне біологічне явище, коли тваринні споживачі й споживані організми пов'язані не простим кількісним зв'язком, але, в першу чергу, взаємосуперечними відносинами добування й запобігання, що проявляються в найрізноманітніших формах адаптацій, які історично виробилися в кожній із сторін. Б. П. Мантейфель у своїх роботах показав, що поведження споживачів корму складається на підставі адаптації до оволодіння своєю жертвою й, одночасно, збереження себе від знищення хижаками. Створюється своєрідна тричленна система – тріотроф, відносини в якій взаємозалежні й взаємообумовлені. Таким чином, для оцінки умов харчування поряд з даними про кількість харчових об'єктів потрібні відомості про їхню *доступність*. Крім цього, необхідно брати до уваги ступінь агрегованості харчових об'єктів. Тварини, що фільтрують їжу, голодують, коли її концентрація занадто мала, хоча сумарна кількість величезна.

Якщо у споживачів живих організмів в процесі еволюції вироблялися всілякі адаптації до оволодіння жертвою, то в організмів, яких використовують у їжу, з'являлися й удосконалювалися пристосування, що знижують їхнє виїдання. Такі адаптації проявляються у формі *маскування, укриття, конституціональної захищеності*.

Маскування досягається придбанням подібності з забарвленням навколишнього середовища, дезінформацією про форму й положення тіла, мімікрією, розвитком прозорості і в деякі інші способи. Дуже характерна для гідробіонтів, як засіб маскування, прозорість, властива деяким інфузоріям, пелагічним личинкам більшості молюсків, ракоподібних, кишковопорожнинних, поліхет, риб.

Укриття забезпечується заглибленням у різні субстрати, використанням як притулок порожніх раковин, побудовою різних будиночків, перебуванням під захистом інших організмів. Найпоширеніший спосіб укриття – закапування в ґрунт, причому його глибина залежить від пошукової здатності ворогів.

Конституціональний захист забезпечується великими розмірами тіла, міцністю й озброєністю покривів, неїстівністю тканин, швидкістю руху. Як правило, великі діатомові водорості слабкіше виїдаються рачками, ніж дрібніші, високе тіло в деяких риб часто рятує їх від хижаків, великі молюски використовуються рибами рідше дрібних. Панцирні коловертки, озброєні гострими шипами, виїдаються значно менше, ніж безпанцирні. Далеко не всіма тваринами поїдаються голкошкірі, що мають міцний панцир і озброєні великою кількістю голок, до того ж нерідко отруйних. Через гострий специфічний запах переважною більшістю тварин не споживаються губки. Отруйні для багатьох тварин щупальці сифонофор і нематоцисти актиній. Ефективно захищає від хижаків велика швидкість руху.

10.2 Способи добування їжі

У переважній більшості випадків харчування водних тварин відбувається *екзогенно* й набагато рідше – *ендогенно*, коли їжа не надходить із зовнішнього середовища. Для личинок багатьох безхребетних і риб характерно змішане харчування, при якому протягом певного часу молодь харчується залишком жовтка і одночасно шляхом захоплення корму ззовні. Ендогенне харчування відбувається за рахунок використання речовин власного тіла й тих, які утворюються в симбіотичних водоростях, що поселяються усередині гідробіонтів (зоохлорели і зооксантели). Як правило, тварини, що одержують їжу регулярно (наприклад, гіллястовусі рачки), здатні голодувати менший термін, ніж ті, що живляться час від часу (п'явки, павук-сріблянка). Здатність до голодування підвищується, якщо в організмі багато запасних живильних речовин.

Порівняно часто в гідробіонтів спостерігається ендогенне харчування за рахунок симбіонтів. Симбіотичні водорості знайдені майже у всіх найпростіших, у багатьох гідр, актиній, коралів, в деяких моллюсках і хробаках. Встановлено можливість нормального росту ряду рифоутворюючих коралів тільки за рахунок зооксантел.

Екзогенне харчування гідробіонтів в основному носить голозойний характер, але багато гідробіонтів у деякому ступені здатні задовольнити свої харчові потреби за рахунок осмотичного поглинання РОР. З підвищенням їхньої концентрації інтенсивність осмотичного живлення підвищується. Зі збільшенням маси тварин кількість поглиненої розчиненої їжі зростає не лінійно, а в залежності пропорційно масі в ступені 0,75. Мідії можуть використовувати вуглець розчинених карбонатів на біосинтез білка й ліпідів, особливо при побудові раковини.

Здобування корму при голозойному харчуванні відбувається шляхом диференційованого або недиференційованого захоплення харчових об'єктів (фаготрофно). У першому випадку харчування відбувається за рахунок порівняно великих об'єктів, кожний з яких піддається індивідуальній апробації, і тактика оволодіння їм відповідає його специфічними якостями. Недиференційоване захоплення кормових об'єктів спостерігається в тих організмів, які харчуються відносно дрібними харчовими частинками, що заковтуються цілими скупченнями. У цьому випадку кожна частинка не апробується, і тактика добування їжі будується відносно не окремих об'єктів, а їхніх скупчень. Сам процес добування їжі гідробіонтами може відбуватися в товщі води й ґрунту, а також на поверхні дна й різних твердих субстратів.

Недиференційоване захоплення їжі на ґрунті та інших твердих субстратах спостерігається у тварин, що заковтують ґрунт, або збирають на дні детрит чи водоростеві й бактеріальні обростання на твердих субстратах. Недиференційоване захоплення кормових об'єктів у товщі води проявляється у формі *фільтрації* й *седиментації* харчової суспензії. Фільтрація полягає в пропущенні токів води скрізь пристрої, що відціджують, з наступним поїданням затриманого на них харчового матеріалу. Седиментація досягається створенням умов для осідання зважених частинок на ті, або інші поверхні. Дуже часто фільтрація й седиментація комбінуються.

Диференційоване захоплення харчових об'єктів проявляється у формі *пасіння* й *полювання*. Пасіння спостерігається у випадку харчування великими рослинами й малорухомими тваринами, полювання має місце у відношенні великої рухливої жертви, що по своїх розмірах іноді мало поступається своєму споживачеві.

Необхідно мати на увазі, що різні способи добування їжі можуть у тварин складно комбінуватися один з одним. Наприклад, багато веслоногих рачків, яких відносять до фільтраторів та хижаків-

захоплювачів, мають велику лабільність рухів ротових кінцівок, завдяки чому вони мають можливість по-різному захоплювати всілякі об'єкти. Фільтратори, завдяки комбінації різних рухів кінцівок і кінчика черевця, можуть плавно ковзати, робити невеликі або різкі стрибки, здійснюючи захоплення їжі підгоном її до ротової області з наступним відфільтровуванням дрібних об'єктів або зачерпуванням великих, а також загрибанням – хапанням останніх без підгону; хижі веслоногі поряд зі стрибками й захопленням великих тварин можуть повільно ковзати, відфільтровуючи водорості й навіть бактерії.

10.2.1 Заковтування ґрунту та збирання детриту

Здатність харчуватися ґрунтом з використанням мертвої органічної речовини, що міститься в ньому, бактерій і інших дрібних організмів, властива дуже багатьом представникам бентосу. Серед них такий спосіб добування їжі властивий хробакам, голкошкірим, личинкам комах і деяким іншим формам. Одні тварини, наприклад морські їжаки, голотурії, молюски й личинки деяких комарів, переважно заковтують ґрунт із поверхні, інші – із глибини в декілька сантиметрів (наприклад, олігохети). Збирають детрит на поверхні ґрунту багато тварин, що ведуть як рухливий, так і нерухомий спосіб життя. За допомогою амбулакральних ніжок, щупальців або хоботків з війчастими борозенками організми захоплюють на поверхні ґрунту частки детриту й транспортують їх до ротового отвору. Так харчуються, наприклад, деякі хробаки, голкошкірі і багато двостулкових молюсків що використовують для збирання детриту подовжені лопаті або сифони. Серед риб до збирачів детриту відносяться підуст, кефалеві та ін. Скобління обростань із твердих субстратів властиво головним чином червоногим молюскам. В основному вони використовують водоростевий наліт на великих рослинах, каменях та інших субстратах.

10.2.2 Фільтрація

Відфільтровування їжі з води може бути пасивним і активним. У першому випадку тварини відціджують їжу, принесену природним током води. Багато струмковиків, наприклад, створюють будиночки у вигляді мішку із шовкових ниток, куди течією заносяться харчові об'єкти (водорості, детрит). Інші личинки комах озброєні різноманітними щетинками («віялами»), пектинація яких буває настільки густа, що дозволяє відфільтровувати з води навіть бактерій. У морях пасивна фільтрація широко розвинена у бентичних форм, що живуть в зоні припливно-відливних хвиль, особливо у голкошкірих, які використовують в якості фільтруючого інструменту систему амбулакральних ніжок.

До активних фільтраторів відносяться тварини, які самі проганяють воду крізь апарат, що відціджує. Серед риб – активних фільтраторів можна назвати китову акулу, атлантичного оселедця, каспійського пузанка, товстолобика, тують та багато інших, що фільтрують їжу за допомогою зябрового апарата. З нижчих хордових досить досконалий фільтрувальний апарат в апендикулярій.

Дуже численні фільтратори серед ракоподібних. У гіллястовусих рачків фільтруючий апарат працює подібно насосу. Грудні ніжки ритмічними ударами попереду назад створюють токи води усередині стулок раковини, і принесені їм харчові частинки відфільтровуються на гребінцях з тонких щетинок, якими озброєні передні кінцівки. Після цього відфільтровані частинки попадають у черевний жолобок і просуваються до ротового отвору. Успішність роботи фільтраційного механізму у гіллястовусих рачків сильно залежить від здатності до його очищення, в якій значну роль грає постабдомен. Форми, що мають більш досконалий механізм очищення, можуть харчуватися в більш густих суспензіях. Завдяки тому що в прибережній зоні умови харчування різноманітніше, рачки, що живуть тут, мають більшу варіабельність морфофункціональних типів добування їжі, ніж форми відкритої пелагіалі. Фільтраційне харчування характерно для багатьох веслоногих рачків. У цих форм швидко вібрація других антен і мандибулярних пальп створює складні кругові струми води, спрямовані попереду назад і в сторони; разом з водою в колоротовий простір попадають харчові частинки. Кращі розміри частинок, доступних до захоплення, лежать у межах 4–20 мкм. Багато листоногих рачків і мізид для підвищення ефективності фільтрації пристосувалися до періодичних змучувань ґрунту з наступним відціджуванням утвореної суспензії. Оскільки в поверхневому шарі ґрунту міститься велика кількість ОР, зокрема бактерій, змучування мулу створює додаткові можливості для харчування фільтраторів. Бокоплави використовують змучування ґрунту, що викликається набіганням хвиль на берег. При спаді хвилі вони висувають із ґрунту гнатоходи й кінцівки голови, відфільтровуючи за їхньою допомогою харчовий матеріал з води.

Надзвичайно високої досконалості досягає фільтрація, що комбінується із седиментацією, у двостулкових молюсків. Вода під час проходження через мантийну порожнину майже цілком звільняється від зваженого в ній матеріалу головним чином за рахунок осідання його на поверхні зябер та інших частин тіла. Зсіданню сприяє рясне відділення молюсками слизу, що коагулює суспензію. Осілий харчовий матеріал просувається війками епітелію до ротового отвору, а частки, що не мають харчової цінності, збираються в грудочки й викидаються у вигляді так званих *псевдофекалій*. Деякі хробаки будують у ґрунті U-подібні будиночки, плетуть усередині них із секрету параподіальних залоз дрібночарункову лійку й потім хвилеподібним рухом тіла женуть воду

через трубку. Части, принесені водою, відціднують сітчастою лійкою. Коли лійка наповниться фільтратом, він поїдається разом із сіткою, після чого плететься нова лійка. Подібним чином відфільтровують їжу багато личинок комарів-хірономід. З інших комах досить досконалий фільтрувальний апарат мають личинки комарів *Culex* і *Anopheles*. За допомогою щіток верхньої губи вони створюють токовище води, з якого харчові частинки відфільтровуються численними волосками, що сидять на ротових придатках. Непридатні для споживання частинки личинки відкидають спеціальними рухами. Фільтрація як засіб харчування відрізняється великою економічністю в сенсі енергетичних витрат. Часто фільтрація служить одночасно для харчування й дихання.

10.2.3 Седиментація

Осадження харчової суспензії спостерігається в багатьох найпростіших, губок, коловерток, деяких личинок комах. Серед найпростіших так живляться багато інфузорій і флагелат. Рухом війок інфузорії створюють вир у формі лійки, зверненою вузькою частиною до цитостому. Зважені частинки осідають в нижній частині лійки, де руху майже немає. Осіданню сприяє клейкість цитоплазми, з якою стикаються зважені у воді частинки. Винятково за рахунок седиментації харчового матеріалу живуть губки. По численних каналах вода надходить у джгутикові камери, і тут відбувається осідання зважених частинок на вільні поверхні коміркових клітин. У коловерток їжа зсідається токовищем води, що створюється ротовим апаратом. Багато сидячих хробаків, моховинки, плечоногі осаджують харчову суспензію рухом щупалець. У морських лілій, деяких морських їжаків і більшості гідроїдів харчовий матеріал осідає на нерухому ловчу мережу (щупальця, промені), звідки він за допомогою війок пересувається до ротового отвору.

10.2.4 Пасіння

Пасіння на скупченнях рослинної їжі спостерігаються головним чином у деяких молюсків, голкошкірих, риб і черепах. Прибережні черевоногі молюски пасуться на великих червоних і бурих водоростях, деякі харчуються вищими рослинами. Серед ракоподібних поїдають водорості і вищі водні рослини ізоподи й амфіподи. Серед комах деякі жуки охоче поїдають такі квіткові рослини, як лепешняк, кушир, частуху й валісерію. Пасеться на водних макрофітах і придонних мохах білий амур.

Пасіння за рахунок виїдання прикріплених або малорухомих тварин звичайні у деяких молюсків, голкошкірих, ракоподібних, хробаків і риб. На скупченнях устриць пасуться деякі хижі черевоногі молюски й голкошкірі, наприклад рапана, морські зірки. Деякі рачки тримаються на

гідроїдах, гідранти яких об'їдають, на поліпах також пасуться молюски, хробаки. Риби можуть пастися на скупченнях молюсків, голкошкірих, коралів та інших малорухомих організмів.

10.2.5 Полювання

Полювання здійснюється або активним переслідуванням жертви, або її підстеріганням, відповідно до чого, серед хижаків розрізняють мисливців і засідників. Представники мисливців – кашалоти, акули, кальмари, хижі ракоподібні, личинки багатьох комах. Підстерігають жертву багато прикріплених кишковопорожнинних, риби, що зариваються в ґрунт, восьминоги, що сидять на скелях. Деякі засідники підманюють до себе здобич (морський чорт, чорноморський звіддар). В одних випадках хижаки поїдають попередньо знерухомлену жертву, вбиваючи або оглушаючи її, в інших – здобич поїдається без попереднього пригнічення її активності. Сонцевики й радіолярії знерухомлюють жертву дотиком аксоподій, сукторії – впливом смоктальних трубочок, кишковопорожнинні – стрікаючими клітинами. Уводять отруту в жертву, придушуючи її опір, личинки деяких жуків, багато клопів, а особливо декотрі восьминоги. Кит-горбач часто вистрибує з води й, ударяючись об неї при падінні, оглушає дрібну рибу, що потім з'їдає. Акула-лисиця глушить рибу ударами хвоста по воді. Багато риб убивають здобич розрядами електричного струму. У головній частині скату *Torpedo* (про якого ще згадував Аристотель) знаходяться 2 електричних органи, що утворюють батарею з напругою до 220 вольт, яка може давати до 150 розрядів за секунду протягом чверті хвилини. Після цього електроенергія виснажується, і риба має відпочити для її відновлення. Електричні вугри можуть давати розряди напругою до 300 – 600 вольт.

10.3 Спектри харчування й харчова елективність

Під *спектром харчування* розуміється компонентний склад їжі, що, з одного боку, характеризується певними асортиментами споживаних кормів, а з іншого боку – їх кількісною пропорцією. Спектри харчування тварин досить мінливі, визначаючись зміною харчових потреб зростаючих організмів, а також мінливістю кормової бази в часі й просторі. Відповідно до цього розрізняють вікові, локальні, сезонні та інші зміни спектрів харчування. У всіх випадках тварини проявляють *харчову елективність*, або вибірковість, відносно кормових об'єктів, які виявляються представленими в їжі в іншій пропорції, ніж у кормовій базі. З одного боку, елективність визначається харчовою цінністю кормових об'єктів, з іншого боку – ступенем їхньої доступності й харчовою активністю споживача.

10.3.1 Спектри харчування

По ступеню різноманітності споживаної їжі серед гідробіонтів розрізняють *еврифагів (поліфагів)*, що харчуються багатьма об'єктами, і *стенофагів*, що живуть за рахунок невеликих асортиментів кормів. При стенофагії харчування є більш спеціалізованим і тому більш економічним в сенсі засвоєння кормів та енерговитрат на їхнє видобування. З розширенням спектра харчування за рахунок споживання екологічно різних харчових об'єктів ККД їхньої утилізації знижується. Разом з тим стенофагія може вироблятися тільки в умовах високої стабільності кормової бази і тому більш властива для тварин з коротким життєвим циклом, харчування яких не залежить від сезонних змін трофічних ситуацій. Серед тварин з тривалим життєвим циклом стенофагія частіше зустрічається у водоймах низьких широт, де кормова база більш стала. Така картина, зокрема, спостерігається у риб. Залежно від того, яка їжа має в житті гідробіонтів найбільше значення, серед них розрізняють *грунтоїдів, детритофагів, зоофагів і фітозоофагів*. За значенням у харчуванні розрізняють їжу *основну*, якою переважно наповнений кишечник, *другорядну*, що зустрічається постійно, але в невеликій кількості, і *випадкову*, що поїдається рідко й у малих кількостях. Для більш точної характеристики спектру харчування встановлюється склад корму й кількісне значення окремих об'єктів, виражене частотою їхньої зустрічальності, чисельністю або вагою. Останній показник дає найкраще уявлення про значення тих або інших об'єктів у їжі й тому використовується найчастіше. Спектр харчування може повністю змінюватися в онтогенезі. Наприклад, пелагічні личинки донних тварин в основному харчуються фітопланктоном, а дорослі організми, як правило, – детритом і різними представниками бентосу. Личинки білого товстолоба спочатку живуть за рахунок зоопланктону, а потім переходять на фітопланктон, яким харчуються й дорослі риби. Як правило, асортименти кормів, споживаних дорослими особинами, ширше, ніж у молоді, і розширення спектра харчування – одна з розповсюджених адаптації до підвищення забезпеченості їжею особин виду. У деяких випадках спектр харчування з віком звужується, коли організм переходить зі споживання багатьох об'єктів на харчування одним, але наявним у більших кількостях, так що забезпеченість виду їжею з віком знов-таки підвищується. Досить істотні локальні розходження в спектрах харчування. Багато зоопланктерів у високих широтах харчуються майже винятково діатомовими, а із просуванням до екватора все більше значення в їхній їжі здобувають динофітові водорості. У білих товстолобів у ставках вміст кишечників в основному складається із синьо-зелених, а в ріках – з діатомових і зелених водоростей. З коливаннями стану кормової бази й умов добування їжі

пов'язані добові й сезонні зміни спектрів харчування. В основному добові зміни в характері харчування пов'язані з переміщенням кормових організмів, а також зміною умов їхнього виявлення й оволодіння ними. Сезонні зміни спектрів харчування визначаються, головним чином, змінами в кормовій базі: зміною видового складу водоростей, періодичністю в розвитку різних груп зоопланктону, вильотами комах та ін. Звичайно, вони складно сполучаються з онтогенетичними змінами в харчуванні й можуть залежати від різних сезонних явищ у водоймі (настання періодів штормів, дощів та ін.).

10.3.2 Харчова елективність

Вибірковість харчування добре простежується в гідробіонтів, починаючи з найпростіших і закінчуючи ссавцями, причому спостерігаються у тварин, що захоплюють харчові об'єкти як диференційовано, так і недиференційовано. Серед найпростіших найбільш вивчені у відношенні вибірковості їжі інфузорії. Коли їм дається суміш однорозмірних їстівних та неїстівних частинок (наприклад, дріжджі й активоване вугілля), то можна побачити, що споживаються переважно перші. У губок пори звичайно оточені клітинами, здатними скорочуватися й замикати отвори, коли токовище води приносить небажані речовини. У кишковопорожнинних щупальці виявляють смакові розходження після дотику до їжі. Якщо актиніям дати фільтрувальний папір, то спочатку тварини схоплюють і проковтують його. При повторних дачах папір схоплюється, але потім відкидається. У хробаків, що харчуються ґрунтом, харчова вибірковість проявляється в його захопленні з більш поверхневих шарів, де концентрація ОР вище. Хробаки, що відціджують сестон, виганяють із фільтраційної системи воду з непридатними по величині або якості частинками, після чого припиняють фільтрацію, доки харчова ситуація не зміниться на кращу. Харчова елективність молюсків, насамперед, проявляється у виборі способу харчування, що забезпечує найбільший трофічний ефект. Молоски-фільтратори сортують частинки, відкидаючи непридатні, а якщо їх у сестоні занадто багато – замикають сифон і припиняють харчування. Високу харчову елективність мають нижчі ракоподібні-фільтратори. Всі вони відносно мало використовують синьо-зелені водорості. Вибірковість їхнього харчування проявляється не тільки відносно харчової якості об'єктів, але й стосовно до їхнього розміру. Наприклад, веслоногі рачки переважно поїдають харчові об'єкти розміром 4–40 мкм, гіллястовусі – розміром 20–30 мкм. Досить висока харчова елективність і у вищих раків. Серед личинок комах вибірковість спостерігається як у форм, що добувають їжу недиференційовано, так і в тих, що харчуються шляхом індивідуалізованого захоплення жертви. Високий ступінь елективності виявляють голкошкірі при хижому

харчуванні, фільтрації й збиранні корму. Наприклад, морські зірки переважно виїдають дрібних молюсків і неохоче – великих, які, замикаючи стулки, протистоять переварюванню кілька діб. Морські їжаки, що заковтують ґрунт, вибирають ті його ділянки, де більший вміст ОР. Їжаки-фільтратори містять у своїх кишечниках значно менше мінеральної суспензії, ніж її було б у випадку безвибіркового споживання сестону. Особливо досконала харчова елективність хордових, зокрема хребетних тварин, в який би спосіб вони не харчувалися.

З наведених прикладів можна бачити, що елективність харчування в одних випадках забезпечується здатністю тварин до оцінки й диференційованого захоплення різних об'єктів, а в інших – вибором місця й часу, при яких можливість споживання потрібного корму при недиференційованому захопленні їжі виявляються найбільшою. Що стосується причин вибірковості, то воно може диктуватися харчовими якостями об'єктів, їхньою доступністю, достатком (концентрацією), низькими енерговитратами на їх добування та ін. У всіх випадках харчова елективність відбиває систему адаптації, спрямованих на оптимізацію процесів забезпечення організмів необхідною кількістю харчового матеріалу відповідної якості.

10.4 Інтенсивність харчування й засвоєння їжі

Звичайно під *інтенсивністю харчування* гідробіонтів розуміється кількість (вага) їжі, споживаної за одиницю часу, віднесена до ваги споживача. Мірою споживання їжі прийнято вважати величину *добового раціону*, тобто кількість корму, що поїдається твариною протягом доби. Деяку уяву про інтенсивність харчування гідробіонтів дає їх *нагодованість*, що характеризується *індексом наповнення кишечників*, під яким розуміється відношення ваги їжі, що міститься в травному тракті, до ваги всього організму. Якщо інтенсивність харчування оцінювати кількістю споживаного корму, зміст цього поняття може зовсім перекручуватися. Наприклад, тварини, що використовують малопоживний корм, але заковтують його у великій кількості, повинні вважатися тими, що годуються інтенсивніше тих, які, споживаючи більш поживний корм, з'їдають його менше. Інтенсивність харчування гідробіонтів-хижаків при такому розгляді повинна виявитися нижче, ніж у детритофагів і фітофагів. Навряд чи можна говорити, що інтенсивність харчування білих товстолобів з віком підвищується, хоча личинки цієї риби, що харчуються зоопланктоном, споживають корму відносно менше, ніж дорослі, які використовують фітопланктон, що засвоюється лише на 30–40%. Подібний ефект спостерігається й при оцінці інтенсивності харчування безхребетних – фітопланктофагів, коли у водоймах різко змінюється склад водоростей, зокрема діатомові заміщаються вдвічі більш поживними зеленими.

Кількість споживаного корму лише якоюсь мірою характеризує інтенсивність харчування. Якщо даний гідробіонт, харчуючись тим же самим кормом, починає поїдати його в іншій кількості, можна говорити про відповідну зміну інтенсивності харчування. У такому ж порівняльному плані можна використовувати дані про раціон різних гідробіонтів, що харчуються подібним кормом. В абсолютному вираженні кількість корму, споживана в одиницю часу на одиницю ваги тварини, характеризує не інтенсивність харчування, а тільки темп сприйняття їжі, швидкість її пропущення через кишечник, здатність «переробляти» в одиницю часу ту або іншу кількість «харчової сировини» певної якості.

Більш точна характеристика інтенсивності харчування може бути отримана, якщо враховувати масу не всього з'їденого корму, а тільки поживної речовини, що міститься в ньому, або його енергоємність. Отримані величини, віднесені до їхніх значень в організмі-споживачі, характеризують темп залучення харчових речовин в метаболічні процеси. Якщо ступінь засвоєння корму в порівнюваних особин одного або різних видів подібна, темп залучення харчових речовин в метаболізм досить точно характеризує співвідношення в інтенсивності їхнього харчування. Для знаходження інтенсивності асиміляції їжі, мабуть, треба знати величину споживання останньої, її хімічний склад, ступінь засвоєння, а також вміст різних речовин у самому організмі-споживачі.

Інтенсивність харчування неоднакова у різних гідробіонтів і піддана помітним коливанням у часі. Нерідко простежується певна ритміка в зміні інтенсивності харчування з ясно вираженим чергуванням мінімумів і максимумів споживання їжі протягом доби або інших відрізків часу. Засвоюваність їжі, з одного боку, визначається фізіологічними особливостями гідробіонтів, а з іншого боку – її складом і умовами харчування.

10.4.1 Інтенсивність споживання їжі

Величина добового раціону може бути визначена безпосереднім обліком з'їдених кормів, по зміні концентрації їжі в присутності тварин, шляхом реконструкції ваги спожитих організмів по їхнім неперетравленим решткам, по кількості нейтральної речовини, що підмішується в їжу й виявляється у фекаліях, і деякими іншими способами. Кількість корму, що поїдається, насамперед, залежить від видових особливостей тварини. Значною мірою величина раціону визначається харчовою цінністю кормів, характерних для тих або інших видів тварин. Особливо великий харчовий раціон у ґрунтоїдних форм, що досягає іноді декількох тисяч відсотків від ваги тіла. У фітофагів харчовий індекс виражається десятками й сотнями відсотків, у м'ясоїдних – одиницями й десятками. Величина харчового раціону закономірно знижується з віком (масою) тварин, і іноді описується

рівнянням: $R=pW^n$, де R – раціон, W – маса в г, p і n – параметри, що залежать від видової приналежності тварин і умов харчування. Інтенсивність споживання корму може залежати від фізіологічних станів організму, наприклад тривалості голодування, або в період розмноження. Помітно залежить величина раціону від якості корму, що поїдається. Інтенсивність харчування зростає, коли корму є удосталь. З підвищенням концентрації корму до якихось граничних значень величина його споживання часто стабілізується («межа трофічного насичення»).

Добові раціони в умовах достатку їжі перевищують вагу самих тварин, і енергія, що міститься в спожитій їжі, значно перевищує ту, котра витрачається організмами в процесі життєдіяльності. Це явище одержало назву *надлишкового харчування* і, на думку ряду авторів, має важливе трофологічне значення. Для його характеристики використовується індекс надмірності, під яким розуміється відношення енергії, що міститься в спожитому за добу кормі, до тої, яка витрачається за цей час на забезпечення всіх обмінних процесів. Великий вплив на інтенсивність харчування здійснює температура. З її підвищенням до певних величин споживання корма зростає, а потім знову знижується. Температурний оптимум залежить від виду тварин, їхнього віку (розміру), сезону року й деяких інших факторів.

10.4.2 Засвоєння їжі

Ступінь засвоєння їжі залежить від її властивості, величини добового раціону, умов, у яких відбувається харчування (температура та ін.), а також від видових особливостей тварин. Зовсім не перетравлюючись, можуть проходити через кишечники тварин багато водоростей, цисти, інші спочиваючі стадії. Виходять неперетравленими разом із фекаліями, наприклад, майже всі дрібні зелені й синьо-зелені водорості, такі, як *Scenedesmus* або *Cosmarium*, після заковтування їх рачками-циклопами. Засвоюваність рослинної їжі й детриту звичайно помітно нижче, ніж тваринної. Бактеріальна їжа засвоюється на 60–80%, у подібному ступені засвоюється й детрит. Як правило, дуже слабо засвоюється органічна речовина ґрунту (близько 8%). Здатність до перетравлення їжі в багатьох гідробіонтів знижується зі зростанням концентрації корму й величини добового раціону. Особливо це характерно для «автоматичних фільтратів», які слабо регулюють величину раціонів. Наприклад, у дафній та інших вгіллястовусих рачків робота кінцівок, що одночасно забезпечує харчування й дихання, відбувається безупинно, а добові раціони в умовах високої концентрації корми стають у край високими (надлишкове харчування). Це супроводжується різким зниженням засвоюваності корму (у кілька разів); у рачків-хапачів, що регулюють величину добового раціону, його зростання істотним зниженням засвоюваності їжі не

супроводжується. Частками відсотка може виражатися засвоюваність їжі в деяких копепод, коли їхній раціон під час спалахів планктону зростає в 50–70 разів. Викидання фекалій з великою кількістю незасвоєної органічної речовини має величезне трофодинамічне значення, тому що сприяє підвищенню оборотності біогенів у воді. Звичайно зі збільшенням розміру тварин засвоєння корму знижується, але у багатьох риб спостерігається зворотна картина: молодь щуки й осетра, наприклад, засвоює їжу приблизно в 1,5 рази гірше дорослих особин.

10.4.3 Ритми харчування

У багатьох гідробіонтів інтенсивність харчування регулярно змінюється в часі, відбиваючи періодичність виникнення сприятливих харчових ситуацій або закономірні коливання потреб у їжі. Умови харчування періодично змінюються у зв'язку із чергуванням припливів і відливів, дня й ночі, сезонів року. Періодична зміна харчових потреб в організмів виникає в результаті циклічного повторення в онтогенезі тих або інших фізіологічних станів (розростання гонад, періоди розмноження, народження молоді та ін.). Зміна інтенсивності харчування, пов'язана із чергуванням припливів і відливів, характерна для ряду літоральних тварин. Добова ритмічність, пов'язана із чергуванням дня й ночі, властива багатьом ракоподібним, моллюскам, голкошкірим, риbam. Перерва в харчуванні характерна для величезної кількості планктонних організмів під час здійснення ними добових вертикальних міграцій. У зв'язку зі зниженням температури в зимовий час послабляється або повністю припиняється харчування в багатьох ракоподібних, риб і інших тварин, що мігрують після нагулу на місця зимівлі. У ще більшому ступені сезонні зміни інтенсивності харчування визначаються періодичністю появи в кормовій базі тих або інших об'єктів. Зовсім припиняють харчування під час нересту багато риб, наприклад далекосхідні лососі. Офіури й морські зірки на місяць і більше перестають харчуватися у період дозрівання полових продуктів, тому що гонади, коли розростаються відтискують шлунок убік. Самки восьминогів тривалий час обходяться без їжі, охороняючи кладки яєць. Дуже багато ракоподібних не можуть харчуватися якийсь час після линьки, доки не затвердіють їхні покриви й ротові органи.

Питання для самостійного вивчення

1. Охарактеризуйте типи живлення гідробіонтів.
2. Кормові ресурси, кормова база, кормність та забезпеченість їжею.
3. Способи здобування їжі.
4. Спектри харчування та харчова елективність.

5. Інтенсивність харчування та засвоєння їжі. Ритми харчування.

11 ПОПУЛЯЦІЇ ГІДРОБІОНТІВ

Під *популяцією* розуміється група особин одного виду, що займає певний простір, має складну структуру та всі необхідні властивості для підтримки своєї чисельності й здатність адекватно реагувати на зміни зовнішніх умов, тобто є саморегулюючою системою надорганізмального рівня організації життя. Популяція – елементарна форма існування виду в тих або інших конкретних умовах. Сукупність взаємодіючих одна з одною популяцій, якими представлений вид, вичерпує всі його властивості. Саме існування популяцій як відкритих систем можливо лише в єдності з абіотичним оточенням і всіма компонентами біоценозу, частиною якого вони є.

Існування різних популяцій в межах виду відбиває екологічну неоднорідність ареалу останньої й додаткові можливості освоєння життєвих ресурсів за рахунок адаптації окремих популяцій до локальних особливостей середовища.

У ряді випадків дуже важко або неможливо виявити існування окремих популяцій у багатьох видів планктонних і нейстонних організмів. Перенесення течіями на великі відстані, особливо в морях і ріках, виключає існування багатьох планктонів і нейстонів у постійних географічних координатах, веде до інтенсивного перемішування особин в межах ареалу виду й перешкоджає утворенню самостійних популяцій. Подібне значення має перенесення планктонів, а також їхніх зачатків через повітря й тваринами з однієї водойми в іншу. У зв'язку з відсутністю в межах виду локальних популяцій у багатьох планктонів немає й географічної мінливості. Іноді серед гідробіонтів зустрічаються сукупності особин одного виду, що не відтворюють себе, і існують тривалий час у даному біотопі за рахунок надходження нових особин ззовні. Такі сукупності являють собою *псевдопопуляції*. Популяції, які відтворюють себе лише частково і якоюсь мірою існують за рахунок імміграції особин, називаються *залежними*; до *незалежних* популяцій відносяться ті, які повністю відтворюють себе, а в окремих випадках забезпечують поповнення залежних популяцій і псевдопопуляцій.

Складаючись із організмів, популяції як біологічні системи характеризуються новими якостями, що не впливають безпосередньо із властивостей окремих особин. До них належать: *величина популяцій, щільність, дисперсія, статева й вікова структура, міжорганізмальні взаємодії, народжуваність, ріст чисельності й біомаси, смертність* і деякі інші.

Параметричні характеристики цих якостей пристосовано змінюються (у діапазоні видових можливостей) відповідно до періодичної або

епізодичної зміни умов існування, забезпечуючи в остаточному підсумку саморозвиток системи в напрямку максимізації її ролі в біосфері, процесах еволюції останньої.

З окремих перерахованих властивостей популяцій особливе значення для людини має відтворення ними своєї біомаси, тобто утворення ОР у формі тих або інших організмів. Ця властивість називається *біологічною продуктивністю популяцій*, а утворена ними органічна речовина – *біологічною продукцією*. Залежно від того, у яких організмах продукується ОР, біологічна продукція популяцій може мати для людини зовсім різне практичне значення. Темп продукування ОР залежить як від специфічних особливостей самої популяції, так і від умов її існування.

Інший прояв життєдіяльності популяцій, що має величезне практичне значення для людини, полягає у формуванні якості води, зокрема питної. Мінералізуючи ОР, руйнуючи токсичні сполуки, освітлюючи воду в процесі фільтрації, насичуючи її киснем і різними біологічно активними речовинами, популяції гідробіонтів виконують роботу, масштаб і спрямованість якої мають першорядне значення для водопостачання й водокористування.

Хоча кожна із властивостей популяцій оцінюється середніми статистичними величинами зі значним розсіюванням значень окремих параметрів, кожна популяція унікальна за своїм екологічним виглядом. Як всі властивості організмів виробилися в процесі еволюції, і мають адаптивне значення, так і всі параметри популяцій історично виробилися в якості пристосувальних до існування в тих або інших конкретних умовах. У цьому аспекті і варто оцінювати всі особливості популяцій і їхні реакції на ті або інші зовнішні впливи.

Пристосувальні можливості популяцій незмірно вище, ніж в утворюючих її окремих особин. В умовах підвищеної смертності в популяції виникає сигнал «нас стає занадто мало», що приводить до кардинальних змін фізіології всіх членів популяції і її структур, спрямованих до єдиної мети: мобілізувати всі екологічні резерви в інтересах самозбереження. У зворотному випадку формується сигнал «нас стає занадто багато», і популяція включає адаптації, що попереджають розвиток небезпечного для неї процесу. Наприклад, частина особин стає канібалами, попереджаючи цим загибель всієї популяції від голоду.

11.1 Структура популяцій

Популяція не є гомогенною за якістю складових її елементів (організмів) і їхньому розподілу в просторі. Утворюючі популяцію особини розрізняються за віком, статтю, статевою зрілістю та іншим біологічним показникам, причому співвідношення груп різного стану активно підтримується й регулюється відповідними гомеостатичними

механізмами. Тому можна говорити про *вікову, статеву, генеративну* або іншу структуру популяції стосовно до її якісного складу. Крім цього, структура популяцій характеризується їхньою *величиною, щільністю (концентрацією)* і особливостями розміщення в просторі (*хорологічною структурою*). Надзвичайно характерна й біологічно важлива морфофізіологічна різноякісність особин одного віку й статі в кожний з моментів існування популяцій. Всі параметри структури динамічні, контролюються системою й забезпечують кожним конкретним станом оптимальний варіант стану популяцій в цілому стосовно до мінливих умов середовища.

11.1.1 Величина й щільність

Величина популяцій визначається числом і сумарною масою (біомасою) утворюючих її особин безвідносно до величини займаного ними простору. В одних випадках популяції мають величезну чисельність і порівняно малу біомасу (бактерії, водорості, найпростіші), в інших спостерігається інша картина (великі молюски, риби, ссавці). Співвідношення між чисельністю й біомасою популяції – одна з її характерних ознак. Навіть популяції одного виду, що живуть у різних водоймах або їхніх окремих ділянках, іноді значно відрізняються між собою за співвідношенням між чисельністю й біомасою особин, що знов-таки характеризує стан популяції.

Украй різна величина популяцій даного виду в окремих водоймах або їхніх ділянках. Як правило, популяції гідробіонтів, що живуть у водоймах або їхніх ділянках з великою акваторією, чисельніше, тому що мають більше життєвих ресурсів. Зі збільшенням популяцій змінюються їхні якості, зокрема стійкість існування й здатність розширювати свій ареал. Чим більше особин у популяції, тим багатше її генофонд і ширше діапазон кожного фактора, у межах якого можуть існувати ті або інші особини. Тому різкі зміни середовища, зазвичай легше витримуються великою популяцією. Частина її особин, що опинились за межами своєї екологічної валентності, гине, але інші, з іншими параметрами толерантності, виживають і популяція зберігається. Характерно, що в низьких широтах, де умови існування стабільніше, популяції менш численні, ніж у помірних і полярних зонах. Можливо, що саме завдяки своїй нечисленності популяції гідробіонтів, що живуть у тропічних морях, легше проникають у континентальні водойми, ніж високоширотні форми. Останні адаптовані до існування в великих популяціях і тому не можуть проникати у водойми, недостатні для підтримки кількості особин на необхідному високому рівні.

Досить характерним параметром стану популяцій є її щільність, під якою розуміється відношення кількості організмів до одиниці займаного

ними двох- або тривимірного простору. Кількість організмів може бути виражена числом особин, їхньою біомасою або в енергетичних одиницях (наприклад, у калоріях). Найбільш повне уявлення про щільність популяції дає характеристика її всіма перерахованими показниками, тому що кожний з них відбиває лише одну з багатьох сторін розглянутого явища. *Численність* особин добре характеризує їхню середню віддаленість один від одного, *біомаса* – концентрацію живої речовини, *калорійність* – кількість зв'язаної в організмах енергії.

Щільність популяції пов'язана з величиною її сумарного обміну, віднесеного до одиниці займаного простору. Зі зменшенням розміру організмів інтенсивність їхнього обміну зростає. Тому чим вони дрібніше, тим при меншій їхній загальній біомасі досягається певна величина сумарного метаболізму, що грає ту або іншу роль в обмеженні щільності популяцій. У природних умовах, коли роль метаболітів не є пригнічуючим фактором, може спостерігатися зворотна картина, тобто максимально можлива біомаса виду тим більше, чим менше розмір особин. Щільність популяції являє собою один з найважливіших параметрів її існування. Від щільності залежать дихання, живлення, розмноження й багато інших функцій окремих особин популяції.

Надмірна щільність популяції погіршує умови її існування, знижуючи забезпеченість особин їжею й іншими ресурсами. Негативно впливає на популяцію й недостатня її щільність, що ускладнює пошук особин протилежної статі, створення потрібної концентрації статевих продуктів у воді під час розмноження, вироблення захисних властивостей популяції та ін. Для кожного виду існує оптимальна щільність популяцій, що разом із тим варіює залежно від конкретних умов середовища, тобто є адаптивною ознакою.

Є ряд механізмів підтримки щільності популяцій на потрібному рівні. Головний з них – саморегуляція чисельності за принципом зворотного зв'язка з кількістю обмежених життєвих ресурсів, зокрема їжі. Коли їжі стає менше, темп росту особин знижується, смертність зростає, статева зрілість настає пізніше, поповнення популяції знижується й щільність її падає. Поліпшення умов існування супроводжується змінами протилежного характеру, і щільність популяцій зростає до певної межі, перевищення якої знову веде до зменшення концентрації особин.

Часто регуляція щільності забезпечується зміною темпу розмноження. У дуже багатьох тварин з підвищенням щільності популяцій плідність знижується, а зі зниженням – зростає. Нерідко в ущільнених популяціях спостерігається зрушення в співвідношенні статей у бік зниження кількості самок. Це знов-таки веде до падіння темпу розмноження й зниженню щільності популяції. Іноді остання регулюється за рахунок *канібалізму*.

Зі збільшенням щільності популяції все частіше й більш масовою стає еміграція особин внаслідок активних і пасивних переміщень. У малорухомих бентичних форм спостерігається підйом особин у товщу води й перенесення течіями іноді на дуже більші відстані. Періодично піднімаються в товщу води й зносяться за течією багато представників річкового бентосу. У стоячих водоймах субстрати, занурені в товщу води, уже через кілька днів заселяються донними організмами, що мігрують у товщу води. З підвищенням щільності популяції спливання донних тварин відбувається інтенсивніше. Зайве збільшення щільності в популяціях багатьох донних тварин, особливо морських, попереджається утворенням пелагічних личинок, що тривалий час перебувають у товщі води і переносяться течіями іноді на сотні й тисячі кілометрів. Це особливо характерно для малорухомих молюсків, голкошкірих і прикріплених форм (вусоногих раків, коралів, морських лілій та ін.).

Один з важливих механізмів регуляції щільності популяції – виділення метаболітів, що впливають на розвиток особин. Показано, що метаболіти не просто пригнічують або стимулюють розвиток, але також регулюють розмірну структуру популяції гідробіонтів.

У найсильнішій мірі щільність популяції гідробіонтів, особливо бактерій, водоростей і безхребетних, залежить від виїдання їх іншими організмами. З підвищенням щільності популяції перерахованих груп гідробіонтів зростає кормова цінність утворених ними пасовищ і відповідно збільшується приплив споживачів, що знижують концентрацію організмів, що поїдаються. Відхід споживачів із збіднілих пасовищ створює сприятливі умови для підвищення щільності популяції кормових організмів. Подібний чином регулюється система паразит – хазяїн. Чим вище чисельність особин і більше їх взаємний контакт, тим легше здійснюється циркуляція паразитів і тем сильніше вони впливають на чисельність хазяїв. Щільність популяції промислових гідробіонтів у багатьох випадках визначається інтенсивністю їхнього вилову.

11.1.2 Хорологічна структура

У просторі, що займає популяція, розподіл особин може бути *невпорядкованим, одноманітним і плямистим*. Невпорядкований, або *випадковий* розподіл – це випадок, коли ймовірність зустріти особину в кожній із частин ареалу однакова. Такий тип розподілу зустрічається порівняно рідко і, зокрема, характерний для споживачів детриту, коли його вміст у ґрунті різних ділянок більш-менш однаковий. Значно частіше в популяціях спостерігається одноманітний розподіл особин, що виникає при однорідності оточення й гострій конкуренції або антагонізмі між організмами. Розосереджуючись, особини проявляють свою активність на деякій площі. Якщо ця площа захищається організмом від вторгнення

інших особин, вона називається «територією», а саме володіння нею – територіальністю. Територіальність, що являє собою впорядкування використання місць перебування, найбільш часто спостерігається в бентичних форм, особливо у вищих раків, молюсків, голкошкірих.

Найбільш характерний для гідробіонтів плямистий розподіл, що у свою чергу може бути *невпорядковано-купчастим*, *одноманітно-купчастим* і *агрегатно-купчастим*. У першому випадку особини в плямі розташовуються випадково, у другому – на подібних відстанях одна від одної й у третьому – групами. Плямистий розподіл має місце, якщо умови середовища, найбільш сприятливі для існування особин, розподілені мозаїчно, що найчастіше і спостерігається у водоймах, особливо в бенталі. Характер розподілу організмів у плямах в основному визначається взаєминами між особинами.

Нерідко в межах однієї популяції виникають різні скупчення й угруповання особин. Вони утворюються відповідно до принципу *біологіки*, під якою в біоніці розуміється певна організація біологічних елементів, що дозволяє їхньої сукупності робити те, чого кожний з них не міг би зробити окремо. Знаходження в групах у певній мірі не вигідно особинам (посилення конкуренції та ін.), але переваги домінують над негативними моментами, і тому утворення скупчень підвищує життєздатність популяції в цілому. В групах нерідко спостерігається зниження смертності при нападі хижаків або погіршенні абіотичних умов (кондиціонування середовища). Наприклад, при спільному утриманні риби витримують більші дози токсикантів, шкідлива дія яких нейтралізується виділенням значних кількостей слизу та інших екскретів. Перебуваючи в зграї, гідробіонти успішніше обороняються від хижаків і ефективніше нападають на жертву. Зазвичай об'єднання в групи буває тимчасовим, а ступінь агрегації особин маневрово змінюється відповідно до тактики існування популяції.

11.1.3 Вікова структура

Співвідношення в популяції особин різного віку, яке є пристосувальною властивістю видів, змінюється залежно від стану середовища. У сприятливих умовах, коли спостерігається приріст популяції, для неї характерна відносно висока чисельність молодих особин. У популяціях, величина яких не змінюється, відносна кількість молоді нижче й ще менше вона в популяціях, які скорочуються внаслідок падіння народжуваності. Для одних видів характерна багатовікова структура, інші представлені організмами з короткими життєвими циклами. Ці розходження не випадкові. Наприклад, для риб (і це справедливо у відношенні багатьох інших водних тварин) багатовікова структура відбиває пристосованість популяції до стійкої кормової бази,

слабкому знищенню дорослих особин і лабільних умов відтворення; тварини з коротким життєвим циклом адаптовані до протилежних умов. Вікова структура популяції пристосовано перебудовується як самоналагоджувальна система через зміну темпу росту, дозрівання й тривалості життя.

Вікова структура популяції циклічно змінюється, коли утворення нових *генерацій* (поколінь) носить періодичний характер, як це спостерігається в переважній більшості випадків. У багатьох водоростей нові клітини утворюються переважно вдень, тому їхньої популяції в цей час доби містять більше молодих особин, ніж уночі. У популяціях організмів з більш тривалим життєвим циклом, періодичність поповнення може визначатися фазами місяця, і тоді вікова структура перебудовується кожні 14 або 28 днів, хоча деякі зовнішні умови, наприклад шторми, можуть порушувати подібну ритміку. Укraj характерні для популяцій гідробіонтів сезонні зміни вікової структури. Наприклад, навесні в прісних водоймах з'являється величезна кількість молоді комах, хробаків, риб, молюсків і інших тварин, які узимку представлені більш старшими віковими групами.

В морях періодичне омолодження популяцій за рахунок відродження молоді носить масовий характер у багатьох риб, вищих раків, молюсків, хробаків і інших тварин у весняний або інший час, сприятливий для розмноження. У форм, що розмножуються раз на рік або рідше, вікова структура сильно залежить від урожайності окремих поколінь. На поліпшення умов існування популяції, зазвичай, реагують зміною вікової структури у бік підвищення ролі молодих особин, на погіршення – навпаки. Така зміна вікової структури обумовлена не тільки зростанням темпу відтворення молоді в сприятливих умовах, але й її підвищеною смертністю при погіршенні якості середовища. У популяціях багатьох риб, хробаків і ракоподібних особини, що віднерестилися гинуть, підсилюючи тим самим вплив розмноження на співвідношення різних вікових груп. Характерні зміни вікової структури популяцій спостерігаються із просуванням до екватора. У низьких широтах переважають популяції з коротким життєвим циклом особин і невеликим числом вікових груп, що дозволяє їм витримувати значну смертність в умовах інтенсивного виїдання. В арктичній і бореальній зоні популяції відрізняються більш багатовіковою структурою, що забезпечує стійкість відтворення в різко мінливих умовах зовнішнього середовища. Остання обставина не має істотного значення для тропічних популяцій, особини яких можуть розмножуватися цілий рік.

Вікова структура популяцій дрібних гідробіонтів у найсильнішій мірі визначається ступенем виїдання особин різного віку. Як загальне правило, в більшій мірі знищуються дрібні, менш захищені особини, зокрема молодь хробаків, молюсків, ракоподібних, риб. Відповідно до цього у

перерахованих груп тварин особливо велика різниця в кількості молодших і старших віків. У живородних хробаків, моллюсків, деяких риб і в багатьох водних ссавців молоді стадії не так сильно знищуються, і вікова структура цих тварин характеризується меншим розходженням у чисельності молодших і старших вікових груп. Вікова структура популяцій у промислових гідробіонтів часто визначається характером вилову й звичайно відрізняється зниженою відносною чисельністю великорозмірних особин, особливо в умовах перелову.

В еволюційному аспекті можна виявити дві тенденції у формуванні вікової структури популяцій. Головна зброя в боротьбі за життя у вищих організмів – їхня морфофізіологічна досконалість, і для них вигідно якнайшвидше досягнення останньої, тобто скорочення часу дозрівання. У нижчих форм стійкість досягається досконалістю популяційної структури, і чим довше період дозрівання, тим більше можливостей її ускладнення, особливо коли різні вікові стадії істотно відрізняються за екологічними особливостями. Коли окремі вікові стадії займають різні екологічні ніші, можливість загибелі популяції при тих або інших різких змінах середовища стає мінімальною. Зміни середовища не можуть виявитися песимальними відразу по дуже багатьом параметрам, що характеризують границі виживання окремих вікових груп, тому популяція в цілому має високу стійкість.

11.1.4 Статева й генеративна структура

Статева структура популяцій характеризується співвідношенням у них особин різної статі. Зі збільшенням кількості самок зростає темп відтворення популяції, але знижується життєстійкість поповнення. Тому в сприятливих умовах у деяких тварин різко переважають самки, аж до повного зникнення самців. Так, повна відсутність їх спостерігається влітку в багатьох нижчих ракоподібних і коловерток. Коли умови погіршуються, відносна чисельність самців у популяціях підвищується, оскільки це веде до більш твердого добору і відповідного підвищення життєстійкості потомства. Рівна представленість самців і самок, забезпечуючи задовільний темп поповнення популяції та достатній рівень життєстійкості поповнення, у найкращому ступені відповідає вимогам перекомбінування спадкового матеріалу і збагачення генофонду, що різко підвищує можливості виживання популяцій у мінливих умовах середовища.

Співвідношення статей у першу чергу залежить від спадкових властивостей виду, але значною мірою контролюється зовнішніми умовами. Істотно може впливати на статеву структуру популяцій температура.

Загальновідома зміна в несприятливих умовах одностатевих популяцій двостатевими у багатьох нижчих ракоподібних і коловерток. У

гермафродитних організмів з регулярним чергуванням чоловічої й жіночої фаз статева структура залежить від вікової. Статева структура може залежати від вибіркового знищення самців або самок, а в промислових тварин – від селективності лову.

Генеративна структура популяції визначається співвідношенням особин, що перебувають у *префертильній*, *фертильній* й *постфертильній* стадіях, тобто числом особин, що ще не можуть розмножуватися, що розмножуються й втратили здатність до розмноження. Тривалість кожної стадії надзвичайно сильно варіює в представників різних видів. Наприклад, префертильна стадія в багатьох комах, у далекосхідних лососів і ряду інших тварин триває кілька років, фертильна – кілька днів або тижнів, а постфертильна відсутня зовсім, оскільки організми названих груп після розмноження гинуть. У більшості молюсків, хробаків, риб і водних ссавців тривалість фертильної стадії вище, ніж префертильної. Генеративна й статева структура популяцій мають пристосувальне значення, забезпечуючи необхідну ефективність розмноження в мінливих умовах середовища. Відповідно до змін умов життя генеративна й статева структури адаптивно перебудовуються, здобуваючи параметри, найбільш оптимальні для відтворення популяції.

11.1.5 Різноманітність особин

Морфологічна й фізіологічна різноманітність особин у популяціях являє собою одну з найважливіших адаптацій останніх до найбільш ефективного використання потенційних життєвих ресурсів. Існування територіальних, морфологічних, фізіологічних, екологічних і інших угруповань виду збагачує його зв'язок із середовищем, підвищує можливості більш широкого використання її життєвих ресурсів. Різноманітність окремих популяцій виду пов'язана з існуванням різних вікових груп, особин різної статі, статевих і безстатевих поколінь, сезонних і деяких інших станів. Але навіть у межах кожного стану (віку, статі й т.д.) особини в кожний момент відрізняються одна від одної, і ступінь їхнього варіювання по окремих ознаках має пристосувальний характер, як форма «настроювання» популяції на середовище в інтересах її максимального освоєння. Сформовані в процесі еволюції і спадково закріплені норми реакції, що визначають пластичність організмів, порівняно вузькі, тому що значне розширення еврибіонтності, корисне для існування в мінливих умовах, супроводжується зниженням ефективності використання кожної конкретної ситуації. Тут для окремих організмів виникає непереборне протиріччя, що знімається в популяціях за рахунок різноманітності особин, що допомагає використовувати нестійкі життєві ресурси через різноманіття індивідуумів, розходження їхньої норми реакції. Внаслідок різноманітності підвищується стійкість популяції, коли

при крайніх значеннях якого-небудь фактора окремі особини виявляться досить резистентними до них і забезпечують збереження системи в цілому. Розрізняють два компоненти, що описують достатність використання ресурсу і відповідають рівню різноякісності особин в популяціях – *внутрішньофенотипичний* (ВФК) і *міжфенотипичний* (МФК). В першому випадку спостерігається розширення еврибіонтності, в другому – підвищення спеціалізації особин. Якщо популяція складається цілком із різноякісних особин, то її МФК дорівнює максимуму, якщо навпаки, тобто всі особини здатні в однаковій мірі використовувати всі ресурси, МФК дорівнює нулю. Більшість природних популяцій знаходяться десь між цими двома крайнощами.

Різноякісність особин у популяціях динамічна й піддана певним закономірним змінам. Загальна закономірність – переважна зміна біологічних показників у тих груп особин, які є найбільш численними (модальними) по ступеню виразності або кількісному значенню ознак і властивостей, пов'язаних із природними факторами, що змінилися. Наприклад, різке погіршення умов харчування популяцій риб супроводжується уповільненням швидкості росту, зниженням нагодованості й плідності в особин самих численних розмірно-вагових або вікових класів. Це пояснюється тим, що найшвидше винищуються харчові організми, що найбільш відповідають потребам численних риб.

11.2 Внутріпопуляційні відносини

Характерною рисою внутрішньопопуляційних відносин є їхня адаптивність, спрямованість на підвищення стійкості системи, і на оптимізацію її взаємодії із зовнішнім середовищем, на підвищення маневреності у використанні життєвих ресурсів. Самі взаємодії між особинами, що утворюють популяцію, у край багатогранні. Деякі з них (пряма боротьба, конкуренція й ін.) зовні нагадують міжвидові відносини, але мають інший біологічний зміст, оскільки завжди спрямовані на користь виду. У край характерні для гідробіонтів інтенсивні біохімічні взаємодії, зокрема пригнічення й стимуляція життєдіяльності одних особин метаболітами інших. Широко поширене утворення усередині популяцій різних агрегацій особин, що забезпечують виду ті або інші життєві переваги.

11.2.1 Комунікація особин

Взаємодії між особинами популяції здійснюються на основі використання всіляких засобів комунікації (зв'язку): зорової, слухової, тактильної, хімічної. З їхньою допомогою особини впізнають одна одну й обмінюються інформацією про власний стан і стан зовнішнього миру.

Зорові зв'язки відіграють провідну роль в утворенні конгрегації, у відшуканні одних особин іншими, у сигналах приманювання й відлякування. Підвищенню ролі зорового зв'язку сприяє розвиток біолюмінесценції з використанням як засобів інформації зміни її інтенсивності й спектрального складу.

Здатність чути й відтворювати звуки властива переважній більшості водних тварин. Надзвичайно різноманітні звукові сигнали видають риби для заклику особин свого виду або відлякування їх (під час годівлі, у шлюбний період), для попередження про небезпеку. Здатність до ехолокації властива багатьом гідробіонтам. Вона розширює сферу застосування звукових зв'язків. Встановлено, наприклад, що за допомогою звукової мови дельфіни, що не бачать один одного, обмінюються досить складною інформацією про умови, у яких вони перебувають, і про власний стан.

За допомогою тактильної рецепції особини зграї, що перебуває в русі, визначають взаєморозташування, що надає спільним переміщенням високий рівень погодженості й організованості. Така картина, зокрема, виявляється в зграях риб, кальмарів, мізид, креветок. У темряві рухи води, що викликані переміщенням одних особин, сприймаються іншими й орієнтують їх щодо подальшої поведінки.

Надзвичайно важлива, розповсюджена і різноманітна у гідробіонтів мова хімічних сигналів. Видоспецифічні речовини *феромони* служать як сигнали залучення (атрактанти), відлякування (репеленти), агрегації й дезагрегації, розрізнення, статевої поведінки, турботи про потомство та ін. Своєрідною хімічною мовою окрім феромонів є метаболіти, що регулюють темп росту, розвитку й рівень обміну особин в популяції.

11.2.2 Форми внутрипопуляційних відносин

Взаємодія між окремими особинами може зводитися до прямої боротьби, конкуренції, пригнічення й стимуляції, ієрархічній супідрядності й деяким іншим особливостям поведінки. Пряма боротьба іноді проявляється у формі канібалізму, що має адаптивне значення. Наприклад, щука й окунь, які не здатні споживати планктон і бентос, можуть бути єдиними представниками іхтіофауни в деяких озерах, існуючи за рахунок поїдання частини своєї молоді, що, в свою чергу, харчується дрібними тваринами. У розглянутому випадку хижаки за посередництвом своєї молоді освоюють кормові ресурси, які не можуть використовувати безпосередньо. Пряма боротьба може мати місце за кормові ділянки, місця для притулку, за володіння самкою та ін. Звичайно вона йде тільки до моменту визнання одним із супротивників своєї поразки без наступного переслідування й знищення. Наприклад, боротьба раків-пустельників за володіння актинією триває доти, поки один із супротивників не визнає

своєї поразки, прийнявши характерну позу «смиренності переможеного» (лягає на бік), після чого він уже більше не атакується. Подібні ситуації виникають у різних тварин під час боротьби за самку. Іноді переможець підкреслює факт поразки свого супротивника в той або інший спосіб, зокрема «тріумфальним» клацанням, що спостерігається в багатьох крабів.

Конкуренція між особинами популяції насамперед відбувається за їжу, коли її кількість обмежена. Разом з тим популяції мають ряд адаптацій до зниження гостроти харчової конкуренції між особинами, зокрема розбіжність спектрів харчування у тварин різного віку, статі й стану, неодночасне споживання корму різними особинами й ін. Взаємодопомога серед особин популяції – одна з найбільш універсальних форм взаємодії. Біологічні переваги частіше виникають в результаті взаємодії особин у конгрегаціях – зграях, роях і інших утвореннях. Поза конгрегацією також виявляються випадки взаємодопомоги. Наприклад, у китів і дельфінів особини, що гинуть, видають особливі сигнали, і здорові тварини, що перебувають поблизу, поспішають на допомогу.

Ієрархія відносин, добре відома для популяцій наземних ссавців, птахів і інших хребетних, у гідробіонтів вивчена слабкіше. Найбільш часто вона спостерігається в риб, особливо в коралових. Добре простежується ієрархія відносин у популяціях багатьох вищих раків. Ієрархія особин усередині популяцій, безсумнівно, корисна для процвітання виду. Зокрема, завдяки закріпленню кращих ділянок за найбільш сильними тваринами і їхнім переважним правом на захоплення самок ці особини дають найбільшу кількість потомства, що сприятливо позначається на якості поповнення популяції. Надзвичайно широке поширення в популяціях гідробіонтів має біохімічне пригнічення й стимулювання життєдіяльності одних особин виділеннями інших. Експерименти з різними гідробіонтами показали, що популяції функціонують як єдине ціле за допомогою хімічних сигналів, які регулюють ріст, розвиток і морфогенетичні реакції на рівні популяції в цілому. Розкриття хімічного коду популяційної сигналізації має величезні перспективи для практики, створюючи нові можливості керування екосистемами за рахунок введення в них невеликих кількостей нешкідливих речовин-сигналізаторів, що викликають необхідний ефект зміни системи. Пригнічення й стимуляція життєдіяльності одних особин метаболітами інших описана для багатьох хробаків, молюсків, членистоногих, голкошкірих, риб. В одних випадках реакція на дію метаболітів відбувається за законом «всі або нічого», в інших пов'язана з їхньою концентрацією або носить більш складний характер.

11.2.3 Внутривидові угруповання

Один із проявів внутривидових відносин – об'єднання

окремих особин в групі, знаходження в яких забезпечує організмам ті або інші переваги. Об'єднання може бути короткочасним, наприклад, для спільного полювання, або охоплювати значний період часу, як це спостерігається в багатьох бентичних форм. У свою чергу вкрай різний і ступінь інтеграції особин в групах. У зв'язку із цим класифікація форм об'єднання дотепер розроблена слабо. Найбільш прийнято об'єднання пелагічних тварин називати зграями, бентичних – скупченнями, агрегаціями, конгрегаціями. Яскравим прикладом об'єднань бентичних тварин є складно організовані скупчення морських їжаків, офіур, голотурій. Серед пелагічних форм конгрегації зустрічаються як у рослин, так і у тварин. Характерні скупчення рослин – це, насамперед, «плями цвітіння», що часто утворюються водоростями. Ці плями іноді мають площу в кілька десятків гектарів і добре відмежовані від інших водоростей. Ще більш характерне утворення скупчень для пелагічних тварин. Особливо характерно утворення зграй для риб. Завдяки внутрізграйній сигналізації такі риби мають певні переваги перед поодинокими в кількості інформації про навколишній світ. Знаходження в зграді допомагає тварині виявляти ворогів і захищатися від їхнього нападу, бо тварини в групах, що складаються з особин з різними навичками, використовують з метою самозбереження не тільки свій, але й колективний досвід. Перебування в зграді допомагає риbam ефективніше рятуватися від переслідування хижаків. Показовий той факт, що руйнування зграй сардин і анчоусів під час лову гаманцевим неводом часто приводить до їх повного знищення хижакими (акулами, тунцями). У низьких широтах, де прес хижаків сильніше, зграді пелагічних риб мають скоріше захисне значення, ніж у високих; в останніх утворення зграй головним чином пов'язане з пошуком їжі.

Оборонний маневр зграді полягає в тім, що риби швидко й узгоджено розбігаються в сторони перед хижаким, обгинаючи його, і знову гуртуються. Це дезорієнтує хижака, виключає прицільні кидки й ускладнює полювання. У темряві риби не можуть узгоджено маневрувати і тому легше виявляються хижакими за допомогою нюху. Зазвичай ввечері зграді розосереджуються, а ранком формуються заново. Нове формування відбувається за рахунок об'єднання особин, що раніше входили до складу різних зграй. Завдяки цьому в зграю, що знову формується, входять особини з різним досвідом, сумарний фонд умовних рефлексів зростає й стає надбанням всіх риб зграді. Наслідування поведінки однієї особини від інших проявляється не відразу у всіх риб. «Хвиля збудження» передається від однієї особини до іншої, послідовно втягуючи в реакцію всіх риб зграді. Відносини риб у згряях можуть будуватися за принципом домінування одних особин над іншими або їх рівнозначності. Другий тип відносин є основним. Вважається, що зграді з домінуванням зустрічаються в риб відносно рідко, головним чином при дефіциті простору (у дрібних

водоймах, у придонних риб). Такі зграї звичайно невеликі, займають певну ділянку, виганяючи з нього «сторонніх», як це роблять всі «територіальні» тварини. Поводження риб у розглянутих зграях, як правило, залежить від дій домінуючої особини. Зграї без домінування можуть бути дуже великими, роль «ватажка» у них виконує значна частина особин (30–40%), що постійно змінюється. Тут на перший план виступають відносини, вигідні для всіх особин. Риби тримаються дуже щільною групою і постійно переміщуються, у зв'язку із чим більш повно освоюють життєві ресурси акваторії. Для багатьох риб характерне існування особливих, досить стійких у часі *елементарних популяцій*, що являють собою угруповання особин, які характеризуються подібними віковими, морфологічними й фізіологічними показниками, однаковим сезонним і добовим ритмом життєдіяльності, подібною поведінкою. Це обумовлює одноманітність добових ритмів харчування, збереження їхньої стійкості протягом декількох днів і навіть місяців. Зміна ритмів харчування відбувається відразу у всієї елементарної популяції внаслідок пошуку нових кормових площ.

11.3 Функціональні особливості популяцій

Функціональні властивості популяцій як відкритих систем найбільш повно характеризуються особливостями обміну речовиною й енергією з навколишнім середовищем. Для виявлення основних параметрів цього процесу треба знати кількість їжі, що споживає популяція, інтенсивність накопичення в ній органічних та інших речовин, ефективність використання їжі на ріст, енергобаланс системи. Інтенсивність і ефективність трансформації енергоматеріальних ресурсів характеризує, з одного боку, функціональну роль популяцій у біоїдросфері, а з іншого – їхню цінність для людини, перспективи практичного використання.

11.3.1 Ріст особин

Збільшення маси особин у популяційному аспекті являє собою процеси акумуляції в системі частини асимільованого матеріалу. Тому з'ясування закономірностей росту організмів лежить в основі виявлення продукційних властивостей популяції. Нескінченна розмаїтість конкретних форм росту в представників різних видів, яка обумовлена їхніми спадкоємними властивостями й екологічними умовами, має багато загального, що дозволяє знайти деякі засоби математичного опису основних закономірностей процесу. Цінність тих або інших запропонованих формул росту, мабуть, насамперед, визначається їх апроксимаційними перевагами, точністю моделювання конкретних процесів.

Як правило, пропорції тіла гідробіонтів в онтогенезі змінюються,

тобто ріст носить *алометричний* характер. Разом із тим він звичайно супроводжується зміною пропорцій у співвідношенні окремих тканин, тобто є *гетерогенним*. Алометрія й гетерогенність росту мають пристосувальне значення й досить помітно впливають на виживання особин і смертність популяцій. Наприклад, переважний ріст у висоту, що обумовлює високотілість риб, різко знижує їх виїдання хижаками. Алометрія росту безхребетних, особливо та, що супроводжується утворенням усіляких шипів, виростів, колючок, грає величезну захисну роль і сильніше виражена в умовах підвищеного пресу хижаків. Із цієї причини, зокрема, озброєність особин у популяціях тропіків, де відносна кількість хижаків дуже велика, вище, ніж у помірних і приполярних зонах. Пристосувальне значення гетерогенності росту добре простежується на прикладі накопичення жиру. У тропіках, де умови харчування протягом року подібні, жирність особин у популяції коливається в невеликих межах. У високих широтах в сприятливі для харчування періоди ріст особин супроводжується утворенням великої кількості жиру, наступне використання якого під час перерви в харчуванні підвищує їхнє виживання. Подібна картина простежується в більшості риб. Темпи росту тварин, з одного боку, визначається спадкоємними факторами, а з іншого боку – умовами, в яких реалізуються потенційні можливості, різні для різних видів. Найважливішим зовнішнім фактором, що визначає темп росту, є трофічний. Кількість, якість, доступність, легкість добування та інші властивості їжі обумовлюють не тільки величину раціону, але й ступінь засвоєння корму, ступінь використання засвоєного корму на ріст. Температура, респіраторні умови, тонічність середовища й багато інших факторів, впливаючи безпосередньо або побічно на ріст, також визначають його характер у тих або інших конкретних умовах. Кожна форма росту – адаптивна реакція на комплекс впливів, специфічна для різних видів.

11.3.2 Біологічна продукція популяцій

У результаті життєдіяльності популяції вона безупинно відтворює свою біомасу. Цей процес одержав назву біологічного продукування. Біологічна продукція популяції складається, із приростів окремих особин, які мали місце за час спостереження незалежно від «долі» самих особин. Іноді продукція розглядається в більш широкому аспекті й оцінюється не тільки приростом особин, але й утворенням речовин, які були відчужені за досліджений відрізок часу (скинуті шкурки, виділений слиз, енергоємні виділення та ін.). Імовірно, у другому випадку краще говорити не про біологічну продукцію популяцій, а про продукцію ними ОР. Не слід змішувати два поняття: *приріст біомаси популяції* і її *продукцію*. Перша величина може бути позитивною або негативною (коливання біомаси), друга – тільки позитивною, якщо асиміляція переважає над дисиміляцією.

Наприклад, у прісних водоймах біомаса бентосу влітку звичайно нижче, ніж навесні, хоча біологічне продукування в цей період часу відбувається дуже інтенсивно. Величина продукції не пов'язана з характером її подальшого використання, але з урахуванням останнього може обчислюватися роздільно (промислові об'єкти, корм для них та ін.) як частина всієї біологічної продукції. Продуктивність популяції залежить від її структури, специфічних особливостей росту особин, стану зовнішніх умов. Вилучення з популяції деякої кількості особин супроводжується підвищенням продуктивності; фактори, що підвищують різноманітність популяції, підвищують її стабільність і продуктивність. Продукція популяції промислових організмів у найсильнішій мірі визначається формою господарювання на водоймах. Продукція популяції за будь-який час може оцінюватися в абсолютних (наприклад, вагових) або відносних величинах. В останньому випадку широко використовується *P/V-коефіцієнт*, що являє собою відношення приросту біомаси (продукції) до середньої біомаси популяції за час дослідження. Це співвідношення називають також «питомою продукцією». За одиницю часу звичайно приймається рік, місяць або доба. У різних груп гідробіонтів *P/V-коефіцієнт* може розрізнятися в десятки й сотні разів. Як правило, зі збільшенням розміру гідробіонтів *P/V-коефіцієнт* знижується. Іноді високий *P/V-коефіцієнт* спостерігається й у порівняно великих організмів. Наприклад, сальпи можуть збільшувати свою масу на 10% за годину, а за добу подвоювати чисельність популяції. Такий темп росту – рекордний для великих гідробіонтів. У дрібних форм, зокрема в синьо-зелених подвоєння маси (поділ клітин) може відбуватися кожні 2 години, у деяких бактерій – за 10 і навіть за 5 хв. Для тих самих груп *P/V-коефіцієнт* зростає із просуванням у низькі широти. Крім температурних умов на величину *P/V-коефіцієнту* впливають і багато інших – всіх тих, від яких залежать ріст і розвиток організмів. Сумарна продукція популяції визначається як темпом росту (питомою продукцією) окремих особин, так і числом останніх.

11.3.3 Ефективність використання їжі на ріст

Метод оцінки ефективності використання популяціями з'їденої їжі на ріст залежить від цілей дослідження. У рибництві й при вирощуванні водних безхребетних ефективність використання їжі на ріст часто виражається *кормовим коефіцієнтом*, під яким розуміється відношення маси корму, спожитого тваринами, до їхнього приросту незалежно від хімічного складу їжі й тіла споживача. Чим вище кормовий коефіцієнт, тим, отже, гірше використовується корм на ріст. Величина кормового коефіцієнту в даній тварини дуже сильно залежить від якості їжі. Щоб зняти вплив води, що міститься в їжі, на показник її використання,

обчислюють *коефіцієнт продуктивної дії корму* – відношення кількості спожитої їжі до приросту споживача, причому обидві величини виражають у сухій вазі. Показники ефективності використання їжі на ріст виходять більш універсальними, коли зіставляють в енергетичних одиницях кількість спожитої (засвоєної) їжі й приріст органічної речовини в споживачах.

В. С. Івлєв (1938), адаптуючи до водних тварин рівняння енергобалансу, запропоноване в 1922 р. Е. Терруаном і Е. Б. Вюрмером для мікроорганізмів, увів два трофічних коефіцієнти, що характеризують ефективність використання їжі на ріст. Перший з них (K_1) визначається за рівнянням $K_1 = Q_1/Q$, де Q_1 – енергія речовини, знов утвореної в організмі (енергія приросту) і Q – енергія спожитої їжі. Трофічний коефіцієнт другого порядку (K_2) виражається співвідношенням $K_2 = Q_1/(Q - Q_2)$; де Q_2 – енергія незасвоєної частини їжі. Оскільки $Q - Q_2$ є енергія асимільованої їжі, що витрачається на приріст тіла (Π) і енерговитрати (T), можна записати: $Q_2 = \Pi/(\Pi+T)$. Це рівняння дає можливість судити про ККД організмів і популяцій, коли відомі їхні приріст та енерговитрати, зокрема, приблизно обчислені за величиною дихання. Величина трофічних коефіцієнтів видоспецифічна, залежить від стану популяції й зовнішніх умов. З віком коефіцієнт K_2 знижується, поступово падаючи до 0 по мірі наближення розмірів тіла до дефінітивного. У голодних тварин використання асимільованої їжі на ріст вище, ніж у ситих.

Коефіцієнти використання енергії добре відбивають особливості її трансформації в популяціях і ККД останніх безвідносно до якості спожитої їжі й новостворених речовин. У деяких аспектах, зокрема в сфері практики, такий підхід недостатній і уявлення про енергетику росту повинне лише доповнювати знання особливостей перетворення речовин у популяціях. Трансформація речовин у процесі росту популяції може йти таким чином, що навіть при високому ККД виявиться з господарської точки зору не вигідною. Якщо, наприклад, засвоєна енергія буде концентруватися в зростаючих організмах у формі незасвоєваних висококалорійних речовин (хітин і т.п.) або інших малоцінних продуктах, не можна говорити про популяцію як про ефективний трансформатор речовин. З іншого боку, популяції, що використовують, нехай навіть із низьким ККД, малодоступні речовини, особливо ті, що погано перетравлюються (клітковина, гумус і т.п.), перетворюючи їх у цінні продукти, являють великий практичний інтерес.

Однією з характеристик використання їжі є ступінь її засвоєння, тобто відношення асимільованої енергії до спожитої. У рослиноїдних форм цей показник помітно нижче, ніж у м'ясоїдних. Ступінь асиміляції спожитої їжі сильно змінюється залежно від її якості, фізіологічних особливостей споживачів і умов харчування.

11.3.4 Енергобаланс популяцій

Кожна популяція існує, споживаючи, накопичуючи і розсіюючи енергію відповідно до законів термодинаміки. Енергетичний баланс окремих особин популяцій можна виразити рівнянням: $E = E_a + E_d + E_m + E_r + E_e$, де E – енергія, що одержується з їжею, E_a – енергія, що акумулюється в організмах популяції, E_d – енергія деструкції, E_m – енергія метаболітів, E_e – енергія екскрементів, E_r – енергія відчужуваних структур. Під енергією, отриманою з їжею, розуміється величина добового раціону, виражена в калоріях, незалежно від ступеня засвоєння корму. Енергія деструкції визначається величиною дихання й дорівнює той, котра йде на виконання зовнішньої (пересування, риття нірок, побудова трубок і т.д.) і внутрішньої (травлення, виділення, осморегуляція та ін.) роботи. Енергія екскрементів і метаболітів – та, яка відповідно міститься у фекаліях і продуктах виділення. Енергія відчужуваних структур – та, що міститься у статевих продуктах, що викидаються назовні, екзувіях, панцирах і т.п., а також у різних частинах тіла, що втрачаються, включаючи втрати, які викликаються паразитами. Серед кінцевих продуктів азотистого обміну в більшості водних безхребетних і риб переважає аміак (*амонотелія*), меншу роль грає виділення сечовини (*урікотелія*) і сечової кислоти (*уреотелія*).

Сумарний енергобаланс популяції можна виразити тим же рівнянням, що використовується відносно окремих особин, трохи інакше трактуючи його окремі члени. Необхідно враховувати, що за досліджуваній відрізок часу частина особин зникає з популяції (виїдання, смертність, еміграція) і разом з тим відбувається поповнення останньої (народжуваність, імміграція). З огляду на ці особливості під E_a варто розуміти ОР, що накопичена не тільки в наявних, але й в елімінованих особинах. Точно так само доводиться мати їх на увазі при визначенні інших складових рівняння. Рівною мірою необхідно враховувати динаміку поповнення популяції за рахунок відродження еміграції й імміграції особин. Енергобаланс популяцій відбиває їх дві найбільш важливі функції: величину потоку енергії й продукцію нових речовин. Першу часто оцінюють рівнем енерговитрат, що характеризується сумарним споживанням кисню в одиницю часу. Перемножуючи кількість спожитого кисню на оксикалорійний коефіцієнт (3,38 кал/мг O_2), одержимо величину всіх аеробних енерговитрат. Якщо додати до неї ентропію енергії, що добувається анаеробно, одержимо суму всіх енерговитрат. Величина потоку енергії дорівнює сумі енергії що розсіюється (енерговитрати) і втрачається у відчужуваному матеріалі (включаючи вилучену паразитами). Відносна величина енерговитрат, або інтенсивність розсіювання (ентропія) енергії, виражається відношенням всіх енерговитрат популяції до її біомаси. Кількість енергії що акумулюється визначається тією сумою органічної речовини, що утворюється популяцією (приріст тіла, виділення

енергоємних речовин і структур). Інтенсивність акумуляції енергії виражається її кількістю, накопиченою популяцією, віднесеною до біомаси останньої. Загальна кількість енергії, що трансформується популяцією (потік енергії популяції), складаючись із тієї її частини, що розсіюється, і тієї, що акумулюється, дорівнює енергії асимільованої. Відношення останньої до середньої біомаси популяції характеризує інтенсивність припливу енергії в популяцію. Енергобаланс кожної популяції відбиває її специфічні властивості, а також перебуває під впливом зовнішніх умов. Величина розсіювання енергії популяції, з одного боку, пропорційна її біомасі, а з іншого боку – інтенсивності метаболізму, властивого особинам. Оскільки зі зменшенням розмірів організмів інтенсивність їхнього метаболізму підвищується, із двох популяцій з рівною біомасою розсіювання енергії буде більше в тієї, котра складається із дрібних особин. Точно так само варто оцінювати й роль молоді в популяціях великих організмів. Крім розмірної ознаки, не треба, звичайно, забувати й про видові розходження рівня метаболізму. За інших рівних умов популяції, що складаються з особин з високим рівнем обміну, вимагають для підтримки свого існування більше енергії, ніж популяції, утворені організмами з низькою інтенсивністю метаболізму.

11.4 Відтворення й динаміка популяцій гідробіонтів

Найважливіші параметри популяції – її величина та її функціональна активність, визначається головним чином кількістю особин. Обидва ці параметри регулюються, підтримуючись на оптимальному рівні, пов'язаними один з одним процесами – *народжуваністю* й *смертністю*. Зрушення в співвідношенні швидкості цих процесів обумовлюють динаміку чисельності й біомаси популяцій, тип яких специфічний для кожного виду і, як будь-яка видова ознака, має адаптивний характер. Із цього положення автоматично випливає, що народжуваність і смертність самі є регульованими властивостями популяції, хоча діапазон і тип їхніх змін значною мірою закріплені спадково.

11.4.1 Народжуваність

Поповнення популяції новими особинами може виражатися в абсолютних і відносних показниках. Розрізняють народжуваність за той або інший термін (ΔN), за одиницю часу ($\Delta N/\Delta t$) і рівень народжуваності ($\Delta N/N\Delta t$), коли величина поповнення в одиницю часу віднесена до числа особин у вихідній популяції. Народжуваність за одиницю часу або миттєву швидкість відтворення для популяцій багатьох тварин обчислюють по формулі $V=kn/t$, де V – показник народжуваності (ΔN), n – число самок у популяції, k – середнє число яєць на кожну самку з яйцями, t – тривалість

розвитку яєць (діб). Іноді миттєву швидкість відтворення виражають не числом утворених яєць, а виходом молоді, що, однак, характеризує темп відтворення не в цей момент, а попередній йому. Число особин (ΔN), що народилися в популяції, чисельністю (N) за проміжок часу (T) можна визначити за рівнянням $V = N \cdot f \cdot g \cdot T \cdot k/t$, де f – відносне значення самок у популяції, g – відношення числа вагітних самок до їхньої загальної кількості.

Потрібний рівень народжуваності забезпечується в популяції маневреним використанням різних форм і ритмів розмноження, а також регулюванням плідності особин.

11.4.2 Форми розмноження

Для кожної популяції характерна та або інша форма розмноження, причому в ряді випадків вона змінюється залежно від зовнішніх умов. До таких змін відносяться, наприклад, чергування статевого й безстатевого розмноження, гетерогонія, метагенез, зміна гермафродитизму й роздільностатевості. Зміна статевого й безстатевого розмноження в їхній типовій формі спостерігається в популяціях багатьох найпростіших і водоростей. Перехід до статевого розмноження звичайно настає з погіршенням умов існування й веде до зниження народжуваності, разом із тим підвищуючи життєстійкість поповнення. Метагенез властивий багатьом кишковопорожнинним. Використання губками й моховинками поряд із статевим розмноженням вегетативного підвищує ефективність поповнення популяцій у несприятливих умовах, коли утворюються стійкі стадії (гемули губок, статобласти моховинок), які забезпечують відтворення популяції, перерване на той або інший період (висихання, або промерзання водойм). Гетерогонія надзвичайно широко поширена в популяціях нижчих ракоподібних і коловерток. Залежно від умов існування популяції, у першу чергу харчових і температурних, співвідношення між числом партеногенетичних і двостатевих поколінь може змінюватися. Розрізняють види *моноциклічні* – з одним поколінням самців у році, *дициклічні* – із двома, *поліциклічні* – з багатьма й *ациклічні* – ті, що відтворюються майже винятково партеногенетично.

11.4.3 Ритми розмноження

Звичайно розмноження в популяціях гідробіонтів відбувається з різною інтенсивністю в часі, пристосовуючись до тих або інших періодів, в результаті чого виникає певна ритміка розмноження. Її існування пояснюється, з одного боку, необхідністю синхронізації утворення нових поколінь із тими періодами, коли у водоймах є умови для росту й розвитку молоді. З іншого боку, викидання гамет буде супроводжуватися

найбільшим ефектом їхніх зустрічей у випадку одночасної масової появи яєць і сперматозоїдів. Умови для розвитку молоді в будь-якій ділянці гідросфери не постійні в часі, і звідси виникає та або інша періодичність розмноження, пов'язана головним чином із сезонними й добовими змінами в надходженні сонячної енергії. Особливо чіткі ритми розмноження у водоймах помірних і високих широт, де коливання припливу сонячної енергії виражені найбільш різко. Однак і в тропічних водоймах часто спостерігається періодичність розмноження, як це, наприклад, властиве для багатьох червононогих і двостулкових моллюсків в Індійському океані. Крім сезонних ритмів є й більш короткі – місячні й добові. Їхня основна роль – синхронізація появи у воді чоловічих і жіночих гамет.

Сезонні ритми розмноження. Приуроченість періодів розмноження до тих або інших сезонів визначається, головним чином, динамікою температур. Через реакцію на цей фактор у гідробіонтів у процесі еволюції виробилися найбільш раціональні строки розмноження стосовно до геофізичних циклів Землі. Відповідно до правила Д. Ортмана, більшість морських тварин починає розмножуватися з настанням певних температур води, причому для кожного виду ця температура специфічна й константна. Деякі види починають розмножуватися не при певній температурі, а у випадку різких змін у її ході. Гідробіонти, що живуть в одній водоймі, але мають різне зоогеографічне походження, звичайно розмножуються в різний час: холодноводні види в теплих водах – з настанням температурного мінімуму, а тепловодні види в холодних водах – з настанням максимуму. У видів з космополітичним поширенням період розмноження звичайно сильно розтягнутий. Строки настання розмноження у видів з пелагічними личинками корелюють у часі з періодом масової появи фітопланктону, яким харчується молодь. Ця закономірність – одна з найбільш універсальних, оскільки їжа являє собою провідний фактор в забезпеченні виживання личинок. Приуроченість періодів розмноження до тих або інших сезонів найбільшою мірою забезпечується сигнальною дією температур.

Місячна періодичність розмноження. Періодичність розмноження, що пов'язана із чергуванням фаз Місяця, буває двох типів. При першому, розмноження відбувається кілька разів протягом одного місячного циклу, причому найбільш інтенсивно в першій і останній фазах Місяцю. Другий тип періодичності характеризується розмноженням, що відбувається тільки до якій-небудь одній фазі Місяця, тобто один раз протягом місячного циклу. Наприклад, хробаки палоло *Eunice viridis* на островах Самоа рояться тільки в 3-ю чверть Місяця в жовтні або листопаді кожного року. Членики, що відриваються від головних кінців тіла й набиті статевими продуктами, починають спливати від дна до поверхні о сьомій хвилині на першу ніч. У цей час жителі організують масовий лов хробаків, яких вживають у їжу, і такі дні роїння палоло перетворюються в

народні свята. Штормова погода може затримати роїння на день або два, але не зрушує його щодо часу доби. Природа місячної періодичності розмноження неоднакова, але, очевидно, найбільшою мірою пов'язана із чергуванням періодів різної освітленості й зміною припливів і відливів. Деякі автори вважають, що дія припливу позначається на організми через зміну тиску води. Слід зазначити, що місячна періодичність розмноження спостерігається і для ряду форм у бесприпливних морях, наприклад у деяких поліхет в Чорному морі.

Добові ритми розмноження. Зміни в інтенсивності розмноження, пов'язані із чергуванням дня й ночі, найбільш характерні для популяцій дрібних організмів, життєвий цикл яких дуже короткий. Крім того, добова ритміка у відкладанні яєць спостерігається в популяціях тих гідробіонтів, які розмножуються багаторазово протягом одного або декількох сезонів року. Перший випадок типовий для багатьох водоростей. Поділ клітин переважно у денний час характерний для багатьох динофлагелат.

Ранкові й вечірні роїння з наступним відкладанням яєць характерні для багатьох водних комах. Роїння кумових раків, коли вони із ґрунту піднімаються в товщу води, спостерігається незабаром після заходу сонця й припиняється з його сходом. Ранком викидаються яйця в активній *Hydractinia echinata*. Іноді добова періодичність розмноження пов'язана не зі зміною освітленості, а із чергуванням припливів і відливів. Чітка добова ритміка нересту виявлена в ряду чорноморських риб з пелагічною ікром.

11.4.4 Плідність

Під *плідністю популяції* розуміється кількість яєць або інших зачатків, утворених особинами в одиницю часу. Плідність популяції визначається числом особин, що беруть участь у розмноженні, частотою цього процесу й індивідуальною плідністю – кількістю зачатків, утворених окремими організмами. Під *абсолютною плідністю* розуміють загальне число ікринок, яєць або інших зачатків, утворених організмом протягом одного періоду розмноження. *Відносна плідність* являє собою відношення абсолютної плідності особини до ваги її тіла. Зі збільшенням розміру гідробіонтів їхня абсолютна плідність звичайно зростає, відносна – падає. Форми із тривалим циклом розвитку, як правило, більш плідні, ніж із коротким циклом. Число генерацій, утворених протягом життя і кількість зачатків за один період розмноження, з одного боку, являє собою видову властивість, з іншого – залежить від зовнішніх умов. По числу утворених генерацій (поколінь) розрізняють форми, що розмножуються протягом свого життя один або кілька разів. Останні можуть бути однолітніми й багаторічними. Серед багаторічних розрізняють форми, що дають за один рік одне, два або багато поколінь. Число генерацій за рік у того самого виду варіює залежно від умов існування, у першу чергу температурних. З

наближенням до екватора все частіше зустрічаються популяції риб і інших тварин з багаторазовим ікрометанням, оскільки кормова база для молоді тут більш стабільна, ніж у високих широтах. Чим менш сприятливі умови для росту й розвитку організмів, тим пізніше настає в них репродуктивна зрілість і тим рідше вони утворюють нові генерації. До факторів, що затримують ріст і розвиток організмів, крім низьких температур можна віднести брак їжі й кисню, несприятливу солоність і т.п. У дуже великій мірі плідність залежить від розміру утворених зародків. Чим вони дрібніше, тим більше їхнє число може відродити організм, проте перспектива досягнення кожним зародком репродуктивної зрілості сильно скорочується. У великих особин плідність звичайно вище, ніж у дрібних. Плідність організмів тісно корелює зі ступенем турботи про потомство. Як правило, у хробаків, ракоподібних, моллюсків і риб, що охороняють свої яйця, зародків утворюється набагато менше, ніж у тварин цих же груп, що не проявляють ніякої турботи про потомство. Завдяки тому, що у водних тварин переважає зовнішнє запліднення, для них у цілому характерна відносно висока плідність. Шанси на зустріч гамет при зовнішньому заплідненні порівняно невисокі, і гідробіонтам доводиться компенсувати цей біологічний мінус підвищенням їхнього числа.

11.5 Смертність і виживаність

Чисельність особин кожної генерації безупинно знижується внаслідок природного відмирання, у результаті знищення іншими організмами й загибелі через несприятливі контакти з абіотичним оточенням. Темп цього зниження характеризує *смертність* популяції. Величина, зворотна смертності, називається *виживаністю* й характеризується числом особин, що доживають до того або іншого віку. Адаптації до зниження смертності (підвищення виживаності) можна розділити на ті, які знижують загибель зародків, і ті, які спрямовані на збереження особин у постембріональний період.

11.5.1 Смертність

Розрізняють смертність за той або інший термін (ΔN), за одиницю часу ($\Delta N/\Delta t$) і рівень смертності ($\Delta N/\Delta t \cdot N$). Показником смертності у відомій мірі може служити плідність популяцій. Якщо середня чисельність останніх протягом значних відрізків часу залишається подібною, це значить, що відмирає стільки організмів, скільки їх утворюється. Плідність можна розглядати як адаптацію до тої або іншої смертності. У деяких гідробіонтів вона виражається астрономічними цифрами: місяць-риба, наприклад, за один раз викидає до 300 млн. ікринок. Величезних масштабів досягає народжуваність у популяціях дрібних, ракоподібних, що

розмножуються партеногенетично, коли кожна з особин утворює яйця з інтервалом в 2–3 дні. Ще вище темп розмноження бактерій, найпростіших і одноклітинних водоростей і відповідно вище їхня смертність. У популяціях дрібних гідробіонтів смертність переважно визначається виїданням особин і їхньою загибеллю внаслідок несприятливих умов абіотичного середовища. У популяціях великих тварин провідну роль може відігравати відмирання старих особин. Смертність за одиницю часу ($\Delta N/\Delta t$) обчислюють за рівнянням:

$$\Delta N/\Delta t = [N_1 + V(t_2 - t_1) - N_2]/(t_2 - t_1) \quad (1)$$

де N_1 і N_2 – чисельність популяцій (в особинах) у моменти t_1 і t_2 (на добу), V – народжуваність в одиницю часу. Величина смертності не характеризує специфіку загибелі організмів різних вікових груп у популяції. Ця специфіка відбивається *кривою смертності*, що показує в тих або інших величинах ступінь зниження чисельності особин даної генерації з моменту народження до кінця життєвого циклу. Кожна популяція має характерну для неї криву смертності, що несе відбиток багатьох сторін екології виду. Для популяцій гідробіонтів найбільш звичайний тип смертності, що характеризується зниженням загибелі організмів у міру їхнього росту й посилення ефективності різних захисних засобів. Часто такий характер смертності добре описується рівнянням $N_t = N_0 \cdot e^{-kt}$, де N_0 і N_t – відповідно, чисельність поповнення в початковий момент і у віці t , k – константа, яка має назву *коефіцієнт елімінації*, e – експонента. Та або інша смертність на різних стадіях розвитку пов'язана не тільки з віковими змінами конституційної захищеності організмів (збільшення розмірів, швидкості руху, утворення захисних структур і т.д.). Істотне значення може мати зміна способу життя на тій або іншій стадії розвитку («критичні періоди»), наприклад перехід личинок з товщі води у ґрунт або заглиблення в нього. Підвищена смертність дуже часто обумовлюється не зниженням захисних властивостей організмів, а збільшенням числа їхніх споживачів або різких погіршень абіотичного середовища. Часткова або повна загибель популяцій може спостерігатися після промерзання, висихання водойм, різкого погіршення умов дихання (замори), при сильній зміні солоності води і т.д.

11.5.2 Вживаність особин

У найбільшій мірі вона залежить від характеру й темпу росту. Відповідно до конкретних умов середовища й стану популяції швидкість росту і його характер в особин можуть істотно змінюватися, забезпечуючи маневреність використання життєвих ресурсів і найбільшу ефективність виживання організмів. Вона, як правило, підвищується із прискоренням росту. Швидкість розвитку звичайно корелює з ростом, тому високий темп останнього скорочує тривалість життєвого циклу особин, зменшуючи

ймовірність загибелі кожної з них, і, отже, знижує смертність у популяціях. Коли умови сприятливі, темп росту підвищується і популяція швидко збільшує свою біомасу. У несприятливих умовах ріст особин уповільнюється й популяція може повністю вимикатися із процесу свого відтворення. Так виникає періодичність росту в особин популяцій, що живуть не тільки у високих, але й у низьких широтах. Наприклад, у тропічних коралів ріст уповільнюється в період випадіння дощів, коли вода більш каламутна й опріснена, і під час ослаблення пасатних вітрів, що тягне за собою зниження проточності води з відповідним погіршенням умов дихання й харчування. Із просуванням до полюсів і наростанням сезонних контрастів у природі періодичність росту в популяціях гідробіонтів здобуває все більше масовий і різкіше виражений характер, особливо в континентальних водоймах, де умови середовища змінюються особливо сильно.

11.6 Ріст популяцій

Під *ростом популяції* розуміється зміна їхньої чисельності (або біомаси) у часі: $N=N(t)$. Якщо народжуваність переважає над смертністю, величина популяції зростає, у протилежному випадку буде мати місце негативний ріст. Різниця між величиною популяції на початку й кінці якогось проміжку часу (ΔN) називається приростом, що може бути як позитивним, так і негативним. Приріст за одиницю часу ($\Delta N/\Delta t$) характеризує *швидкість росту популяції*. Вона може бути постійною (необмежений ріст) або загасаючою, коли зі збільшенням чисельності особин умови їхнього існування погіршуються й темп відтворення падає. Іноді швидкість росту спочатку зростає зі збільшенням щільності популяцій, а потім знижується. Перший випадок у природних популяціях гідробіонтів спостерігається рідко, другий характерний для росту популяції, що не досягла стаціонарного стану. Після його досягнення відбувається *осциляція* (коливання) чисельності щодо деякої величини, однак, при цьому можуть спостерігатися істотні зрушення у зв'язку із різними змінами у водоймах.

11.6.1 Необмежений ріст

Якщо харчові, просторові й інші життєві ресурси популяції безмежні, а смертність зі зростанням чисельності особин не збільшується, швидкість росту популяції описується рівнянням:

$$dN/dt = rN; r = [\ln N_2 - \ln N_1]/(t - t_1) \quad (2)$$

де r – миттєва швидкість росту популяції. Крива росту в цьому випадку має J-подібний вигляд і описується рівнянням $N_t = N_0 \cdot e^{rt}$, де N_0 і N_t – чисельність особин початкова й у момент t . Коефіцієнт r – характерна для

виду величина, що відбиває різницю між народжуваністю й смертністю. Рівняння (2) характеризує потенційні можливості збільшення чисельності популяцій. У цьому плані коефіцієнт r («специфічна швидкість природного збільшення») має певну порівняльну цінність. У деякому ступені рівняння (2) придатне для опису росту популяцій у лабораторних умовах (наприклад, бактерій), коли фактори, що гальмують розмноження знімаються експериментатором (пересівання та ін.). У водоймах, де запаси їжі обмежені, так само як лімітоване надходження кисню, винос метаболітів і швидкість інших процесів, що забезпечують існування популяції, експонентний (необмежений) ріст протягом скільки-небудь тривалого часу неможливий. До цього варто додати, що коефіцієнт r зазнає сильних змін навіть у постійних умовах середовища, наприклад, коли плідність особин пов'язана з їхнім віком. Таким чином, експонентний ріст – абстракція, що допомагає моделювати зміни чисельності популяцій у деяких умовах. Зокрема, знання коефіцієнта r виявляється дуже важливим для прогнозу можливих спалахів чисельності, коли треба знати потенційну здатність популяції до росту.

11.6.2 Згасаючий ріст

У тих випадках, коли зі збільшенням популяції подальші можливості її росту стають все більше обмеженими, зміна чисельності описується «логістичною» кривою, що має S-подібну форму. Ця крива була запропонована для опису росту популяцій в 1845 р. Ферхюльстом, а в 1952 р. незалежно виведена Пирлем, внаслідок чого називається кривою Ферхюльста-Пирля. Вона описує ріст популяцій тварин, що мають життєві ресурси (їжа та ін.) обмежені, але такі що постійно поповнюються. Цілком зрозуміло, що при нестачі запасів їжі, кисню й інших ресурсів чисельність популяції через якийсь час повинна понизитися до 0. Рівняння Ферхюльста-Пирля записується у формі:

$$dN/dt = rN[(k - N)/k]; N = k/(\{[k - N_0]/N_0 \cdot e^{rt}\} + 1) \quad (3)$$

де k – можлива максимальна чисельність популяції. Це рівняння (3) схоже на попереднє (2), але в нього включений множник $(k - N)/k$, що виражає «опір середовища» приросту. Асимптота чисельності, до якої наближається крива, відповідає межі чисельності популяції, можливої при даних умовах. Звичайне наростання чисельності спочатку йде повільно (фаза позитивного прискорення), потім стає швидким (логарифмічна фаза), знову вповільнюється (фаза негативного прискорення) і, нарешті, настає стан, коли прибуток і збиток особин приблизно врівноважуються (фаза рівноваги). Ріст чисельності популяції спостерігається, коли вона до вихідного моменту має менше особин у порівнянні з їхньою кількістю, можливою у даних умовах. Така ситуація складається, наприклад, навесні в багатьох водоймах з майже відсутнім фітопланктоном, який потім

починає бурхливо розвиватися, даючи весняний спалах. Коли величина популяції досягає відомого рівня, ріст її припиняється, замінюючись коливаннями (осциляцією) в обидва боки від деякої середньої величини, якщо не відбудеться яких-небудь змін у середовищі.

11.7 Динаміка чисельності й біомаси популяцій

Основна закономірність самовідтворення популяцій полягає в постійній тенденції до підвищення чисельності й біомаси особин. Їхня кількість може бути в середньому високою при невеликих або значних коливаннях рівня чисельності популяцій, аж до таких, коли спалахи масового розвитку гідробіонтів змінюються періодами їхнього існування тільки у формі спочиваючих стадій. Середовище, змінюючись, стає більш, або менш сприятливим для даної популяції, і її чисельність пристосовано змінюється, чим досягається максимальна утилізація сприятливих умов. Паралельно збільшенню чисельності особин у сприятливих умовах прискорюється їхній ріст, і в результаті цих двох процесів сумарна біомаса популяції різко зростає. З погіршенням умов існування чисельність і біомаса популяцій падають, тобто їхнє відтворення звужується до ступеня, що відповідає конкретним можливостям. Таким чином, динаміка популяцій видів має пристосувальне значення, і її характер являє собою один з найважливіших ознак, що інтегрально відбиває специфіку взаємозв'язку популяції із середовищем. Динаміка популяцій є немов би фокусом, у якому відбиваються всі її екологічні особливості.

Тип динаміки популяцій визначається характером взаємодії взаємозалежних процесів розмноження, росту, розвитку й елімінації особин. Внаслідок того, що збиток і поповнення популяцій у різні відрізки часу мають різну кількісну виразність, чисельність виду виявляє ті або інші коливання, або *флуктуацію*. Флуктуації тим сильніше, чим коротше життєвий цикл організмів і чим менш стабільне їхнє середовище. Зі збільшенням тривалості життя гідробіонтів їхні популяції утворюються зростаючим числом різновікових поколінь, і різке скорочення чисельності одного з них нівелюється врожайністю інших. Основний чинник, що обмежує наростання популяцій – забезпеченість їжею. Звичайно, це не применшує ролі інших факторів: нестачі кисню, суворих температурних умов, виїдання, зараженості паразитами й багатьох інших. Але кількість їжі – найбільш універсальний регулятор чисельності, тому що організми можуть пристосуватися до багатьох несприятливих умов, але тільки не до відсутності їжі. Тому на погіршення кормових умов популяція реагує зниженням своєї чисельності. Наприклад, з вичерпанням біогенів, потрібних для харчування водоростей, чисельність їх після весняного спалаху починає різко падати, а слідом за цим зменшуються популяції рачків і інших планктонів, що живуть за рахунок фітопланктону. До

найважливіших факторів, що визначають величину популяції, крім їжі відноситься виїдання особин, особливо у випадку їхньої слабкої захищеності від ворогів, а також конкретні абіотичні умови, що складаються у водоймах. Чисельність і біомаса популяцій можуть мінятися періодично або аперіодично. Перший тип змін пов'язаний зі зрушеннями в умовах існування, що не повторюються в часі з певною послідовністю. Різкі зміни освітленості й температури в суміжні дні, випадіння опадів, шторми й інші події, виникнення яких не пов'язана з певними термінами, можуть сприяти відтворенню популяцій або зумовлювати її збиток. Подібне значення може мати зміна режиму водойм під впливом людини: зарегулювання стоку рік, вилучення води на зрошення, підігрів вод тепловими станціями та ін. Більш істотне значення мають зміни чисельності й біомаси популяцій, які мають коливальний характер. Це, насамперед, ті, які пов'язані з геофізичними циклами (добова, сезонна й річна динаміка), циклами Місяця й Сонця. Дуже часто вони виникають при взаємодії взаємозалежних популяцій (хижак – жертва, хазяїн – паразит та ін.) або періодичних впливів людини.

11.7.1 Добова динаміка

Добові зміни чисельності й біомаси простежуються в популяціях дрібних організмів з дуже коротким життєвим циклом – бактерій, одноклітинних водоростей і найпростіших, у яких є добова ритміка розмноження або смертності. Внаслідок переважного розмноження у світлий час доби й загибелі в темний час сумарна кількість водоростей вдень часто в 2–3 рази більше, ніж уночі. Добова динаміка чисельності добре простежується й у бактерій. Відоме значення має й пригнічення розмноження бактерій метаболітами водоростей, що активно діляться вдень. Добовою ритмікою харчування ряду тварин може обумовлюватися відповідна динаміка чисельності найпростіших і інших дрібних гідробіонтів з коротким циклом розвитку.

11.7.2 Сезонна динаміка

Сезонні коливання чисельності й біомаси популяцій водних організмів в основному пов'язані зі зміною інтенсивності сонячної радіації як безпосереднього джерела енергії для фотосинтезуючих рослин і як фактора, що впливає на терміку водойм. Зміни в кількості падаючого світла, обумовлюючи періодичність розвитку водоростей, визначають і циклічність динаміки чисельності тварин, що харчуються рослинами.

Сезонна динаміка планктонних водоростей. Динаміка чисельності й біомаси водоростей визначається головним чином сезонними змінами освітленості, кількості живильних солей, температури, вертикальної

стійкості водних мас, а також ритмікою виїдання водоростей тваринами. Сезонні зміни освітленості збільшуються в напрямку високих широт, і відповідно до цього різкіше різниця в кількісному багатстві фітопланктону з переходом від весни до літа, осені й зими. По мірі розвитку фітопланктону вода збіднюється живильними солями, і чисельність водоростей починає знижуватися. Наступне накопичення біогенів супроводжується новим збільшенням кількості водоростей. У тих випадках, коли кількість живильних солей має не один, а кілька максимумів протягом періоду вегетації, в розвитку фітопланктону спостерігається відповідне число спалахів. Як правило, в тропічних і помірних морях простежуються два піки чисельності водоростей, які із просуванням у високі широти усе більше зближуються один з одним у часі. У високоарктичних водах через стислість вегетаційного періоду спостерігається тільки один пік чисельності водоростей. У морях чітко простежується залежність чисельності водоростей від вертикальної стійкості водних мас. З одного боку, перемішування водних мас у вертикальному напрямку сприятливо для розвитку водоростей, тому що забезпечує поповнення поверхневих шарів біогенами за рахунок їхнього виносу із глибин. З іншого боку, вертикальні течії води можуть заносити водорості на такі глибини, де світла для них недостатньо. Чим товще шар води, у якому розосереджені водорості, тим менше світла вони можуть утилізувати, оскільки частина його із просуванням углиб поглинається водою. Крім цього, життєдіяльність вертикально перемішуваних водоростей пригнічується і в іншому відношенні: вони не можуть придбати температурних і світлових адаптацій, що підвищують ефективність фотосинтезу. Такі властивості виробляються тільки в умовах чіткої вертикальної стратифікації водної маси. Внаслідок цього, наприклад, у прибережних водах цвітіння фітопланктону починається раніше, оскільки тут швидше встановлюється відповідна стратифікація. Прибережні води, що опрісняються стоком із суші і завдяки цьому мають меншу густину, по мірі танення снігів тонким шаром розливаються по поверхні більше солоних вод. В результаті утворюється розшарування товщі води, область поширення якого розширюється в напрямку від прибережжя у відкрите море, відповідно чому в цвітіння послідовно включаються все нові, більше віддалені від берега ділянки моря. Розтіканням поталої води по поверхні солоної й утворенням за цей рахунок стратифікації пояснюється інтенсивний розвиток водоростей у кромки льоду, що тоне, і являє собою «фальшивий берег». Порушенням стратифікації води можна пояснити й несприятливу дія штормів на розвиток фітопланктону.

Сезонна динаміка планктонних тварин. Сезонні коливання біомаси й чисельності популяцій планктонних тварин пов'язані головним чином з періодичністю масової появи у водоймах водоростей і інших рослин, що

являють собою їжу для організмів зоопланктону. Коливання терміки являють собою другий важливий фактор, що визначає сезонність зміни чисельності планктонних тварин. Третій найважливіший фактор динаміки зоопланктону – сезонність його виїдання рибами та іншими тваринами. Оскільки більшість планктонних тварин рослиноїдні, зоопланктон збагачується кількісно тільки після масової появи водоростей, причому з деяким запізненням. У самому зоопланктоні рослиноїдні форми з'являються в масовій кількості раніше зоопланктофагів, а наявність останніх являє собою передумову підвищення чисельності хижаків, що живуть за рахунок м'ясоїдних планктонних тварин. Із просуванням у високі широти тривалість вегетаційного сезону водоростей знижується, відповідно скорочуються й періоди високої чисельності зоопланктону. Паралельно цьому зростають сезонні коливання кількості зоопланктону, які порівняно невеликі в низьких широтах і більш різкі у високих. У деяких випадках масова поява водоростей супроводжується пригніченням зоопланктону. У ставках неодноразово спостерігалось зниження чисельності веслоногих рачків і коловерток у періоди масової появи синьо-зеленої водорості *Aphanizomenon*. Очевидно, негативно впливають на зоопланктон високі концентрації деяких метаболітів, що створюються під час масової появи водоростей.

Багатство зоопланктону різко зростає в періоди розмноження донних тварин за рахунок появи їх пелагічних личинок після весняного спалаху фітопланктону. Личинки живуть у товщі води від декількох тижнів, у водоймах високих широт, до багатьох місяців у тропічних водах. Після досягнення максимуму чисельність зоопланктонів починає знижуватися в результаті їх виїдання й відмирання.

Сезонна динаміка донних тварин. Сезонні коливання чисельності й біомаси донних тварин у першу чергу залежать від особливостей їхнього розмноження, росту й виїдання, а також від ряду абіотичних факторів, зокрема терміки водойм. Остання визначає час розмноження донних тварин як безпосередньо, так і через появу водоростей, якими харчуються пелагічні личинки бентичних організмів.

У континентальних водоймах різкі коливання чисельності й біомаси популяцій донних тварин можуть обумовлюватися масовим вильотом комах. У ставках і озерах, де на частку личинок комах доводиться нерідко більше половини всієї біомаси бентосу, його збідніння під час вильоту імаго часто носить спустошливий характер. Залежно від кількості генерацій у масових форм комах різкі зниження біомаси бентосу в таких водоймах бувають від 1 до 3–4 разів на рік.

11.7.3 Річна динаміка

Нерідко у водоймах або їхніх окремих ділянках протягом декількох

років відбуваються циклічні зміни чисельності й біомаси популяцій. Звичайно вони пов'язані з періодичними коливаннями інтенсивності сонячної радіації, багаторічними коливаннями рівня водойм, зі зміною їхньої солоності, кисневого режиму й деяких інших властивостей. Найбільш часта періодичність річних коливань чисельності у зв'язку зі змінами сонячної активності – 9–12 років. Наприклад, раз на 11–12 років тепла течія Ель-Ніньйо досягає берегів Перу, відтискуючи холодну Перуанську течію, і в цей час катастрофічно гинуть планктонні тварини й риби через брак кисню й помітне підвищення температури води. Нерідко річні коливання чисельності гідробіонтів не пов'язані з ритмікою геофізичних циклів. Це, зокрема, ті періодичні зміни, які виникають у результаті взаємодії популяцій жертви й хижака. Коли чисельність жертви досягає високих величин, умови харчування хижаків поліпшуються і їх у водоймі стає більше. Це збільшення веде до посилення виїдання жертви, її популяції стають менш численними й відповідно погіршуються умови відтворення хижаків, у результаті чого його чисельність знову знижується. Подібна динаміка чисельності може виникати в популяціях промислових об'єктів як наслідок вилову. Коли їхня концентрація велика, вилов стає особливо вигідним, і обсяг вилову зростає, обумовлюючи різке зниження промислового стада тварин. Якщо внаслідок інтенсивного вилову чисельність останніх різко знижується, промисел по необхідності припиняється й починається відновлення стада.

Річні коливання чисельності різкіше виражені у форм із коротким життєвим циклом. У видів з довгостроково існуючими пелагічними личинками чисельність популяцій менш стійка, ніж в організмів із прямим розвитком або з нетривалою пелагічною стадією. Перші форми, що характеризуються високою плідністю, але разом із тим і малою життєстійкістю зародків, дають високу чисельність в роки зі сприятливими умовами й різке зниження в роки, несприятливі для розмноження.

11.7.4 Неперіодичні зміни

У ряді випадків чисельність і біомаса популяцій зазнають істотних змін, що не супроводжуються поверненням до вихідного стану. Такі неперіодичні зрушення насамперед обумовлюються ациклічними змінами режиму водойм, зокрема тими, які викликаються діяльністю людини – гідробудівництвом, водоспоживанням і водокористуванням, скиданням стічних вод та ін. Внаслідок зарегулювання стоку рік і відповідної зміни їхнього гідрологічного режиму популяції одних гідробіонтів зростають, інші стають менш численними або зникають зовсім. Зміна величини стоку істотно відбивається на чисельності популяцій, що живуть у ділянках морів, де визначним є вплив річкових вод. Характерні ациклічні зміни чисельності популяцій гідробіонтів спостерігаються в озерах з

підвищенням їх трофності. В цьому випадку поступово знижується чисельність оксифільних форм аж до повного випадіння деяких з них, у той час як популяції організмів, менш вимогливих до кисню, але тих, що потребують більших кількостей їжі, стають численнішими. Різкі зміни чисельності й біомаси популяції гідробіонтів відбуваються внаслідок біологічного забруднення або акліматизації, зокрема стихійної.

Питання для самостійного вивчення

1. Загальні уявлення про популяції гідробіонтів.
2. Структура популяцій.
3. Внутріпопуляційні відносини.
4. Функціональні особливості популяцій.
5. Відтворення популяцій.
6. Смертність і виживаність особин в популяціях гідробіонтів.
7. Особливості росту популяцій.
8. Динаміка чисельності і біомаси популяцій.

12 ГІДРОБІОЦЕНОЗИ

Під *біоценозом* (гідробіоценозом) розуміється біологічна система, що складається з популяцій декількох видів, що населяють певну ділянку життєвої арили (біотоп, або екоотоп), що утворюють функціональну єдність і здійснюють у взаємодії з неживою природою колообіг речовин з використанням енергії, що надходить ззовні. Біоценоз і біотоп перебувають у єдності один з одним і не можуть розглядатися як два взаємодіючих компоненти, будучи двома сторонами єдиного цілого – екосистеми, взаємозалежними у своєму розвитку; біотоп є одночасно й ділянкою життєвої арили, і сукупністю умов існування для своїх мешканців. Біоценози як форми організації життя виникли й розвивалися, історично видозмінюючись у процесі становлення біотичного колообігу на Землі.

Звичайно біоценози складаються з автотрофів і гетеротрофів, рідше – тільки із останніх і тоді є системами, що існують за рахунок енергії *алохтонної* (що надходить ззовні) ОР. У першому випадку біоценози можна назвати *функціонально повночленими*. У ряді водойм біоценози, будучи функціонально повночленими, у значній мірі існують за рахунок енергії ОР, що надходять із водозбірної площі, тобто тих, що продукуються наземними екосистемами. Висловлюється думка, що крім авто- і гетеротрофів доцільно виділяти ще одну функціональну групу, яку варто розглядати як особливий компонент функціонально повночлених біоценозів. Це азотфіксатори, що забезпечують зв'язаним азотом автотрофів, і представлені синьо-зеленими, сапротрофами

(вільноживучими бактеріями), біотрофами (бактеріями й актиноміцетами, симбіотично пов'язаними з автотрофами).

Вкрай характерно для біоценозів проникнення їхніх елементів у сусідні угруповання, і навпаки. У зв'язку із цим межа між окремими біоценозами звичайно не буває різкою, і в місці їхнього зіткнення існує деяка перехідна зона, що одержала назву *екотон*. Часто вона характеризується населенням більш різноманітним і рясним, ніж у суміжних біоценозах. Тенденція до збільшення різноманіття й численності населення на стику угруповань одержала назву *крайового ефекту*.

У порівнянні з популяціями біоценоз як система вищого рангу інтегрований менш жорстко. Його цілісність проявляється у функціональній і структурній єдності всієї сукупності популяцій так, що зміна одного з компонентів негайно відбивається на стані всієї системи. Між структурно-функціональними вузлами біоценозу існує складна кореляція з використанням зворотних зв'язків, що забезпечує стійкість системи в умовах деформуючих впливів зовнішнього середовища, якщо вони не виходять за межі регуляторних можливостей біоценозу. Такі умови складаються далеко не завжди, тому біоценози не можна відносити до систем з високим ступенем саморегуляції, що часто проявляється лише в здатності змінюватися в певній послідовності, існувати в рівноважно-змінному стані.

Як усяка біологічна система, біоценоз являє собою спільність взаємодіючих один з одним елементів, що по своїх властивостях не дорівнює сумі властивостей її елементів. Взаємодія окремих елементів при всій його складності скоординовано таким чином, що забезпечує динамічну стійкість системи за рахунок регулювання інтенсивності окремих біоценотичних процесів. Самовідтворення гідробіоценозів здійснюється у формі колообігу речовин і самовідновлення системи із продуктів її руйнування з використанням енергії, що надходить ззовні. Одним з об'єктивних критеріїв самостійності біоценозу може служити перевищення обсягу колообігу речовин усередині угруповання над обсягом зовнішнього обміну. Внутрішньобіоценотичний обмін не тільки абсолютно, але й відносно зростає зі збільшенням біомаси й розширенням просторових границь угруповання. Чим більше енергії проходить через біоценоз, тим вище його стійкість. Під нею розуміється збереження біоценозами структурно-функціональної організації, включаючи той випадок, коли спостерігається циклічна закономірно повторювана зміна станів угруповання, зокрема, відповідно до геофізичних циклів. Той самий біоценоз, залишаючись самим собою, виглядає й функціонує по-різному навесні, улітку, восени й узимку, удень і вночі. Такі циклічні зміни біоценозів на тлі періодичної зміни зовнішніх умов розглядаються як явище екосистемне.

12.1 Структура гідробіоценозів

Структурованість угруповань виражена в трьох основних планах. Насамперед, це *певний компонентний склад біоценозу* – набір і кількісне співвідношення різних видових популяцій, життєвих форм (біоморф) і інших структурних елементів. Другий план структурованості – той або інший *просторовий розподіл окремих елементів*. Третя форма її – *сукупність всіх зв'язків*, у першу чергу ланцюгів і циклів харчування, топічних, форичних і інших взаємодій.

Структура біоценозів може мати різний ступінь складності, що, зокрема, характеризується числом елементів у системі, упорядкованістю їхнього співвідношення й розподілу. Для оцінки ступеня структурованості біоценозів Мак-Артуром в 1955 г. запропоновано використовувати загальновідому формулу К. Шенона, що визначає інформативність (ступінь упорядкованості) системи (H).

12.1.1 Трофічна структура

Коли мають на увазі трофічну роль, що відіграють гідробіонти в біоценозі, то серед них виділяють автотрофів – *продуцентів* (фотосинтетики й хемосинтетики), гетеротрофів – *макроконсументів* (головним чином тварини) і *мікроконсументів* або *редуцентів* (переважно бактерії, актиноміцети, гриби). Консументи, що безпосередньо харчуються продуцентами або продуктами їхнього розпаду, утворюють другий трофічний рівень біоценозу. Третій трофічний рівень виникає в біоценозі, коли в ньому присутні популяції гідробіонтів, що живуть за рахунок поїдання організмів другого трофічного рівня, і т.д. Організми другого, третього й наступного трофічного рівнів відповідно називаються консументами першого, другого й наступного порядків. Шлях, по якому ОР продуцентів переміщується з одного трофічного рівня на інший, називається *трофічним ланцюгом*. Сукупність харчових ланцюгів у біоценозі утворює його *трофічну мережу*. У харчовій мережі розрізняють *ланцюги виїдання й розкладання*. Перші будуються на основі голозойного харчування, коли тварини використовують у їжу або живі організми – *пасовищні ланцюги*, або продукти їхнього руйнування – детрит – *детритні ланцюги*. Ланцюги розкладання утворюються в результаті життєдіяльності бактерій, грибів і інших мікроорганізмів, що мінералізують ОР. Своєрідні ланцюги харчування виникають на основі осмотичного харчування розчиненими ОР, властивого багатьом безхребетним й хребетним тваринам до риб включно, гетеротрофним гідробіонтам, а також ряду фототрофів з тим чи іншим ступенем гетеротрофності. Співвідношення потужності різних ланцюгів харчування в біоценозі добре відбиває особливості його структурно-функціонального вигляду. В трофічній

мережі угруповань оліготрофних водойм переважають пасовищні ланцюги: мікроорганізмів мало й ланцюги розкладання виражені слабо. З підвищенням трофності вод все більше відносно й абсолютне значення здобувають детритні й редуцентні ланцюги. Останні стають майже єдиними в угрупованнях, що існують в умовах різкого дефіциту кисню й достатку мертвої ОР. З переходом від одного трофічного рівня до наступного чисельність і загальна біомаса особин нерідко знижуються, тому що на кожному щаблі трансформації ОР відбувається його втрата. У результаті утворюється так звана *піраміда чисел* і *піраміда біомас*, що характеризують ступінь зменшення кількості організмів з переходом від одного трофічного рівня до іншого. Оскільки дрібні організми при даній біомасі звичайно створюють більше ОР, ніж існуючі разом з ними великі, то не завжди піраміда біомас закономірно звужується до вершини. Наприклад, при відносно низькій біомасі водорості можуть утворювати таку кількість ОР, за рахунок якого здатна існувати популяція тварин з більшою сумарною біомасою. Подібні порушення виключаються, якщо порівняння вести за енергетичним принципом. Енергія, що трансформується на першому трофічному рівні, завжди буде більшою, ніж на другому; ще меншою вона виявиться на третьому й наступному рівнях. Характеристикою трофічної структури біоценозу може служити співвідношення в ньому кількості організмів різних трофічних рівнів, співвідношення форм із різними типами харчування, число трофічних зв'язків та ін. Харчова структура найбільш проста, коли всі особини даного трофічного рівня належать до однієї трофічної групи або ж організми інших трофічних угруповань грають у ньому дуже малу роль. Найбільш складна харчова структура біоценозів, в яких форми з різними типами харчування численні й представлені подібною кількістю особин.

Кількісну оцінку складності харчової структури біоценозів можна дати в одиницях інформації, зокрема стосовно до розмаїтості ланцюгів і типів живлення. У першому випадку трофічна структура буде тим складніше (різноманітніше), чим більше в біоценозі трофічних рівнів і чим більш схожа кількість організмів, що належать до кожного з них. У другому випадку різноманіття біоценозу виявиться прямою функцією числа типів харчування й ступеню рівнопредставленості організмів з різними типами харчування. На ряді прикладів встановлено, що чим вище біомаса біоценозу (тобто чим більше їжі в біотопі), тим одноманітніше його харчова структура. Із просуванням у тропіки зменшується кількість їжі, біомаса біоценозів падає й одночасно підвищується трофічне різноманіття. Насамперед, біоценози високих широт мають не настільки розгалужену харчову мережу, як у тропічній зоні, причому окремі харчові ланцюги вкрай нерівні за потужністю. Крім цього, харчові ланцюги в тропіках звичайно значно довші, нерідко утворені чотирма-п'ятьма ланками, у той час як для високих широт більш характерні 3–4-членні

ланцюги. Нарешті, типи харчування тварин тропіків більш різноманітні, ніж у високих широтах. Помітно спрощується трофічна структура біоценозів з підвищенням кормності водойм. Подібна картина простежується й у випадку різкого збідніння фауни, що викликається крайніми умовами існування. Наприклад, у гіпергалінних водоймах, де в масових кількостях живуть тільки джгутикові *Dunaliella salina* і їхній споживач рачок *Artemia salina*, інформація трофічної структури наближається до 0 (Куяльницький лиман). Чим збалансованіше біоценози, тим складніше їхня харчова структура.

12.1.2 Видова структура

До складу кожного біоценозу входить деяке число видів, кожний з яких представлений популяцією тієї або іншої величини. Число видів і їхня численність характеризують видову структуру біоценозів. Хоча до складу останніх входить, як правило, багато видів, тільки один або трохи різко виділяються по своїй біомасі й чисельності. Види, представлені в біоценозі найбільшою біомасою і числом особин, називаються *домінантними*, *лідируючими* або видами-*едифікаторами* (*edifice* – творення), ті що трохи поступаються їм – *субдомінантними*, інші – *другорядними* й зовсім рідкі – *випадковими*. Оцінка значення виду в біоценозі залежить від вибору показника численності. Вид може виявитися доміантним по біомасі, але субдомінантним або навіть другорядним по чисельності. У біоценозі відносно вище значення по чисельності в популяцій, дрібнимх організмів, по біомасі – у форм із великими особинами. Щоб дати оцінку ролі видів відразу по двом показникам, іноді використовують середнє геометричне із чисельності й біомаси. Останнім часом все частіше ступінь доміантності виду оцінюють по тій ролі, яку він відіграє в трансформації речовин і енергії. Частка домінуючого виду в біоценозі звичайно тим вище, чим кількісно більше біоценоз.

Однією з характеристик видової структури біоценозу є видове різноманіття (ВР) – число видів, віднесене до одиниці простору або числу особин. Для обчислення цього показника використовуються різні індекси ВР. Наприклад, мірою складності видової структури може служити інформаційний індекс К. Шеннона. Крім цього показника використовуються багато інших, що враховують як число видів у біоценозі, так і рівномірність їхньої кількісної представленості (*еквітабільності*). Показники ВР, що дозволяють порівнювати біоценози по видовому багатству й еквітабільності, певною мірою являють собою кількісне вираження біоценотичного принципу А. Тинеманна, відповідно до якого при сприятливих умовах середовища число видів велике, але кожний представлений невеликим числом особин. У цьому випадку показник ВР виявляється найбільш високим. Коли середовище

несприятливе, видів стає мало, численність деяких з них дуже висока, а інших – мала, показник ВР знижується. У ряді випадків простежене зниження індексу ВР біоценозів з підвищенням трофності озер і ставків. В невеликих водоймах, наприклад у ставках з одноманітною фауною, але високою щільністю населення, видова структура біоценозів менш складна, чим у великих озерах і морях. Внесення біогенів супроводжується зменшенням ВР фітопланктону; протилежну дію має зниження освітленості. Все це добре ілюструє те загальне положення, що інформація зростає, коли послаблюється дія обмежуючих факторів. Інформація на одну особину звичайно різко знижується в сильно забруднених водоймах.

Для порівняння ступеня видової подібності біоценозів використовуються різні індекси подібності – розходження, засновані як на якісній, так і на кількісній представленості видів, що входять у порівнювані масиви.

12.1.3 Хорологічна й розмірна структура

Один з показників структурованості біоценозів – ступінь упорядкованості хорологічного (просторового) розподілу особин. Очевидно, найменш упорядкований той біоценоз, у якому розподіл окремих особин статистично випадковий. Тому однією з мір хорологічної упорядкованості угруповань може служити ступінь розходження між фактичним розподілом особин і статистично випадковим. Дуже простий для сприйняття й обчислення індекс агрегованості (K_a) = $1 - (\bar{m} / m)$, де \bar{m} й m – середня щільність, відповідно на всій площі й усередині скупчень.

Одна з форм хорологічної структурованості біоценозів полягає в їх вертикальній стратифікованості, що, зокрема, вкрай характерна для планктону. Одним з її виражень є приуроченість окремих видів до тих або інших глибин з утворенням шарів домінування. Своєрідні хорологічні ефекти можуть обумовлюватися особливостями циркуляції вод. Наприклад, у Саргасовому морі під час вітру водорості розподіляються смугами. Такий розподіл є наслідком конвекційних процесів, які викликаються вітром. У суміжних зонах конвекції вода обертається в протилежних напрямках і на місці стику в зоні конвергенції відбувається скупчення водоростей. У цих же зонах уздовж ліній конвергенції відбувається концентрація ОР; внаслідок бічного стиску вона збивається в невеликі згустки, які разом з водою, що поринає, захоплюються в глибину. Концентрація органіки уздовж ліній конвергенції супроводжується численністю споживаючого її зоопланктону якого тут набагато більше, ніж у суміжних ділянках. Нарешті, вагоме значення має безпосередній винос планктону в глибину в зоні конвергенції. У зоні дивергенції підняття глибинних вод, позбавлених планктону, створює іншу вертикальну структуру угруповання.

12.1.4 Розмірна структура

біоценозів залежить від величини організмів, що утворюють популяції продуцентів, консументів і редуцентів. Розмірний склад популяцій – дуже важливий момент у їхній характеристиці, тому що зі збільшенням особин величина їхньої відносної поверхні й відповідно енергетична активність падають. Помічено, що великі таксони водного населення утворюють розмірні групи, що відрізняються одна від одної в $10^{0,5}$ або кратне цій величині разів. Зі зростанням порядку розмірної групи знижуються темп розмноження й чисельність особин, ускладнюється їхня організація, підвищується тривалість життя.

12.2 Міжпопуляційні відносини в гідробіоценозах

Надзвичайно різноманітні зв'язки популяцій у біоценозах насамперед поділяють на прямі й непрямі. У першому випадку спостерігається безпосередній контакт між особинами взаємодіючих популяцій, форма якого вироблялася історично, у другому – таких адаптації в особин взаємодіючих популяцій немає, і в процесі еволюції вони пристосовувалися лише до результатів життєдіяльності один одного. Прямі й непрямі зв'язки можуть проявлятися в самих різних формах взаємодій, серед яких за функціональною ознакою можна, зокрема, виділити *топічні*, *трофічні*, *фабричні* й *форичні*. Перша форма зв'язку – випадок, коли особини популяції одного виду кондиціонують (видозмінюють) фізико-хімічні умови існування іншого (наприклад, аерація води фотосинтетиками). Трофічні зв'язки проявляються в харчуванні особин одного виду за рахунок живих особин іншого виду, продуктів їхньої життєдіяльності або їхніх мертвих залишків. Якщо особини одного виду використовують представників іншого, їхньої частини або мертві залишки для «фабрикації» своїх споруджень, має місце фабричний зв'язок. Форичні зв'язки виникають, коли переміщення особин одного виду закономірно здійснюються представниками іншого. Частиною складної мережі взаємин у біоценозі є *консорції* – системи, що складаються з організмів *детермінантів* і залежних від них безпосередньо *консортів*. *Трофоконсорти* пов'язані з детермінантом трофічно, *топоконсорти* – топічно і т.д. Консорційні зв'язки ведуть до вироблення в різних організмів взаємозумовленості їхніх функцій, до посилення біоценотичних взаємодій.

За своїм біологічним значенням взаємозв'язки між популяціями вкрай різноманітні. Найбільш часто вони проявляються в таких формах, як *хижацтво й паразитизм, конкуренція й нейтралізм, протокооперація й мутуалізм, карпоза, коменсалізм і аменсалізм, стимулювання й пригнічення* (табл. 12.1).

Таблиця 12.1

Деякі форми взаємин між популяціями

Типи взаємодій	Вид А	Вид Б	Характер взаємодії
Нейтралізм	0	0	Популяції не впливають одна на одну
Мутуалізм	+	+	Взаємодія сприятлива для обох популяцій і є облігатною
Протокооперація	+	+	Взаємодія сприятлива для обох популяцій і не є облігатною
Конкуренція	–	–	Кожна з популяцій пригнічує іншу
Хижацтво	+	–	Популяція хижака (А) винищує популяцію жертви (Б)
Паразитизм	+	–	Популяція паразиту (А) використовує популяцію жертви (Б), яка зазнає негативний вплив першої
Карпозий коменсалізм	+	0	Популяція коменсала (А) отримує вигоду від популяції виду (Б), який не зазнає шкоди від виду А
Аменсалізм	–	0	Популяція виду А пригнічується, популяція виду Б не зазнає будь-якого впливу

12.2.1 Нейтралізм і конкуренція

Нейтралізм і конкуренція являють собою найбільш характерні взаємини між популяціями гідробіонтів одного трофічного рівня. Зокрема, нейтральні відносини звичайно спостерігаються у домінуючих видів даного трофічного рівня. В 1934 р. Г. Ф. Гаузе встановив правило (що згодом одержало назву *принципу конкурентного виключення* або *принципу Гаузе*), відповідно до якого споріднені види, що займають подібні екологічні ніші, не можуть співіснувати разом. Результат конкуренції визначається особливостями видів і середовища. У природних умовах близькі види або змінюють один одного в просторі по градієнту того або іншого фактора, або займають різні екологічні ніші. Іноді в гідробіоценозі є кілька масових видів одного трофічного рівня з подібним типом харчування, але в цьому випадку в них спостерігається або розбіжність пасовищ, або вони тримаються на різній глибині або на різних ділянках дна. Принцип конкурентного виключення не завжди стосується домінуючих видів. М. Хатчинсон у 1961 р. показав, що цей принцип не діє, коли час помітних сезонних змін середовища менше або дорівнює тому, яке потрібно для витиснення одного виду іншим. Інакше кажучи, чим коротше життєвий цикл в особин даного виду, тим менше стосується нього

принцип конкурентного виключення. Цим, зокрема, можна пояснити так званий «планктонний парадокс» – відсутність конкурентного виключення домінуючих видів у фітопланктоні, тривалість генерацій якого дорівнює деяким дням або навіть годинам. Інше пояснення «планктонного парадоксу» – розбіжність «місць харчування», що виключає конкуренцію. Кожна водорість – центр виснаження біогенів, що зменшуються до периферії клітини. Теоретичний розрахунок обсягу зон виснаження показує, що перекривання цих зон (збіг «місць харчування») практично може спостерігатися тільки при концентрації вище $3 \cdot 10^8$ кл·дм³, що рідко досягається в природних умовах. Нарешті, висловлена й аргументується експериментальними даними гіпотеза рівноваги, відповідно до якої ріст популяції кожного виду водоростей обмежується одним біогеном або специфічною комбінацією з декількох біогенів; в оліготрофних водоймах у порівнянні з евтрофними більше лімітуючих факторів, і відповідно, населення різноманітніше.

У зоопланктоні й зообентосі принцип конкурентного виключення виражений найбільш різко у форм із тривалим життєвим циклом. Іноді в біоценозах можуть співіснувати в якості домінантних близькі види, що споживають подібну їжу, але тоді вони розрізняються за способом її добування. Ступінь конкуренції через їжу залежить від подібності спектрів харчування, потреби в кормі й кількості їжі, наявної в розпорядженні конкуруючих між собою видів. Виходячи із цих положень, уведено поняття *обсягу, напруги й сили конкуренції*. Обсяг конкуренції – це відношення тої частини харчового раціону, через яку конкурують види, до всього їхнього раціону. Обсяг конкуренції (d), що відбиває ступінь харчової подібності організмів, може бути обчислений по формулі $d = C_1 + C_2 + C_3 + \dots + C_n$, де C_i – найменше відсоткове значення першого компонента в їжі одного із двох конкурентів, C_2 – найменше значення другого компонента і т.д. Наприклад, у спектрі харчування личинок двох видів поденок до загальними компонентами, через які конкурують обидва види, є спірогира й кладофора. У їжі першого виду личинок на частку спірогири доводиться по вазі 51%, на частку кладофори – 30%, а в других значення цих компонентів відповідно дорівнюють 7 і 45%. Обсяг конкуренції дорівнюватиме: $7 + 30 = 37\%$.

Під напругою конкуренції (i) розуміється відношення потреб організмів-споживачів тієї їжі, за яку вони конкурують, до її наявності: $i = [(a_1 + a_2)/b] \cdot 100\%$, де a_1 і a_2 – кількість їжі, споживана за добу відповідно першим і другим видами, b – біомаса харчових об'єктів у місці перебування конкурентів.

Сила конкуренції (e) є добуток її обсягу на напругу, помножений на ступінь збігу пасовищ (q) конкуруючих організмів: $e = d \cdot i \cdot q$. Сила конкуренції виражається в *конкаліях*, кількість споживаної й наявної їжі (a і b) – у грамах на 1 м^2 . Принцип розрахунку сили конкуренції через їжу

може бути розповсюджений і на інші життєві ресурси. Негативний вплив харчових конкурентів один на одного тим значніше, чим більше збігаються їхні спектри харчування, чим менше корму у водоймі й вище чисельність споживачів.

12.2.2 Хижацтво й паразитизм

Взаємодії типу «хижак – жертва» і «паразит – хазяїн» домінують у відносинах популяцій суміжних трофічних рівнів, хоча й не єдині для них. Роль хижаків у біоценозі визначається їхньою чисельністю й ступенем уразливості жертви. Коли захищеність жертви мала, а хижаків багато, вони можуть різко знижувати чисельність популяції що вражається. Якщо при цьому хижак не може перейти на добування іншої їжі, його чисельність також знижується. У результаті популяція споживаних організмів починає відновлюватися, умови для існування хижаків поступово поліпшуються, і їх стає багато. Таким чином, створюється рухлива рівновага між щільністю популяцій хижака й жертви, що досягається через коливання (осциляцію) чисельності обох компонентів системи. Коли уразливість жертви невелика (наявність укриттів і інших засобів захисту), хижак у відношенні її виступає не як осцилятор, а як стабілізатор чисельності. Підтримуючи щільність популяції жертви на деякому рівні, хижаки попереджають демографічні вибухи (різкі зростання чисельності), що ведуть до виснаження харчових ресурсів з наступним різким скороченням чисельності популяції, що занадто збільшилася. Нарешті, у випадку нечисленності хижаків вони не здійснюють істотного впливу на популяцію жертви, не підсилюючи й не послабляючи коливань її щільності. Роль хижаків у біоценозах ускладнюється, коли вони, впливаючи на екологічно близькі види, знімають ефект їхнього конкурентного виключення. Наприклад, посилений промисел сардини (еквівалент хижака) приводить до збільшення чисельності анчоуса. У ситуаціях, що послабляють конкурентне виключення видів, роль хижаків у регулюванні ВР може не простежуватися. Зі зростанням трофічної складності біоценозів значення конкурентних відносин зменшується, а хижацтва – зростає; з переходом до вищих трофічних рівнів відносне значення хижацтва падає, конкуренції – підвищується. У біоценозах, що існують тривалий час, гострота впливу хижаків на жертву згладжується, оскільки в еволюційному процесі виробляються різні пристосування (коадаптації), що попереджають руйнування взаємодіючих популяцій. Необмежене виїдання могло б привести до повного зникнення жертви й наступної загибелі хижаків. У деяких випадках спостерігається взаємна пристосованість, що забезпечує хижаків задоволення його харчових потреб з найменшим збитком для популяції споживаних організмів. Наприклад, припинення харчування в період розмноження властиво дуже багатьом хижакам: морським зіркам,

молюскам, ракоподібним, деяким риbam і іншим тваринам. Ці перерви в харчуванні, що збігаються в часі з появою личинок кормових організмів, мабуть, варто розглядати як закономірний результат спільної еволюції хижаків і їхніх майбутніх жертв, що приводить до їхньої взаємної пристосованості.

Паразити грають у біоценозах приблизно ту ж роль, що й хижаки. В одних випадках вони викликають різкі періодичні зниження чисельності популяцій, що вражаються ними, у результаті чого падає чисельність самих паразитів. Якщо чисельність паразитів не дуже висока й рівень ураження ними обмежений, вони можуть відігравати роль стабілізатора щільності популяцій. Такий тип відносин часто зустрічається в довгостроково існуючих біоценозах. Коли відбуваються різкі перебудови біоценозів, наприклад, у випадку акліматизації гідробіонтів, і у взаємодію вступають паразит і хазяїн, історично не адаптовані один до одного, їхні відносини можуть приймати вкрай гострий характер. Дуже цікаві спостереження над деякими видами п'явок показали, що паразитування на рибах призводить до підвищення ефективності використання хазяїном корму; створюється система «паразит – хазяїн», що працює як єдине ціле.

12.2.3 Протокооперація й мутуалізм

Ці дві форми взаємовигідних відносин розрізняються лише по ступеню облігатності взаємодії популяцій, оцінити яку іноді буває важко. Типовий приклад мутуалізму, коли одні організми не можуть існувати без інших, – знаходження симбіотичних водоростей у тілі найпростіших, губок, кишковопорожнинних і хробаків. Протокооперація часто спостерігається у взаєминах деяких риб і ракоподібних з кишковопорожнинними і голкошкірими. Серед щупалець медузи-корнерота ховаються мальки тріски й ставриди. З голкошкірих у протокооперації з рибами, креветками й іншими тваринами найчастіше перебувають морські їжаки. Серед їхніх довгих голок ховаються маленькі рибки. Деякі з них внаслідок таких взаємин навіть виробили звичку плавати долілиць головою, що полегшує входження під захист голок. Іноді їжак спеціально розсовує голки, даючи можливість рибкам очистити поверхню свого тіла від паразитів і різних забруднень. Захист від ектопаразитів часто приводить до дуже цікавих форм протокооперації, коли особини деяких видів шукають контакту із тваринами, що очищають їхню шкіру або навіть ротову порожнину. Серед гідробіонтів-очисників в наш час нараховують 26 видів риб, 6 форм креветок і 1 краба; очевидно, «санітарна обробка» одних тварин іншими – важливе й широко розповсюджене біологічне явище.

12.2.4 Карпозі, коменсалізм і аменсалізм

Під *карпозами* розуміються всі форми співжиття, вигідні для однієї із двох популяцій і практично нешкідливі для іншої. Якщо карпоз супроводжується харчуванням одного організму за рахунок іншого без завдання збитків останньому, говорять про *коменсалізм*. Однобічний негативний вплив однієї популяції на іншу без витягу користі для себе називається *аменсалізмом*. Перераховані взаємини грають відносно меншу роль, ніж інші форми взаємодії популяцій, але досить широко зустрічаються в угрупованнях гідробіонтів. Прикладом карпозів є використання багатьма гідробіонтами вищих рослин як субстрату для прикріплення або, навпаки, прикріплення водоростей до тварин. Організми, до яких прикріплюються рослини або тварини, звичайно не страждають від їхньої присутності, у той час як формам, що прикріплюються, це вигідно (знаходження в потрібному шарі води, додатковий субстрат для прикріплення та ін.). Часто як укриття гідробіонтами використовуються зарості макрофітів і корали, серед яких ховаються багато риб, ракоподібні й інші тварини. Прикладом аменсалізму може служити негативний вплив щитнів і інших організмів, що замулюють ґрунт, на розвиток водоростей.

12.2.5 Стимуляція й інгібування (пригнічення)

В гідробіоценозах дуже велику роль у взаємодіях популяцій грають біохімічні впливи, що реалізуються через виділення у воду різних метаболітів. Наприклад, морські водорості можуть виділяти у воду в формі метаболітів до 50% утвореної ними ОР. Біохімічні взаємодії – складна сукупність процесів, що включають виділення в середовище метаболітів, їхнє перенесення у просторі й вплив на популяції інших організмів. В одних випадках спостерігається стимулюючий вплив одних популяцій на інші, в інших – пригнічуючий. Стимуляція й пригнічення у взаємодіючих популяцій можуть носити однобічний характер або бути взаємними. Протококові водорості продукують ряд речовин, що пригнічують розвиток бактерій; у невеликих кількостях ці речовини стимулюють ріст самих водоростей, у високих – навпаки. У присутності рогоза продукція очерету знижується на 40%. Широко відомі факти відсутності бактерій на поверхні планктонних водоростей, придушення ними розвитку бактерій (у момент активного поділу) у лабораторних і природних умовах. Простежено антибіотичну дію на багатьох бактерій екстрактів ряду діатомових, хризофітових і динофітових водоростей. Можливо, що потенції розмноження бактерій у Світовому океані стримуються не дефіцитом живильних речовин, а пригніченням з боку фітопланктону, що виступає в ролі біоценотичного регулятора; цим пояснюється той парадокс, що в природних умовах бактерії по темпу розмноження іноді поступаються

водоростям. Говорячи про негативний вплив водоростей на бактерій, не слід забувати, що прижиттєві виділення перших (переважно полісахаридного характеру) – одне з основних джерел харчування других. Тому в певних діапазонах кореляція між розвитком фіто- і бактеріопланктону часто носить чітко виражений позитивний характер. Очевидно, результат взаємодії між бактеріо- і фітопланктоном залежить від їх систематичних (екологічних) особливостей. Обмін різними продуктами біосинтезу має місце й серед водоростей. З'ясовано, що багато планктонних водоростей виділяють у воду білок, що зв'язує вітамін В₁₂; у такий спосіб придушується розвиток водоростей, що мають в ньому потребу. У ряді робіт показано, що метаболіти, які виділяються у воду утворюють між гідробіонтами розгалужену мережу різноманітних комунікацій, що є важливим інтегратором угруповань водних організмів. У біохімічному відношенні водойми являють собою єдине ціле з упорядкованою мережею різних взаємодій, у якій кожна популяція займає певне місце. Міжпопуляційний обмін, з одного боку, є наслідком того, що внутрішнє середовище гідробіонтів більш-менш «відкрите» у зовнішнє, куди й надходять продукти різного синтезу, а з іншого боку – результатом спеціалізації біохімічних синтезів, коли одні організми в надлишку утворюють ті або інші речовини, а самі користуються іншими, у надлишку синтезованими іншими організмами. Крім *обмінних* метаболічних зв'язків розрізняють також *сенсорні*, коли речовини, які виділяються одними організмами, впливають на поведінку особин інших видів. Наприклад, у риб «запах» хижака викликає реакцію переляку, «запах» жертви є аттрактантом для хижака. Додавання в культуру інфузорій *Tetrahymena* стимулює масовий вихід із цист хижих інфузорій *Didinium*, що ними харчується. Із присутністю у воді різних метаболітів можуть бути пов'язані зміни форм фітопланктону, зміни в ході міграцій у планктонних тварин і інші масові явища у водоймах.

12.3 Трансформація речовин і енергії

Трансформація речовин і енергії в біоценозах дуже складна. До неї втягуються речовини й енергія, як самих членів угруповання, так і абіотичні компоненти екосистеми (використання енергії світла, механічної й теплової енергії води, розчинених мінеральних речовин та ін.). Найважливішим наслідком трансформації абіотичних речовин і енергії є біосинтез, що здійснюється автотрофами біоценозу. Новостворювані речовини в процесі гетеротрофного харчування перетворюються в ті, які асимілюються на наступних трофічних рівнях. Це перетворення, що супроводжується розсіюванням енергії (сумарно виражається величиною дихання угруповання), відбувається по різних каналах – ланцюгах харчування – набір, потужність і енергетична ефективність яких

характеризують функціональний вигляд окремих біоценозів, їхній специфічний внесок у формування біосфери.

12.3.1 Канали трансформації

Найбільшою мірою гетеротрофне перетворення речовин у водних біоценозах і передача енергії на наступні трофічні рівні відбувається по лінії голозойного харчування – пасовищним і детритним харчовим ланцюгам. Голозойні трофічні ланцюги у водних біоценозах істотно відрізняються від таких в наземних угрупованнях. Насамперед, їхня відносна роль у трансформації речовин і енергії помітно менше, оскільки значна частина гідробіонтів харчується осмотично. Іншою виявляється й структура голозойних ланцюгів. Значна частина водоростей і особливо вищих водяних рослин, які дуже слабо поїдаються в живому вигляді, перетворюється після відмирання в детрит, яким харчується величезна кількість гідробіонтів. Утворення великої кількості детриту, зокрема зваженого в товщі води, надає голозойним ланцюгам водних біоценозів своєрідний вигляд, що обумовлюється надзвичайно широким поширенням фільтраційного способу харчування. За рахунок відціджування дрібних об'єктів існують найбільш масові планктони внутрішніх водойм і морів. У значній мірі фільтраційно харчуються донні тварини, зокрема багато хробаків, молюски, ракоподібні. Накопичення детриту, особливо в донних відкладах, стимулює утворення в біоценозах ланцюгів аеробного й анаеробного розкладу. Найбільше значення в їхньому формуванні мають бактерії й гриби. Роль останніх поки вивчена недостатньо, але, очевидно, досить велика, судячи з великої кількості грибів у товщі води й ґрунту. Показано, наприклад, що при розкладанні листів очерету значення грибів і бактерій приблизно однакове, зокрема, сумарне споживання кисню тими й іншими організмами подібне.

Зі збільшенням трофності й забруднення водойм спостерігаються характерні зміни в співвідношенні потужності різних каналів трансформації речовин і енергії. У харчовій мережі оліготрофних водойм домінують пасовищні ланцюги над детритними, ланцюги розкладання займають другорядне місце, причому переважно протікають в аеробних умовах. З підвищенням трофності й забруднення водойм домінуючого значення поступово набувають ланцюги розкладання, а роль пасовищних стає все меншою аж до повного зникнення голозойного харчування, коли живий компонент екосистеми представлений виключно мікроорганізмами. Для такої ситуації вкрай характерна різка перевага анаеробних процесів над аеробними й практично повне випадання з угруповання фотоавтотрофів, тобто існування біоценозу за рахунок енергії алохтонної органіки. Значна частина речовин у водних біоценозах циркулює по відсутнім у наземних біоценозах осмотичним ланцюгам.

12.3.2 Ефективність трансформацій

Кількість ОР, утвореної на кожному трофічному рівні, значно менше того, яке продукується гідробіонтами нижчого рівня. З одного боку, консументи споживають не всю ОР, синтезовану на попередньому рівні, з іншого боку – спожита речовина тільки частково використовується консументами на побудову свого тіла, значною мірою мінералізуючись в процесі дисиміляції. Звичайно витрати на обмін досягають 80–90% раціону, і тільки 10–20% з'їденої їжі використовується на ріст. Низький ступінь використання їжі на ріст не повинен розглядатися як показник «недосконаlosti» трансформації енергії організмами-консументами, як характеристика їх «біологічного ККД». Необхідно розрізняти ефективність трансформації енергії й витрата трансформованої енергії на різні потреби консументів. Є всі підстави вважати, що сам процес перетворення речовин при асиміляції відбувається з дуже малими втратами. Однак надалі досить ефективно трансформована енергія лише в невеликій мірі використовується на ріст, оскільки крім нього необхідно енергетично забезпечувати багато процесів, що лежать в основі самозбереження «живих трансформаторів», включаючи їхнє відтворення, тобто їхнє існування необмежено довгий час всупереч усяким «ушкодженням» з боку зовнішніх сил.

ОР, що містяться в організмах одного трофічного рівня, практично не можуть цілком утилізуватися представниками іншого. В ті моменти, коли підйом чисельності кормових організмів не буде негайно супроводжуватися відповідним збільшенням кількості споживачів, частина продукції залишиться невикористаною, і за рахунок неї може відбуватися накопичення ОР в ґрунті. З підвищенням видового різноманіття консументів того або іншого рівня ймовірність виконання ними найбільшої трансформаційної роботи зростає. Наприклад, один вид рослиноїдних тварин при будь-якій їхній чисельності не може через обмеженість харчових адаптацій поїдати будь-які рослини в силу їх різних морфологічних, фізіологічних і екологічних особливостей. Зі збільшенням видового різноманіття консументів зростає набір засобів використання різних харчових об'єктів і відповідно більш повно реалізується укладена в них потенційна енергія. Для оцінки ефективності трансформації органічної речовини при його переході на наступні трофічні рівні розрахунок звичайно ведеться в енергетичних еквівалентах. Найбільш часто для суміжних рівнів порівнюються енергії їхніх раціонів, продукції, речовин що асимілюються, раціону й приросту, асиміляції й приросту. Ефективність використання енергії з переходом від попереднього рівня до наступного звичайно сильно розрізняється в консументів різного рівня. Особливо велике відносне розсіювання енергії бактеріями, біомаса яких у біоценозі

становить лише невелику частину від загальної, а енерговитрати – 20–40% і більше.

12.3.3 Інтенсивність трансформації

Дуже важливою функціональною характеристикою біоценозів може служити сума кінетичної енергії, що переходить у потенційну, і потенційної, що переходить назад у кінетичну, за одиницю часу в певному обсязі води або під одиницею площі, займаної біоценозом. Цей показник, запропонований В. Оле для озер і названий ним «*питомою біоактивністю*», враховує всі процеси утворення й руйнування органічної речовини: первинну продукцію й продукцію консументів, що утворюється за рахунок авто- і алохтонної органіки. На цей час елементи балансу, необхідні для розрахунку біоактивності біоценозів, є для багатьох озер, зокрема таких великих, як Байкал і Балатон, для ряду водоймищ і деяких районів Чорного моря (зокрема ПЗЧМ).

Дані про інтенсивність трансформації енергії навіть для найбільш вивчених водойм ще далеко не точні. Зокрема, дуже мізерні або зовсім відсутні матеріали про кількісну роль у трофіці й енергетиці біоценозів надзвичайно численних організмів мікро- і мезобентосу, а також мікро- і нанопланктону. Їхня кількість часто виражається десятками й сотнями тисяч в 1 г мулу або мільйонів в 1 л води. Тільки останнім часом відкрита величезна роль в енергетиці й трофіці угруповань безбарвних джгутикових. Харчуючись в основному бактеріями, вони, очевидно, відіграють головну роль у залученні останніх у харчові ланцюги. Маючи винятково високу швидкість розмноження (час генерації – кілька годин) і інтенсивним обміном, зоофлагеляти є одним з найбільш потужних енерговузлів у водних біоценозах.

Питання для самостійного вивчення

1. Загальні уявлення про гідробіоценози.
2. Структура гідробіоценозів.
3. Міжпопуляційні відносини.
4. Трансформація речовин і енергії в гідробіоценозах.

13 ВОДНІ ЕКОСИСТЕМИ

Біоценози можуть існувати тільки в єдності зі своїм абіотичним оточенням, взаємодіючи з яким здійснюють колообіг речовин за рахунок ентропізації енергії, що надходить ззовні. У зв'язку із цим в біосфері виділяють окремі ділянки, що більш-менш добре відмежовуються одна від одної, у яких біоценози в значній мірі замикають свій масообмін з мертвою

природою. Подібні комірки, або «блоки» біосфери одержали різні назви, з яких в наш час найбільш вживаними є *екосистема* і *біогеоценоз*. Перше поняття має більше широкий зміст, оскільки поширюється не тільки на природні угруповання. Так, можна говорити про екосистему космічного корабля, але не про його біогеоценоз. Крім того, біогеоценоз – певна хорологічна, (просторова) одиниця, а екосистема безрозмірна. З рівним правом можна говорити, наприклад, про екосистему Світового океану, одного з його морів або яку-небудь ділянку останнього. Через зазначені й деякі інші причини в гідробіології переважно користуються поняттям екосистеми.

Говорячи про екосистеми як комірки біосфери, варто пам'ятати, що остання –єдине ціле, частини якої, маючи відому автономію, тісно взаємозалежні й функціонують у тісній взаємодії між собою. Біогеопотоки, що переносять речовину й енергію з одних екосистем в інші, виключають можливість їхнього ізольованого існування й створюють своєрідну безперервність (континуум) всієї біосфери. Екосистеми характеризуються певним рівнем структурної й функціональної організації. Їхня структурованість визначається особливостями просторового розподілу взаємозалежних між собою кісних і живих компонентів, а також градієнтністю термодинамічних характеристик гідросфери по горизонталі й вертикалі. Функціональна організація екосистем проявляється в погодженості процесів, що забезпечують колообіг речовин, протікання біогеохімічних циклів. У результаті функціонування екосистем відбувається безперервна міграція атомів, що здійснюється у формі біогеохімічних циклів, і новотвір органічних речовин з мінеральних. Обидва процеси, що мають планетарне значення, здійснюються за рахунок трансформації й акумуляції в екосистемах сонячної енергії. У процесі функціонування екосистем виникають передумови їхнього перетворення, тому що неповна нейтралізація впливу на середовище одних популяцій іншими веде до зміни властивостей біотопу, що у свою чергу обумовлює адаптивну перебудову угруповання. Точно так само функціонування зміненого угруповання виявляється причиною його подальшої зміни. Якщо послідовний процес таких змін має певним чином спрямований і тому передбачуваний характер, говорять про *сукцесію екосистеми*. Зовнішні сили можуть прискорювати, послабляти або зовсім виключати сукцесію екосистем, але не є її причиною. Від сукцесії варто відрізнити *зміни екосистем*, що викликаються не результатами життєдіяльності біоценозу, а впливом зовнішніх сил (зміна сезонів року, антропогенний вплив та ін.).

13.1 Структурні й функціональні особливості водних екосистем

Структурованість екосистем, як і біоценозів, можна розглядати з погляду складу вхідних компонентів, розташування останніх у просторі,

сукупності взаємин між ними. У кожному із цих аспектів водні екосистеми сильно відрізняються від наземних. Не менш істотно відрізняються вони й по своїм функціональним характеристикам.

13.1.1 Структурні особливості водних екосистем

Живий і кісний компоненти екосистем функціонують як єдине природне тіло, і зміна одного з них викликає певні зміни в іншому. У цій єдності активним (ведучим) компонентом є біоценоз, і це положення повинне бути в основі теорії керування екосистемними процесами. Стабільність структури екосистем підтримується системою зворотних зв'язків між живими й неживими компонентами. Наприклад, зниження концентрації солей фосфору або азоту у воді внаслідок посиленого фотосинтезу викликає послаблення останнього. Структура водних екосистем ускладнюється тим, що їхній кісний компонент звичайно представлений трьома або навіть чотирма природними тілами, а не двома, як на суші. Наземні організми перебувають у контакті із ґрунтом і повітрям. Гідробіоценози можуть мати компонентами свого біотопу воду, ґрунт, атмосферу (літораль, нейсталь), льодовий покрив. Інша відмінна риса кісного компоненту водних екосистем, зокрема Світового океану, – значна глибина й складна розчленованість по вертикалі. Біотоп цих екосистем являє собою набір водних мас, розташованих одна над одною, що сильно розрізняються по своїх гідрологічних характеристиках.

Своєрідність водних біотопів полягає в їхній рухливості. Переміщуючись, вода морських течій і океанських коловоротів, озер і інших водойм захоплює більшість організмів, що перебувають у ній. Переміщення біотопу в географічних координатах часто супроводжується різкими змінами абіотичних умов існування населення (наприклад, у великих ріках, що течуть у широтному напрямку). Рухливість водних біотопів має своїм наслідком, зокрема, посилення біогеопотоків, тобто підвищення інтеграції окремих екосистем, зниження ступеня їхньої автономії. Величезний вплив на структуру водних екосистем здійснюють специфічні фізико-хімічні властивості води, що є найбільш характерним і важливим компонентом біотопу гідробіоценозів. Це велика густина, що забезпечує можливість існування дрібних гідробіонтів у зваженому стані, висока теплопровідність, несприятлива для життя теплокровних тварин, велика термостабільність, вигідна для пойкилотермних організмів, мала оптична прозорість, що обмежує поширення фотосинтезуючих організмів у глибину, низька концентрація кисню, що часто ускладнює дихання, і ряд інших фізико-хімічних властивостей, що впливають на протікання екосистемних процесів. Особливо слід зазначити ті властивості водних біотопів, які пов'язані з високою розчинністю у воді різних хімічних речовин. Висока розчинність, з одного боку, впливає на осмотичний тиск, а

через нього й на склад гідробіоценозів і водно-сольовий режим його компонентів, з іншого боку – активізує біохімічну взаємодію компонентів всередині однієї екосистеми й підсилює біогеопотоки, що здійснюють перенос речовин і енергії в межах гідросфери. Отже, водні екосистеми різко відрізняються від наземних як у структурному, так і у функціональному відношенні. Висока густина води, що дозволяє організмам існувати у зваженому стані, обумовила масовий розвиток мікроскопічних продуцентів, позбавлених органів прикріплення й багатьох інших структур, що не приймають особистої участі у фотосинтезі. Малі розміри водоростей і величезний відносний вміст хлорофілу в надзвичайному ступені (у порівнянні з наземними макрофітами) підвищують їхню ефективність як продуцентів. Кількість органічної речовини, утвореної водоростями на одиницю маси в одиницю часу, значно вище, ніж у наземних макрофітів. Якщо річний *P/B*-коефіцієнт для макрофітів суші виражається звичайно десятими частками, для водоростей він на два-три порядки вище. Це значить, що швидкість колообігу речовин у водних екосистемах значно вище, ніж у наземних. За деякими даними, фосфор фітопланктону відновляється за кілька хвилин, що пов'язано з величезною загальною відносною поверхнею мікроскопічних водоростей. Важливо відзначити, що вся ОР, утворена водоростями, представлена порівняно легко засвоюваними фракціями, у той час як деревина й деякі інші тканини наземних рослин можуть використовуватися в їжу тільки деякими тваринами. У результаті співвідношення автотрофного й гетеротрофного компонентів у гідробіоценозах зовсім інше, ніж в наземних екосистемах. Наприклад, у Світовому океані біомаса продуцентів приблизно в 7–10 тис. разів менше фітомаси суші, у той час як зоомаса в порівнюваних частинах біосфери приблизно одного порядку. Сумарна концентрація живої речовини у водних екосистемах значно нижче, ніж у наземних: по сухій речовині в перерахуванні на одиницю площі – в 20–30 тис. разів, по сирій біомасі – в 6–7 тис. разів; розходження стає ще більшим, якщо розрахунки вести на одиниці об'єму відповідних біотопів.

Надзвичайно характерно для водних екосистем наявність, а часто й домінування в донних угрупованнях прикріплених або малорухомих тварин. Існування останніх можливо лише завдяки високій рухливості води, що приносить їжу й кисень, що несе метаболіти й забезпечує перенесення гамет і личинок цих тварин, тобто їхнє розселення. Присутність у воді РОР, що використовуються у тім або іншому ступені більшістю гідробіонтів, обумовлює своєрідність трофіки гідробіоценозів. Настільки ж характерно широко розповсюджене серед гідробіонтів харчування детритом і бактеріями. Використовуючи для харчування зважені у воді дрібні компоненти, організми виробляють різні адаптації до фільтраційного харчування, властивого дуже багатьом гідробіонтам і яке

практично не зустрічається у наземних тварин. Вкрай важливим моментом є своєрідність гравітаційних умов у воді, що здійснює дуже великий вплив на енергетику гідробіоценозів. Робота з подолання сили тяжіння, яка виконується тваринами під час спокою й руху у воді, значно менше, ніж на суші, і тому умови використання їжі на ріст у гідробіонтів більш сприятливі, ніж у наземних організмів.

13.1.2 Взаємодія живого й кісного компонентів

Хоча екосистема являє собою матеріально-функціональну єдність біоценозу й біотопу, роль кожного компоненту у визначенні властивостей цілого вкрай неоднакова. У зв'язку із цим однією з найважливіших характеристик водних екосистем є кількісне співвідношення між масами живого й неживого субстратів. Чим це співвідношення менше, тим, за інших рівних умов, слабкіше вплив біоценозу на біотоп, менш ефективне кондиціонування середовища, спрямоване на посилення гомеостазу системи. Як правило, кісний компонент у водних екосистемах представлений значно сильніше, ніж у наземних. Середня біомаса організмів на суші досягає 10 кг/м^2 , у гідросфері – близько 10 г (суха маса), тобто в тисячу разів менше. Якщо врахувати, що область поширення життя на суші вимірюється по вертикалі десятками метрів, а у воді звичайно сотнями метрів і кілометрами, незмірно менша концентрація життя в гідросфері стає ще більш очевидною. У межах гідросфери питома вага живого компонента зростає зі зменшенням водойм. У Світовому океані на 1 м^3 води доводиться в середньому 20 мг сирої біомаси, у великих озерах – частки грамів, у водосховищах – до декількох грамів, а в рибоводних ставках – до кілограма. Інакше кажучи, чим менше й дрібніше водойма, тим, як правило, вище в його екосистемі роль живого компонента й сильніше вплив останнього на свій біотоп. Хоча по своїй масі живий компонент водних екосистем незмірно менше кісного, йому належить активна й провідна роль у біогеоценотичних процесах. Пристосовуючись до абіотичного оточення, біоценоз безупинно еволюціонує як система в результаті сумісної еволюції видів, що входять до нього. Біотоп відомим чином впливає на еволюцію біоценозу, але не є її причиною. Навпаки, зміни біотопу під впливом біоценозу, малопомітні в короткий термін, виглядають величезними в геологічному масштабі часу. Як приклад можна привести утворення коралових рифів у Світовому океані, заболочування й зникнення озер на суші. Хоча ідеальна схема колообігу речовин припускає їхнє переміщення по замкнутому колу, у реальних екосистемах спостерігається інша картина. Наприклад, кисень, що виділяється фотосинтезуючими рослинами, якоюсь мірою використовується на дихання тваринами, але частина його тимчасово виходить із колообігу, переміщуючись в атмосферу. Вуглекислий газ, що виділюється тваринами,

не повністю споживається рослинами, у якійсь кількості зв'язуючись у солі вугільної кислоти або виходячи в атмосферу. ОР після відмирання організмів частково опускається на ґрунт і заховується в товщі донних опадів. Основними резерватами, у які переміщуються речовини, що тимчасово виходять із колообігу даної екосистеми, є донні опади й атмосфера. Отже, через донні опади й атмосферу здійснюється колообіг речовин, і він не є замкнутим. Варто додати, що сам процес взаємодії кісного й живого компонентів екосистеми далеко не завжди відповідає уявленню про колообіг речовин. Тільки стосовно до Світового океану в цілому можна говорити про циркуляції речовин практично по замкнутому колу, нехай і перериваному резерватами. Інші обставини у наземних водоймах. У безстічне озеро надходять різні речовини, частина з них виходить із колообігу, акумулюючись у донних відкладах. У стічних озерах цей процес доповнюється виносом як мертвого матеріалу, так і живих організмів (біосток). Ще сильніше виражені відхилення від ідеалізованої схеми циклічної міграції речовин у водосховищах і ріках, стосовно до яких говорять про *транзитний* або *потоковий* колообіг. Організми, що народжуються у верхній ділянці ріки, зносяться вниз за течією й більше не беруть участь у процесі колообігу речовин у місці свого виникнення. У розглянутій ділянці нові організми розвиваються за рахунок алохтонного матеріалу, що надходить із водою з вище розташованих ділянок, з поверхневим стоком, з атмосфери й ґрунтових вод. Транзитний тип колообігу речовин характерний і для багатьох ділянок Світового океану, розташованих у межах потужних горизонтальних течій. Наприклад, Гольфстрім і Куросіо переносять речовини й організми на тисячі кілометрів.

13.1.3 Стійкість екосистем

Це поняття відрізняється деякою невизначеністю, оскільки в нього вкладається різний зміст. Насамперед, стійкою може називатися система, що відрізняється сталістю свого стану, відсутністю змін. Інший критерій – інерція, стійкість до порушень, третій – «еластичність», здатність вертатися до вихідного стану після порушення зовнішніми силами. Четвертий критерій – амплітуда змін у відповідь на зовнішні впливи, величина відхилення, при якому система може вертатися у вихідний стан. Нарешті, істотний ступінь сталості (подібності) процесів, що супроводжують відхилення й повернення системи у вихідний стан при багаторазових аналогічних змінах зовнішніх умов. Особливою формою стійкості систем є циклічність змін, наявність стабільних лімітованих циклів. Стійкість структурних (S_c) і функціональних характеристик (S_ϕ) екосистем можна оцінити середнім значенням відхилень вимірюваної величини щодо середньої (Δ_1); середнім значенням квадрата вимірюваної

величини щодо середньої (Δ_2); відношенням середньої геометричної до середньої арифметичної (Δ_3); як міру гомеостазу передбачається використовувати величину $G_1 = 1 - (S_c/S_\phi)$ при $S_c \leq S_\phi$ якщо стабільність оцінюється як Δ_3 , або $G_1 = 1 - (S_\phi/S_c)$ при $S_c \geq S_\phi$, якщо стабільність оцінюється як Δ_1 або Δ_2 . Система вважається тим стабільніше, чим менше стан одних компонентів (функцій) залежить від коливання інших. Вертикальні міграції водоростей залежно від яскравості висвітлення – приклад підтримки гомеостазу за рахунок поведінкових реакцій. У подібному аспекті варто розглядати вертикальні міграції зоопланктону й інші адаптивні переміщення гідробіонтів. Величезна кількість можливих поведінкових реакцій підсилює стабільність (стійкість) живих систем в умовах різких локальних і тимчасових змін в абіотичному середовищі. Гомеостатичні механізми екосистем являють собою буфер, що гасить амплітуду змін систем у певних межах. У процесі еволюції всі живі системи накопичують інформацію, стають більш складними й, відповідно, більш збалансованими. Стійкість живих систем звичайно зростає з ускладненням їхньої структури, зокрема видової й трофічної, що у свою чергу супроводжується характерними зрушеннями в енергетиці угруповань.

Подання, відповідно до якого стійкість систем зі збільшенням біорізноманіття підвищується, розділяється не всіма фахівцями. Деякі дослідники вважають, що високе різноманіття можна розглядати як «порядок» і як «безладдя». Чим складніше система, тим більше в ній елементів, які можуть виявитися не відповідними «порядку».

13.2 Динаміка екосистем

Процеси, що протікають у біоценозах, впливають на абіотичне оточення й викликають в екосистемах виразно спрямовані зміни – сукцесії. Відповідно до цих зрушенням триває подальша зміна біоценозів. Фізичне оточення біоценозів значною мірою визначає характер сукцесії, але не є її причиною. У процесі сукцесії відбувається наближення біоценозу до стану, найбільш відповідному абіотичному середовищу, до стану найбільшої стійкості екосистеми – її *клімаксу*. Воно може порушуватися з настанням яких-небудь змін в абіотичному середовищі, і тоді біоценоз знову перетерплює ряд послідовних змін, що відбивають прояв саморегуляторних властивостей системи. Весь градієнт угруповань, що змінюють одне одного до досягнення клімаксу, називається *серією*. Серіальні зміни супроводжуються стабілізацією самої системи в змісті досягнення максимальної протекції від впливів середовища. Екосистеми, піддаючись непередбаченим впливам ззовні, повинні мати мінімум організації й «пам'яті», щоб зберегтися. У нестабільних умовах вони лишаються простими при високій термодинамічній вартості підтримки

біомаси. Зрілі системи можуть більшою мірою «передбачати» або «ігнорувати» зовнішні впливи. Інакше кажучи, сукцесії йдуть у напрямку еволюційного розвитку біосфери – підвищення її гомеостазу, збільшення згодом контролю над фізичними факторами середовища й зростаючої незалежності від них. Крім сукцесій для екосистем характерні закономірні зміни стану, що супроводжуються спрямованою перебудовою, але мають оборотний характер – *флуктуації*. Структурно-функціональна організація екосистем у цьому випадку, видозмінюючись, зокрема, протягом року, має в загальному той самий вигляд у кожний сезон протягом багатьох років.

13.2.1 Сукцесія як екосистемний процес

Гідробіоценоз як збалансована система може існувати тільки за умов, коли продукти метаболізму популяцій, що входять до нього, не накопичуються в біотопі, не змінюють його характеристик, відповідно до яких існують структура й функціональні особливості угруповання. Якщо продукти метаболізму накопичуються в біотопі, тобто відбувається його «забруднення» стосовно до існуючих популяцій, умови існування останніх прогресивно погіршуються й разом з тим біотоп стає більш сприятливим місцеперебуванням для інших популяцій. Внаслідок цього відбувається певним чином спрямована зміна структури й, відповідно, функціональних особливостей біоценозу. Він буде більш стабільним, якщо життєдіяльність всіх популяцій виявиться організованою за типом «безвідхідної технології». Чим швидше біоценоз змінює свій біотоп – умови свого існування, – тим скоріше він змінюється сам.

Стаціонарне існування біоценозу можливо й при його незбалансованості, що не супроводжується зміною біотопу й нагромадженням у ньому продуктів метаболізму, які змінюють умови існування популяцій. Так, досить швидка течія виключає нагромадження метаболітів у ріках. Ще слабкіше вплив біоценозів на водну товщу Світового океану. Різні зовнішні впливи на екосистему можуть прискорювати, сповільнювати або виключати її сукцесію залежно від того, наскільки викликувані ними зміни біотопу збігаються з тими, які є результатом протікання біоценотичних процесів. Наприклад, біотичне замулення дна може послаблятися промиванням водойми або підсилюватися за рахунок осідання частинок, принесених ззовні. Серед різних водойм найбільш вираженою сукцесією характеризуються озера, що часто перетворюються з оліготрофних у мезо- і евтрофні. Внаслідок безперервного накопичення біогенних опадів, що посилюється осіданням зваженого матеріалу, принесеного ріками, озеро поступово міліє, обсяг гіполімніона зменшується, кисневий режим погіршується, кількість біогенів зростає, а населення озера стає кількісно багаче, тому що внаслідок підвищення концентрації біогенів автохтонного ОР утворюється

більше. Одночасно з фауни й флори випадають представники, найбільш вимогливі до чистоти води. Процес біогенного мулонакопичення зі збагаченням населення починає прискорюватися, озеро міліє ще більше, підводні рослини прибережної смуги (рдести, уруть та ін.) одержують можливість, поширюватися усе далі до центру, поки не покриють всю площу дна. Життя кількісно стає ще багаче, ще швидше йде накопичення донних відкладів за рахунок рослин і тварин, що відмирають. Починається наступ надводних рослин (очерет, рогоз та ін.) і поступове заболочування водойми, що завершується його зникненням.

Реальна картина сукцесії озер дуже сильно відрізняється від наведеної схеми відповідно до конкретних проявів у часі зовнішніх сил, що впливають на екосистему (зміна кліматичних, гідрологічних і інших факторів). Сукцесія може затримуватися на якихось стадіях, перериватися, або навіть, в окремих випадках, процес протікає у зворотному напрямку, коли результати біологічних процесів перекриваються абіотичними або антропогенними впливами. Однак сам розвиток екосистем, що відповідає закономірностям їхнього існування, є певним чином спрямований процес, що підкоряється загальним положенням термодинаміки й законам перетворення систем. Одним з надійних засобів виявлення картини тривалої зміни озерної екосистеми є аналіз залишків тварин і рослин з різних шарів у донних відкладах, вік яких може бути визначений з достатньою точністю. Встановлюючи по викопних фрагментах видовий склад і чисельність популяцій окремих груп організмів (діатомові водорості, ракоподібні, личинки комах та ін.), можна реконструювати вигляд екосистем на тих або інших тимчасових розрізах і судити про його еволюцію. При використанні палеолімнологічного методу (діатомового, карцинологічного й інших аналізів) треба правильно враховувати границі його можливостей. У субфосильних відкладах багато фрагментів часто не зберігаються, не всі знайдені фрагменти визначаються до виду, можливе порушення стратиграфії внаслідок замулення ґрунту течіями і його перекопування тваринами.

Кульмінацією розвитку екосистем (клімаксом) є стан, при якому біомаса на одиницю потоку енергії досягає максимуму. Відношення витрат енергії на підтримку життєдіяльності до енергії, укладеної в структурі, знижується, тобто знижується відношення енергії дихання угруповання до тієї, котра зв'язана в його біомасі. Такий результат, зокрема, досягається збільшенням організмів, що супроводжується зниженням інтенсивності дихання. Відношення валового фотосинтезу до сумарного дихання угруповання $\rightarrow 1$, тобто надходження і витрата енергії врівноважують один одного. Отже, вихід чистої продукції (перевищення фотосинтезу над диханням) наближається до 0, до 0 прагне й вихід продукції на одиницю біомаси. Структурні зміни екосистеми в процесі сукцесії проявляються, насамперед, в ускладненні організації біоценозу відповідно до закону

кібернетики, згідно якому системи, що складаються з великої кількості різноманітних елементів, більш стійкі. Зростає видове багатство біоценозів, звичайно ще швидше підвищується їх еквітабільність, що незабаром стабілізується, а на пізніх стадіях навіть знижується. Підсилюється стратифікація угруповання, тобто з'являються нові екологічні ніші. Різко зростає різноманіття речовин, що виділяються компонентами біоценозу у воду, як побічних продуктів зростаючого метаболізму угруповання. У зв'язку із цим зростає роль метаболітів як регулятора, що стабілізує стан екосистеми. Загальна кількість ОР в системі підвищується, харчові ланцюги з лінійних, переважно пасовищних з перевагою фітофагів, стають розгалуженими, переважно детритними. Життєві цикли організмів подовжуються й ускладнюються, зростає спеціалізація по нішах. Іноді внаслідок посилення конкуренції й деяких інших причин видове різноманіття, що спочатку зростає, трохи знижується. Для пелагічних угруповань описана зміна в процесі сукцесії розмірної структури. На її початкових стадіях переважають дрібні організми, що швидко розмножуються; надалі підвищується роль великих форм, темп росту й швидкість розмноження яких нижче.

Основні закономірності сукцесії екосистем відбивають загальний хід їхньої еволюції як блоків біосфери. Кожний з безлічі видів, що входять у біоценоз, має свій характер реагування на зміни середовища, але щоб уникнути біогеоценотичного хаосу їхня еволюція повинна бути погодженою, бути синеволюцією. При цьому види-домінанти, що мають відносну самостійність в біоценозі, диктують темпи й форми еволюції видам-сателітам. Синеволюція видів найбільш чітко проявляється в подібності реакції на зміну середовища, що забезпечує гармонічний розвиток угруповання як цілого при коливанні зовнішніх умов. Завдяки цьому властивості біоценозу відбиваються у властивостях утворюючих його популяцій, особливо домінантних видів. Підтримка біогеоценотичної рівноваги являє собою результат спільної еволюційно погодженої роботи популяційних і біоценотичних механізмів. Біологічний прогрес, заснований переважно на підвищенні морфологічної організації, має як наслідок різке підвищення швидкості трансформації речовин і енергії. Біологічний прогрес, заснований на вдосконаленні популяційної структури, збільшує організаційну єдність біоценозу, підвищує рівень його цілісності.

Своєрідною є тенденція до збільшення розміру гідробіонтів у процесі сукцесії. Дрібні розміри дають переваги в середовищі, багатому РОР, потрібними організму (збільшення відносної поверхні). По мірі розвитку екосистеми й зниження концентрації біогенних речовин перевага може переходити до більших організмів із тривалим життєвим циклом, які краще адаптовані до використання періодичних (сезонних та ін.) збагачень середовища біогенами. В енергетичному плані укрупнення організмів, що

супроводжується зниженням інтенсивності дихання, створює можливість існування за рахунок одиниці енергії, що потрапляє в систему, більшої біомаси угруповання. Таким чином, реалізується одна з основних закономірностей саморозвитку екосистем – зниження відношення енергії, що проходить скрізь біоценоз, до укладеної в ньому. Жива речовина, ощадливіше використовуючи доступну енергію, одержує можливість збільшувати свою кількість у біосфері.

У ході сукцесії відбуваються зміни в характері й швидкості колообігу біогенних речовин. На початкових стадіях розвитку екосистем колообіг мінеральних речовин відкритий, роль детриту в регенерації біогенів незначна, швидкість обміну між біоценозом і біотопом висока. Надалі колообіг стає більше закритим, оскільки в значній мірі замикається в межах біоценозу. Відповідно до цього швидкість обміну між угрупованням і біотопом знижується, роль детриту, кількість якого в екосистемі зростає, збільшується. На зрілих стадіях екосистеми більш здатні до захоплення біогенів і утриманню їх у своєму колообігу. З розвитком екосистеми підвищується її гомеостаз, стійкість проти дії зовнішніх сил. З одного боку, це досягається кондиціонуванням середовища, пом'якшенням стресових впливів її на угруповання. З іншого боку, саме угруповання змінюється в напрямку більшої стійкості за рахунок ускладнення й посилення біотичних зв'язків. При цьому негативні взаємодії (паразитизм, хижацтво, конкуренція та ін.) стають збалансованіше, а позитивні (протокооперація, мутуалізм та ін.) утворюються все частіше і їхнє функціональне значення в екосистемі зростає. Серед серіальних змін водних біоценозів розрізняють *первинні*, коли сукцесія починається з моменту утворення нової водойми, і *вторинні*, якщо водні угруповання виникають у місцях, де раніше були їхні попередники (наприклад, знову заповнені водою спускні ставки або ефемерні водойми). У тих випадках, коли внаслідок серіальних змін відносна кількість автотрофів у біоценозі знижується, говорять про *автотрофну сукцесію*, у зворотному випадку – про *гетеротрофну*.

13.2.2 Автотрофна сукцесія

Така форма серіальних змін характерна для переважної більшості континентальних водойм, як природних, так і штучних. В останньому випадку розвиток екосистем звичайно йде за схемою вторинної сукцесії, відрізняється швидким протіканням послідовних серій і досягненням кульмінації протягом одного вегетаційного сезону. Така картина, зокрема, спостерігається в періодично заповнюваних рибоводних ставках, у рисових чеках. В природних умовах вторинна сукцесія типова для деяких придаткових водойм рік, що заливаються навесні. Швидкість розвитку екосистем при вторинній сукцесії пов'язана з тим, що в ложі водойми після

його висихання залишається багато всіляких зачатків рослин і тварин, а також акумулюється велика кількість різних продуктів метаболізму існуючого тут біоценозу. Після нового заповнення ложа у водоймі, що утворилася, дуже швидко розвивається багате населення, що при невеликому обсязі водної маси починає енергійно впливати на біотоп, перетворюючи його відповідно до загального напрямку автотрофної сукцесії. У тривало існуючих природних водоймах автотрофна сукцесія найбільш виражена в невеликих озерах, зокрема тих, які внаслідок кліматичних, гідрологічних, орографічних і інших особливостей виявляються особливо сприятливими для існування життя. Сприятливий термічний режим, надходження з водозбору великої кількості біогенів і готової ОР сприяють наростанню біомаси й підвищенню функціональної ролі біотичного компонента в екосистемі. Озерний стік відбувається звичайно за рахунок водної маси епілімніону, порівняно бідної біогенами, що сприяє їхньому накопиченню у водоймі й прискорює сукцесію екосистеми. У цьому ж напрямку діють всі фактори евтрофікації озер, пов'язані з господарською діяльністю людини.

Вкрай слабо або зовсім не виражена сукцесія в річках. Продукти метаболізму річкових біоценозів зазвичай спливають з течією і не змінюють вихідних біотопів. Ті невеликі зміни, які відбуваються в екосистемі протягом вегетаційного періоду (наприклад, деяке замулення плесів), знищуються під час паводка, коли відбувається промивання русла, і ріка вертається в екологічно вихідний стан. Отже, відсутня основна умова сукцесії, коли одні популяції, модифікуючи середовище, створюють умови для входження в екосистему нових видів. На прикладі ріки видно, як зовнішні, стосовно екосистеми, впливи перешкоджають її розвитку.

У Світовому океані, через високий рівень перемішування води, сукцесії не характерні, хоча часто мають місце процеси, що зовні їх нагадують. Так, при замуленні твердих ґрунтів їхній біоценоз змінюється угрупованням видів, що риють. Замулення в цьому випадку не є результатом життєдіяльності біоценозу, а є наслідком змін умов акумуляції опадів, тобто не є екосистемним процесом. В іншому аспекті, очевидно, варто розглядати зміну біоценозів по мірі видалення від місця підняття глибинних вод, багатих на біогени. Висока концентрація біогенів, що сприяє в місцях підйому глибинних вод формування численного фітопланктону, який служить їжею різним його споживачам, не є результатом життєдіяльності біоценозу, однак з віддаленням від місця підйому глибинних вод концентрація біогенів внаслідок використання водоростями поступово знижується й спостерігається спрямований процес зміни біоценозу, обумовлений зміною біотопу під впливом біотичного компонента.

13.2.3 Гетеротрофна сукцесія

У деяких випадках біоценози можуть відомий час існувати за рахунок утилізації готової ОР, утвореної іншими гідробіоценозами або тими що потрапляють у водойми внаслідок їхнього забруднення різними стоками. Коли, наприклад, утворюються нові водоймища, що затоплюють родючі землі, багаті на рослинність, то перші 2–3 роки кількість гетеротрофів у водоймі виявляється непропорційно високою. На ґрунті у величезних кількостях розвиваються детритоїдні личинки комах, зокрема хірономід. За рахунок масового розмноження бактерій, що переробляють готову ОР, у водній товщі водоймищ з'являється багата фауна, представлена найпростішими, коловертками й рачками. Значну роль у їхньому харчуванні грає ОР, створена продуцентами, однак споживання їжі помітно перевершує її новоутворення. Через 3–4 роки біомаса бентосу починає помітно знижуватись, і поступово витрата енергії приходить у відповідність із її надходженням. Споживання кисню біоценозами знижується, відношення енергії, що розсіюється, до тієї, що акумулюється фотосинтетиками поступово зменшується, але залишається помітно більше одиниці. Це пояснюється значним надходженням у водоймища алохтонної ОР, за рахунок якої можуть існувати багато гідробіонтів.

Особливо різко проявляються риси гетеротрофної сукцесії в стічних водах з великою кількістю органічної речовини. Наприклад, каналізаційні води, що випускаються для очищення в спеціальні водойми, спочатку повністю позбавлені автотрофів. Їхнє населення представлене бактеріями і небагатьма тваринами-анаеробами (деякі найпростіші та коловертки) або споживачами кисню повітря (личинки деяких комах). Надалі по мірі мінералізації ОР і появи у воді слідів кисню у водоймі, багатому на їжу, з'являються різні евриоксидіонтні форми (хробаки, личинки комах, найпростіші), і видовий склад біоценозу збагачується. Число видів поки ще залишається малим, але кожний з них представлений великою кількістю особин, тому біомаса угруповання велика. З подальшою мінералізацією органіки в біоценозі з'являються перші автотрофи (в першу чергу синьо-зелені водорості), але їхня роль поки ще дуже невелика. Процеси розсіювання енергії – єдині до появи автотрофів – починають супроводжуватися її акумуляцією, але споживання кисню поки ще різко переважає над його виділенням. Фауна водойми збагачується за рахунок появи форм, більш вимогливих до кисню. З подальшим зменшенням концентрації ОР, що мінералізуються гетеротрофами, умови для дихання стають більш сприятливими й відповідно зростає число видів що входять до складу біоценозів. Серед автотрофів з'являються діатомові, зелені, протококові й, нарешті, вищі рослини. Виділення кисню збільшується, відношення енергії, що розсіюється, до тієї, що акумулюється, знижується. Біомаса біоценозу зменшується за рахунок зниження чисельності масових форм. Інформаційна ємність системи зростає внаслідок збільшення числа

видів, вирівнювання їхньої кількісної представленості й ускладнення харчової структури біоценозу. Процеси, більш-менш подібні з описаними, відбуваються у водоймах, зокрема в ріках, у місцях їхнього інтенсивного забруднення стоками з високим вмістом ОР. В цьому випадку окремі стадії гетеротрофної сукцесії виявляються локалізованими просторово, існуючи паралельно й дозволяючи відразу спостерігати увесь градієнт угруповань у серіальній зміні. Біля місця скидання у водойму великих кількостей ОР населення води представлено практично тільки гетеротрофними бактеріями. Із просуванням вниз за течією ріки, відповідно ступеню мінералізації органічних речовин, що скидаються, і поліпшенню умов дихання населення водойми стає різноманітніше. Усе в більшій кількості розвиваються автотрофи, їхня роль у біоценозі підвищується й у випадку повного очищення стічних вод евтрофний стан системи змінюється на оліготрофний.

Питання для самостійного вивчення

1. Загальні уявлення про водні екосистеми.
2. Структурно-функціональні особливості водних екосистем.
3. Стійкість екосистем.
4. Динаміка екосистем.
5. Сукцесії як екосистемний процес. Автотрофна і гетеротрофна сукцесії.

14 БІОЛОГІЧНА ПРОДУКТИВНІСТЬ ВОДНИХ ЕКОСИСТЕМ

14.1 Біологічна продукція й потік енергії у водних екосистемах

Здатність водної екосистеми до утворення певної кількості ОР (*біологічної продукції*) у вигляді біомаси водяних рослин, безхребетних тварин, риб і інших гідробіонтів називають *біологічною продуктивністю* (*біопродуктивністю*). Ключовим механізмом формування біологічної продукції (*продукційного процесу*) є утворення автотрофними організмами (фотосинтетиками) *первинної продукції*, що надалі використовується гідробіонтами наступних трофічних рівнів. Вона визначає біотичний колообіг ОР. Всі інші ланки продукційного процесу – це етапи використання й перетворення енергії первинної продукції.

Вчення про біологічну продуктивність водних екосистем протягом декількох десятиліть розвивалося науковою школою Г.Г. Вінберга, що поклали початок цієї теорії ще в 30-х рр. ХХ століття.

Схематично основні положення теорії біологічної продуктивності водойм охоплюють два взаємозалежних процеси, а саме: первинний синтез ОР організмами-продуцентами й наступне його перетворення в ряді послідовних трофічних ланок, у яких первинна продукція

використовується організмами-консументами (споживачами). Консументи, що харчуються безпосередньо продуцентами, утворюють другий трофічний рівень. Третій і наступні трофічні рівні – це хижаки, що поїдають організми другого й наступних трофічних рівнів. Отже, розрізняють консументів першого, другого й наступного порядків. Організми кожного наступного трофічного рівня використовують енергію, укладену в біомасі організмів попереднього рівня. Процес передачі енергії через трофічні ланки називається *поток*ом енергії.

Сукупність трофічних ланок (наприклад: фітопланктон → зоопланктон → планктофаги («мирні» риби) → хижі риби; або: макрофіти → фітофаги (рослиноїдні риби) → хижаки; або: фітобентос і бактерії → зообентос → риби-бентофаги → хижі риби утворюють *трофічну піраміду*. У будь-якій її ланці певна частина спожитої їжі не засвоюється, а із засвоєної частини тільки менша використовується на приріст, або продукцію, а більша – на власний енергетичний обмін споживачів. Встановлено, що продукція кожного наступного трофічного рівня приблизно в 10 разів менше попереднього. Фактично новоутворення ОР відбувається лише на першому трофічному рівні, а його наступне використання включає ряд етапів (деструкцію, трансформацію), перш ніж гетеротрофні організми утворюють вторинну продукцію, тобто ОР тваринних організмів.

У зв'язку з тим, що при утворенні вторинної продукції значна частина енергії розсіюється у вигляді тепла й виходить із екосистеми, можлива тільки обмежена кількість переходів енергії з одного трофічного рівня на іншій. Практично їх буває не більше п'яти, наприклад: мікроорганізми й водорості → зоопланктон (фільтратори) → зоопланктофаги («мирні» риби) → хижі риби → водні або водоплавні птахи. Чим довше трофічний ланцюг, тим менше продукція її кінцевої ланки. Порівняльну оцінку біологічної продуктивності різних водних екосистем можна одержати по характерним для них значенням первинної продукції. Середні для більшості озер і водоймищ показники продукції фітопланктону й хлорофілу, що міститься в ньому, а наведені в таблиці.

Таблиця 14.1

Первинна продукція (P_p) і концентрація хлорофілу a (C_{chl}) у різних типах водойм

Тип водойми	P_p , ккал·м ⁻² ·рік ⁻¹	C_{chl} мг·м ⁻³
Оліготрофний	300	1
Мезотрофний	300-1000	1-10
Евтрофний	1000-3500	10-100
Гіпертрофний	> 3500	> 100

Первинні продуценти – це фітопланктон, фітобентос, фітоперифітон

і вищі водяні рослини. У великих за розміром і глибиною водних об'єктах основна роль в утворенні первинної продукції належить планктонним водоростям, а в невеликих – вищим водяним рослинам і епіфітним водоростям. Розрізняють *валову первинну продукцію (брутто-продукцію), ефективну й чисту продукцію* фотосинтезуючих організмів. Первинна продукція визначає біопродуктивний потенціал водної екосистеми. Брутто-продукція відбиває величину накопичення енергії в екосистемі у вигляді енергії хімічних зв'язків ОР, синтезованої з вуглекислоти, біогенних елементів і води в процесі фотосинтезу й утвореної автотрофними бактеріями в процесі хемосинтезу. До валової продукції зараховується й енергія, витрачена на підтримку основного й активного обміну гідробіонтів (дихання та інші витрати енергії). Таким чином, *валова продукція* – це вся маса ОР, утвореної фотосинтезуючими й хемосинтезуючими організмами, що дорівнює сумі приросту їхньої біомаси і витрат на всі енергетичні потреби й утворення прижиттєвих екзометаболітів.

Ефективна первинна продукція, або продукція фотосинтезуючих організмів – це ОР, утворена ними протягом певного проміжку часу, з відрахуванням їх власних енергетичних витрат (дихання). Вважається, що звичайно в середньому вона становить 80% валової продукції. *Чиста первинна продукція* – це абсолютний приріст новоствореного за рахунок фотосинтезу ОР. Вона розраховується по валовій первинній продукції, від якої віднімаються витрати на дихання автотрофних організмів, консументів і редуцентів (бактерій), тобто маса ОР, що піддана деструкції. Наприклад, чиста первинна продукція планктону P – це різниця між первинною валовою продукцією фітопланктону A і величиною сумарних витрат на дихання водоростей R_6 , зоопланктону R_3 і бактерій R_6 :

$$P = A - (R_6 + R_3 + R_6).$$

Проміжна біологічна продуктивність водних екосистем формується консументами – споживачами первинної продукції. *Кінцева біологічна продукція* водних екосистем складається з: а) утвореної автотрофними організмами первинної продукції; б) її трансформацій на рівні консументів; в) втрат енергії на кожному трофічному рівні; г) надходження й виносу речовини й енергії із водними масами. Всі ці процеси разом узяті створюють *потік енергії*, і вони повинні враховуватися при визначенні біологічної продуктивності водних екосистем.

Найбільш інформативні показники продуктивності можуть бути отримані саме на підставі аналізу потоків енергії в екосистемах. Не можна орієнтуватися лише на показники чисельності окремих видів гідробіонтів, представлених у гідробіоценозі, тому що ці дані не відбивають ролі окремих систематичних груп у продукційному процесі. Так, у водоймі чисельність організмів певної таксономічної групи може бути значною, але внаслідок невисокої інтенсивності їхнього відтворення й невеликої маси

окремих особин група не вносить помітного внеску в біопродуктивність екосистеми. По чисельності не можна судити про роль у біопродукційному процесі окремих таксономічних груп консументів навіть одного трофічного рівня. Наприклад, не можна порівнювати рослиноїдних інфузорій з рослиноїдними рибами, хоча й ті й інші є консументами одного (першого) порядку.

Цінну інформацію дає порівняння внеску окремих популяцій в загальну продукцію по їхній біомасі, що оцінюється виходячи із чисельності організмів, їхнього розміру, маси й інтенсивності відтворення. Тобто мова йде про показники, на підставі яких можна побудувати так звану піраміду мас. Більш повноцінну інформацію про функціонування екосистем дає енергетичний еквівалент біомаси. Кожний трофічний рівень характеризується не біомасою, а відповідним енергетичним показником – у кілокалоріях або кілоджоулях (1 кДж = 4,1868 ккал). Різні організми мають неоднакову калорійність. Наприклад, в 100 г устриць із раковиною міститься менше енергії, ніж у 100 г м'яса тунця. При перерахунку загальної біомаси гідробіонтів на її калорійність можна одержати інформацію про енергетичний баланс екосистеми в цілому на конкретний момент. Але це статична, а не динамічна інформація. Вона не враховує продукційних можливостей окремих популяцій, що входять до складу екосистеми, і динаміку популяцій у цілому. Тому більше повну й об'єктивну інформацію про функціональний стан водної екосистеми дає не маса організмів і навіть не її енергетичний еквівалент, а хімічна енергія, що сконцентрована в створюваній органічній масі й передається за одиницю часу з одного трофічного рівня на іншій. Для графічного вираження трофічної структури екосистеми використовують побудову екологічних пірамід, де базою є рівень продуцентів, на якому надбудовуються наступні трофічні рівні. Досить інформативними є три типи екологічних пірамід: чисельності (відбиває чисельність окремих організмів), біомаси (відбиває загальну суху масу, калорійність або іншу характеристику живої речовини) і енергії (відбиває величину потоку енергії, або продуктивність на різних трофічних рівнях).

На організменному рівні загальне положення теорії енергетичного балансу тваринного організму полягає в тому, що внаслідок складних перетворень компонентів їжі в ньому утворюються прості сполуки, і виділяється енергія. Ці процеси протікають із використанням O_2 й виділенням CO_2 . Енергетичний баланс надходжень і витрат речовин можна визначити за співвідношенням між кількістю енергії, що надійшла в організм із кормом, і тією, що розсіялася в навколишнє середовище. Потенційна хімічна енергія білків, жирів і вуглеводів у процесі обміну речовин перетворюється в різні форми хімічної й фізичної енергії. Наприклад, при м'язовій діяльності вона переходить у кінетичну або механічну енергію, а невелика її частина перетворюється в електричну

енергію. У кінцевій ланці перетворень вся хімічна енергія переходить у теплову, котра й виділяється в навколишнє середовище. Виходячи із цього, загальний обмін речовин в організмі можна визначити, реєструючи виділення тепла організмом за допомогою спеціальних приладів – калориметрів. При прямій калориметрії гідробіонтів поміщають у герметично закриту камеру, що не пропускає тепло, а виділення тепла реєструють за допомогою термодатчиків.

У гідроекології широко застосовується непряма калориметрія, при якій енергетичні витрати визначаються шляхом підрахунку кількості енергії, укладеної в засвоєних організмом поживних речовинах. Встановлено, що у тварин при окисненні 1 г білку вивільняється 17,16 кДж (4,1 ккал), 1 г жиру – 38,94 кДж (9,3 ккал) і 1 г вуглеводів – 17,16 кДж (4,1 ккал). Це так звані калорійні коефіцієнти поживних речовин, або кількість теплоти, що утворюється при окисненні їх в організмі. Якщо відомий склад і маса спожитого корму, вміст у ньому білків, жирів і вуглеводів, а також коефіцієнт їхнього засвоєння, то можна розрахувати кількість окиснених в організмі ОР, а отже – і його енергетичний баланс. Для його оцінки необхідно знати, які речовини надійшли в організм. Для цього визначають дихальний коефіцієнт, або відношення виділеної вуглекислоти до утилізованого кисню – CO_2/O_2 . Цей коефіцієнт для різних ОР має різну величину. Так, при окисненні вуглеводів дихальний коефіцієнт дорівнює 1, при окисненні жирів – 0,7, білків – 0,8. Зменшення дихального коефіцієнту при окисненні жирів і білків у порівнянні з вуглеводами пояснюється тим, що кисень у цих процесах використовується не тільки для утворення CO_2 , але й інших сполук, наприклад води, сечовини та ін.

При розрахунках енергобалансу тваринних організмів користуються такими поняттями, як калорійний коефіцієнт поживних речовин і калорійний коефіцієнт O_2 або CO_2 . *Калорійний коефіцієнт поживних речовин* характеризує кількість теплоти, що виділяється при їхньому окисненні, а *калорійний коефіцієнт O_2 або CO_2* – кількість теплоти, утвореної в організмі при використанні 1 дм³ O_2 або при виділенні 1 дм³ CO_2 у процесі окиснення ОР. Цей коефіцієнт називають ще *оксикалорійним* коефіцієнтом. У водних тварин розрізняють *загальний* і *основний* обмін. Під основним обміном розуміють гранично низький рівень обміну речовин, що забезпечує життя в стані відносного спокою при оптимальній температурі води й максимально звільненому від корму травному апараті. Витрати енергії відбуваються на дуже низькому рівні й забезпечують лише підтримку основних життєвих процесів у клітинах, тканинах, органах, скорочення серцевих і дихальних м'язів, екскрецію й функціонування нервової й ендокринної систем у стані спокою. Загальний, або *робочий*, обмін значно вище основного, тому що він відповідає витраті енергії в процесі активної м'язової діяльності організму.

Енергетичний баланс популяції – це сукупність енергетичних складових всіх її членів. Частина отриманої енергії акумулюється у вигляді ОР тіла гідробіонтів, а інша розсіюється у водному середовищі в процесах дихання, виділення екскретів, теплообміну та ін. Величина розсіяної популяцією енергії пропорційна її сумарній масі й залежить від видових особливостей протікання метаболічних реакцій, вікової структури популяції та умов її існування. Популяції дрібних організмів розсіюють більше енергії, ніж такі ж за біомасою популяції, але сформовані більшими за розміром організмами. Популяції, що складаються з особин з підвищеним рівнем метаболізму (а це, як правило, більш рухливі особини) мають і значно більш високий коефіцієнт розсіювання енергії, аніж малорухомі. Продукційний процес у водних тварин можна розглядати як накопичення організмами енергії у вигляді енергії соматичних тканин, статевих продуктів, метаболітів і т.д. Він характеризується швидкістю накопичення енергії в кожний конкретний момент і кількістю енергії, накопиченої за певний проміжок часу. Відповідно продуктивність популяції характеризується середніми значеннями чисельності й біомаси на одиницю площі або обсягу води, у якому вона зосереджена. Якщо перерахувати біомасу, утворену за певний проміжок часу, на накопичену в ній енергію, то швидкість продукції можна виразити як енергію на 1 м^2 у рік або енергію на 1 м^3 у рік.

Енергетичний баланс розраховується, виходячи з кількості енергії, що надходить в організм із кормом (раціон C), і її наступної метаболічної трансформації в продукцію P , деструкцію R і екскрецію F :

$$C = P + R + F,$$

де сума продукції й деструкції ($P+R$) дорівнює асимільованій енергії A , або засвоєній частини раціону, і може бути знайдена зі співвідношення:

$$A = C \cdot U^1,$$

де U^1 – засвоєння корму, а C – раціон.

Вище були розглянуті внутрішньоводоймові аспекти трансформації речовини й енергії. Але в кожну екосистему безперервно надходить енергія з різних джерел. Надходження в екосистему будь-якої енергії додатково до сонячної, котра зменшує відносні витрати на самопідтримку й збільшує енергопотік на продукцію, одержало назву *енергетичне субсидування*. До таких джерел енергії можуть бути віднесені припливно-відливні й згінно-нагінні явища, надходження органічних і біогенних речовин, змив гумусу й мінеральних добрив із прилеглих до водойми територій. Поряд з таким надходженням енергії, з екосистеми постійно виноситься значна її кількість. Відповідно до законів термодинаміки кількість енергії, що надійшла в систему на вході, дорівнює алгебраїчній сумі приросту енергії в системі й кількості енергії на виході з неї. Агентами виносу можуть бути зелені рослини, риби, молюски, личинки комах і т.д. У проточних системах значна кількість енергії виноситься

токовищем води. Виходячи із цього, в енергобалансі екосистеми варто враховувати всі складові надходження й виносу енергії. Найбільше значення має зв'язування сонячної енергії в процесі фотосинтезу. Важливу роль грає надходження й внос енергоємних речовин, зокрема, ОР, що утворюється в процесі життєдіяльності організмів різних трофічних рівнів. Що ж стосується механічної й теплової енергії, пов'язаної з переміщенням і перемішуванням водних мас, те їхнє значення в енергобалансі екосистеми значно менше. Для оцінки функціонального стану водних екосистем, їх продукційних і біоенергетичних можливостей розробляються моделі екосистемного рівня за допомогою методів математичного моделювання.

14.2 Деякі положення продукційної гідроекології

Кількість ОР, що утворюється в одиницю часу, називається *швидкістю продукування*. Мірою інтенсивності продукування є *питома продукція* – кількість синтезованого популяцією ОР в одиницю часу розраховуючи на одиницю біомаси популяції. Відношення приросту продукції P к середній біомасі популяції B за певний проміжок часу (рік, сезон, місяць, добу, день), або *продукційно-біомасовий коефіцієнт* (P/B -коефіцієнт), є показником *питомої біопродуктивності популяції*. Його застосовують, зокрема, при розрахунках ефективності використання кормів рибами. При розрахунках сумарної продукції популяції P/B -коефіцієнт визначається спочатку з урахуванням середньої біомаси за добу, а потім за більш тривалий період часу. Тому при використанні цього коефіцієнта потрібно вказувати, за який час і в яких умовах він отриманий, оскільки біопродуктивність популяції може істотно змінюватися залежно від сезону року й умов середовища. Так, продуктивність тваринних популяцій зростає при багатій кормовій базі, оптимальній температурі й достатній насиченості води киснем. Інтенсивність продукування вище у популяцій, в яких переважають молоді покоління. Зі зростанням частки старших вікових груп вона знижується.

Таблиця 14.2

Величина добового P/B -коефіцієнта деяких груп водних тварин

Тварини	P/B
Безбарвні джгутикові	0,5–3,0
Інфузорії	0,5–1,0
Нижчі ракоподібні	0,02–0,45
Вищі раки	0,0014–0,05
Молюски	0,0001–0,0003
Голкошкірі	0,0007–0,0022
Риби	0,01–0,08

ОР утворюється більш інтенсивно у дрібних організмів, хоча відомі й виключення із цього правила (деякі нижчі хордові – сальпи, до 10% на годину). Важливим екологічним фактором, що впливає на швидкість продукування біомаси, є температура водного середовища. Вона визначає характер змін фізіологічних реакцій, інтенсивність біоенергетичних і біосинтетичних процесів.

Показником ефективності використання корму на ріст водних тварин є *кормовий коефіцієнт* – відношення маси з'їденого корму до приросту маси тварин, незалежно від хімічного складу корму й складу тіла споживача. Чим вище кормовий коефіцієнт, тим гірше використовується корм на ріст. Цей коефіцієнт необхідно відрізнити від *коефіцієнту продуктивної дії корму*, який досить широко використовується в рибному господарстві. Під ним розуміють кількість поживних речовин корму, за рахунок яких відбувається приріст одиниці маси риби або інших водних тварин. Найчастіше його виражають як відношення сухої маси з'їденого корму до приросту сухої маси риби. Величина коефіцієнту продуктивної дії корма залежить від того, яка частина спожитого корму засвоюється. При споживанні великої кількості корму засвоюється менша його частина, ніж при споживанні обмеженої кількості. Про ефективність засвоєння корму можна судити за коефіцієнтами використання корму першого порядку K_1 , запропонованим В.С. Івлєвим. Близький до нього показник – *коефіцієнт екологічної ефективності росту* – уведений Ю. Одумом. Коефіцієнт використання корму першого порядку (у відсотках) характеризується відношенням приросту маси тіла організму або продукції популяції до величини раціону:

$$K_1 = (Q_1 \cdot 100) / Q$$

де Q_1 – енергія, накопичена в організмі; Q – загальна кількість енергії, що надходить із кормом. В.С. Івлєвим обґрунтований також коефіцієнт використання корму другого порядку K_2 , що відповідає ефективності росту тканин по Ю. Одуму. Цей коефіцієнт відбиває використання на ріст не повного раціону, а засвоєного (асимільованого) корму. Він виражається у відсотках і дорівнює відношенню енергії приросту до всієї спожитої енергії за винятком енергії відходів:

$$K_2 = (Q_1 \cdot 100) / (Q - Q_2),$$

де Q_1 – енергія, накопичена в організмі; Q – загальна кількість енергії, що потрапляє з кормом; Q_2 – енергія, що міститься в продуктах виділення. Коефіцієнти K_1 і K_2 , специфічні для кожного виду тварин, вони залежать від вікової й розмірної структури популяції, трофічних, температурних, гідрохімічних і інших умов середовища. Використання коефіцієнтів K_1 і K_2 для розрахунків продуктивності популяцій гідробіонтів в умовах природних водойм обмежено неможливістю врахування всіх складних динамічних процесів, що відбуваються на великих просторах водних

об'єктів у різні роки й при різних умовах, але ці формули більш-менш успішно можуть застосовуватися для аквакультури, де вирощуються окремі популяції гідробіонтів.

Щоб перейти від згаданих коефіцієнтів до оцінки абсолютних (або навіть відносних) показників продуктивності популяцій гідробіонтів в умовах природних водойм, необхідно мати у своєму розпорядженні велику й різнобічну інформацію, зокрема враховувати дані кількісних досліджень чисельності й біомаси популяції гідробіонтів у природних умовах.

14.2.1 Методи визначення первинної продукції

З методів визначення первинної продукції в гідроекологічній практиці найбільш часто використовується *склянковий метод* у *кисневій* і *радіоуглецевій* модифікації. З метою встановлення швидкості новоутворення ОР А. П'юттер ще в 1908 р. запропонував визначати концентрацію кисню у світлих і темних склянках, заповнених природною водою, після їхньої добової експозиції. Цей метод одержав назву *визначення первинної продукції методом склянок*. В його основі лежить визначення кількості кисню, що утворюється у світлих склянках в процесі фотосинтезу і той, що поглинається в темних склянках у процесі дихання гідробіонтів. Проби води, відібрані батометром, експонують у водному об'єкті на певній глибині в герметично замкнених склянках – світлих (прозорих) і темних. У світлій склянці одночасно відбуваються процеси фотосинтезу й дихання організмів планктону. У темній склянці протікають тільки процеси дихання (деструкції), при яких кисень поглинається. Щоб встановити приріст або зменшення вмісту кисню протягом експерименту, перед експозицією склянок визначають його вихідний вміст у воді водного об'єкту. Темні склянки фарбують у чорний колір або занурюють у чорні непрозорі мішечки. Об'єм склянок залежить від численності фітопланктону й може коливатися від 50 до 500 мл. Склянки підвішують на тросах або спеціальних підставках. Після закінчення експозиції зі склянок відбирають пробу об'ємом 50–100 мл і фіксують у ній кисень розчином хлористого магнію в лужному середовищі. Його вміст потім визначають хімічним методом Вінклера або застосовують кисневі датчики, за допомогою яких вміст кисню визначається електрометрично. У результаті проведеного в такий спосіб експерименту одержують три основних показники: а) вихідну, або контрольну, концентрацію кисню (K); б) концентрацію кисню в прозорих склянках (C); в) концентрацію кисню в темних склянках (T). Валова первинна продукція A розраховується в міліграмах кисню на 1 дм^3 : $A = C - T$. Деструкція (R) і чиста продукція (P) обчислюються відповідно по формулах $R = K - T$ і $P = C - K$. Визначають звичайно добову продукцію, експонуючи склянки протягом 24 годин, що пов'язано з добовим циклом сонячного освітлення: фотосинтез найбільш інтенсивний

з 10 до 16–18 годин, у темний час доби підсилюється деструкція, а за добу одержують середню величину. Однак, при деяких умовах час експозиції доводиться значно зменшувати (до 2–4 годин). Така більш коротка експозиція застосовується у випадку «цвітіння» води, коли внаслідок інтенсивного фотосинтезу водоростей реакція середовища зміщується в лужний бік, падає вміст біогенних елементів, через це фотосинтетична активність фітопланктону зменшується, і починають переважати процеси деструкції.

Значні методичні труднощі можуть виникати при визначенні первинної продукції, в умовах масового розвитку синьо-зелених водоростей – таких як *Microcystis aeruginosa* і *Aphanizomenon flos-aquae*. Останній вид в умовах замкнених склянок (і навіть у відкритих судинах) дуже швидко піддається лізису, при цьому поглинається кисень і підсилюється деструкція. Крім того, обидві ці водорості виділяють токсичні метаболіти, що викликають самоотруєння. Якщо в планктоні багато мертвих клітин і колоній, то в прозорих склянках може переважати поглинання кисню. Тому перед початком експозиції необхідно перевірити співвідношення живих і мертвих клітин у пробі за допомогою люмінесцентного мікроскопу (живі клітини світяться червоним кольором, мертві – зеленим). Навпаки, при дуже активному фотосинтезі й накопиченні кисню в газових вакуолях клітини водоростей можуть спливати на поверхню води й забиватися в щілині між горловиною склянки й пробкою, а навколо клітин утворюються пухирці кисню. Надмірне виділення кисню призводить до того, що значна його частина переходить у газову фазу, і в остаточному підсумку формується великий газовий міхур, у який дифундує увесь знову утворений кисень (так звана фізична зябра). При відкритті склянки цей кисень миттєво виділяється в повітря й тому не може бути врахований при остаточному визначенні, що є причиною досить значних помилок. При звичайних рівнях концентрації фітопланктону й відсутності синьо-зеленого «цвітіння» такі погрішності не виникають.

На підставі показників продукції й деструкції розраховують A/R – відношення валової продукції до деструкції. При наявності даних про біомасу визначають A/B (валову питому продукційну здатність водоростей) або P/B , де P – чиста первинна продукція водоростей. Всі ці показники мають велике значення при розрахунку продуктивності водойм, а при перерахунку на енергетичні одиниці – для загальної оцінки енергоємності водної екосистеми.

Зниження інтенсивності деструкції може свідчити про наявність у воді бактерицидних речовин. Вони гнітять життєдіяльність бактерій, що відбивається на рівні деструкційних процесів.

Первинна продукція фітобентосу й епіфітних угруповань водоростей вимірюється аналогічно продукції фітопланктону, з тією відмінністю, що

остаточні розрахунки для фітобентосу виконуються на одиницю площі в міліграмах кисню на 10 см² на добу або в грамах кисню на 1 м² на добу, а для епіфітних угруповань водоростей – на одиницю маси вищих водяних рослин (мг O₂ на 1 г сирової або сухої маси рослин на добу).

Інша модифікація склянкового методу – радіовуглецева. Вона дозволяє визначати не тільки первинну продукцію водоростей, але й бактеріальну продукцію, однак не дає інформації про деструкцію. У склянку з рослинами (або культурою бактерій) вносять радіоактивний елемент ¹⁴C у складі NaH¹⁴CO₃ або Na₂¹⁴CO₃, що у процесі фотосинтезу, у вигляді ¹⁴CO₂ включається в синтезовану органічну речовину. Для визначення первинної продукції прозорі і темні склянки заповнюють водою з фітопланктоном і в кожному з них додають по 0,1 мл розчину NaH¹⁴CO₃ з питомою активністю 1–5 · 10⁶ імп.·хв⁻¹·мл⁻¹. Всі склянки експонують протягом 4–6 годин у водоймі або в люміностації. Не розглядаючи детально процедуру радіовуглецевого методу, звернемо увагу на його принципові особливості. В основу методу покладена властивість ізотопу ¹⁴C включатися в процеси синтезу ОР з тією же швидкістю, що й нерадіоактивний вуглець. Виходячи з величини внесеної радіоактивності *R*, радіоактивності поміченого в процесі фотосинтезу фітопланктону *r*, вмісту CO₂ у всіх його формах у воді *C_к*, можна розрахувати споживання мінерального вуглецю *P* за час експозиції *t*. Таким чином, первинна продукція розраховується по формулі:

$$P = (r - C_k)/R$$

і виражається в одиницях вуглецю. Інтенсивність утворення первинної продукції вимірюють у грамах вуглецю на 1 м³ (або на 1 м²) за одиницю часу (година, доба, сезон).

Порівняння результатів, отриманих радіовуглецевим і кисневим методами, свідчить, що при короткостроковій експозиції (2–4 години) радіовуглецевий метод показує величини продукції, близькі до валової, а при більш тривалій (12–24 годин) – до чистої продукції.

Первинна продукція вищих водяних рослин визначається по найбільшій для всього вегетаційного періоду фітомасі. Щоб урахувати опадання листів і відмирання деяких частин протягом вегетації, вводиться коефіцієнт – надбавка до максимальної фітомаси, для більшості рослин він приймається рівним 1,2.

Для визначення продукції вищих водяних рослин збирають і зважують їхню надземну масу з ділянок площею 0,25, 0,5 або 1 м² (для плаваючих рослин – 4 м²). Абсолютно суху масу з таких проб одержують після висушування в сушильній шафі при температурі від 60 до 100 °C. Щоб визначити продукцію (виділення й поглинання кисню вищими водяними рослинами, зокрема для оцінки їхньої ролі в кисневому балансі водних екосистем), використовують склянковий метод у кисневій модифікації. Для цього фрагменти рослин поміщають у прозорі і темні

склянки із широкою горловиною, заповнюють їх водою із зони заростей, і експонують на відповідній глибині. Можна також використовувати склянки (циліндри, колби і т.п.), що закриваються герметично за допомогою спеціальних пристроїв, надягаючи їх на невідокремлені частини рослин безпосередньо у водоймі. З огляду на великий обсяг фітомаси, тривалість експозиції можна скоротити (2–4 години). Після закінчення експозиції й видалення рослин у склянках визначають концентрацію кисню. Встановивши масу кожної рослини, експонованої в склянках, розраховують продукцію, виходячи з кількості утвореного ними кисню. Знаючи питому продукцію рослини, а також загальну масу заростей, для яких оцінена питома продукція, розраховують продукцію на загальній площі. З огляду на те, що у воді, що береться із заростей макрофітів, є й водорості, визначають також і їхню продукцію. Із цією метою склянки (прозорі і темні) паралельно заповнюються водою із заростей, для визначення продукції й деструкції фітопланктону. Звичайно у всіх експериментах визначається початкова (контрольна) концентрація кисню у воді в зоні заростей.

14.2.2 Методи визначення вторинної продукції

Важливою характеристикою водних екосистем є вторинна продукція, або продукція популяцій водних тварин. Це продукція гетеротрофних організмів, що харчуються готовими ОР, тобто продукція організмів другого й наступних трофічних рівнів. Крім водних тварин до таких організмів відносяться також бактерії й гриби. Вторинна продукція включає приріст соматичних і генеративних тканин, екскрети, відчужені елементи тіла – *екзувії* (злущений епітелій, слизові покриття і т.д.). Виходячи із цього, вторинну продукцію можна розглядати як підсумок асиміляції кормових продуктів у процесі енергетичного обміну.

Продуктивність популяції водних тварин залежить як від умов існування, так і від її розмірно-вікової структури. За цими показниками популяції підрозділяються на ряд типів. Так, до моноциклічних відносяться популяції гідробіонтів з коротким періодом розвитку, що народжуються практично одночасно. Моноциклічними є, зокрема, популяції веслоногих ракоподібних. Другий тип – популяції, у яких одночасно присутні особини різних вікових груп. Це, наприклад, популяції великих двостулкових молюсків, більшості видів риб, у яких досить тривалий період розвитку й дуже короткий період розмноження. У таких популяціях у стадії статевої зрілості перебуває одночасно кілька поколінь, що робить їхню вікову структуру досить різноманітною. Третю групу складають популяції гіллястовусих планктонних ракоподібних і деяких інших видів, які розмножуються безупинно протягом усього вегетаційного

періоду. Такі популяції при переході від однієї стадії розвитку до іншої не втрачають біомасу внаслідок елімінації, а навпаки, вона зростає внаслідок переходу молоді в старшу групу. До четвертої групи належать популяції видів, що характеризуються безперервним поліциклічним розмноженням і коротким періодом індивідуального розвитку (коловертки, найпростіші, бактерії). Наприклад, для більшості представників класу Rotatoria тривалість життя становить 5–10 діб. Багато з них відкладають досить великі за розміром яйця вже через добу після народження. Розподіл популяцій водних тварин на 4 типи має істотне значення при виборі методів розрахунку швидкості утворення продукції популяції.

Вторинну продукцію, або накопичення біомаси (енергії) на рівні консументів, визначають декількома методами: 1) по збільшенню біомаси (плюс біомаса вилучення, або елімінації) за певний проміжок часу розраховуючи на одиниці об'єму води або площі дна; 2) по інтенсивності газообміну (при параболічному типі росту гідробіонтів); 3) по динаміці добового приросту особин одного розміру з урахуванням їх біомаси, чисельності й середніх розмірів. Добова продукція бактерій і інших гідробіонтів, які розмножуються поділом надвоє, визначається по швидкості розмноження з урахуванням середньої чисельності популяції.

Нижче наведено деякі зі згаданих методів розрахунку вторинної продукції. Так, для популяцій бентичних тварин, у яких показники росту особин є лінійною функцією віку, використовують формулу Бойсен-Йенсена:

$$P = B_e + B_2 - B_1,$$

де P – продукція; B_e – елімінована біомаса, що дорівнює похідній величині від чисельності загинув особин і їхньої середньої біомаси; B_1 і B_2 – біомаса на початку й наприкінці періоду спостережень. Цей метод дозволяє розраховувати продукцію популяцій видів водних тварин, у яких можна розрізняти окремі покоління або когорти. Наприклад, якщо потрібно розрахувати продуктивність популяції ракоподібних за рік, ураховується зниження чисельності кожного покоління в ній. При цьому маса елімінації визначається по зменшенню чисельності особин за рік і середній біомасі кожної з елімінованих особин. У тих випадках, коли наявна біомаса за розрахунковий час не змінюється, вважається, що продукція популяції дорівнює елімінації.

Для визначення продуктивності популяцій з поліциклічним типом розмноження користуються методом, що базується на даних про ріст особин, їхню швидкість розмноження й вікову структуру популяцій. Зокрема, він перспективний при розрахунках продуктивності популяцій планктонних ракоподібних (різних видів дафній, моїн та ін.). Відповідно до цього методу сумарну продукцію P за конкретний період часу можна розрахувати по формулі:

$$P = P_s + P_g$$

де P_s – соматична продукція; P_g – продукція за рахунок розмноження (генеративна). Соматична складова продукції визначається показниками росту організмів, що входять у популяцію. Зв'язок між лінійними розмірами й масою організмів виражається таким рівнянням:

$$W = q L^b,$$

де W – маса тварини, мг сирової маси; q – константа, що дорівнює масі гідробіонта при довжині тіла 1 мм; L – лінійний розмір, мм; b – показник форми тіла. Показник q для багатьох планктонних ракоподібних може бути визначений заздалегідь і внесений у спеціальні таблиці, що прискорює проведення розрахунків. Це ж стосується й показника форми тіла b . У тих випадках, коли показники росту водних тварин не пов'язані зі змінами форми тіла, $b = 3$. Відношення лінійного розміру до маси може зменшуватися або збільшуватися залежно від алометричної форми тіла. Так, якщо форма тіла стає менш витягнутою або більш витягнутою, то відповідно $b > 3$ або $b < 3$. За допомогою зазначеного методу можна знайти величину добового приросту біомаси для певних вікових стадій зоопланктерів. Це досягається шляхом множення добового приросту на кількість особин у кожній віковій групі й подальшого простого арифметичного додавання отриманих результатів. Так одержують величину соматичної продукції популяції. Величина генеративного росту, пов'язаного з розмноженням, визначається по формулі:

$$P_g = NFq/D$$

де N – чисельність самок, що розмножуються; F – кількість яєць в одній кладці; q – маса одного яйця, мг; D – тривалість розвитку яйця, діб. Проведення розрахунків вторинної продукції із застосуванням цього методу вимагає знання біології відповідних видів. Для визначення тривалості життя окремих вікових стадій конкретних популяцій у природних водоймах Г.Г. Вінберг запропонував фізіологічний метод розрахунку продукції, в основі якого лежить показник середньодобової швидкості споживання кисню. Цей метод дає можливість оцінювати продукцію популяцій тварин, ріст яких відбувається за параболічним законом, коли відома чисельність, маса тварин, залежність інтенсивності обміну від маси, калорійність особин і значення коефіцієнта використання корму другого порядку K_2 . Величина середньодобової продукції виводиться зі співвідношення:

$$P = NWRK_2/(1 - K_2)$$

де N – чисельність тварин у популяції; W – їхня маса; R – середньодобова швидкість обміну (по поглинанню кисню); K_2 – коефіцієнт використання засвоєного корму на ріст. Коефіцієнт K_2 визначається по наведеному нижче рівнянню:

$$K_2 = (d/dt) \cdot A^{-1}$$

де d/dt – швидкість валового росту; A – швидкість асиміляції корму, що залежить від раціону і його засвоєння.

Нижче наведений ще один спосіб розрахунку середньої швидкості нарощування продукції за одиницю часу (година, доба, сезон, рік) на момент спостереження. При розрахунках приймається на увагу, що популяція розділена на n вікових груп, кожна з яких характеризується початковою W_{i-1} і кінцевою W_i масою особин. При цьому враховується тривалість стадії розвитку D_i Для статевих продуктів (яєць) $i = 0$. Вікові групи розбиваються з таким розрахунком, щоб у кожній групі збільшення маси й зміна чисельності особин описувалися лінійними функціями. За таких умов середній приріст ваги за добу може бути виражений як:

$$(W_i - W_{i-1})/D_i$$

де D_i – час перебування організмів у конкретній розмірно-віковій групі або час проходження даної стадії розвитку. У цьому випадку середня швидкість нарощування продукції i -вікової групи:

$$P(t) = (W_i - W_{i-1}) \cdot N_i / D_i$$

де N_i – чисельність особин i -вікової групи.

Середня швидкість продукції популяції планктонних ракоподібних розраховується по формулі:

$$P(t) = \sum_{i=1}^n \frac{(W_t - W_{i-1}) \cdot N_i}{D_i} + \frac{W_0 \cdot N_0}{D_0}$$

де n – кількість розмірно-вікових груп або стадій розвитку; останній член рівняння $(W_0 \cdot N_0 / D_0)$ – добова продукція за рахунок відродження особин; W_0 – маса одного яйця, N_0 – кількість яєць у популяції в момент часу t ; D_0 – тривалість ембріонального розвитку. Зазначена формула не враховує можливість елімінації ОР за рахунок екскреції, злущення епітелію і т.п. Більш складні розрахунки проводяться, якщо враховуються все компоненти продукції. Більш детально методи визначення продукції популяцій водних тварин розглядаються в спеціальній літературі.

14.2.3 Розрахунки рибопродуктивності

Існує кілька методів визначення потенційної рибопродуктивності водних об'єктів. Всі вони побудовані на основі визначення продуктивності кормової бази риб, коефіцієнтів засвоєння й перехідних коефіцієнтів з урахуванням втрат речовини й енергії на різних рівнях трофічного ланцюга. Застосовуються такі основні методичні підходи: 1) орієнтовний розрахунок промислової й потенційної рибопродуктивності за рівнем первинної продукції фітопланктону; 2) спрощений розрахунок потенційної й промислової рибопродуктивності за рівнем розвитку основних угруповань кормових безхребетних, що включає розрахунок рибопродуктивності по зоопланктону й макрозообентосу.

Найбільшою точністю й складністю характеризується метод розрахунку потенційної й промислової рибопродуктивності на основі

біотичного балансу, що відбиває біологічний колообіг речовин і енергії у водній екосистемі й базується на основних положеннях продукційної гідроекології. Хоча цей метод має окремі допущення й спрощення, пов'язані з розрахунками такого балансу, він може бути фундаментальною основою для розрахунків потенційної й промислової рибопродуктивності водних екосистем. Промислом вилучається лише певна частина загальної маси риби, що продукується у водних екосистемах протягом вегетаційного сезону. В різних рибогосподарських водних об'єктах коефіцієнт вилову риби K_v варіює від 0,02 до 0,35, тобто промислом охоплюється 2–35% рибної продукції. Продукцію риби (потенційну рибопродуктивність) можна розрахувати також по величині реального вилову риби, розділивши її на K_v , установлений для даного конкретного водного об'єкта.

14.3 Величина первинної продукції в різних водоймах

Для оцінки біопродуктивності окремих водойм і всієї гідросфери зручніше виражати її продукцію величиною, віднесеною до одиниці площі. Ця величина в більшості випадків виражається масою органічного вуглецю, біомасою ОР або в калоріях. Приймається, що 1 г вуглецю відповідає 2 г сухої речовини фітопланктону й еквівалентний 10 ккал. У Світовому океані величина первинного продукування в різних ділянках коливається від декількох міліграмів до десятків часток грама вуглецю в день на 1 м² і в основному визначається ступенем перемішування вод (винос у поверхневий шар біогенів). Остання, у свою чергу, сильно залежить від виразності вертикальних градієнтів густини. Тому в ряді випадків величина первинної продукції перебуває у зворотній залежності від різниці густини води по вертикалі, хоча іноді, високий рівень перемішування вод може гальмувати розвиток водоростей (винос за межі фотичного шару).

За модельними розрахунками, найбільша продукція в тропічних апвелінгах Тихого океану утворюється при швидкості підйому вод близько $1,2 \cdot 10^{-3}$ см·с⁻¹ і дуже слабкому турбулентному перемішуванню. При відсутності підйому глибинних вод і великому турбулентному перемішуванню в поверхневому шарі (200 м) первинна продукція різко знижується внаслідок дефіциту біогенів або виносу значної частини водоростей із зони інтенсивного фотосинтезу. Величина продукції істотно залежить від ступеню виїдання водоростей; у тропічних апвелінгах Тихого океану вона максимальна, коли добове виїдання досягає 10–15% від максимального й наближається до 0, якщо воно вище 50–60%.

Умови й величина первинного продукування в різних районах Світового океану вкрай неоднакові. Виділяють по продуктивності три зони Світового океану: відкриті райони, прибережні води й апвелінги. Чиста продукція цих вод у середньому дорівнює (відповідно) 50, 100 і 300 г С·м⁻²

у рік. За більш деталізованою схемою виділяють шість зон: оліготрофні води центральної частини субтропічних халістатичних областей ($70 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-2}$ на добу, усього 3,8 млрд. т С у рік), перехідні зони між субтропічними й субполярними зонами, а також периферії екваторіальних дивергенцій ($140 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-2}$, усього 4,2 млрд. т), води екваторіальних дивергенцій і океанічних районів субполярних зон ($200 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-2}$, усього 6,3 млрд. т), прибережні води ($340 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-2}$, усього 4,8 млрд. т) і неритичні води ($1 \text{ г С}\cdot\text{м}^{-2}$, усього 3,9 млрд. т).

Утилізація сонячної енергії у Світовому океані дорівнює 0,04%. У його оліготрофних водах річна продукція дорівнює 28, у мезотрофних – 91, в евтрофних – $237 \text{ г С}\cdot\text{м}^{-2}$. Помітно вище, ніж у Світовому океані, темп продукування ОР в наземних водоймах. В евтрофних озерах миру середньодобова чиста продукція становить $600\text{--}8000 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-2}$, у мезотрофних – від 250 до 1000 мг, в оліготрофних – $50\text{--}300 \text{ мг}$, в ультраоліготрофних – менше 50 мг. Високий рівень первинного продукування в континентальних водоймах пояснюється більшим надходженням біогенів із суші й більшим ступенем перемішування води. Завдяки циркуляції, що часто охоплює в ті або інші строки всю водну масу озер, відбувається значна мобілізація біогенів з донних відкладень. Вміст сполук фосфору в ґрунтах евтрофних озер може досягати декількох сотень грамів на 1 м^2 і в десятки разів перевищувати їхню кількість, розчинену в стовпі води над 1 м^2 дна. Ще більше містять ґрунти сполук азоту. Тому процеси взаємодії між водною товщею й донними відкладами, що протікають в озерах набагато інтенсивніше, ніж у Світовому океані, виявляються додатковим фактором, що сприяє існуванню фітопланктону й збільшенню його продукції. В дуже глибоких озерах первинна продукція стає помітно меншою, особливо якщо поверхневий стік невеликий у порівнянні з усією водною масою озера.

Досить чітко простежується підвищення первинної продукції озер із просуванням до екватора. При одній і тій же прозорості води із просуванням у високі широти глибина евфотичного шару різко знижується й зменшується відношення максимальної швидкості фотосинтезу в одиниці об'єму води до фотосинтезу під одиницею поверхні. У річках і водосховищах внаслідок низької прозорості води первинна продукція звичайно нижче, ніж в евтрофних і мезотрофних озерах. У деяких каламутних водосховищах добова продукція не перевищує $20\text{--}30 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-2}$ за добу.

14.4 Продукція різних груп гетеротрофів

Оскільки гетеротрофні організми мають широкий спектр харчування, роздільне обчислення вторинної продукції для окремих трофічних рівнів є

практично нездійсненним. Наближене уявлення про картину вторинного продукування ґрунтується на обчисленні продукції окремих груп консументів, причому одержувані величини – не адитивні, тобто, підсумовування продукції окремих груп організмів різних трофічних рівнів екологічного змісту не має. У Світовому океані найбільше значення у вторинному продукуванні мають бактерії, гриби, зоопланктон, зообентос і риби. Уявлення про продукційну ролі бактерій у пелагіалі Світового океану помітно розходяться. Так, відповідно до визначень, виконаних методом прямого мікроскопічного обліку, по змісту АТФ, методом проточних культур і за допомогою ^{14}C виходять наступні величини: біомаса бактерій $2\text{--}10 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ С, добовий Р/В-Коефіцієнт $0,5\text{--}1$, добова продукція $0,5\text{--}1,5 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$, кількість ОР, що руйнується бактеріями, $1,5\text{--}4,5 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ на добу. Дуже велика, але поки ще недостатньо вивчена продукція мікрозоопланктону (інфузорії, безбарвні джгутикові, постнаупліальні стадії веслоногих ракоподібних та ін.). В екваторіальній Пацифіці на його частку доводиться близько $30\text{--}40\%$ біомаси всього зоопланктону. Близькі до цього величини отримані при дослідженнях у північно-східній частині Тихого океану. У планктоні Каспійського моря кількість інфузорій досягає навесні $5\text{--}6$ млн. екз. $\cdot\text{м}^{-3}$, у Чорному морі й причорноморських лиманах може досягати декількох десятків і навіть сотень мільйонів екз. $\cdot\text{м}^{-3}$. Особлива роль мікрозоопланктону полягає в тім, що він служить проміжною трофічною ланкою між бактеріями й нанофітопланктоном, з одного боку, і більш великорозмірним зоопланктоном – з іншого. Експериментальні дослідження свідчать, що близько половини первинної продукції в трофічному ланцюзі проходить через мікрозоопланктон.

У континентальних водоймах рівень вторинного продукування звичайно помітно вище, ніж у Світовому океані. З одного боку, це пов'язане з їх високою первинною продуктивністю, з іншого боку – надходженням значних кількостей алохтонної органіки, за рахунок якої утворюється більша бактеріальна біомаса, що використовується організмами наступних трофічних рівнів. Сумарна продукція бактерій, що розвиваються за рахунок алохтонної і автохтонної органіки, звичайно поступається первинній у $2\text{--}3$ рази. Величезну й поки ще мало враховану роль грають у вторинному продукуванні організми мікрозоопланктону й мікрозообентосу, зокрема найпростіші. Маючи повсюдне поширення, величезну чисельність й високий Р/В-коефіцієнт, вони продукують біомасу, часто близьку до тієї, яку утворюють у водоймах всі інші тварини, узяті разом. Продукція коловерток звичайно нижче, ніж найпростіших. Річна продукція рослиноїдних планктонних рачків звичайно виражається в озерах і водоймищах десятками або сотнями грамів на 1 м^2 . Продукція хижих ракоподібних в $3\text{--}4$ рази нижче, ніж рослиноїдних. З одного боку, менше їхня біомаса, з іншого боку – нижче Р/В-коефіцієнт. Продукція зообентосу звичайно в $5\text{--}10$ разів менше, ніж зоопланктону, що зазвичай

пов'язано з низькими *P/B*-коефіцієнтами у донних тварин. Сумарна продукція зообентосу в різних водоймах може розрізнятися в сотні разів, звичайно досягаючи декількох десятків грамів на 1 м². Продукція іхтіомаси, включаючи личинок і молодь, досягає декількох десятків грамів на 1 м². Набагато нижче промислова продукція риби, що звичайно не перевищує 5–10% від тієї, що акумулюється в іхтіомасі.

Питання для самостійного вивчення

1. Поняття про біологічну продукцію та потік енергії.
2. Методи визначення первинної і вторинної продукції.
3. Продуктивність різних типів водойм.
4. Продуктивність різних груп гетеротрофів.

15 ЗАБРУДНЕННЯ ВОДОЙМ ТА РОЛЬ ГІДРОБІОНТІВ У ЇХ ОЧИЩЕННІ

15.1 Органічне забруднення

Одним з найважливіших компонентів водного середовища, що визначає її екологічну якість, є наявність у воді органічних забруднень. У процесі життєдіяльності гідробіонти виділяють у воду білки, амінокислоти, вуглеводи, сечовину, пурини, фосфати, амонійні сполуки і т.д. Фактично, у водному середовищі містяться всі ті ОР, з яких побудоване тіло рослин і тварин. Крім того, ОР надходять у водні об'єкти з атмосферними опадами, з поверхневим стоком, що формується на великих площах суши, з боліт, торфовищ, зрошуваних земель, промислових і комунально-побутових підприємств. Всі ці стоки привносять значну кількість різноманітних по своїй структурі й хімічному складу ОР. По походженню вони поділяються на *алохтонні*, що потрапляють із площі водозбору, і *автохтонні*, що утворюються в самій водній екосистемі. Найбільшу масу органіки створюють фітопланктон й макрофіти в процесі фотосинтезу. Значну частину автохтонної ОР становить *детрит*, або мертва ОР, що утворюється в результаті розкладання органічних залишків рослинного й тваринного походження. У ньому міститься також 4–5 % бактерій. До розчиненої автохтонної ОР відносяться також продукти життєдіяльності водних організмів, зокрема амінокислоти, органічні кислоти, сечовина й інші.

З водозбірної площі можуть надходити речовини, що вимиваються з лісового перегною, торфовищ, заболочених місць, чорноземних ґрунтів і т.п. – гумінові й фульвокислоти, складні вуглеводи, вільні амінокислоти, аміни, білки. ОР природних вод – це складні високомолекулярні сполуки типу білків, полісахаридів, ненасичених жирних кислот, амінів та інших,

що перебувають у розчиненому, зваженому або дисперсному стані. Більшість із них є субстратом для масового розвитку бактеріального населення водних екосистем. Гумінові й фульвокислоти надають воді специфічне забарвлення. Фульвокислоти відносяться до високомолекулярних сполук ароматичного ряду, вони розчинні у воді й легко вимиваються ґрунтовими водами. Гумінові кислоти погано розчиняються у воді, характеризуються більш високим у порівнянні з фульвокислотами вмістом вуглецю й азоту. Води з високим вмістом цих кислот мають буре або чорне забарвлення.

У водах морів і океанів основну масу ОР складають розчинені й колоїдні форми, які можуть проникати через фільтри з діаметром пор 0,45–1 мкм. ОР континентальних вод у розчиненому стані мають розмір часток до 0,001 мкм, у колоїдному – 0,001–0,1 мкм, а частки величиною до 150–200 мкм є компонентом ЗОР.

Для Світового океану загальна кількість усього ОР (живих і мертвих складових) оцінюється в $2\text{--}4 \cdot 10^{12}$ т вуглецю; 75% доводиться на легкозасвоювані форми й 25% – на важко розчинні сполуки (водний гумус). У морських екосистемах найбільша кількість ОР (30–40%) синтезується фітопланктоном.

Найважливішим внутрішньоводоймовим процесом утворення ОР, з яким пов'язане й самозабруднення водойм, є фотосинтез фітопланктону, фітобентосу й вищої водної рослинності. Вважається, що в межах усього Світового океану внесок водоростей в утворення ОР в 10 разів більший, ніж всіх інших груп організмів, не враховуючі бактерій. Останнім належить винятково важлива роль не тільки в розкладанні, але й в утворенні ОР. В процесі функціонування водних екосистем значна частина розчиненої й зваженої ОР алохтонного й автохтонного походження виноситься зі стоком води й розкладається в процесі деструкції (мініралізації). ОР у водному середовищі постійно розкладається на більш прості органічні низькомолекулярні сполуки, які, у свою чергу, внаслідок життєдіяльності мікроорганізмів і в процесі хімічного окиснення розкладаються до води, вуглецю, фосфору й азоту. Синтезоване автотрофами ОР майже повністю руйнується гетеротрофами в реакціях біохімічного окиснення. Лише незначна частина його переходить із одного стану в інший внаслідок хімічних реакцій. Автоліз й розкладання відмерлих гідробіонтів призводить до надходження у воду високоактивних сполук – ферментів, вітамінів і навіть цілих блоків біологічних структур, що містять у своєму складі ферментні системи.

При високому рівні насичення води киснем розкладання ОР завершується утворенням CO_2 й води, а в анаеробних умовах – ще й утворенням водню і метану. У донних ґрунтах вміст кисню буває недостатнім, тому деструкція ОР протікає з утворенням метану, водню, H_2S й аміаку. Основна роль у розкладанні ОР у водних екосистемах

належить гетеротрофним мікроорганізмам. У загальній деструкції ОР, утвореної фітопланктоном, на їхню частку доводиться до 45–50% в евтрофних водоймах і до 85% – в оліготрофних. Вони асимілюють до 50–70% енергії ОР, з якої більш ніж 25% використовується на біосинтез мікробних клітин. В евтрофних озерах бактерії засвоюють від 30 до 50% загальної кількості ОР. Особливо інтенсивно вони утилізують органічну речовину, що утворюється в процесі фотосинтезу. Бактерії використовують до 26% ОР макрофітів.

Ступінь забруднення водних об'єктів ОР визначає їх *сапробність* (*sapros* – гниучий), а розділ гідроекології, що вивчає такі забруднення, називається *сапробіологією*. Різні водні організми проявляють неоднакову чутливість до вмісту у воді ОР і продуктів їхнього розпаду. Можливість пристосування гідробіонтів до існування в середовищі з різним рівнем органічного забруднення визначається комплексом фізіолого-біохімічних процесів, що протікають у їхньому організмі. Гідробіонти, що живуть у забруднених ОР водах і приймають участь в процесах їхнього розкладання, називаються *сапробіонтами*, або *сапротрофами*. Вони є важливою ланкою в біологічному колообігу речовини й енергії. До цієї групи організмів відносяться бактерії, актиноміцети, гриби, мікроводорості, здатні засвоювати ОР. Серед водних тварин є організми, що харчуються розчиненими ОР, залишками, що гниють, екскрементами й здатні жити у воді з невисоким вмістом кисню.

Видова структура угруповань гідробіонтів залежно від їхньої чутливості до органічного забруднення водойм чітко виражена на біоценотичному рівні. Виходячи із цього, в 1908 р. німецькі дослідники К. Кольквітц і Р. Марссон запропонували оцінювати інтенсивність забруднення вод ОР по наявності у водоймах представників окремих таксономічних груп гідробіонтів різного ступеню гетеротрофності й оксифільності – показових організмів, або біоіндикаторів сапробності. Ними були закладені основи санітарно-біологічного аналізу води, або санітарної гідробіології.

По рівню забрудненості органікою води підрозділяють на *полі-*, *мезо-* і *олігосапробні*, а гідробіонти, що живуть у них, називаються *полі-*, *мезо-* і *олігосапробами*. Мешканців особливо чистих вод називають *катаробами*, або *катаробіонтами*, а особливо брудних – *гіперсапробами*. Ці організми є показовими щодо відповідних умов сапробності, або біоіндикаторами. Одним з основних показників при оцінці сапробності водних об'єктів або їхніх окремих зон є кількісна характеристика наявності або відсутності у воді вільного кисню. Чим більше ступінь забруднення ОР, тим більша кількість O_2 використовується на окиснення, і тим менше його залишається у воді. Ступінь сапробності визначається, насамперед, по видовому складу бактеріо-, фіто- і зоопланктону, бентосу й перифітону.

Полісапробні води характеризуються наявністю значної кількості білків, поліпептидів, вуглеводів, а також мізерними концентраціями кисню й накопиченням у воді CO_2 , H_2S й CH_4 . Для таких вод типовим є відновлювальний характер біохімічних процесів. Показник біохімічного споживання кисню БСК₅ у таких водах становить близько $40 \text{ мг O}_2 \cdot \text{дм}^{-3}$. У них живуть переважно гідробіонти-полісапроби, що витримують високий рівень забруднення, серед них – бактерії, сіркобактерії, інфузорії, джгутикові, олігохети, личинки мух. Полісапробні води формуються в річках і закритих водоймах, в які надходять господарсько-побутові стоки й стічні води харчових і інших виробничих підприємств, що переробляють ОР. Кількість видів гідробіонтів, які можуть жити в таких водах, є дуже невеликою. Ті ж організми, які пристосовуються до умов полісапробності, розвиваються масово, оскільки вони мають обмежене коло конкурентів. Полісапроби часто утворюють слизові лопатеподібні обростання на твердих предметах. В полісапробних водах у досить значній кількості може зустрічатися кишкова паличка.

У *мезосапробних* водних об'єктах ступінь забруднення слабкіше виражена: відсутні білки, більше кисню, значно менше CO_2 й H_2S . У той же час у воді містяться недоокиснені азотисті сполуки, зокрема аміак, аміно- і амідокислоти. У мезосапробних водах живуть організми, що витримують помірно забруднене середовище. На відміну від полісапробів, мезосапроби більш вимогливі до наявності у воді вільного кисню й продуктів розпаду білків, а саме – амонію й нітритів. Залежно від рівня забруднення ОР й присутності представників окремих таксономічних груп гідробіонтів мезосапробні води поділяють на α - і β -мезосапробні. Води α -мезосапробної зони характеризуються наявністю аміаку, нітритів, амідо- й амінокислот. Мінералізація ОР в таких водах відбувається за рахунок аеробного окиснення, в основному бактеріями. Показник БСК₅ для таких вод становить приблизно $4\text{--}12 \text{ мг O}_2 \cdot \text{дм}^{-3}$. Серед мезосапробних організмів зустрічається багато бактерій, деякі гриби, різні види водоростей – синьо-зелені, зелені, деякі евгленові, інфузорії, коловертки різних видів, ракоподібні, молюски, личинки двокрилих, олігохети й інші бентосні безхребетні. Ці організми витримують досить забруднене середовище зі значним дефіцитом кисню. У воді зустрічається кишкова паличка. В β -мезосапробних водах в значно меншій кількості міститься амонійний і нітритний азот, переважають нітрати. H_2S виявляється лише в мізерних концентраціях. Помітний деякий дефіцит кисню у воді, але він виражений слабо. ОР мінералізуються шляхом повного окиснення. БСК₅ дорівнює, в середньому, $1,7\text{--}4 \text{ мг O}_2 \cdot \text{дм}^{-3}$. Організми – індикатори β -мезосапробних вод представлені різними водоростями: синьо-зеленими, діатомовими, зеленими й іншими. В β -мезосапробній зоні можуть інтенсивно вегетувати вищі водяні рослини. У значній кількості представлені види найпростіших: корененіжок, джгутикових, інфузорій, коловерток і хробаків.

Зустрічаються молюски, ракоподібні, губки. У таких водоймах поширені риби (карась, короп, лин, голец, в'юн та інші).

Води слабо забруднених річок, озер, водосховищ, у яких відбувається інтенсивна мінералізація ОР, характеризуються як *олігосапробні*. В таких водних об'єктах, завдяки високій концентрації розчиненого кисню, переважають окисні процеси. Із сполук азоту в них містяться нітрати, незначна кількість вугільної кислоти й відсутній H_2S . БСК₅ не перевищує $1,6 \text{ мг O}_2 \cdot \text{дм}^{-3}$, що свідчить про дуже низький вміст ОР у воді. Серед олігосапробних організмів, що живуть у чистих або слабо забруднених ОР водах, багато водоростей різних систематичних груп (зокрема, діатомових і золотистих), безхребетних (коловерток, ракоподібних, молюсків, личинок комах), а з риб представлені форель, судак, окунь, та ін. Серед бактерій олігосапробної зони мало сапрофітів (не більше $3 \text{ тис. екз.} \cdot \text{см}^{-3}$) і організмів, що харчуються бактеріями.

Особливо чисті води за системою сапробності називаються *катаробними*. Такі води перенасичені киснем, в них відсутні CO_2 й H_2S . Показник БСК₅ дуже низький, що свідчить про мінімальний вміст ОР. У таких водах (а це, як правило, холодні гірські річкові води) добре почуває себе форель і інші гідробіонти-оксифіли.

15.2 Самозабруднення й самоочищення водойм

Під *самозабрудненням* розуміють погіршення якості води у водному об'єкті, що викликається надмірною продукцією ОР. Найбільш часто це пов'язане з масовим розвитком фітопланктону до рівня «цвітіння» води. Самозабруднення обумовлене накопиченням самої біомаси водоростей і продуктів її деструкції. Розкладання біомаси в таких випадках призводить до потрапляння у воду великої кількості органічних і мінеральних, у тому числі токсичних, речовин, що істотно погіршують якість води по більшості показників. Серед токсичних речовин виявляються поліпептиди, феноли, індол, скатол, H_2S і ін. На відміну від алохтонного надходження забруднень, таке явище одержало назву біологічного (вторинного) забруднення, або самозабруднення. Воно може відбуватися й внаслідок десорбції органічних і мінеральних речовин, накопичених у донних відкладах. Такі процеси більш інтенсивно протікають при дефіциті кисню й підкисленні водного середовища, в анаеробних умовах. У нормально функціонуючих водних екосистемах процеси продукування, засвоєння й деструкції автохтонних речовин за участю гідробіонтів протікають збалансовано. Завдяки цьому підтримується певний рівень якості води. Процес розкладання й виведення забруднюючих речовин із колообігу водного середовища внаслідок взаємодії механічних, фізичних, хімічних, фізико-хімічних і біологічних чинників, одержав назву *самоочищення вод*.

Механічне самоочищення – це процеси перетирання, механічного здрібнювання окремих часток, фільтрації забруднених вод через піщані ґрунти. Фізичні процеси самоочищення включають осідання (седиментацію) забруднюючих речовин під дією сил тяжіння.

Хімічне й фізико-хімічне самоочищення пов'язане з утворенням комплексних сполук, реакціями між окремими речовинами, сорбцією зважених частинок мулом, глиною, піском і іншими донними відкладами, окисненням нестійких речовин розчиненим киснем (не біотичного походження).

Біологічне самоочищення вод включає такі складові: *біофільтрацію*, мінералізацію ОР, *фотосинтетичну аерацію – реаерацію*, *біоаккумуляцію* й *біодетоксикацію*. Біофільтрацію здійснюють організми-фільтратори, головним чином двостулкові молюски й планктонні ракоподібні. Пропускаючи через своє тіло велику кількість води й очищуючи її від зважених частинок, вони використовують органічні й деякі мінеральні речовини як корм, а залишок виводять у воду у вигляді слизових грудок, що осідають на дно. Завдяки цьому відбувається прояснення води й зменшується концентрація в ній забруднюючих речовин.

Гідробіоти здатні накопичувати в організмі забруднюючі речовини, що містяться у воді. При цьому їхній вміст в організмі (коефіцієнт накопичення – КН) може зростати порівняно із вмістом у воді в тисячі, десятки тисяч і більше разів. Таке явище одержало назву *біоаккумуляції*, або *біоконцентрування* (*bios* – життя, *accumulation* – накопичення). Накопичення забруднюючих речовин у тілі гідробіонтів зростає при проходженні по трофічних ланцюгах – так званий ефект *магніфікації*. Завдяки біоаккумуляції поступово зменшується концентрація у водному середовищі як органічних, так і неорганічних забруднюючих речовин. Деякі з них можуть вертатися у воду після відмирання гідробіонтів, але значна їхня частина руйнується під впливом ферментативних систем або переходить у неактивну форму. Руйнування й біоконцентрування токсичних речовин у водному середовищі під впливом життєдіяльності водних організмів характеризується як *біологічна детоксикація*. Мінералізація ОР пов'язана з життєдіяльністю гідробіонтів, у першу чергу бактерій. Це дозволяє визначати якість води за бактеріологічними показниками, наприклад по загальній чисельності бактеріопланктону, по кількості бактерій групи кишкової палички (БГКП, колі-титр і колі-індекс) і сапрофітів. При органічних забрудненнях чисельність бактерій у воді зростає. Зокрема, наявність у воді кишкової палички свідчить не тільки про антропогенне фекальне забруднення, але й про підвищений вміст ОР, що виникає внаслідок відмирання гідробіонтів, переважно фітопланктону й вищих водяних рослин.

Фотосинтетична аерація – це насичення води киснем, що виділяється рослинами в процесі фотосинтезу (на відміну від розчиненого

кисню, що надходить у воду шляхом інвазії з атмосфери). Кисень, що утворюється, окислює розчинні ОР й підтримує кисневий режим забруднених вод (фотосинтетична реаерація). Цей процес знаходить широке застосування в системах очищення стічних вод у так званих біологічних ставках, де масово розвиваються хлорококові водорості. Реаерація сприяє відновленню газового режиму забруднених вод завдяки надходженню в них кисню біогенного походження.

Розвиток бактерій у водоймах, забруднених ОР, залежить від вмісту органічних сполук автохтонного й алохтонного походження. Воно відбиває надходження забруднень із прилеглих територій і з джерел водопостачання, кількісний і якісний склад ЗОР, ступінь розвитку й фізіологічний стан фітопланктону, фітобентосу, вищих водяних рослин. На вміст бактерій у воді впливають мулові відклади і їх змулення під час вітрового перемішування води. При значному надходженні легкодоступних ОР різко підвищується чисельність сапрофітних бактерій. Зростає чисельність бактеріопланктону й у водоймах, мутність яких зв'язана зі зваженими частками. У теплі літні дні, коли масового розвитку досягають синьо-зелені водорості, спостерігається й спалах чисельності бактеріопланктону. У той же час при весняному масовому розвитку деяких інших водоростей чисельність бактерій може навіть зменшуватися внаслідок пригнічення екзометаболітами водоростей.

Послідовний хід процесів самоочищення у водотоках супроводжується відповідною зміною сапробності – від полісапробної зони до α -мезосапробної, а далі до β -мезосапробної і олігосапробної. Зони сапробності найбільш чітко виражені в малих річках з уповільненою течією (при наявності одного джерела забруднення). За течією формуються послідовно полі-, α - і β -мезосапробна зони. При відсутності додаткових джерел забруднення, остання поступово переходить в олігосапробну. Якщо на річці є ще інші джерела забруднення, то знову відновлюється зона високого забруднення (полі- або α -мезосапробна). Знесені течією планктони, характерні для високої якості води, можуть змішуватися з гідробіонтами-індикаторами більш високого рівня забруднення. Тому, як індикатори забруднення, в таких випадках, варто розглядати прикріплені форми (перифітон), зокрема нитчасті водорості й макрофіти, а також організми зообентосу. Виходячи із цього, сучасна методологія санітарно-гідробіологічних досліджень передбачає поряд з дослідженням планктону, проведення обов'язкового аналізу складу перифітону, а також бентосу. В озерах і водосховищах потік забруднень від стічних труб і інших джерел поширюється концентрично, тому зони сапробності тут формуються за кільцевою схемою, а при штормовому й турбулентному перемішуванні вод границі між зонами сапробності розмиваються. Забруднення можуть розноситися локальними течіями, тому зони високої й низької сапробності чергуються мозаїчно й безсистемно. Отже, для правильного встановлення

зон сапробності необхідно вибирати місця відбору проб відповідно до гідрологічних особливостей водного об'єкту.

15.3 Евтрофікація, її причини та наслідки для водних екосистем

15.3.1 Природна й антропогенна евтрофікація

Евтрофікація полягає в збагаченні води біогенними елементами, особливо азотом і фосфором, внаслідок чого зростає первинна продукція ОР завдяки інтенсифікації фотосинтезу водоростей і вищих водяних рослин. Вміст біогенних речовин у водних екосистемах може збільшуватися внаслідок автохтонних процесів (природна евтрофікація) – розкладання ОР, азотфіксації й переходу у воду біогенних елементів, захованих у донних відкладах, і внаслідок надходження біогенних речовин ззовні, з алохтонних джерел (антропогенна евтрофікація) – вимивання з полів, надходження стічних вод тваринницьких комплексів, комунально-побутових і промислових стічних вод, що несуть значну кількість азоту й фосфору. Причиною прискореної евтрофікації може стати зарегулювання річкового стоку, коли велика кількість біогенних елементів вимивається із затоплених ґрунтів. За джерелами надходження біогенів можна виділити три типи антропогенної евтрофікації: *урбогенну*, що виникає внаслідок скидання неочищених від сполук фосфору й азоту міських стічних вод; *агрогенну*, причиною якої є вимивання ґрунтовими водами й дощовими змивами мінеральних добрив із сільськогосподарських угідь; *зоогенну*, – забруднення водойм стоками тваринницьких ферм або багаторазовий водопій і купання великих черід худоби.

У ставкових рибних господарствах при великій щільності посадки риб евтрофікація може бути наслідком накопичення фосфорних і азотних сполук, що виділяються рибами. Крім того, у ставкових господарствах евтрофікацію створюють цілеспрямовано шляхом внесення мінеральних добрив для підвищення кількості планктону – основного корму риб. Основними ознаками евтрофікації водойм є збільшення біомаси фітопланктону або інших автотрофних організмів (фітомікробентос, нитчасті водорості), масовий розвиток водоростей до рівня «цвітіння» води, зменшення концентрації розчиненого кисню на заключному етапі вегетації – при масовому відмиранні водоростей і інших організмів. Залежно від кількості біогенів, що надходять у водну екосистему, може прискорюватися перехід оліготрофних водойм у мезотрофні й евтрофні. Водорості й вищі водяні рослини при надходженні у водне середовище азоту й фосфору здатні накопичувати ці елементи в значній кількості. В цьому складається одна з найважливіших особливостей біології водоростей, що служить основою механізму розвитку евтрофікації. В лентичних екосистемах евтрофікація призводить до масового розвитку

водоростей. Між здатністю водоростей до накопичення біогенних елементів і їхніх потенційних можливостей до масового розвитку існує прямий корелятивний зв'язок. Тому зі зростанням вмісту цих елементів в екосистемі створюються сприятливі умови для масового розвитку фітопланктону, утворення первинної ОР й збагачення водного середовища киснем. Нарощування біомаси фітопланктону деякою мірою позитивно впливає на функціонування водних екосистем: підвищується кормова база для гідробіонтів наступних трофічних рівнів, чисельність і біомаса гетеротрофів. Але із часом, між нарощуванням біомаси фітопланктону, утворенням ОР і кількістю кисню, що витрачається на біологічну деструкцію й хімічне окиснення ОР, виникає дисбаланс. ОР утворюється більше, ніж можуть розкласти мікроорганізми; накопичується ОР, що забруднює водні маси; у той же час стимулюється подальше зростання біомаси фітопланктону, що ще більш поглиблює й прискорює процес евтрофікації.

В евтрофованих водоймах істотно змінюються фізико-хімічні властивості середовища: підвищується вміст біогенних і органічних речовин, знижується рівень насичення води киснем, у придонних шарах води з'являються анаеробні зони, зростає каламутність і зменшується прозорість води. Накопичення надмірної кількості ОР у донних мулових відкладах супроводжується утворенням метану, водню, H_2S , аміаку, які можуть виділятися у вигляді пухирців. При розчиненні у воді ці речовини надають їй неприємний запах і впливають на рибу і безхребетних, особливо взимку, при наявності крижаного покриву, що сприяє виникненню браку кисню у воді й масовій загибелі риби.

У високоевтрофних водоймах для більшості водних тварин створюються несприятливі умови існування. Зменшується видове різноманіття промислових видів риби. У місцях концентрування й розкладання синьо-зелених водоростей масово гине риба внаслідок отруєння продуктами розпаду цих водоростей і дефіциту кисню, що викликається їхнім гниттям. Треба, однак, зауважити, що масштаби й швидкість розвитку евтрофікації не завжди визначаються тільки надходженням біогенних елементів. Цей процес залежить ще й від інтенсивності водообміну, глибини водойми, об'єму води й рівня кисневого насичення водних мас. У глибоких водоймах з достатнім водообміном евтрофікація відбувається дуже повільно, тоді як у слабопроточних і неглибоких водоймах вона протікає прискорено. Антропогенна евтрофікація охоплює все більшу кількість водних об'єктів, розташованих на різних континентах Землі. Її наслідком є посилення «цвітіння» води або масовий розвиток нитчастих водоростей в озерах і водосховищах. Для попередження евтрофікації найважливішими заходами є обмеження забруднення водойм біогенними елементами шляхом очищення міських стічних вод, створення водоохоронних зон по берегах

річок, озер і водосховищ. Перспективним напрямком зниження евтрофікації вод і захисту їх від забруднення може бути фітомеліорація, тобто культивування вищої водної рослинності в прибережних зонах для затримки біогенних елементів, що надходять із полів, тваринницьких ферм і населених пунктів.

15.3.2 «Цвітіння» води як гідробіологічний процес, зумовлений евтрофікацією

Наявність сполук азоту і фосфору у воді стимулює розмноження водоростевих клітин, потенційні можливості яких до поділу надзвичайно високі. Так *Microcystis aeruginosa* протягом вегетаційного сезону може утворювати від однієї клітини до 10^{20} нащадків. Тому збагачення води біогенними речовинами, особливо азотом і фосфором, викликає масовий розвиток водоростей. У високоевтрофних водоймах видове різноманіття флори збіднене. Переважають, зазвичай, кілька видів водоростей, що утворюють значну біомасу. У морях внаслідок масового розвитку водоростей спостерігаються так звані «червоні припливи». Причиною їхнього виникнення є водорості, що виділяють дуже небезпечні для риб і багатьох безхребетних токсичні речовини. У континентальних водоймах, особливо в малопроточних водосховищах, найбільше значення в розвитку фітопланктону до рівня «цвітіння» води мають синьо-зелені водорості, у першу чергу види родів *Microcystis*, *Aphanizomenon* і *Anabaena*. «Цвітінням» це явище називається тому, що внаслідок масового розвитку планктонних водоростей вода набуває забарвлення (синьо-зелене, зелене, червоне, буро-жовте) залежно від пігментації видів-збудників. Розвиток синьо-зелених водоростей до рівня «цвітіння» лімітується вмістом фосфатів, швидкістю течії й каламутністю води. Цим пояснюється той факт, що в швидкоплинних і каламутних річках «цвітіння» води практично не буває. Екологічний механізм «цвітіння» води складний і обумовлений взаємодією природних і антропогенних факторів. Щодо останнього, то це зарегулювання річкового стоку, наприклад таких рівнинних рік, як Дніпро, Дністер, Волга, Дон. Після zalивання великих площ суші, у результаті переходу у воду біогенних речовин і утворення мілководних застійних зон, де вода інтенсивно прогривається й слабо перемішується, створюються найбільш сприятливі екологічні умови для масового розвитку синьо-зелених водоростей. У водосховищах, зокрема України, найчастіше розвиваються види *M. aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena* spp., причому перший вид домінує у водоростевих угрупованнях і часто утворює монокультуру з біомасою до $40 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-3}$. В процесі розвитку мікроцистіс проходить кілька стадій – донну, планктонну, нейстонну, стадію сухих кірок і спор. Наявність останніх у циклі розвитку робить цей вид досить стійким до змін умов середовища.

Розрізняють різні ступені «цвітіння» води залежно від кількості біомаси, що утворюється: у межах $0,5\text{--}0,9\text{ мг}\cdot\text{дм}^{-3}$ – слабке «цвітіння», $1,0\text{--}9,9\text{ мг}\cdot\text{дм}^{-3}$ – помірне, $10\text{--}99,9\text{ мг}\cdot\text{дм}^{-3}$ – інтенсивне й «гіперцвітіння», коли біомаса перевищує $100\text{ мг}\cdot\text{дм}^{-3}$. Під час масового розвитку фітопланктону на поверхні водойм утворюються слизоподібні плівки, при злитті яких формуються «плями цвітіння». В них можна виділити планктонну, нейстонну й гіпонеїстонну зони, що займають різні шари водної поверхні, а по забарвленню в межах «плям» мають місце зони зеленої, блакитної, бурої й білої плівок, де водорості перебувають на різних етапах деструкції. Разом з основною колонією мікроцистісу в таких плівках зустрічаються значно менші скупчення інших видів водоростей (наприклад, афанізомену), а також бактерії різних фізіологічних груп і віруси. Ці мікроорганізми утилізують ОР відмерлих і водоростей, що відмирають. Таким чином, «плями цвітіння» являють собою досить складні утворення (альго-бактеріальні), у яких протікають переважно деструкційні процеси розкладання біомаси. У період максимального накопичення «плям цвітіння» (липень-серпень) акваторія водосховища в штилеву погоду має вигляд мозаїки з «плям» і чистої води. У штормову погоду «плями» розбиваються, але з відновленням штилю швидко формуються знову. Вітри й течії розносять їх по всій акваторії. Залежно від напрямків вітру великі маси водоростей можуть скупчуватися біля берегів водойми. Тут виникають зони заморів, тому що в таких масах присутня велика кількість риби, що гине внаслідок засмічення зябер, кисневого дефіциту й отруєння токсинами водоростей. Найбільше водоростей наганяється в затоки й бухти, де маси настільки щільні, що навіть перешкоджають руху човнів. Рибу, винесену хвилями на береги, швидко скльовують птахи (чаплі, лелеки, баклани та інші), що прилітають масово до місць скупчення загиблої риби. Водорості, що залишаються після нагонів на узбережжях, висихають, переміщуються з піском і утворюють сухі кірки блакитного кольору. Більша частина «плям цвітіння» розкладається в місцях нагону з утворенням великої кількості продуктів розпаду (фенол, індол, скатол, поліпептиди й альготоксини), в основному токсичних. При розкладанні виділяються також пігменти – фікобіліни, фікоціаніни, тому вода здобуває густо-синій колір. Такі водні ділянки стають непридатними для життя багатьох гідробіонтів. Певна частина водоростевих плівок піддається лізису під впливом вірусів і супутніх бактерій, а також власних токсинів. Таке явище відбувається досить часто, і на місці «плями», що розпалася, залишається тільки тонка поверхнева плівка. При цьому також виділяються токсини. Деяка частина біомаси залишається в товщі води у вигляді бурих скупчень, що нагадують фекальні маси, з відповідним смородом, і, нарешті, тільки невелика частина продукуюваної біомаси осідає на дно, де в «муловому розчині» на стику двох біотопів – водної маси й донного мулу (*пелоконтур*) – утворює зимуючі колонії водоростей, вкриті

шаром слизу. Цикл завершується протягом вересня-жовтня, і тоді місце синьо-зелених водоростей у біоценозах займають інші, більш холодолюбні водорості, зокрема діатомові. Відмирання водоростевої біомаси обумовлює різке погіршення якості води, показники якої наближаються до рівня α -мезосапробної, полісапробної і навіть гіперсапробної зони. Забруднення водойм внаслідок розкладання великих мас водоростей характеризується як *біологічне самозабруднення*. Період домінування синьо-зелених водоростей пов'язаний із пригніченням всіх інших компонентів фітопланктону внаслідок затемнення, перехоплення біогенних елементів і впливу токсичних виділень на інші планктонні види. Після Чорнобильської аварії встановлено, що *M. aeruginosa* є концентратором радіонуклідів з коефіцієнтом накопичення 10^4 , тобто в 10 тисяч разів у порівнянні з концентрацією їх у воді.

Зоопланктон під час «цвітіння» води пригнічений і склад його дуже збіднений, тому що харчуватися колоніями мікроцистісу зоопланктонти не можуть через їхній великий розмір, крім того, їх відлякують екзометаболіти. Риби уникають скупчень синьо-зелених водоростей з тих самих причин. Отже, «цвітіння» води – це екосистемне явище, пов'язане, насамперед, з перетворенням лотичних екосистем у лентичні. Воно має глибокі коріння в еволюційній історії гідросфери.

15.4 Токсичне забруднення і його наслідки для водних екосистем

15.4.1 Джерела токсичного забруднення

Одним з найбільш негативних проявів антропогенного впливу на водні екосистеми й гідросферу в цілому є хімічне забруднення, що може приводити до отруєння водного середовища і її живого населення. З хімічних речовин, що потрапляють у водойми зі стічними водами (токсикогенним стоком) і атмосферними опадами, більша частина виявляється токсичною для гідробіонтів. Речовини, що мають таку дію, називають *токсикантами*, а сам процес надходження отруйних речовин у водні об'єкти – *токсифікацією*. Токсичні речовини бувають природного походження й синтезовані людиною. Останні називаються *ксенобіотиками*. Отруєна токсикантами вода із середовища життєзабезпечення перетворюється в середовище *токсичне*, тобто агресивну, ворожу для нормального існування гідробіонтів. У такому середовищі біологічні процеси протікають по іншим закономірностям. Істотно змінюються процеси формування й динаміка популяцій і структура гідробіоценозів. Перелік ксенобіотиків, що потрапляють у наземні й водні екосистеми, з кожним роком зростає. Деякі з них впливають на спадковість водних тварин, провокують виникнення пухлин (у риб) і народження вродливих особин. Стічні води промислових підприємств, як правило,

містять цілий комплекс токсикантів різної хімічної природи.

Вплив токсикантів на водні екосистеми має комплексний характер, а роль окремих компонентів не завжди можна виділити й оцінити. Сільськогосподарський стік з полів містить, головним чином, залишки пестицидів, мінеральні й органічні добрива. Протягом останніх десятиліть забруднення водних екосистем залишками пестицидів було однією з найгостріших проблем. Токсиканти надходили у водойми із сільськогосподарським стоком, після масових авіазапилень полів, зі стічними водами підприємств, що переробляють цукровий буряк і підприємств, що виробляють інсектициди. Хімічні підприємства різних країн продовжують випускати велику кількість нових хімічних засобів захисту рослин. У 50–80 роки ХХ століття у різних країнах широко застосовувалися біоциди для боротьби з так званими шкідливими, або «бур'янистими», гідробіонтами: личинками кровосисних комах (*інсектициди*), кліщами (*акарициди*), водними макрофітами (*гербіциди*), водоростями – збудниками «цвітіння» води (*альгіциди*), моллюсками (*моллюскоциди* та *лімациди*), «бур'янистими» рибами (*іхтіоциди*). Однак, дослідження впливу біоцидів на гідробіонтів і водні екосистеми в цілому показали, що вони мають велику кількість небажаних побічних ефектів і істотно порушують екологічну рівновагу у водоймах, у зв'язку із чим їхнє застосування останнім часом обмежується або повністю забороняється. Крім забруднення антропогенного походження токсичність водного середовища може бути обумовлена життєдіяльністю самих гідробіонтів (природна токсичність). Вивченням впливу токсичного забруднення на гідробіонтів, їхніх угруповань і екосистему в цілому займається *водна токсикологія*. Вона вивчає міграцію, акумуляцію й трансформацію токсичних речовин у водних екосистемах і їхній вплив на життєдіяльність гідробіонтів на всіх рівнях організації.

15.4.2 Реакція гідробіонтів на токсичний вплив

Гідробіонти реагують на токсиканти по-різному, залежно від видової приналежності, віку, статі, функціонального стану, чисельності популяції, вмісту кисню у воді й багатьох інших факторів. Реакція (відгук) гідробіонтів на вплив токсичних агентів – *інтоксикація*, або *токсичний ефект*, виявляється на генному, хромосомному, клітинному, тканинному, організменному і надорганізменному рівнях. Під *токсичним ефектом* розуміють патологічні зміни у функціонуванні організму під впливом токсикантів. Він залежить від хімічної природи отруйної речовини, його вмісту в навколишньому середовищі, особливостей метаболізму гідробіонтів конкретного виду, абіотичних факторів водного середовища (температури, вмісту у воді кисню, *pH*, *dH*, *rH* та ін.), а також від тривалості дії токсиканту.

Водна токсикологія зосереджує увагу на ефектах популяційного й біоценотичного рівня. Токсичні ефекти, які викликаються на нижчих рівнях організації живої матерії, звичайно нівелюються на більш високих, і тому не завжди виявляються у наявних реакціях гідробіонтів, хоча вони можуть грати дуже істотну роль у процесах спадкування генетичних ознак і відтворення потомства в більш віддалений період. У водяних рослин (мікро- і макрофітів) найбільш показовою реакцією на токсичний вплив є зниження інтенсивності або повне припинення фотосинтезу. Речовини, що впливають таким чином, називаються *інгібіторами фотосинтезу*. Це, зокрема, важкі метали (особливо мідь і цинк), пестициди та інші хлорорганічні сполуки. Під їх впливом у водяних рослин можливі два типи реакцій: а) пригнічення фотосинтезу й зростання інтенсивності дихання як прояв деструкційних процесів; б) повне пригнічення як фотосинтезу так і дихання, внаслідок чого рослина гине. При цьому у водоймах виникає кисневий дефіцит і гинуть тварини. Вищі водяні рослини проходять різні стадії відмирання: спочатку змінюється забарвлення листя – із зеленого на жовте, буре або коричневе, потім листя в'яне, втрачає тургор, і їхня маса поступово розкладається. Одноклітинні водорості піддаються лізису, а продукти їхнього розкладання розчиняються у воді. У тварин (безхребетні, риби, вищі водні хребетні) гостре отруєння найчастіше закінчується смертю організму, тоді як при хронічному отруєнні виникають різного роду порушення життєдіяльності. *Токсикози* (або «хімічна хвороба») вивчені досить повно лише в теплокровних тварин, у меншому ступені – у риб і майже зовсім не досліджені в безхребетних. Важливою ознакою хронічного отруєння безхребетних є зниження плідності ряду поколінь, що визначається при проведенні спеціальних тривалих (хронічних) експериментів із застосуванням досить складних методів. Велике значення в процесі інтоксикації гідробіонтів має концентрація токсикантів. Високі концентрації викликають гостру інтоксикацію, що призводить до загибелі гідробіонтів за короткий час: години, хвилини й навіть секунди. Загибелі тварин, як правило, передують судома, гальмування або короткочасне прискорення руху у воді, зміна положення тіла (у риб – рух «на боці», положення животом догори), асфіксія, вистрибування з води. Іноді у тварин змінюється забарвлення тіла. У гіллястовусих ракоподібних, для яких характерно партеногенетичне розмноження, можуть спостерігатися абортівання (викид) яєць і ембріонів, обертові рухи тіла навколо своєї осі. Невисокі концентрації токсикантів на перших етапах впливу можуть впливати на гідробіонтів: у водоростей і вищих водяних рослин підсилюється фотосинтез, у безхребетних збільшується рухливість, може навіть зростати плідність, риби проявляють ознаки збудження. Але такі явища тимчасові й швидко змінюються патологічними ознаками. Розвиток інтоксикації, як правило, проходить три стадії: *стимуляція, депресія й загибель*. Концентрація токсиканта і час його впливу на організм пов'язані

між собою простою залежністю (рівняння Хабера): $T = Ct$, де T – токсичність, C – концентрація, t – час впливу токсиканта. Як випливає із цього рівняння, низькі концентрації за тривалий час, в остаточному підсумку, впливають так само, як і високі за короткий час. Риби й безхребетні тварини можуть тривалий час накопичувати отруту у своїх органах і тканинах. У риб токсичні речовини здебільшого акумулюються в печінці, селезінці, жировій тканині, взагалі в ліпідах, у яких вони добре розчинні (зокрема, хлорорганічні пестициди – ДДТ, гексахлоран). У молюсків токсиканти накопичуються в мантийній порожнині, у нозі (у двостулкових молюсків) і гепатопанкреасі. Деякі токсиканти акумулюються в м'язах. Внаслідок накопичення токсикантів у риб розвивається *кумулятивний токсикоз*. При різких перепадах температури води, дефіциті кисню, у переднерестовий період і під час нересту акумульована отрута може переходити в кров і викликати гостре отруєння. Наприклад, осетрові риби, що здійснюють далекі нерестові міграції й проходять через забруднені токсичними речовинами акваторії, гинуть майже відразу після початку нересту. Хижі риби (судак, щука, жерех, окунь) можуть тривалий час накопичувати хлорорганічні пестициди, але гинуть у статевозрілому віці під час нересту, коли накопичена отрута потрапляє в кров і головний мозок. Риби й великі безхребетні, ослаблені внаслідок кумулятивного токсикозу, частіше стають жертвами хижаків, ушкоджуються патогенними мікроорганізмами, а також менше здатні протидіяти екто- і ендопаразитам. У риб виникають *токсикопаразитози*, тобто змішані захворювання, у яких токсиканти й паразити послабляють хазяїна й викликають його загибель. При масових токсикопаразитозах рибне господарство зазнає значних збитків. Кумулятивний токсикоз може виникати не тільки внаслідок прямого поглинання токсикантів з води. Однією зі специфічних особливостей водних екосистем є передача токсикантів по трофічних ланцюгах: від водоростей і найпростіших, що засвоюють хімічні речовини з навколишнього середовища осмотично, до гідробіонтів-альгофагів, від них – до мирних риб, що харчується планктоном, і далі до хижаків, що поїдають мирних риб, а також рибоїдних птахів та ссавців. Саме хижаки, що завершують трофічні ланцюги водних екосистем, найбільш уразливі, оскільки вони виступають кінцевими концентраторами забруднюючих речовин. У проміжних ланках трофічних ланцюгів також відбувається накопичення токсикантів. Негативним проявом їх накопичення є порушення відтворення безхребетних і риб, що веде до поступової деградації гідрофауни, зниженню видового різноманіття й зменшенню біологічної продуктивності водойм. Такі зміни характерні не тільки для планктонних організмів, але й для мешканців дна, де токсиканти накопичуються разом із ЗОР. З мулу токсиканти попадають в організм донних безхребетних, а через них – до бентосоїдних риб. Ступінь кумуляції токсичних речовин бентосними організмами може бути

значно вище, ніж планктонними, внаслідок чого бентосоїдні риби (лящ, сазан, сом, лин) із забруднених водойм являють загрозу для здоров'я людини.

Кількісний вимір токсичності окремих хімічних речовин або їхнього сукупного впливу на гідробіонтів одержав назву *токсикоμετρία*. При кількісній оцінці дії токсикантів на гідробіонтів основним є встановлення *критеріїв токсичності*. Вважається, що таким первинним критерієм є *смертність (летальність)*. У токсикології смертність гідробіонтів є кількісним показником можливого зменшення природної популяції або лабораторної культури під впливом певної концентрації хімічної речовини за певний час перебування в токсичному середовищі. Оскільки особини одного виду мають різну чутливість і стійкість до тієї самої речовини, їхня загибель настає за різний час. Статистично отримана концентрація, що відповідає 50% смертності піддослідних тварин, називається *медіанною летальною концентрацією (DL₅₀)*. Використовують також зворотний показник – *виживаність*. При спостереженнях за рослинними організмами критерієм токсичності звичайно служить пригнічення або повне припинення фотосинтезу. Під *чутливістю* розуміють видову властивість реагувати на мінімальні концентрації токсиканту в навколишньому середовищі, під *стійкістю (резистентністю)* – здатність витримувати максимальні концентрації токсичних речовин, а під *витривалістю (толерантністю)* – можливість існувати в певному діапазоні концентрації токсичних речовин. Для визначення цього діапазону (зони токсичної дії) уводяться такі поняття, як *мінімальна смертельна (летальна) концентрація* токсиканта (LC₀) і *максимальна смертельна концентрація* (LC₁₀₀). Велике значення має також поняття «*летальний час*». При кількісній оцінці дії токсичних речовин враховуються їхні хімічні властивості, концентрація у водному середовищі, дозове навантаження на організм і його індивідуальну чутливість до таких впливів. Під *концентрацією* токсиканта розуміють масу речовини, розчиненої в певному об'ємі води: звичайно її виражають у міліграмах на дециметр кубічний, а при дуже низьких значеннях – у мікрограмах (мкг) на дециметр кубічний. *Доза* – це маса токсиканта, що доводиться на одиницю маси тваринного або рослинного організму (виражається в міліграмах або мікрограмах на грам або в грамах на кілограм). Тому токсичність будь-якої речовини нерозривно пов'язана з індивідуальною біомасою організму, на який вона діє. Концентрація, нетоксична для великого організму, може бути смертельною для дрібних. Біомаса популяцій великих за розмірами водних тварин може бути набагато більше біомаси дрібних. Відповідно та сама концентрація токсиканта має різне значення, скажемо, для популяції риб і планктонних рачків, якими вони харчуються. Саме концентрація токсикантів ураховується при розробці екологічних і водоохоронних нормативів, що регламентують скидання стічних вод і інших

забруднюючих речовин у водні об'єкти.

Для встановлення летальних концентрацій токсикантів проводяться спеціальні досліди, у яких використовують не менш 50 особин піддослідних тварин (риб або безхребетних) однакового розміру й маси, іноді також одного віку й статі. Для токсикологічних дослідів із дрібними тваринами звичайно відбирають нащадків однієї самки. Піддослідних тварин витримують при різних розведеннях досліджуваних речовин (1:2, 1:5, 1:10, 1:20, 1:50, 1:100 і т.д.). Смертність (і відповідно, зворотний показник – виживаність) виражається у відсотках від контрольної кількості, тобто від чисельності таких же організмів, що перебувають у чистій воді без токсиканта. Тривалість цих гострих токсикологічних дослідів становить, як правило, 24 або 48 годин. На їхній підставі можна визначити медіанні смертельні концентрації. Досліди, які тривають 72 і 96 годин, вважаються підгострими, а ще триваліше – хронічними. При дослідженні токсичності складних багатокомпонентних розчинів, стічних і забруднених природних вод визначити концентрацію діючих речовин, що викликає смертельний ефект, практично неможливо. У таких випадках доцільно використовувати розведення досліджуваної води, при якому спостерігається 50%-на, або мінімальна смертність піддослідних організмів. Такий показник, у якому не враховуються ані хімічна природа діючих речовин, ані їхня концентрація, а тільки біологічна дія, називається *інтегральною токсичністю*. Для різноманітних представників тваринного населення водойм величини смертельних концентрацій токсикантів можуть істотно відрізнятися. Тому обрані стандартні об'єкти, на яких звичайно проводяться досліди по визначенню токсичності води. Це найчастіше гіллястовусі рачки – *Daphnia magna* і *Ceriodaphnia affinis*, що мають досить високу чутливість до токсикантів. У міжнародній практиці для контролю токсичності різних імпортованих речовин використовуються три тест-об'єкти: зелена (хлорококова) водорість (*Selenastrum capricornutum*), дафнія (*Daphnia magna*) і риба гупі (*Lebistes reticulatus*). У водній токсикології вони грають ту ж роль, що й білі миші, пацюки або морські свинки в медичній і ветеринарній токсикології.

15.4.3 Фактори, що впливають на токсичність хімічних речовин для гідробіонтів

Крім концентрації токсикантів і тривалості їхнього впливу на гідробіонтів, кінцевий результат інтоксикації (загибель, порушення життєво важливих функцій), що досягається за певний період часу, залежить від спільної дії токсичних речовин і природних фізико-хімічних факторів водного середовища, серед яких найбільш значення мають насичення киснем, *pH*, вміст CO_2 , загальний вміст ОР у воді, жорсткість води, солоність, температура й освітленість. Остання має особливо

важливе значення для водоростей і вищих водяних рослин. На тлі кисневого дефіциту інтоксикація розвивається особливо гостро. Найбільш яскраво це проявляється в аеробних гідробіонтів, тоді як донні тварини, добре пристосовані до анаеробних умов, більш токсикорезистентні. При несприятливих умовах, у тому числі й токсичності середовища, такі організми переходять із дихання на гліколіз, що зменшує їхню залежність від вмісту кисню у воді. Збільшення температури води підвищує, а при значному зростанні (понад 25–30°C), навпаки, гнітить ферментативну активність, пов'язану із забезпеченням біоенергетичних процесів в організмі гідробіонтів. При температурі нижче 10°C токсичність проявляється значно слабкіше, ніж, наприклад, при 20°C. У зимовий період, коли гідробіонти перебувають у стані анабіозу, токсична дія хімічних речовин значно менше виражена. Навпаки, при підвищенні температури води за межі оптимальних значень прояву токсичності хімічних речовин різко підсилюються. Цим пояснюється той факт, що при скиданні у водойми підігрітих вод теплових і атомних електростанцій навіть невеликі концентрації токсичних речовин стають гостро токсичними для багатьох гідробіонтів. При кумулятивному токсикозі риб летальні випадки спостерігаються в умовах різкого перепаду температури води. Взагалі, різкі зміни екологічних факторів сприяють посиленню інтоксикації. Солоність води також істотно впливає на рівень токсичності, внаслідок чого параметри токсичності для морських і прісноводних гідробіонтів помітно розрізняються. Токсичність важких металів для водяних рослин (ряска, елодея) у високому ступені залежить від рівня освітленості.

15.4.4 Методи оцінки й контролю токсичності водного середовища для гідробіонтів

При оцінці хімічного забруднення водного середовища широко застосовують різні хіміко-аналітичні методики (спектрофотометрію, паперову й газову хроматографію, мас-спектрометрію і т.д.). Всі ці методи, хоча й дозволяють встановлювати фактичне значення концентрацій найрізноманітніших речовин, але не дають відповіді на питання про токсичність забрудненої води й ступень її небезпеки для гідробіонтів. Хімічні методи аналізу токсикантів досить складні й дорогі. У зв'язку із цим для регулярного контролю токсичності вод рік, озер, водосховищ, морів і інших водних об'єктів вони рідко застосовуються. Починаючи з 50-х років ХХ сторіччя у США й у багатьох європейських країнах для контролю забруднень почали впроваджувати біологічні методи, в основу яких покладена реакція гідробіонтів на забруднення води. Такі методи одержали назву біотестування. *Біотестування* – це процедура встановлення токсичності окремих хімічних речовин, поверхневих

прісних, морських і солонуватих, підземних і стічних вод для гідробіонтів, що базується на кількісній оцінці зміни життєво важливих функцій або виявленні летальної дії на гідробіонтів (*тест-об'єкти* або *тест-культури*). За технологією це експеримент, що проводиться з дотриманням певних методичних вимог. Досліди по визначенню токсичності називають *біотестами* (англійський еквівалент – *bioassay*, або *biotesting*). Насамперед, тест-об'єкти (тест-організми) повинні мати високу чутливість до токсичних речовин. Якщо використовуються лабораторні маткові культури, їх необхідно підтримувати з дотриманням твердих вимог, що стосуються хімічного складу штучного середовища, годівлі тест-організмів, підтримки оптимального газового режиму й *pH*, а також запобігати засмічення тест-культури іншими організмами, що перетворюють чисту культуру у своєрідний біоценоз. Експеримент включає серію повторностей з різними розведеннями (концентраціями) досліджуваної речовини, а контролем служать ці ж тест-організми в чистій (лабораторній) воді або в середовищі для культивування гідробіонтів. Біотести проводяться в лабораторних умовах, а також безпосередньо у водних об'єктах (*in situ*), причому в місцях скидання стічних вод застосовують трохи спрощені варіанти. Серед тест-об'єктів біотестування розрізняють індикаторні види, що мають універсальне значення для будь-яких токсикологічних досліджень, і види, специфічні для певних акваторій або водних об'єктів. З метою виявлення найбільш чутливих і показових тест-об'єктів до різних токсикантів дослідниками багатьох країн проведена оцінка понад 1,5 тис. видів прісноводних і морських гідробіонтів, серед яких були водорості, бактерії, безхребетні й риби. Однак основний масив інформації отриманий при використанні як тест-об'єктів гіллястостусих рачків, головним чином дафній, яких легко культивувати в лабораторних умовах. Створені також набори тест-організмів, до складу яких входять не тільки гідробіонти, але й наземні рослини, наприклад лук (*Allium cepa*) і насіння салату (*Lactuca sativa*), що реагують на токсичність води зниженням швидкості росту й цитогенетичними порушеннями в ході клітинного поділу, змінами клітинних ядерць і т.д. У Бельгії професором Г. Персоон розроблено набори з декількох тест-об'єктів, що перебувають у стані анабіозу. Застосовується проста переносна апаратура для біотестування, що випускається серійно (*токскіти*). Водорості зберігаються у вигляді сухих спор, коловертки й дафнії – у вигляді неактивних яєць – ефіпіумов, що оживають в умовах оптимального температурного режиму й освітлення. Такі набори використовують у гострих 24-годинних дослідах – переважно для встановлення LC₅₀. Протягом 90-х років цим методом у багатьох країнах Європи проведено сотні досліджень токсичності різних речовин.

15.4.5 Реакція гідробіоти на токсичну дію хімічних речовин у природних умовах

Після надходження у водні екосистеми токсичні речовини в першу чергу взаємодіють із планктонними організмами. В організмі ракоподібних-фільтраторів вони накопичуються в особливо великій кількості. Тому фільтратори виступають як перший буфер, що приймає основний токсичний прес на себе, зменшуючи тим самим негативний вплив на організми інших трофічних рівнів. Внаслідок цього вони першими випадають зі складу планктону, що призводить до зміни в ньому домінантних видів. Зниження інтенсивності споживання зоопланктоном планктонних водоростей приводить до більш інтенсивного їхнього розвитку, аж до виникнення «цвітіння» води. Організми зоопланктону взагалі більш чутливі до дії багатьох токсикантів, ніж водорості, тому первинна продукція в умовах невисокого токсичного забруднення може навіть зростати внаслідок ослаблення преса зоопланктону на фітопланктон. Одночасно із цим зростають і показники розкладання (деструкції) фітопланктону, що прискорює самозабруднення водойм. Токсиканти у водних екосистемах розподіляються між компонентами планктону нерівномірно й це призводить до корінної перебудови структури планктонних угруповань. Як правило, такі перебудови здійснюються в три етапи. На першому етапі істотно коливаються показники чисельності й біомаси планктонних популяцій, що характеризується як етап «розгойдування» системи. На другому відбувається зміна домінантних форм, що полягає в тім, що види-домінанти й субдомінанти переходять на другий план або зовсім зникають, а домінантами стають види, які раніше були другорядними. Такі зміни найчастіше мають стрибкоподібний характер і виявляються при досягненні певних критичних значень концентрації токсиканта. Третій етап характеризується повною зміною структури гідробіоценозів при загальній тенденції до падіння чисельності й біомаси окремих планктонних видів. У випадку тривалого впливу токсикантів може повністю зникати фітопланктон, внаслідок чого припиняється фотосинтез, порушуються трофічні ланцюги й екосистема відмирає. У донних відкладах такі процеси виражені менш чітко, незважаючи на те, що токсиканти до них надходять у значній кількості при осадженні зважених частинок і відмерлого планктону. Донний мул інтенсивно адсорбує токсиканти, які взаємодіючи з органічними й іншими речовинами часто втрачають свою токсичність (наприклад, комплексні сполуки важких металів). У зв'язку із цим прямий вплив токсикантів на бентонтів може значно слабшати. Нестійкі органічні токсиканти руйнуються мікроорганізмами донних відкладів, частково трансформуються мікро- і мезобентосними організмами, які харчуються мулом (нематоди, олігохети, личинки хірономід). Акумуляція токсикантів

з донних відкладів здійснюється по трофічних ланцюгах: мул → донні мікроорганізми → бентосні безхребетні → риби-бентофаги. При тривалому накопиченні токсикантів мул стає токсичним, але виявити це можна лише біотестуванням водних екстрактів мулу. Описані прояви токсикогенні сукцесії характерні для водойм невеликих розмірів, отруєних токсикантами в невеликих концентраціях, що не викликають відразу масову загибель гідробіонтів. У річках відбувається розведення токсикантів і знос їх у низов'я або у водосховища, де вони осідають у складі зважених частинок. Катастрофічні скидання стічних вод, аварії на очисних спорудах, залпові викиди забруднюючих речовин і інші надзвичайні ситуації, які призводять до надходження у водойми значної маси токсикантів (серед яких багато особливо отруєних), супроводжуються масовою загибеллю (замором) риб і безхребетних. Такі явища часто пов'язані зі спільним впливом токсикантів і кисневого дефіциту.

15.4.6 Біологічна індикація й моніторинг токсичних забруднень водних екосистем

Зміни, що відбуваються під впливом токсичних речовин, відбиваються на видовому різноманітті й структурі гідробіоценозів. Лише в критичних ситуаціях життя водойм припиняється повністю, і тільки на короткий період. Вживають і процвітають види, найбільш пристосовані до нових умов середовища. Така пристосованість виникає внаслідок більш-менш швидких адаптації, можливих насамперед у видів з коротким життєвим циклом і швидкою зміною поколінь. У нових умовах протікають процеси природного добору, виникають мутантні раси. Найбільш легко адаптуються водорості й бактерії, у яких відсутній диференційований обмін речовин. Здатність до адаптації в умовах токсичного середовища тим нижче, чим вище рівень організації виду. Тому від токсичних забруднень найбільш страждають популяції вищих ракоподібних і риб, що займають вершину трофічної піраміди.

Серед токсикантів переважають ксенобіотики. За короткий час, що пройшов від початку застосування таких речовин, не встигли сформуватися популяції, які пристосувалися б до життя в отруєному ними середовищі. Серед гідробіонтів є лише поодинокі види з підвищеною стійкістю до токсичних речовин. Однак, специфічних індикаторних видів, чутливих до окремих токсичних забруднень, немає. Із цієї причини у водній токсикології не створена система, яка б дозволяла оцінювати рівень токсичного забруднення вод подібно оцінці рівня сапробності за видовим складом флори й фауни. Перспективним підходом до індикації токсичних забруднень є біоценотичний, що враховує зміни структури планктонних угруповань гідробіонтів. Так, при токсичних забрудненнях зі складу

зоопланктону можуть випадати популяції одних ракоподібних (гіллястовусих), менш захищених від проникнення токсикантів з води, у той час як популяції інших (веслоногих) тривалий час не змінюються. Це пов'язано з наявністю в них хітинового покриву й особливостями харчування. Такі тварини не засвоюють токсиканти через зовнішні покриви тіла й не фільтрують воду в процесі харчування, а одержують їх тільки через трофічні ланцюги. Тому біоценотичні зміни складаються, насамперед, у зникненні окремих видів. Так, відсутність гіллястовусих вказує на наявність значного токсичного забруднення, а загальне зниження біомаси одночасно зі зміною структури домінування – на ступінь пригнічення планктонів. Такі зміни досить наочно відбиваються на ценограмах. Поряд з методами біоіндикації, які дозволяють встановити наявність токсичних забруднень по змінам видового складу й структури гідробіоценозів, велике значення в контролі токсичності забруднених вод здобуває комбінований спосіб, що базується на аналітичному визначенні вмісту окремих токсикантів в органах і тканинах видів-концентраторів. Здатність до накопичення токсичних речовин характерна для багатьох гідробіонтів. Зокрема, вона властива макро- і мікрowodоростям, форамініферам, губкам, кишковопорожнинним, ракоподібним, молюскам. Останні найбільш показові, тому що накопичують важкі метали й мікроелементи в рідині мантийної порожнини і в раковині (двостулкові молюски). Виходячи із цих властивостей, для контролю токсичного забруднення морських вод застосовують метод, що базується на систематичному визначенні вмісту важких металів і рідкоземельних елементів в органах і тканинах мідій. Вищі водяні рослини (очерет, рогоз) накопичують органічні токсиканти, зокрема пестициди, у кореневищах. Токсичні речовини можуть накопичуватися й в організмі риб – в основному в гепатопанкреасі, селезінці, кістках, лусці. Організм-концентратори, які використовуються як індикатори токсичного забруднення водних екосистем, одержали назву *моніторів*, а їхня накопичувальна здатність кількісно характеризується коефіцієнтом накопичення (*КН*) – відношенням аналітично певного вмісту токсикантів у тканинах досліджуваних гідробіонтів до їхнього вмісту у воді. Ступінь накопичення токсикантів у донних організмів визначається по відношенню кількості накопичених токсикантів до їхнього вмісту в донних відкладах (*КДБА*). Для оцінки співвідношення концентрацій токсикантів у донних відкладах і у воді використовується коефіцієнт донної акумуляції (*КДА*). Три зазначених коефіцієнти – *КН*, *КДА* й *КДБА* – у достатній мірі характеризують рівень токсичного забруднення водної екосистеми в цілому. Причому ці коефіцієнти відбивають не випадкову (одномоментну) картину, а характеризують тривалу хронічну токсифікацію водного об'єкту. Таким чином, для оцінки токсичності хімічних речовин для гідробіонтів, індикації токсичних забруднень і загального рівня

токсифікації водних екосистем застосовують три основних методи: біоіндикацію по шкалі токсобності, біотестування й використання організмів-моніторів. Найбільш повна оцінка токсичності водних екосистем може бути отримана при застосуванні всіх трьох методів. Серед них найбільш доступним і досить інформативним методом контролю токсичності є біотестування.

15.4.7 Біологічна детоксикація й буферність водних екосистем

Гідробіонти мають певні захисні механізми, що протидіють згубному впливу отруйних речовин. Так, червононогі молюски в токсичному середовищі закривають стулки й виділяють велику кількість слизу, що захищає їхній організм від доступу токсикантів. Дафнії та інші гіллястовусі рачки виділяють метаболіти, які можуть зв'язувати важкі метали в комплексні сполуки. Для активно рухливих безхребетних характерна реакція запобігання: вони намагаються піти із забрудненої токсичними речовинами зони. Більшість донних тварин фізіологічно захищені від отруєння. У них кисневе дихання за певних умов змінюється на гліколіз. Молюски до того ж здатні до детоксикації багатьох органічних отрут. У популяціях гіллястовусих рачків і коловерток у несприятливих умовах партеногенетичне розмноження змінюється статевим. В результаті запліднення формуються стійкі до проникнення токсикантів яйця (ефіпіуми), які функціонально неактивні й тому не піддані інтоксикації. Наявність у життєвому циклі анабіотичних стадій (цисти, спори) – це один зі шляхів збереження популяцій гідробіонтів у несприятливих умовах. У водних екосистемах відбуваються різноманітні процеси, які протидіють токсифікації й спрямовані на відновлення порушеної екологічної рівноваги. Щодо цього водні екосистеми варто розглядати як рівноважні динамічні системи, у яких при забрудненні токсикантами порушується рівновага: одні види замінюються іншими, з'являються нові доміанти, підсилюється або гнітиться фотосинтез і бактеріальна деструкція, коливаються величини чисельності й біомаси гідробіонтів. Весь цей складний механізм біологічних процесів спрямований на те, щоб згладити або ліквідувати наслідки впливу токсичних речовин, що порушують нормальне функціонування водних екосистем.

У ході фізико-хімічних і біологічних процесів токсиканти тим або іншим шляхом видаляються з водного середовища: розкладаються, седиментують у донні відклади, зв'язуються в неактивні комплексні сполуки (важкі метали), трансформуються в інші нетоксичні сполуки або накопичуються в різних ланках трофічного циклу. Весь комплекс цих процесів називається *детоксикацією* (самоочищенням від токсикантів), а властивість водних екосистем зберігати й підтримувати свою стабільність в умовах токсифікації називається *буферністю*. Звільнення водних

екосистем від токсичних речовин пов'язане з фізико-хімічними процесами, до яких відносяться розведення, перенесення течією, механічне руйнування (перетирання) мінеральними частинками, сорбція зваженими часинтками, осідання в донних відкладах з наступним їхнім замуленням і т.д.

Біологічне самоочищення (біологічна детоксикація) здійснюється на основі чотирьох біологічних процесів: *фільтрації* (властивої головним чином ракоподібним-фільтраторам у планктоні й молюскам у бентосі); *окиснення* (фотосинтетична аерація, у ході якої вода збагачується киснем і відбувається окиснення нестійких ОР); *мінералізації* (розкладання органічних сполук бактеріями, грибами, актиноміцетами й іншими мікроорганізмами) і *накопичення* (концентрування токсикантів в органах і тканинах гідробіонтів). Внаслідок цих процесів концентрація токсикантів у водних масах істотно зменшується, але може зростати в донних відкладах і в організмах гідробіонтів. Результатом такого перерозподілу токсичних речовин може бути хронічна токсифікація екосистеми, що супроводжується різким зменшенням продуктивності популяцій або масовою загибеллю живих організмів. Тобто це не справжня детоксикація, а умовна. У річках водні маси, забруднені токсикантами, переносяться в низов'я, де вони осідають при зменшенні швидкості течії або виносяться в море. Наслідком цього є забруднення й токсифікація морських вод. Так, у Чорному морі внаслідок постійного надходження залишків гербіцидів зі стоками полів рисових господарств Північного Причорномор'я різко скоротилися площі філофорного поля Зернова, а під впливом забруднюючих стоків Дунаю, Дніпра й Дністра періодично спостерігаються масові замори бентосних організмів на значних площах. Аналогічна ситуація складається у водосховищах, де внаслідок зниження швидкості течії осідають зважені частинки. Саме тому водосховища часто відіграють роль відстійників, які, з одного боку, очищають воду, а з іншого боку – накопичують токсиканти у своїй екосистемі. Наслідки такого накопичення виявляються в екстремальних ситуаціях, наприклад при змуленні донних відкладів під час штормів або внаслідок скидання великих мас води через греблю водосховищ (як це мало місце в дніпровських водосховищах у зимові періоди 1995–1998 років). Відбувається перехід токсикантів з донних відкладів у товщу води при одночасному підвищенні її каламутності. Поряд із цим спостерігається гострий дефіцит кисню, що призводить у таких випадках до заморів риб і безхребетних.

Однак навіть після найважчих екологічних катастроф водні екосистеми здатні відновлюватися протягом певного періоду, тривалість якого обумовлена рядом факторів. Так, вміст токсикантів рано чи пізно знижується, а залишкові їхні концентрації можуть діяти як стимулятори розвитку водоростей. Крім того, завжди залишається біофонд у донних

відкладах у вигляді спор, цист і інших життєздатних форм рослин і тварин. Деякі з них можуть заноситися у водойми ззовні: з водою водотоків, внаслідок міграції комах, водоплавних птахів, а також при відкладанні яєць комарами, мошками й іншими двокрилими комахами, личинкові стадії розвитку яких проходять у водоймах, тобто шляхом використання ресурсів наземної фауни. Вільні екологічні ніши, що утворюються у водоймах і водотоках після потрапляння в них токсикантів, досить швидко заповнюються новими поколіннями гідробіонтів, які починають інтенсивно розмножуватися, як тільки якість води поліпшується.

15.5 Радіонуклідне забруднення водних екосистем і його вплив на гідробіонтів

15.5.1 Природна радіоактивність водних об'єктів

Протягом еволюції біосфери на життєві процеси постійно діють іонізуючі випромінювання. Гідробіонти також випробують їхній вплив. Основну частину опромінення вони одержують від природних джерел радіації, до яких відносяться космічне випромінювання й природні радіоактивні ізотопи, або радіонукліди, що містяться в земній корі, атмосфері, гідросфері й біоті. У Міжнародній системі одиниць (СІ) одиницею радіоактивності є Бекерель (Бк): $1\text{Бк} = 1\text{розпад}\cdot\text{с}^{-1}$. Для виміру радіоактивності іноді використовують позасистемну одиницю Кюрі (Ки). Кількість енергії, що поглинається одиницею маси опроміненої речовини, називають поглиненою дозою. Одиницею поглиненої дози в СІ є Грей (Гр): $1\text{Гр} = 1\text{Дж}\cdot\text{кг}^{-1}$. Час, протягом якого радіоактивність елемента зменшується вдвічі, називається періодом напіврозпаду $T_{1/2}$. Період $T_{1/2}$ може тривати від мікросекунди до багатьох мільярдів років. Внаслідок природних процесів вивітрювання й ерозії гірських порід, а також діяльності людини, у біосфері відбувається безперервна міграція природних радіонуклідів. Видобуток і переробка десятків мільярдів тонн різних гірських порід призводить до викиду в біосферу практично всіх відомих природних радіонуклідів. Найбільш високий рівень радіоактивності в компонентах біосфери відзначається в районах розташування уранових підприємств і родовищ радіоактивних руд – так званих уранових і торієвих провінцій. Важливим джерелом надходження в біосферу природних радіонуклідів є природне органічне паливо, що використовується транспортом, енергетичними установками й ТЕС. Застосування в сільському господарстві мінеральних добрив супроводжується накопиченням природних радіонуклідів в орних ґрунтах, рослинах і водоймах. Природний радіаційний фон створюється природними радіонуклідами, які діляться на дві групи. Перша група – радіонукліди, що безупинно утворюються при взаємодії космічного

випромінювання з ядрами атомів атмосфери й земної кори. Друга – радіонукліди й продукти їхнього розпаду, що містяться в земній корі й гідросфері. Серед останніх основний внесок у дозове навантаження вносять радіонукліди калію (^{40}K), рубідію (^{87}Rb), урану (^{235}U , ^{238}U) і торію (^{232}Th).

В атмосферному повітрі невелика кількість радіонуклідів перебуває у вигляді аерозолів і газів. Це радон (^{222}Rn), джерелом якого є радій (^{226}Ra), що міститься в ґрунті й гірських породах. У приповерхньому шарі атмосфери середня питома активність радону (^{222}Rn) становить $2,6 \text{ Бк}\cdot\text{м}^{-3}$. Зі збільшенням висоти його активність знижується. Високим вмістом радону відрізняється вода артезіанських колодязів, питома радіоактивність якої може досягати $10^5 \text{ Бк}\cdot\text{дм}^{-3}$. У значній мірі радон випаровується при кип'ятінні води. Отже, в організм людини радон надходить переважно з некип'яченою водою, але й у цьому випадку швидко виводиться з організму. Внаслідок високої міграційної здатності радію й радону навколо уранових родовищ утворюються ареали підвищеної радіоактивності, так звані радіоактивні аномалії, у яких вміст радіонуклідів у порівнянні з іншими територіями в сотні й тисячі разів більший. У мізерних кількостях радій міститься в природних водах повсюдно. Радіоактивні води, що відрізняються високим вмістом природних радіоактивних елементів радію й радону (радієві, радонові й т.п.), знайшли широке застосування в лікувальній практиці. У формування природного радіаційного фону значний внесок вносять тритій ^3H та ізоотп вуглецю ^{14}C , які утворюються в атмосфері Землі внаслідок взаємодії космічних часток високих енергій зі стабільними елементами, а також у ядерних реакторах, при випробуванні ядерної й термоядерної зброї. Природна радіоактивність річкових, озерних і інших вод в основному визначається ^{40}K . Концентрація радіонуклідів у річковій воді залежить від кліматичних умов, гідрохімічного складу води, типу гірських порід, крізь які протікають річки. Високі концентрації природних радіонуклідів характерні також для ґрунтових вод. Води гірських річок збагачуються мінеральними речовинами й радіонуклідами. Таким чином, природна радіоактивність вод перебуває в прямої залежності від мінералізації й радіоактивності порід, які вони омивають. Концентрація природних радіонуклідів урану, торію, радію, свинцю й полонію в морській біоті в багато разів більше, ніж у воді. Для деяких гідробіонтів коефіцієнти *КН* природних радіонуклідів перевищують 1000.

Протягом всього життя гідробіонти піддаються зовнішньому й внутрішньому природному опроміненню. Потужність дози зовнішнього опромінення в значній мірі залежить від особливостей біотопу, у якому живе гідробіонт. Так, доза опромінення нейстону, що тримається в поверхні води, формується переважно за рахунок космічного випромінювання. Представники бентосу опромінюються радіонуклідами, розчиненими у воді й містяться в донних відкладах. Нерівномірність

внутрішнього опромінення організмів обумовлена особливостями накопичення радіонуклідів у різних тканинах і органах. Доза внутрішнього опромінення риб в основному визначається енергією розпаду ^{40}K і ^{210}Po , що містяться в тканинах.

15.5.2 Забруднення водних об'єктів штучними радіонуклідами

Починаючи з 40-х років ХХ сторіччя, внаслідок випробування й застосування у військових цілях ядерної зброї, розвитку атомної енергетики, широкого використання джерел іонізуючого випромінювання в медицині, техніці й інших сферах діяльності людини почало зростати забруднення навколишнього середовища, у тому числі гідросфери, штучними радіонуклідами. Особливу небезпеку для біосфери являють трансуранові елементи, що утворюються з ядерного палива, зокрема радіонукліди непутунію, плутонію й америцію. Трансуранові елементи відрізняються високою токсичністю й тривалим періодом напіврозпаду – до тисяч і десятків тисяч років. Надходження трансуранових елементів становить небезпеку тривалої дії. При цьому опромінення діє не тільки протягом життя одного покоління, але розтягується на десятки тисяч років і стає фактором впливу на численні наступні покоління. Багаторазово поступаючись по абсолютній масі всім до цього відомим ксенобіотикам, по потужності впливу на біосистеми, штучні радіонукліди увійшли до числа найнебезпечніших речовин. Особливу біологічну небезпеку являють штучні радіонукліди – аналоги хімічних елементів, незамінних у метаболізмі організмів, наприклад ^{90}Sr і ^{140}Ba (аналоги Ca), ^{137}Cs (аналог K). Отже, природні й штучні радіонукліди в певній концентрації є у всіх компонентах водних екосистем. Всі рослини й тварини організми, що населяють водойми, накопичують їх. Спрямованість і інтенсивність розподілу й міграції природних і штучних радіонуклідів у водоймах визначаються, з одного боку, їхнім фізико-хімічним станом, а з іншого боку – фізико-хімічними властивостями води, донних відкладів і речовин, що містяться в них. У природних водах концентрація радіонуклідів досить низька, вони перебувають у різних станах: іонно-дисперсному, молекулярному, колоїдному й псевдоколоїдному (адсорбція на колоїдних домішках). Такі радіонукліди, як ^{40}K , перебувають у вигляді позитивно заряджених іонів, радій (^{226}Ra) – в іонному стані й у вигляді псевдоколоїдів, торій (^{232}Th), уран (^{238}U), свинець (^{210}Pb) і полоній (^{210}Po) – в іонній і молекулярній формах, а також утворюють різні продукти гідролізу у вигляді справжніх колоїдів і псевдоколоїдів. У морській воді уран рівномірно розподіляється в іонно-дисперсному стані. У ґрунтах і в організмі гідробіонтів зустрічаються мікроскопічні скупчення урану. У природних водах у розчиненому стані завжди присутні найрізноманітніші ОР біогенної й абіогенної природи, з якими радіонукліди утворюють

розчинні комплекси. По ступеню рухливості в екосистемах сполуки радіонуклідів розділяють на *водорозчинні, обмінні, кислоторозчинні й фіксовані*. Найбільш рухливі в процесах розподілу й міграції водорозчинні й обмінні, менш рухливі – кислоторозчинні форми радіонуклідів. До групи фіксованих форм відносять ті сполуки радіонуклідів, які залишаються в нерозчинному стані після обробки бН розчином HCl. Різні фізико-хімічні форми радіонуклідів у водних екосистемах постійно перебувають у стані рухливої рівноваги, внаслідок чого іони з малорухомого стану здатні переходити в рухливий і навпаки. Малорозчинні гумінові кислоти, гумати й гідроксиди збільшують міцність зв'язку радіонуклідів зі зваженими формами й донними відкладами. Наявність фульвокислот, низькомолекулярних кислот і метаболітів гідробіонтів підвищує рухливість радіонуклідів і утворення розчинних комплексних сполук. У кислому середовищі значно прискорюється міграція ^{210}Pb , а в нейтральних й слаболужних природних водах він переміщується, головним чином, зі зваженими й колоїдними частинками.

На трансформацію фізико-хімічних форм радіонуклідів і їхню міграцію у водних екосистемах значний вплив здійснюють гідробіонти. Так, риучі форми безхребетних, заковтуючи мул і виробляючи фекалії на розділі фаз донні відклади – водна товща, змінюють просторову мікроструктуру, хімічний і гранулометричний склад донних відкладів, сприяють більш інтенсивному й глибокому проникненню туди радіонуклідів. Біотичний транспорт відкладів із глибини 5–15 см на поверхню ґрунту, як і змулення, переводить частки донних відкладів у зважений стан, що сприяє виносу задепонованих в мулах радіонуклідів і перехід їх у розчинний стан у водній товщі. Пропускаючи частинки детриту через кишечник, безхребетні й риби переводять поганорозчинні й задепоновані сполуки радіонуклідів у розчинні й легкодоступні форми й підвищують їхній вміст у воді. Отже, фізико-хімічний стан радіонуклідів визначає їхні міграційні властивості й біологічну доступність.

У водойми радіонукліди надходять різними шляхами: повітряним, водним і біологічним. Потрапивши у водойми, радіонукліди відразу ж включаються в процеси розподілу й міграції по абіотичним (вода, донні відклади, суспензії) і біотичним (гідробіонти різних трофічних рівнів) компонентам. Під *міграцією радіонуклідів* розуміють їхнє переміщення під впливом гідрологічних, фізико-хімічних і біологічних процесів. Розподіл радіонуклідів по компонентах водних екосистем є наслідком цієї міграції. В природних умовах радіонукліди постійно перебувають у стані динамічної фізико-хімічної рівноваги. Шляхи, форми й границі міграції радіонуклідів у системі визначаються фізико-хімічними властивостями радіонуклідів і їхніх сполук, загальною масою, проточністю й властивостями води, донних відкладів і гідробіонтів, а також залежать від кліматичних умов і пори року. Кількісна і просторова міграція

радіонуклідів визначається, в основному, їхньою здатністю розчинятися у воді, утворювати колоїди й псевдоколоїди, адсорбуватися на частинках теригенної і біогенної природи. Найбільша міграція й розсіювання в природних водах спостерігається для ^{238}U і ^{40}K , у меншому ступені – ^{226}Ra і ще менше – ^{232}Th , ^{210}Pb і ^{210}Po . Міграція ^{210}Po в природних водах обмежена винятково високою здатністю його сполук до адсорбції на зважених частинках. Тому основне забруднення водою ^{210}Po відбувається внаслідок переміщення мулу й твердих частинок. Радій у воді перебуває в іонній формі й у вигляді псевдоколоїдів.

Із загальної кількості радіонуклідів, що містяться в певній водній екосистемі, на гідробіонтів доводиться незначна частина. Однак гідробіонти виконують важливу роль у трансформації форм радіонуклідів, їхньої міграції по трофічних ланцюгах, що ведуть до людини. Деякі гідробіонти в процесі розвитку накопичують у твердих тканинах кальцій і його радіоактивні аналоги. Так, переважне накопичення кальцію в раковинах молюсків супроводжується підвищенням концентрації ^{90}Sr . Існує й зворотна залежність між вмістом у водному середовищі біологічно доступних хімічних елементів і накопиченням радіонуклідів-аналогів в організмах рослин і тварин. Перехід з нижчих трофічних рівнів на більш високі визначає біогенну міграцію радіонуклідів.

Розподіл радіонуклідів у водних екосистемах у значній мірі визначається особливостями їх абіотичних і біотичних компонентів. Навіть порівняно близько розташовані водойми можуть істотно відрізнитися по морфометрії, гідрологічним характеристикам, типу донних відкладів, інтенсивності водообміну й хімічному складу води. До того ж видовий і кількісний склад, а також фізіологічний стан гідробіонтів і їхніх угруповань змінюються протягом вегетаційного періоду й по роках. Для оцінки вмісту й розподілу радіонуклідів у водній екосистемі уведене поняття фактора радіоємності водойми: $F = K \cdot h \cdot (H + K \cdot h)^{-1}$, де F – частка радіонуклідів, акумульованих донними відкладами; K – коефіцієнт накопичення радіонуклідів ґрунтом; h – товщина сорбуючого шару ґрунту; H – середня глибина водойми. Стосовно радіонуклідних і хімічних забруднювачів водного середовища Г.Г. Полікарпов і В.Н. Єгоров запропонували використовувати поняття *радіоекологічної ємності* як суми потоків самоочищення внаслідок біологічних процесів, що протікають в екосистемі на біоценотичному рівні. Встановлення величини запасів радіонуклідів у водній екосистемі в цілому або в її окремих компонентах не може дати прямої відповіді на питання, у якому ступені вичерпана її радіоекологічна ємність. Підставою для відповіді може бути лише реакція гідробіонтів на дозові навантаження, ступінь порушень у біосистемах на різних рівнях організації, які свідчать про втрату рівноваги у функціонуванні водних екосистем.

15.5.3 Вплив радіонуклідного забруднення на гідробіонтів

Накопичення й виведення радіонуклідів з організму гідробіонтів регулюються процесами їхньої життєдіяльності. Основний шлях залучення радіонуклідів у тваринні організми – трофічний. Велике значення в накопиченні радіонуклідів має також сорбція з водного середовища, найбільш характерна для покривних тканин. При зниженні вмісту радіонуклідів у воді й продуцентах зменшується рівень їхнього накопичення і у консументів. Відмирання старих особин з високим вмістом радіонуклідів і поява молодих особин у водному середовищі із більш низькими їхніми концентраціями обумовлюють зниження кількості радіонуклідів в організмах наступних поколінь. Вміст радіонуклідів в організмах гідробіонтів, особливо риб, є одним з найважливіших показників радіоекологічної ситуації у водної екосистемі. Гідробіонти здатні накопичувати практично всі розчинені у воді радіонукліди. Досить інтенсивно накопичують радіонукліди бентосні організми, зокрема молюски.

Накопичення й нерівномірність розподілу радіонуклідів в організмах має важливе радіобіологічне значення. Так, мікроскупчення урану провокує локальне й тривале іонізуюче опромінення й токсичну дію на гідробіонтів. Потужність дози опромінення в місцях локалізації мікроскупчень урану в тисячі – десятки тисяч разів перевищує потужність дози при його рівномірному розподілі. Риби є продуктом харчування людей і разом з водою становлять основні шляхи транспорту радіонуклідів від водної екосистемі до організму людини. Тому накопичення радіонуклідів в організмі риб має особливе значення й повинне знаходитись під постійним радіогігієнічним контролем. Протягом року вміст радіонуклідів в організмі риб змінюється. Максимальний рівень припадає на весняний період, що пов'язано зі зливом радіонуклідів весняними паводковими водами з водозбірної площі і з більш інтенсивним обміном речовин у риб у зв'язку з підвищенням температури води.

Наслідком дії іонізуючого випромінювання на гідробіонтів є радіаційна стимуляція, порушення різних фізіологічних і біохімічних процесів, найрізноманітніші аномалії росту й розвитку, морфологічні зміни окремих органів і організму в цілому, спадкоємні зміни, скорочення тривалості життя й, нарешті, загибель. Зміни в біосистемах під впливом іонізуючого випромінювання одержали назву *радіобіологічних ефектів*. Гідробіонти мають дуже обмежені можливості компенсаторних пристосувань до іонізуючого випромінювання. Відсутність рецепторів, які б сигналізували про дію іонізуючого випромінювання, не дає можливості навіть рухливим організмам мігрувати в більш безпечні біотопи. Реакція біологічних багаторівневих структур на дію опромінення настає з різним ступенем запізнювання. Якщо на атомно-молекулярному рівні час прояву

дії радіації становить іноді від 10–16 до 1 секунди, то на ценотичному рівні наслідки променевої поразки виявляться лише через роки, десятиліття, а можливо й через сторіччя. Час прояву й ступінь порушень у гідробіонтів залежать від дози опромінення й радіочутливості окремих тканин, органів і організму в цілому, а також від комплексу модифікуючих факторів, що завжди діють у природних умовах. *Радіочутливість* характеризує швидкість і ступінь реагування організму на дію іонізуючого випромінювання. Радіочутливість виражається в одиницях поглиненої енергії, здатної викликати прояв реакції в певній частини популяції досліджуваних гідробіонтів. Для визначення радіочутливості гідробіонтів використовуються такі реакції, як пригнічення синтезу ДНК, утворення хромосомних аберацій (зміна лінійної будови хромосом), пригнічення росту й розвитку, рефлекторна діяльність організму, порушення репродуктивних процесів, відмирання клітин і загибель організмів. При спільному впливі радіонуклідного й хімічного забруднення можливо як посилення, так і ослаблення ефектів ушкодження, обумовлене активністю й тривалістю дії факторів. Проблема радіочутливості гідробіонтів різних трофічних рівнів і еволюційного розвитку, а також різної радіочутливості тканин одного організму в онтогенезі є однією з найбільш актуальних проблем радіоекології природних вод. Радіочутливість організмів одного виду на різних етапах онтогенезу також сильно розрізняється. У гідробіонтів чутливість до іонізуючого випромінювання збільшується від нижчих форм до більш високоорганізованих і зменшується від ранніх стадій розвитку до більш пізніх. За радіочутливістю гідробіонтів можна розташувати в наступний ряд: риби → ракоподібні → молюски → водорості → бактерії. Для радіочутливих організмів характерні активна життєдіяльність і високий рівень енергетичного обміну. Гідробіонти, яким властива часта зміна поколінь, більш лабільні й на підвищення дії іонізуючого випромінювання швидше відповідають мутаціями й зміною чисельності. Радіовитривалі особини відрізняються станом фізіологічного спокою, низьким рівнем метаболізму, наявністю стадій, пристосованих до несприятливих умов (спор, цист, діпауз).

Забруднення природних вод природними й штучними радіонуклідами супроводжується зростанням у гідробіонтів потужності поглиненої дози в досить широкому діапазоні. Дослідження свідчать про високу радіорезистентність бактеріального населення водних об'єктів. На прояв радіобіологічних ефектів можуть впливати такі абіотичні фактори, як фотоокиснення, температура, *pH*, солоність і *Eh*. Їхній вплив далеко не однозначний: можуть підсилюватися або пригнічуватися радіобіологічні ефекти, у значній мірі залежні, з одного боку, від дози опромінення, а з іншого боку – від біологічних особливостей організмів. Непередбачених модифікацій радіобіологічних ефектів варто очікувати при спільному радіаційному і хімічному забрудненні водного середовища. При цьому

підсилюється ймовірність порушень у біосистемах, скорочення життя організмів і їхньої загибелі.

У комплексі реакцій на радіаційне ураження виділяються не тільки первинні прояви, пов'язані з безпосередньою дією іонізуючого випромінювання на окремі організми, але й вторинні реакції, що виявляються в різних змінах гідробіоценозів через роки й навіть сторіччя. Таким чином, радіонуклідне забруднення водойм супроводжується як прямим ураженням біосистем внаслідок дії іонізуючого випромінювання, так і опосередковано – внаслідок порушення збалансованих структурно-метаболических зв'язків у гідробіоценозах.

15.6 «Теплове забруднення» (термофікація) водного середовища

Вплив нагрітих вод на функціональний стан водних екосистем визначається рівнем підвищення температури. Крім позитивного впливу, реєструються й негативні наслідки перегріву води, які характеризуються як «теплове забруднення» водного середовища. Найбільш негативний вплив на водні екосистеми нагріті води ТЕС і АЕС роблять у південних регіонах, де влітку температура води в природних умовах може зростати до 30°C и вище. Внаслідок цього у водоймах підсилюється пряма температурна стратифікація, формуються потоки води з різною густиною. Узимку невеликі й неглибокі водойми-охолоджувачі не замерзають, а в великих – утворюються значні ополонки. Вода, розташована по їхній периферії, має більш високу густину, внаслідок чого виникає густинне й хімічне розшарування водних мас. Зони нагрівання характеризуються зниженим вмістом кисню й зсувом карбонатної рівноваги у бік перенасичення води карбонатом кальцію (CaCO_3). Вплив підігрітих вод на водні екосистеми залежить від їхньої температури й чутливості до неї різних гідробіонтів. Помірне підвищення температури води (24–26°C) сприяє зростанню видового різноманіття планктонних і бентосних організмів, інтенсифікації фотосинтезу водяних рослин (фітопланктону, макрофітів). Завдяки цьому збільшуються вміст розчиненого кисню в трофогенному шарі води й чисельність бактеріального населення в придонних шарах, що сприяє деструкції ОР і поліпшенню самоочисної здатності водних екосистем.

Температура води 28–32°C для більшості водних організмів є граничною. У таких умовах може спостерігатися пригнічування метаболических процесів у представників деяких систематичних груп і зростати їхнє відмирання. У той же час чисельність сапрофітних і інших бактерій зберігається на досить високому рівні, що сприяє інтенсивній деструкції ОР. При цьому зменшується вміст розчиненого кисню не тільки в придонних, але й у поверхневих шарах води.

В умовах значного підвищення температури води (35–40°C) зникають цілі таксономічні групи гідробіонтів. При цій температурі відмирають і організми перифітону, що також призводить до додаткового органічного забруднення водних об'єктів. У кожного виду гідробіонтів є свій діапазон адаптивних можливостей стосовно змін температури водного середовища. Деякі організми можуть жити навіть у гарячих джерелах, де температура досягає 70°C. Реакція на підвищення температури неоднакова в різних видів. Так, форель може переносити зростання температури води до 26–28°C, але при цьому вона втрачає здатність до розмноження. Висока температура водного середовища часто є причиною зниження опірності організму риб до інфекційних та інвазійних захворювань. Різко підвищується чутливість риб і безхребетних до токсичних забруднень, зокрема, у дафній при температурі води 30–32°C чутливість до міді й цинку підвищується в 10–100 разів, а до кадмію – навіть на кілька порядків.

В екосистемах, що знаходяться під впливом теплового забруднення, виявляється значно менша кількість видів гідробіонтів, ніж у природних екосистемах, для яких характерні сезонні зміни температурного режиму. Природні сезонні коливання температури води дають можливість більшій кількості видів домінувати в окремі сезони року, а відповідно й конкурувати за простір і їжу на певній ділянці акваторії. До теплового забруднення, коли «зрізуються» сезонні коливання температури води, пристосовується лише обмежена кількість теплолюбних видів гідробіонтів, що й визначає спрощення біорізноманіття «перегрітих» водних екосистем.

Питання для самостійного вивчення

1. Органічне забруднення водойм. Сапробність.
2. Евтрофікація, її джерела, вплив на гідробіонтів та наслідки.
3. «Цвітіння води» як гідробіологічний процес.
4. Токсичне забруднення водойм, його вплив на гідробіонтів. Джерела та наслідки.
5. Методи оцінки і контролю токсичності води.
6. Біоіндикація та біомоніторинг.
7. Буферність водних екосистем. Самозабруднення та самоочищення водойм.
8. Радіонуклідне забруднення, його вплив на гідробіонтів. Джерела та наслідки.
9. Термофікація водойм.

16 БІОЛОГІЧНІ РЕСУРСИ ГІДРОСФЕРИ

З величезної кількості гідробіонтів далеко не всі використовуються людиною як біологічна сировина. Цим значною мірою пояснюється той факт, що водяні рослини й тварини становлять приблизно 3% у їжі людей (по сирій масі), хоча первинна продукція гідросфери лише в 3 рази менше, ніж суши. З кожним роком все більше нових представників фауни й флори водойм зараховуються до промислових об'єктів, цей процес безперервно підсилюється відповідно до росту народонаселення й удосконалення технічних можливостей освоєння біологічної сировини (нові способи його видобування, зберігання й переробки). Наприклад, вже зараз успішно виловлюється криль (евфаузіди й інші представники рачкового макропланктону), продукція якого у Світовому океані, можливо, не нижче, ніж всіх риб, разом узятих.

На відміну від корисних копалин біологічні ресурси відносяться до таких, що самовідтворюються. Отже, їхня маса в гідросфері визначається не кількістю наявних промислових організмів, а їхнім приростом, тобто продукцією. Мірою реалізації цієї продукції служить промисел. Обсяг стійкого промислу водних організмів визначається величиною їхнього природного відтворення, тому він не повинен перевищувати природний приріст популяцій. Охорона й підвищення ефективності природного відтворення являє собою важливий чинник зміцнення сировинної бази промислу, так само як і збагачення водойм новими промисловими об'єктами за рахунок акліматизації. Разом із тим, роботи в обох зазначених напрямках вже являють собою перехід від використання біоресурсів до виробництва біосировини, коли об'єкти, що виловлюються в природних водоймах в тій чи іншій мірі стають продуктами праці. Наприклад, промисел осетрових, незважаючи на різке скорочення обсягу природного відтворення, після зарегулювання стоків рік, в основному забезпечується за рахунок заводського вирощування молоді риб. У подібному плані варто розглядати збільшення обсягу сировинної бази морського й озерного промислу як наслідок проведення акліматизаційних робіт. Використання біоресурсів поступово все більше доповнюється виробництвом біологічної сировини, і часто важко сказати, з якою із двох форм людської діяльності ми маємо справу. Промисел історично переходить в аквакультуру, одночасно співіснуючи з нею. Промисел водних організмів не завжди легко відрізнити від «урожаю» при штучному розведенні, тому що існує безліч перехідних форм між цими двома видами одержання біологічної сировини з водойм. Враховуючи це, світова статистика умовно називає виловом всю кількість гідробіонтів, що одержуються з водойм, хоча якась, поки ще не дуже значна частина їх виходить з аква- і марікультури. Це варто мати на увазі при оцінці величини промислу окремих гідробіонтів, що приводяться за даними світової статистики.

16.1 Світовий промисел гідробіонтів

16.1.1 Промисел риби

На його частку в середньому доводиться близько 90% всього видобутку гідробіонтів, причому приблизно 90% риби виловлюється в морях і близько 10% – у прісних водах. Розподіл промислу у Світовому океані вкрай неоднаковий, що, з одного боку, визначається станом сировинної бази, а з іншого боку – ступенем промислового освоєння акваторій.

Найбільша кількість риби виловлюється в пелагічно-неритичних районах, менше – у придонних шельфових районах, придонних районах материкового схилу й у відкритих районах пелагіалі. У першому районі переважне значення в сучасному промислі мають анчоуси, оселедці, сардини, скумбрієві й ставридові, минтаї, мойва. Серед донних риби на шельфі в основному ловлять тріску, мерлуз, камбал. У придонних районах схилу й підняття океанського дна найбільше промислове значення мають морські окуні, у районах відкритої пелагіалі – тунці й макрелешуки (зокрема сайра).

Для розвитку промислу у Світовому океані характерний його зсув з Північної півкулі в Південну, із прибережних районів у відкриті, з поверхневих вод у глибинні. Більша частина риби, що виловлюються, є планктофагами (53%), друге місце займають хижаки (22%) і третє – бентофаги (5,5%). Серед морських риби найбільше добувається оселедцевих, тріскових, скумбрієвих, тунцових, ставридових і камбалових. Із прохідних риби переважають у промислі лососеві.

Середня рибопродуктивність Світового океану – близько $1,7 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$ на рік. В регіонах підйому глибинних вод, що займають не більше 0,1% площі Світового океану, видобувається біля половини всього улову. Низька рибопродуктивність основної акваторії пояснюється недостатністю біогенів у трофогенному шарі, що, у свою чергу, пов'язане з низьким рівнем перемішування вод. У тропіках і субтропіках йому перешкоджає стабільне термічне розшарування. У бореальній зоні рибопродуктивність вище завдяки конвекційному перемішуванню води. Головною причиною підйому глибинних вод у жаркій зоні є пасати, що викликають зниження рівня води поблизу західних берегів континентів. Високою рибопродуктивністю відрізняються континентальні шельфи, які займають 9,9% акваторії Світового океану і на яких виловлюється біля половини всієї риби або в перерахуванні на 1 га близько 8,5 кг. Рибопродуктивність континентальних вододім вище, ніж в океані.

16.1.2 Промисел нерибних об'єктів

Дотепер вилов водних безхребетних і рослин залишається дуже невеликим і лише в незначній мірі відбиває потенційні можливості промислу. Зазвичай, це пояснюється впливом різних звичаїв, коли цінні в харчовому відношенні водні організми не використовуються населенням тих або інших країн, хоча часом охоче вживаються в їжу іншими народами. Тільки водні ссавці, зокрема кити, виловлюються в кількості, що допускається сировинною базою. Серед них найбільше значення в промислі мають кашалоти й фінвали. Понад 70% їх добувається у водах Антарктики, близько 20% – в інших районах Південної півкулі й тільки близько 5% – у водах Північної півкулі. Крім китоподібних добуваються різні ластоногі – вухасті тюлені (наприклад, морський котик), безвухі тюлені, моржі.

Серед молюсків найбільше значення мають головоногі, устриці, морське вушко, мідії й гребінці. З головоногих в найбільшій кількості видобуваються кальмари (3 види) каракатиці (3 види) восьминіг (1 вид). Двостулкові представлені в уловах переважно устрицями, мідіями, гребінцями. Серед червононогих найбільше значення в промислі мають галіотіси, пателли і літоріни. Крім їстівних молюсків значне місце в промислі займають деякі двостулкові, з яких добуваються перли й виготовляється перламутр. Світовий видобуток молюсків може значно зрости, зокрема, за рахунок вилову кальмарів.

Серед ракоподібних переважно добуваються креветки, краби, омари й лангусти. Все ширше розгортається промисел антарктичного крилю, біомаса якого в Південному океані оцінюється в 0,1–5 млрд. т, а можливий річний вилов – в 100 млн. т і більше. Із крабів найбільше значення має камчатський. Із креветок в уловах переважають крангони (піщані креветки), пенеїди, пандалюси, з омарів – омар звичайний і американський. Найбільше значення серед голкошкірих мають їстівні іжаки.

З рослин у великій кількості добуваються як харчові об'єкти й технічна сировина багато водоростей. Для харчових цілей використовуються червоні водорості лауренсія порфіра і родіменія з бурих – ламінарія, фукуси, алярія і хондрія, із зелених – ульва (морський салат). Вживаються водорості в їжу у свіжому, сушеному й вареному виді. Із червоних водоростей добувають агар, з бурих – поташ, йод і інші хімічні речовини, а також різні вітаміни. Вуглеводи водоростей людина переварює погано, але в народів, що харчуються цією їжею регулярно і з дитинства, наприклад, в Японії, у кишечнику створюється специфічна бактеріальна флора, що сприяє засвоєнню водоростей. В Україні найбільше промислове значення з рослин мають філофора й анфельція. Ведуться розробки технологій переробки і використанню інших видів, зокрема цераміуму. З вищих рослин добуваються для виготовлення паперу, тканин, технічних матеріалів і добрив зостера, морський льон, очерет, рогоз і інші макрофіти.

16.2 Охорона й підвищення ефективності природного відтворення промислових гідробіонтів

В наш час рівень використання біоресурсів гідросфери відносно більшості традиційних об'єктів промислу досяг величин, близьких до граничних. В багатьох випадках спостерігається перелов гідробіонтів, коли відтворна здатність їхніх популяцій уже не може компенсувати збиток наслідків промислу. В 1770 р. був вбитий останній екземпляр чудового рослиноїдного ссавця – стелерової (морської) корови. Майже зник в наш час гренландський кит, взятий під охорону занадто пізно, під загрозою зникнення перебуває синій кит. Серед риб спостерігається перелов багатьох видів камбал, оселедців. У надзвичайно напруженому стані перебувають в деяких районах запаси крабів. Тому з надзвичайною гостротою встає питання про охорону й підвищення ефективності природного відтворення біоресурсів.

Одна з найважливіших мір охорони природного відтворення біоресурсів водойм – захист останніх від *забруднення*. Забруднення водойм може викликати отруєння промислових організмів, а також зниження їхньої чисельності внаслідок загибелі кормових для них об'єктів. Крім цього, забруднення погіршує газовий режим водойм, зокрема веде до зниження концентрації кисню, що також погіршує умови існування гідробіонтів. Тому боротьба із забрудненням водойм – одна з найважливіших мір охорони природного відтворення промислових організмів. Особливо велику шкоду відтворенню гідробіонтів здійснює забруднення водойм нафтою і її продуктами, пестицидами, солями важких металів, радіонуклідами, детергентами. Особливо актуальним останнім часом є біологічне забруднення (вселення чужорідних видів).

Серйозна шкода відтворенню промислових гідробіонтів може наносити *гідротехнічне будівництво*, зокрема спорудження гребель, що перерізають природні міграційні шляхи прохідних риб. Величезна кількість молоді риб гине, потрапляючи в зрошувальні системи або турбіни електростанцій. Очевидно, будь-яке гідробудівництво повинно вестися з урахуванням інтересів промислу водних організмів. Зокрема, спорудження гребель повинне супроводжуватися створенням рибопідйомників, рибоходів або інших пристроїв, що дають можливість прохідним риbam потрапляти з нижніх б'єфів гребель у верхні. Часто доводиться вживати заходи щодо збереження природних нерестовищ, що зникають внаслідок підняття рівня води, або вишукувати шляхи їхньої біологічної заміни. Для попередження запливання молоді в канали зрошувальної системи й турбіни електростанцій створюються різні загороджувачі, зокрема електричні. Оскільки в темряві в молоді реореакції немає, вона на 80–90% потрапляє в зрошувальну мережу вночі; регулюючи

час забору води або організовуючи «світловий захист» (виклик реореакції) можна різко знизити загибель молоді.

Підрив природного відтворення промислових організмів часто викликає погана організація їхнього вилову. У зв'язку із цим необхідне науково обґрунтоване регулювання промислу: воно повинно зводитися не тільки до визначення припустимого обсягу вилову, але також і встановленню строків і місць промислу, регламентуванню способів, знарядь лову й промислової міри риби з таким розрахунком, щоб збиток природному відтворенню не виходив за рамки саморегуляційних властивостей видів. Істотною мірою охорони природного відтворення риби є порятунок її молоді, яка часто в великих кількостях гине у дрібних ізольованих водоймах, що утворюються в заплаві рік після проходження паводку. Відрізану від ріки молодь можна врятувати виловом з пересихаючих водойм (з наступним випуском у ріку) або з'єднанням останніх із руслом.

Проблема охорони й підвищення ефективності природного відтворення біоресурсів ускладнюється тим, що її доводиться вирішувати в умовах комплексного використання водойм, з огляду на інтереси досить різних галузей господарства, пов'язаних з використанням водойм. Інтереси енергетики, зрошувального землеробства, навігації, питного водопостачання, рибного господарства, рекреації й ряд інших необхідно по можливості гармонійно сполучити один з одним, знаходячи оптимальне сполучення масштабів різних впливів. Завдання збереження біоресурсів стає одним з елементів проблеми комплексного використання водойм як природних тіл в інтересах усього народного господарства.

Велике значення для посилення природного відтворення промислових організмів має боротьба з їхніми харчовими конкурентами, ворогами й паразитами. Ворогами промислових організмів можуть бути безхребетні й хребетні тварини. Величезну шкоду створюють промисловим організмам паразити. Величезна кількість риби гине від вірусних і бактеріальних захворювань. Основний елемент у комплексі мер боротьби з паразитами ставкових риби –профілактика захворювань, зокрема суворий контроль за перевезеннями риби. Крім санітарно-профілактичних заходів проводяться лікувальні: спеціальні антипаразитарні обробки риби, використання антибіотиків, антигельмінтиків, хіміко-терапевтичних препаратів.

Боротьба з харчовими конкурентами, ворогами й паразитами промислових організмів може значно підвищити їхню продукцію. У ставковому господарстві гарні результати може давати організація приманних ставків, які після заселення їх шкідливими тваринами осушуються, і останні гинуть. Іноді застосовуються пастки для шкідливих комах, що приманюються ультрафіолетовим світлом. Для боротьби з хижакими й конкурентами устриць, а також мідій застосовують механічні

методи, але особливо ефективні хімічні: розчинення у воді пестицидів, розкидання по ґрунті контактної діючої нерозчинної у воді отрути, створення навколо устричних банок бар'єрів з таких речовин, змішаних з піском, обробка раковин устриць речовинами, що запобігають осідання перифітонів, розкидання отруєних привад для хижих ракоподібних, і т.п.

16.3 Акліматизація гідробіонтів

Термін «акліматизація» використовується для позначення діяльності людини по збагаченню вихідної флори й фауни новими компонентами. В іншому, біологічному, змісті під акліматизацією розуміється пристосування організмів до існування за межами свого ареалу, що виникає внаслідок здійсненої людиною *інтродукції* й характеризується не тільки виживанням і розмноженням особин, але й нормальним розвитком наступних поколінь, тобто створенням нової *аклімопопуляції*, або *натуралізацією* акліматизанта. Від інтродукції до натуралізації мають місце фази *інкубаційна*, *адаптаційна* й *флюктуаційна*. Інтродукція – це переселення організмів людиною в нові водойми (біотопи) з розрахунком на акліматизацію, безвідносно до кінцевих результатів. Якщо акліматизанти не вступають у гострі конкурентні відносини з аборигенами, утилізуючи невикористані ресурси, говорять про *акліматизацію впровадження*, у протилежному випадку – про *акліматизацію заміщення*, при якій чисельність аборигенів скорочується або вони зовсім витісняються більш конкурентоспроможними вселенцями. Приклад першого – вселення мулоїдної поліхети *нереїс* у Каспійське море, в якому органічна речовина ґрунтів раніше недовикористовувалася. Другий випадок – майже повне знищення устричних банок у Чорному морі моллюском рапаном.

Акліматизація в інтересах одержання великої кількості цінної біологічної сировини з водних угідь ведеться шляхом вселення нових промислових об'єктів і кормових для них організмів. У якості останніх найчастіше використовуються хробаки, молюски й ракоподібні. В Україні акліматизація кормових безхребетних проводиться як у прісних, так і в морських водоймах. Вселення прісноводних організмів особливо широко розгорнулося в 40-і роки ХХ століття у зв'язку зі збагаченням кормової бази водосховищ. Інтродукція безхребетних з тих пір була здійснена більш ніж у 80 водоймах, з яких переважну частину становили водосховища Дніпра. У якості інтродуцентів було використано 50 видів: поліхет – 4, амфіпод – 19, мізид – 9, кумових – 7, моллюсків – 10, декапод – 1. Прижилося в нових водоймах близько 30 видів, багато з яких стали масовими.

Інтродукції кормових організмів у моря проводилися рідше, ніж у водосховища й озера, проте носили більш масовий характер. Найвеличезна – вселення в Каспійське море з Азовського поліхети *Hedisto (Nereis)*

diversicolor. Внаслідок цієї роботи, проведеної в 1939–1940 рр. під керівництвом Л. А. Зенкевича, уже в 1948 р. біомаса нерейсу в Каспійському морі досягала 2 млн. ц, площа їхнього розселення склала 30 тис. км², і вони міцно увійшли в раціон багатьох каспійських риб, зокрема осетрових, вобли й ляща. Одночасно з нерейсом у Каспій з Азовського моря був пересаджений молюск сіндесмія, який добре акліматизувався в новій для нього водоймі. Акліматизація промислових організмів здійснюється відносно риб, ракоподібних, молюсків і водних ссавців. Історично, раніше всього почалися пересадження прісноводних риб. Наприклад коропів, батьківщина яких Японія й Китай, очевидно, ще римляни завезли в Грецію й Італію, а в XV–XVI ст. коропи вже розводилися по всій Середній Європі. Великий успіх досягнутий при вирощуванні амурських рослиноїдних риб у водоймах України. З окремих риб-акліматизантів найбільше значення в промислі мають білий товстолоб, білий амур, пелядь, лящ, сазан, срібний карась і судак.

Серед морських риб натуралізувались у нових місцях американський прохідний оселедець шед, пересаджений у води тихоокеанського узбережжя Америки з атлантичного узбережжя; у цей час вона стала однієї із самих численних промислових риб Каліфорнії. Тихоокеанські лососі натуралізувались на узбережжях Чилі та Нової Зеландії. Успішно переселені із Чорного моря в Каспійське кефалі (1930–1934 рр.), що стали важливим промисловим об'єктом у новому місці.

Інтродукція ракоподібних почала проводитися з кінця минулого століття, коли раки *Cambarus affinis* у кількості 100 шт. були пересаджені з водойм Пенсільванії (США) у ріки Німеччини, прижилися тут і стали нащадками всіх особин цього виду, що живуть нині у ФРН, Польщі й Франції. Разом з кефаллю із Чорного моря в Каспійське випадково потрапили кам'яна та трав'яна креветки, що добре прижилися на новому місці.

Інтродукція молюсків відома із середини XVIII ст., коли в 1769 р. перловицю, що використовувалася для виготовлення перламутру, перевезли з Баварії в Штейнах (ФРН). В 1949 р. устрицю *Ostrea edulis* перевезли з Голландії в район Мілфорда (США), де вона добре прижилася. В 1955 р. цей же вид устриць успішно пересаджений з Англії в Канаду. Особливо вдалий приклад акліматизації молюсків – переселення японської устриці *Crassostrea gigas* на тихоокеанське узбережжя Північної Америки і в інші райони; фаза «демографічного вибуху» цієї устриці відзначена поблизу атлантичного узбережжя Франції. В 1968 р. відбулася стихійна акліматизація португальської устриці при викиді її (як вантаж, що зіпсувався) біля узбережжя Франції.

При проведенні акліматизаційних робіт важливо знати *потенційний ареал* видів, що звичайно значно ширше фактичного, і мати на увазі 4 критерії: 1) *географічний*, що показує можливість акліматизації, виходячи

із зіставлення по кліматичних характеристиках сучасних і можливого (потенційного) ареалів; 2) *екологічний*, що показує таку можливість, виходячи з вимог організму до довкілля, насамперед у найбільш лабільні моменти його життя (розмноження, розвиток); 3) *біотичний*, зумовлений відсутністю у фауні збагачуваної водойми біологічно подібного виду, що забезпечує наявність для виду, що вселяється, вільного біологічного місця; 4) *господарський*, що характеризує вселенця у відношенні «корисності», виходячи з його промислово-товарних якостей. Одночасно доводиться враховувати «біологічні якості» об'єктів, що вселяються, зокрема ефективність використання ними їжі, утворення іхтіомаси й швидкість цього процесу. Наприклад, на приріст одиниці маси фітопланктофагам потрібно 20–30 одиниць маси живого корму, зоопланктофагам – 10–14, зообентофагам – 12–15, хижакам – 5–10. Абсолютний приріст дрібних риб дуже малий, але за високої чисельності вони дають високу продукцію й досягають товарної маси за короткий термін. Нарешті, доводиться мати на увазі цінність корму, споживаного акліматизантами, можливості його використання різними споживачами.

16.4 Аквакультура

З розвитком цивілізації й ростом технічних можливостей людей йде безперервний процес інтенсифікації освоєння гідросфери як джерела біологічної сировини. Цей процес розвивається в різних планах. Насамперед, до освоєння малих водойм додається експлуатація усе більших, аж до відкритої частини Світового океану. Другий план – посилення експлуатації наявних біоресурсів, «дарунків природи», за рахунок удосконалювання техніки лову й розширення асортиментів об'єктів, що видобуваються. Третій шлях – охорона природного відтворення біоресурсів і здійснення ряду заходів, що підвищують його ефективність. Нарешті, четвертим і вищим етапом є перетворення водойм у культурно оброблювані водогосподарчі вгіддя з поширенням на них тих самих принципів господарювання, які знаменували собою становлення й розвиток сільськогосподарського виробництва. Всі чотири плани інтенсифікації реалізуються, як це було й при освоєнні суші, паралельно один одному. В історичному аспекті акцент зміщується з удосконалювання промислу на забезпечення його сировинної бази, на розвиток аквакультури.

Найпростішою формою аквакультури є меліорація природних водойм, що дозволяє повніше використовувати можливості природних екосистем. Подальший розвиток аквакультури зводиться до перетворень екосистем, їхнього конструювання в інтересах оптимізації виробництва біосировини у водоймах. Ресурсами починають ставати не вирощувані корисні організми, а властивості екосистем забезпечувати відтворення

останніх, посилені відповідною формою ведення господарства. Провести чітку межу між аквакультурою і багатьма іншими формами освоєння гідросфери важко, як важко встановити той ступінь використання земельних угідь, що знаменували початок агрокультури. Зародки агро- і аквакультури виявляються вже на самих ранніх етапах цивілізації, але перша, як технічно більш проста, сильно випередила другу. Зараз аквакультура, спираючись на технічний прогрес, починає посилено розвиватися, тому що людство, гостро маючи потребу в сировині, не може ігнорувати можливості різкого розширення його виробництва в гідросфері, коли для цього створилися соціальні, технічні й економічні передумови.

Надто важливо відзначити існування двох принципів ведення аквакультури, які в практиці часто виступають у єдності, складно переплітаючись один з одним. Перший принцип – максимальне використання водойм як господарських угідь, що відтворюють первинну їжу й тому здатних внаслідок екосистемної трансформації останньої служити джерелом біологічної сировини. У цьому випадку аквакультура вдосконалюється за рахунок стимуляції первинного продукування й керування екосистемними процесами в інтересах отримання максимальної продукції з одиниці площі з урахуванням якості одержуваної біологічної сировини. Зокрема, розробляються методи підвищення первинної продукції внесенням мінеральних добрив і способи ведення полікультури риб, компоненти якої можуть утилізувати продукцію різних трофічних рівнів, у першу чергу першого (риби-фітофаги) і потім наступних (детритофаги, зоопланктофаги, зообентофаги). Інший шлях розвитку аквакультури – використання води як середовища при вирощуванні цінних об'єктів за рахунок згодовування їм малоцінних продуктів. У першому випадку відбувається новотвір біологічної сировини, у другому – трансформація одного виду в інший із програшем у кількості й вирашем у якості.

Природно, що генеральний шлях розвитку аквакультури в інтересах забезпечення їжею зростаючого народонаселення лежить у напрямку максимального використання водойм як виробників, а не трансформаторів біологічної сировини. Другий шлях виправданий і перспективний остільки, оскільки в сфері виробництва біологічної сировини виявляються в надлишку його категорії, які не можна використовувати більш раціонально. Як було зазначено вище, обидва розглянутих принципи розвитку аквакультури реалізуються в єдності. Так, при ставковому вирощуванні коропів його продукція забезпечується як природними кормами (природна кормова база водойми), так і за рахунок підгодівлі риб продуктами, що одержуються з інших екосистем. При високій щільності посадки коропа і його інтенсивній годівлі буде переважати трансформація біологічної сировини, у зворотному випадку – новотвір. Прикладом перетворюючої аквакультури може служити басейнове вирощування

товарної риби, коли вона повністю харчується кормом, внесеним ззовні. У випадку басейнового вирощування молоді, яка використовується для посилення природного відтворення цінних об'єктів, маємо справу з особливою формою аквакультури. Випущена в природні водойми молодь, використовуючи їхню кормову базу, із ухилом високою ефективністю перетворюється в біологічну сировину – біологічні ресурси. Так, заводська молодь осетрових, перетворюється в сотні тисяч центнерів найціннішої продукції. Подібно цьому одержують продукцію лососевих за рахунок нагулу заводської молоді в морях, куди вона скачується після випуску в ріки.

В наш час перспективи розвитку аквакультури надзвичайно розширюються у зв'язку зі стрімким зростанням теплової енергетики. Величезна кількість вод, що підігріваються на 8–10°C при охолодженні конденсаторів атомних і теплових електростанцій, через скидні канали надходить у водойми-охолоджувачі. Потік підігрітих вод створює виняткові можливості для інтенсифікації садкового й басейнового ведення аквакультури; водойми-охолоджувачі ухилом перспективні для вирощування теплолюбних риб з високим темпом росту, зокрема рослиноїдних, за рахунок використання природної кормової бази. Водойми-охолоджувачі дають можливість одержувати посадковий матеріал для вирощування риб, які у водоймах даної кліматичної зони через низьку температуру не розмножуються. Стосовно до риб, що розмножується в даній зоні, підігріті води дозволяють одержувати посадковий матеріал у більш ранній термін і відповідно подовжувати час використання в рибгоспах нагульних площ. Створюються передумови впровадження в аквакультуру нових об'єктів із числа теплолюбних форм, що мають цінні товарні властивості (наприклад, осетрова риба веслонос) і високі потенції росту (буффало, тилапія та ін.). У водоймах, що підігріваються, можуть перезимовувати й плідники теплолюбних риб, що не виносять температури, близькі до 0°C.

У вузькому змісті аквакультура розуміється як промислове вирощування гідробіонтів по певній технологічній схемі з контролем над усіма основними ланками процесу. Якщо мова йде про вирощування морських організмів, говорять про *марикультуру*. За аналогією, розведення прісноводних гідробіонтів варто називати *лімнокультурою*. У широкому змісті слова під аквакультурою розуміють господарювання на водоймах з метою підвищення їхньої продуктивності, аналогічне діяльності на суші, пов'язаної з організацією сільськогосподарського виробництва. До приватних форм аквакультури в її широкому розумінні ставляться рибництво в озерах і водосховищах, ставкове рибництво, садкове й басейнове (лоткове) вирощування риб, устричні й мідійні господарства, культивування ракоподібних, водоростей і інших гідробіонтів.

16.4.1 Рибництво в озерах і водосховищах

Озера й водосховища, особливо невеликі, легко піддаються окультуренню як господарські вгіддя зі значним підвищенням рибопродукційного ефекту. Перший етап розвитку озерної аквакультури – заміна малоцінних і тугорослих риб високопродуктивними вселенцями. Наприклад, кормові коефіцієнти в плітки – основного компонента прісноводної іхтіофауни становлять 8,7–28, а маса її двохлітків 5–6 г; у тих же умовах товарно більш цінна пелядь має кормовий коефіцієнт в 1,5–2 рази нижче, її двохлітки досягають 340 г. При цьому плітка й інший масовий компонент природної іхтіофауни невеликих озер – окунь – лише частково харчуються зоопланктоном, що є основним кормом для пеляді, яка харчується і росте як улітку, так і взимку. Отже, повна або часткова заміна тугорослих риб пеляддю дає великий рибогосподарський ефект.

Простіше за все заміна малоцінних риб високопродуктивними вирішується в заморних озерах (вселення потрібних риб після загибелі аборигенів внаслідок нестачі кисню). Однак це дає можливість вирощувати тільки товарних цьоголітків. Для вирощування двохлітків потрібно створення розплідників. Один із прийомів заселення озер цінними рибами – тотальний вилов наявних. У кожному разі для зариблення озер потрібний посадковий матеріал. Він може бути одержаний при перетворенні деяких озер у розплідники. Рибопродуктивність озер різко підвищується при спільному вирощуванні в них декількох видів риб. Наприклад, при вирощуванні пеляді продукція становить 30–40 кг·га⁻¹; полікультура, що складається з пеляді, сига й судака, дає 100–150 кг·га⁻¹. Можна використовувати й більш складні схеми полікультури, що передбачають спільний нагул багатьох не конкуруючих між собою видів риб, у тому числі й рослиноїдних. Удосконалювання озерного рибництва досягається також підгодівлею риб і внесенням мінеральних добрив, що стимулюють первинне продукування.

Для нейтралізації негативних впливів коливань рівня води широко використовуються штучні плавучі нерестовища. Перспективне створення нерестовищ із регульованим рівнем на відокремлених мілководдях. Великий ефект дає збагачення кормової бази цінними акліматизантами. Інший шлях – акліматизація цінних промислових риб. Особливо перспективним було вселення у водосховища півдня України рослиноїдних риб. Вкрай перспективно для розвитку рибного господарства на водосховищах використання мілководних заток для вирощування товарної риби. Продуктивність таких заток і мілководь може досягати 10 ц·га⁻¹.

З різних форм лімноккультури риб найбільше значення має ставкове господарство, садкове й басейнове вирощування. Своєрідним сполученням аква- і агрокультури є розведення риби на рисових полях. У Японії й Індії

за 8 місяців вегетаційного сезону продукція риби на затоплених полях досягає 1,5–2 ц, а в окремих випадках – до 20 ц·га⁻¹. Молодь риби (в основному коропа), що випускається на рисові поля, росте, не вимагаючи додаткового догляду, на природній кормовій базі, не тільки не погіршуючи, але часто навіть підвищуючи врожайність рису за рахунок біологічної меліорації чеків. Якщо врахувати, що для виробництва рису у світі використовується близько 150 млн. га, можна передбачити, які величезні можливості рибництва на рисових полях.

16.4.2 Ставкове рибництво

При цій історично більш ранній і тому детальніше розробленій формі аквакультури риборозведення інтенсифікується за рахунок спорудження штучних водойм і контролем за складом їхтїофауни. Ставки будуються спускними, що дозволяє повністю виловлювати вирощених риби і полегшує догляд за водоймами.

Для товарного вирощування в ставках використовуються численні породи коропа, форель, товстолоби, ікталуруси, тилапії, буффало та ін. Вирощування ведуть у *монокультурі*, коли ставки зариблюють молоддю одного виду, або в *полікультурі* за рахунок спільного вирощування різних риби. У першому випадку технологія вирощування трохи простіше, оскільки орієнтується на забезпечення єдиних параметрів, а при полікультурі необхідно одночасно задовольняти більш-менш різні потреби. З іншого боку, використання полікультури дозволяє різко підвищити рибопродуктивність ставків, оскільки створюється можливість господарської утилізації значно більшого числа трофічних ланок наявної екосистеми. По типу організації розрізняють повносистемні й неповносистемні ставкові господарства. У перших риба вирощується від ікринки до товарної продукції, у других здійснюється тільки частина цього виробничого процесу: або вирощування посадкового матеріалу (риборозплідники), або товарної риби із привізного посадкового матеріалу. По складу вирощуваних риби ставкові господарства розділяються на тепловодні (короп, товстолоб, тилапія та ін.) і холодноводні (райдужна форель та ін.). Залежно від типу ставкового господарства, складу вирощуваних риби і кліматичної зони час, необхідний для одержання товарної продукції, неоднаковий. Так, існують одно-, двох- і трирічні обороти.

У багатьох випадках розвиток інтенсивних форм ставкового рибництва значною мірою стримується дефіцитом кормів, оскільки у своїй більшості вони є тими ж, які використовуються у тваринництві, і до того ж, з більш високим економічним ефектом. Тому перспективніше ставкове рибництво будувати на інших принципах, широко використовуючи вдобрювання водойм і максимальну утилізацію трофічного потенціалу

водойми за рахунок ведення полікультури, що включає в себе рослиноїдних риб. Найбільш розроблена полікультура, що включає коропа (еврифаг) і білого товстолоба (фітопланкто-детритофаг). Іноді до них додають плямистого товстолоба (зоопланктофаг) і білого амура (макрофітофаг). Рослиноїдні риби ще більш теплолюбні, ніж короп, тому полікультура дає гарні результати у відповідних кліматичних зонах. Полікультура найбільше широко ведеться в Індії, Китаї, Японії, у країнах Близького Сходу й Африки. Присутність у ставках рослиноїдних риб не тільки не знижує, але навіть підвищує вихід продукції коропа, тому що їхні фекалії, що містять велику кількість недовикористаної органіки, поліпшують кормову базу ставків. Одним із засобів підвищення ефективності полікультури є використання нових об'єктів, зокрема різних видів буффало, що мають дуже високі потенції росту.

Рибопродуктивність ставків визначається тим, наскільки близькі до оптимальних абіотичні й біотичні параметри створюваних екосистем. З абіотичних чинників найбільш істотні температурний і кисневий, які у відомих межах контролюються конструкцією ставків і організацією їхнього водопостачання. З біотичних факторів найбільше значення має трофічний, включаючи хижаків, паразитів і харчових конкурентів. Поліпшення трофічних умов найбільш ефективно досягається удобренням ставків. Внесення біогенів стимулює первинне продукування, що робить екосистему здатною зв'язувати більшу кількість сонячної енергії й тим самим підвищувати її трофічний потенціал. Внесення органічних добрив являє собою уведення в екосистему вже зв'язаної енергії й у широкому екологічному плані менш перспективно, хоча в багатьох конкретних випадках дає високий господарський ефект.

16.4.3 Садкове й басейнове вирощування прісноводних риб

Сутність садкового вирощування риб у тім, що вони утримуються в невеликих обсягах води при вкрай високій щільності посадки (200–300 екз. \cdot м⁻³, у ставках 0,2–0,3 екз. \cdot м⁻³), що стає можливою завдяки внесенню концентрованих кормів, високої швидкості бігу води, що приносить кисень і виносить всі продукти життєдіяльності. Найбільш часто застосовуються сітчасті плавучі коші, що встановлюються у водоймах, наприклад водосховищах або скидних каналах водойм-охолоджувачів. Вирощують звичайно коропів. Годують їх багато разів на добу, в певний час, що поліпшує використання їжі. Звичайно застосовують висококалорійні, збалансовані по багатьом компонентам гранульовані корми, до яких іноді додаються природні. Вирощування ефективно при температурі води 20–32°C. На водосховищах рекомендується використовувати сітчасті коші (нерестові, малькові, вирощувальні, нагульні), у які корм задається автоматично. Цьоголітки коропа при щільності посадки 100–300 екз. \cdot м⁻³

досягають до осені 25–30 г, двохлітки – 300 г. Особливо ефективно садкове вирощування на базі теплих вод.

Найбільш керованою формою промислового рибництва є басейновий метод. У лотках або інших ємностях (із залізобетону, скла, пластику та ін.) створюється режим, оптимальний для рибоводного процесу по всіх основних показниках. У результаті потенційні можливості росту риб реалізуються найбільш повно. Садкове й басейнове вирощування риб – вища форма товарного рибництва, аналогічна у тваринництві стійловому утриманню. Не затрачаючи енергію на пошук їжі, риби краще використовують її на ріст, а багаторазовість і суворий режим внесення корму забезпечують високу повноту його поїдання. Вирощування вигідно з погляду економії води, особливо при замкнутому обороті, і дозволяє широко утилізувати тепло водойм-охолоджувачів. Найбільш вузьке місце садкового вирощування – потреба у великій кількості коштовних кормів. Останнім часом успішно розробляються й впроваджуються в практику установки для басейнового вирощування риб із замкненим оборотом води. Він дозволяє заощаджувати воду і, що іноді більш важливо, виключає скидання стоків, що забруднюють водойми. Останнє враховують при вирощуванні риб у водоймах-охолоджувачах, небезпека евтрофікації яких дуже велика.

Особлива форма басейнового вирощування склалася в процесі штучного відтворення цінних промислових риб. Наприклад, в наш час відтворення осетрових у Каспійське басейні, що дає близько 90% світового лову цих риб, на 80–90% забезпечується роботою спеціальних заводів. Заводське вирощування молоді коштовних риб для випуску її в ріки зводиться до вилову плідників, одержання від них статевих продуктів, заплідненню ікри та її інкубації. Молодь випускають у водойму відразу ж або після попереднього вирощування до потрібного розміру. Наприклад, при штучному розведенні осетрів і лососевих доцільно випускати в природні водойми підрозлу молодь, бо життєстійкість личинок дуже низка. Молодь вирощують або в спеціальних ставках, що вдобрюються з метою підвищення їх природної кормової бази, або в басейнах, у яких періодично вносять потрібну кількість відповідного корму. Другий спосіб дає можливість більшого контролю над якістю води й годівлею молоді, і тому має кращі показники вирощування. Однак він вимагає організації годівлі молоді, що пов'язане з додатковими витратами. При басейновому вирощуванні молоді деяких риб, наприклад лососевих, можна використовувати штучні корми. Для молоді осетрових потрібні живі кормові організми із числа тих, якими молодь харчується в природних умовах, або іншим, задовольняючим відповідним вимогам. У зв'язку із цим розроблена методика заводського розведення планктонних ракоподібних, личинок хірономід, ґрунтових хробаків еритреусів і деяких інших тварин. Годівля різними кормами забезпечує вирощування морфологічно й

фізіологічно повноцінної, життєстійкої молоді. Планктонних ракоподібних можна розводити методом роздільного й спільного утримання з водоростями. При першому методі, у спеціальних басейнах глибиною близько 1 м створюють потрібний режим і вирощують водорості сценедесмус або хлорелу. В інших басейнах вирощують ракоподібних (звичайно дафній), яким періодично вносять водоростевий корм. При другому методі, басейни або невеликі земляні ставки вдобрюють мінеральними або органічними речовинами й у них вносять культуру дафній з розрахунку 5–10 г на 1 м³ води. Через 8–10 днів додають нову порцію органічного добрива, на 18–21 день роблять тотальний вилов рачків, що розмножилися.

Останнім часом розроблений метод розведення дафній і інших планктонних ракоподібних у сітчастих кошах, що встановлюють у водоймі. Завдяки безперервному видаленню з культури продуктів обміну й надходженню природного корму з водойми вдається довгостроково підтримувати біомасу дафній на рівні до 5–6 кг·м⁻³ і одержувати добову середню продукцію близько 200–300 г·м⁻³. Подібна продукція (200–250 г·м⁻³) виходить при культивуванні коловерток. Личинки хірономід (мотиль) вирощуються у двох цехах. У першому з них утримується матковий рій комарів; 5–10% яйцекладок, що даються ними, іде на поповнення маткового рою, а 95–95% надходить у вирощувальний цех, де личинки, що проклюнулися, вигодовуються до потрібного розміру. В установках для вирощування в 30–40 ярусів розташовуються плоскі кювети із шаром мулу близько 1 см товщини, покритим дуже тонким шаром (до 1 мм) води. Вирощування триває 15–18 днів, після чого мул промивають у спеціальному апараті й відмитих личинок згодовують риbam. Личинок вигодовують дріжджами, які у вигляді порошку розсіюють кожні два – три дні по поверхні мулу.

16.4.4 Марикультура риб

Вирощування морських риб ведеться головним чином для одержання товарної продукції, рідше для посилення природного відтворення цінних видів. Для ведення марикультури використовуються природні й штучні водойми, а також сітчасті коші, розташовані в прибережних водах. Найбільш часто риб розводять у різних прибережних водоймах, що заповнюються під час припливу і обладнаних дамбами для утримання води під час відливу. Іноді такі водойми розташовуються так низько, що не обсихають під час відливу й тому необхідність спорудження дамб відпадає. В інших випадках нестача води забезпечується роботою насосів. Дуже часто марикультура ведеться в затоках і бухтах, відгороджених сітками. Як правило, вирощувальні площі (ємності) зариблюються молоддю, яку виловлюють у морі, рідше – ту, що вирощують в

розплідниках. Харчування риб забезпечується за рахунок природної кормової бази й (або) штучної підгодівлі. Садкова марикультура ґрунтується в основному на внесенні природних або штучних кормів ззовні. Рухливість води (припливи й відливи) забезпечує винос із кошів продуктів обміну й надходження кисню. З морських заток і інших ділянок для марикультури часто використовуються ті, які підігріваються термальними водами силових станцій, що споруджуються на узбережжях. Особливо широко поширена й ефективна марикультура в країнах Південно-Східної Азії. Основні об'єкти марикультури тут є жовтохвіст, ханос, кефалі. В Україні гарні результати отримані при садковому вирощуванні білуги й бестера в Азовському морі.

Вкрай перспективна марикультура риб на природній кормовій базі там, де морська вода досить тепла й багата на біогени, що обумовлюють високий рівень первинного й вторинного продукування. Такі умови найбільш характерні для напівзамкнених прибережних водойм, підданих дії припливів і відливів з більш-менш опрісненою водою. Хоча фізико-хімічні фактори існування тут іноді близькі до стресових (коливання солоності, температури) і тому населення одноманітно, трофічні умови для риб виявляються вкрай сприятливими. У ділянках моря, бідних на біогени, передбачається можливість марикультури за рахунок збагачення поверхневих вод живильними солями шляхом штучного апвелінгу. Велике економічне достоїнство марикультури на природній кормовій базі – можливість створення великих рибогосподарських угідь без істотних капіталовкладень, які необхідні при широкій організації прісноводного ставкового господарства. В наших морях площа мілководь, придатних для створення господарств марикультури, оцінюється в 38–40 тис. км².

16.4.5 Аквакультура безхребетних

В основному вона зводиться до розведення морських молюсків і ракоподібних, причому для цього використовуються прибережні ставки, окремі ділянки моря, різні коші й басейни. З молюсків найбільш часто розводять устриць, мідій, морських гребінців і головоногих. Світова продукція устриць (на 95% тихоокеанська устриця) перевищує 800 тис. т. При найбільш інтенсивних формах вирощування молюсків-плідників утримують у басейнах або проточних лотках і в потрібний час, підвищуючи температуру, викликають розмноження тварин. Личинки, що з'являються, вигодовуються мікрководоростями, які спеціально вирощуються для цього. Після осідання на субстрат молодь (*спат*) переносять у серію лотків, що послідовно збільшуються або відразу у вирощувальні коші. Через рік підрослі устриці розосереджуються й вирощуються далі. Через три роки вони досягають товарного розміру. Звичайно процес спрощують: відродженій у морі молоді дають осісти на ті

або інші субстрати (порожні черепашки, черепицю, пластмасу і т.п.), які потім підвішуються до плотів, встановлених у відповідних ділянках моря. Останні звичайно захищаються різними способами для захисту молоді від поїдання морськими зірками й крабами. Перед продажем устриць поміщують в очисні басейни, де вони, не харчуючись, через кілька днів звільняються від вмісту кишечника. Продукція досягає $90 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$. Особливо висока продукція устриць у зонах випуску підігрітих міських стоків. Наприклад, в Іспанії в таких зонах вона досягає $130 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, оскільки добриво стимулює розвиток фітопланктону – їжі устриць. У нашій країні розроблена система вирощування устриць у Чорному морі в господарствах басейно-морського типу й морських придонних культур. Збір устричної молоді (спату) здійснюється влітку на такі колектори, як порожні раковини (мідій, устриць) і т.п. У вересні колектори переносяться в коші, що встановлюють на зимівлю в спеціальні басейни. Відкріплення молоді здійснюють в друге літо, і вона переміщується для подальшого росту в коші, де до кінця третього літа досягає 60–80 мм.

Мідії (на 85% європейська мідія) вирощуються трьома методами: на палях, на дні й на плаваючих канатах. Молодь в основному збирається в морі, товарний розмір (4–5 см) досягається через 4-5 місяців. По мірі росту особини розосереджуються. Мідії використовують фітопланктон більш економно ніж устриці і дають більшу продукцію – у Таїланді, наприклад, до $180 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ (три врожаї на рік). У нас мідієве господарство успішно розвивається в Керченській протоці й на ПБК.

З ракоподібних розводять, головним чином, солонуватоводних креветок пенеїд і прісноводних гігантських креветок. При заводському розведенні пенеїд яйця, а потім і личинки креветок звичайно одержують від самок, що дозріли й спарилися в морі. Рідше посадковий матеріал одержують від нересту плідників, яких вирощують у басейнах. При культивуванні личинок для забезпечення їхнього харчування домагаються цвітіння водоростей у тенках, додаючи у воду біогени (японський метод), або розводять водорості окремо й вносять їх креветкам відповідно до режиму контрольованої годівлі (американський метод). Через 10 днів з моменту викльову пелагічна молодь переходить до донного способу життя, і до цього часу її пересаджують у басейни більшого розміру. Приблизно через місяць її знову розосереджують і вирощують до промислового розміру, широко застосовуючи штучні корми. Розведення прісноводної креветки у більшості ферм ведеться в ставках. Марікультура ракоподібних найбільш розвинена в країнах Південно-Східної Азії. У деяких місцях Східної Азії креветок вирощують як додатковий об'єкт при культивуванні молочної риби. Крім креветок у невеликій кількості розводяться омари, культивування яких ускладнюється тривалістю циклу розвитку (з моменту спарювання до вилуплення молоді проходить біля двох років) і канібалізмом. Освоюється культивування лангустів і крабів.

16.4.6 Культивування водоростей

Найбільше значення як вирощувані об'єкти мають морські водорості-макрофіти. При розведенні порфіри її зооспори поміщають на порожніх черепашках у басейні з водою, де вони й розвиваються. Восени з'являються пагони «розсади» і їх прикріплюють до сіток, які встановлюють на колах у морських бухтах. Через 70 днів після пророщення порфіри вона використовується промислом. У деяких місцях порфіру розводять на штучних бетонних рифах, що мають форму пірамід. Ламінарій вирощують на бетонних рифах, а також на рослинних канатах, прикріплених якорями до ґрунту. До цих канатів прикріплюються зооспори, які, проростаючи, утворюють розсаду. Остання в умовах Японії росте з кінця листопада до жовтня наступного року, коли відбувається її збір. Канат з розсадою поміщають в 1 м від ґрунту й в 5–10 м від поверхні води. Щорічний збір порфіри досягає в Японії більше половини продукції всієї марикультури. У США розроблений проект ферми для вирощування бурих водоростей. Щільність їх досягає 1 тис. екз.·га⁻¹, урожайність 300–500 т·га⁻¹ сирої біомаси в рік. Значна увага приділяється в різних країнах культивуванню прісноводних мікроводоростей (хлорели та ін.) Їх розводять у наземних установках відкритого або закритого типу, де утримується чиста культура водоростей. Вони забезпечуються мінеральним харчуванням і розріджуються періодичними обловами, що являють собою одночасно й форму зняття продукції. Відкриті установки являють собою басейни або ставки, які заповнюють водою на глибину 20–30 см і періодично удобрюють мінеральними речовинами. Закриті установки мають вигляд плоских прозорих труб або жолобів, вистелених пластмасою й закритих зверху прозорим матеріалом. Продукція водоростей у цих установках становить близько 10 г·м⁻² на добу, або 30 т·га⁻¹ на рік. При вирощуванні полікультури діатомових у ставках, що заливаються морською водою з додаванням очищених побутових стоків (США), щодобове знімання водоростей досягало в сухій вазі 24 г·м⁻² на добу, тобто не поступалося врожаю найбільш продуктивних сільськогосподарських культур.

Неодмінна умова здійснення тривалих польотів людини в космосі – створення систем регенерації повітря, зокрема заснованих на використанні фотосинтезу. У зв'язку із цим розведення одноклітинних водоростей, у першу чергу хлорели, розробляється стосовно до умов космічних кораблів. Водорості культивують у різного роду біологічних реакторах, робота яких може відбуватися по заданій програмі або за принципом самонастроювальної системи. Використання в реакторах дуже щільних суспензій водоростей (до 17 млрд. клітин в 1 мл) забезпечує вихід кисню до 246 л і поглинання CO₂ до 184 л на добу на літр культури; обсяг

суспензії, достатньої для забезпечення дихання однієї людини, може бути доведений до 3 л.

Крім хлорели запропоновано для створення системи життєзабезпечення космонавтів культивування вищих рослин, зокрема ряски й багатокорінника. Оскільки вони плавають на поверхні й обмінюються киснем і вуглекислим газом безпосередньо з атмосферним повітрям, це спрощує роботу реакторів. Складніше справа з використанням продукції рослин як їжі. З одного боку, вона, мабуть, недостатня в якості єдиної, з іншого боку – через деяку розбіжність дихального й асиміляційного коефіцієнтів у системі «космонавт – рослини» існування останньої не може бути стійким. До того ж монокультура практично навряд чи можлива (накопичення метаболітів, поява хижаків і паразитів), занадто нестійка й тому малопридатна для життєзабезпечення космонавтів. Для цього необхідна багатоконпонентна й відповідно більш стійка екосистема.

Питання для самостійного вивчення

1. Загальна характеристика біоресурсів гідросфери.
2. Промисел риби, водоростей та безхребетних.
3. Охорона промислових гідробіонтів та підвищення ефективності їх природного відтворення.
4. Акліматизація гідробіонтів.
5. Аквакультура.

17 МОРЯ І КОНТИНЕНТАЛЬНІ ВОДОЙМИ УКРАЇНИ

Моря й внутрішні (континентальні) водні об'єкти є складними в природному відношенні системами, які істотно впливають на клімат, екологічний стан територій і їхні водні ресурси. До природних водних об'єктів відносяться океани, моря, ріки лимани, озера й болота. До штучно створених – водосховища річкового типу, ставки рибогосподарчого й іншого призначення, водойми-охолоджувачі теплових і атомних електростанцій, канали територіального перерозподілу водного стоку. Кожний тип водних об'єктів характеризується геоморфологічними, гідрологічними, гідрохімічними й біологічними особливостями. У них по-різному протікають процеси формування якості води й біологічної продуктивності.

17.1 Екосистема Чорного моря

Ще в Юрський період мезозойської ери (близько 65 млн. років тому) Атлантичний і Тихий океани були з'єднані між собою величезним морем

Тетис. Його відокремлення від океанів відбулося в середині третинного періоду внаслідок зсувів земної кори. В міоцені (близько 7 – 5 млн. років тому), коли формувався сучасний гірський ланцюг, що охоплює нині Альпи, Балкани, Карпати, Кримські гори і Кавказ, Тетис значно скоротився по розмірах і перетворився на декілька солонуватих (15–20‰) басейнів, один з яких, *Сарматське море*, займав площу від центру сучасної західної Європи на заході до гірської системи Тянь-Шань на сході. Саме з цього моря сформувалися сучасні Чорне, Азовське, Каспійське і Аральське море. З часом, ізольоване від океану Сарматське море розпріснювалося річками, внаслідок чого частина морської фауни відмерла, хоча ще тривалий час в ньому мешкали типово океанічні тварини, зокрема кити, сирени і тюлені, які відмерли лише наприкінці міоцену. На цей період, а також на початок пліоцену (близько 3 – 2 млн. років тому) Сарматське море знову зменшується в розмірах і набуває зв'язок із Атлантичним океаном. Солоність знов зростає до океанічної, з'являються морські види тварин і рослин. Цей басейн отримав назву *Меотичного моря*. В пліоцені (приблизно 2 – 1,5 млн. років тому) зв'язок з океаном знову зникає, а внаслідок значного опріснення до 10–15‰ на місці Меотичного моря утворюється солонувате *Понтичне озеро-море*. Воно охоплювало сучасні Чорне й Азовське і Каспійське море, які з'єднувалися в тому місці, де зараз знаходяться території Півдня Росії. Морські мешканці поступово зникали, поступаючись солонуватоводній флорі і фауні, представники якої зустрічаються і в наш час в Азовському, Каспійському і опріснених ділянках Чорного моря, а також у деяких лиманах. Це так звані «*понтичні релікти*», або «*каспійські релікти*». Наприкінці понтичного періоду, внаслідок підняття земної кори в районі Північного Кавказу, басейн Каспію відокремився від Чорного і Азовського морів. З тих пір ці екосистеми формувалися незалежно, хоча короточасні водні зв'язки між ними іноді виникали. Збудований у 1952 році судноплавний Волго-Донський канал поновив транспортний зв'язок між цими морями. У четвертинному (льодяниковому) періоді межі майбутнього Чорного моря, солоність і видовий склад мешканців змінювалися. Наприкінці пліоцену, менше мільйона років тому, Понтичне озеро-море зменшилося у розмірах і отримало назву Чаудинського озера-моря. Воно також було сильно опріснене (10–15‰), ізольоване від океану і населено фауною понтичного типу. Азовського моря тоді ще не існувало. По завершенні Миндельського обледеніння (близько 500–400 років тому) Чаудинське озеро-море внаслідок заповнення талими водами набуває меж, близьких до сучасного Чорного і Азовського морів і отримує назву Древньоєвксинського басейну (10–15‰), в якому також фауна носила риси понтичної. Приблизно 150–100 тис. років тому, внаслідок утворення Дарданелл знову виникає зв'язок майбутнього Чорного моря із Середземним морем. Утворюється *Карангатське море*, солоність у якому могла досягати 25–30‰. Через

Середземне море із Атлантичного океану почали проникати морські види гідробіонтів. Опрісненими лишилися лимани та гирла річок, де збереглися понтичні релікти. Наприкінці останнього обледеніння, 20–18 тис. років тому на місці Карангатського басейну виникло *Новоевксинське озеро-море*. Зв'язок з океаном на той час був відсутній, а озеро було досить опріснене талими водами (до 5–7‰), що сприяло черговому відмиранню морської флори і фауни і розповсюдженню понтичних реліктів. Приблизно через 10 тис. років почало формуватися сучасне Чорне море. Рівень води в ньому в той час перевищував рівень Середземного моря, що сприяло прориву суші і утворенню Босфору. В той же час пониження земної кори на півночі моря сприяло утворенню в гирлах річок лиманів. З часом рівні води у морях дійшли динамічної рівноваги і почалося осолонення Чорного моря, яке за 1,5–2 тис. років досягло рівня, придатного до існування багатьох середземноморських видів, які в наш час складають чисельну основу його водного населення. Сучасний рівень Чорного моря і зараз дещо перевищує такий у Мармуровому морі, внаслідок чого в Босфорі спостерігаються два протилежні плинні – поверхневий з Чорного моря і нижній – в протилежному напрямку.

Чорне море в наш час – одне із самих глибоководних у світі. Його глибина досягає 2212 м, площа становить 423000 км². Обсяг води – 547000 км³. Це складна екосистема, яку поділяють на зону шельфу, глибоководну частину й берегову зону. Загальна довжина берегової лінії становить 4838,1 км, з яких на Україну припадає 1829,1 км. Північно-західна частина Чорного моря (ПЗЧМ) є складовою територіальних вод України. Тут розташовані гирлові зони Дунаю, Дністра, Дніпра й Південного Бугу. У місцях упадання річок у Чорне море утворилися лимани, причому два з них – Дністровський і Дніпровсько-Бузький – входять у зону активної й досить складної взаємодії річкових і морських вод.

Найбільші по обсягах стоку річки – Дунай (204 км³ на рік) і Дніпро (43–48 км³ на рік). З атмосферними опадами в море протягом року надходить 119–300 км³ прісної води, а з Азовського моря в Чорне через Керченську протоку щорічно надходить 22 – 95 км³ морської води. Через протоку Босфор глибинними течіями в Чорне море виноситься середземноморська вода – 175–312 км³ на рік. Внаслідок надходження великого обсягу річкового стоку вода в Чорному морі опріснюється. Це забезпечує підтримку загальної солоності в його поверхневому шарі на рівні 17–18‰ (в ПЗЧМ до 15‰). На глибині 80–200 м мінералізація досягає 19–20,5‰, а в придонних шарах – 22–22,4‰. Води із солоністю 30‰ спостерігаються лише біля самого виходу із Босфору, на відстані не більше 5–10 км. Для порівняння, в Середземному морі загальна солоність води становить 37–38‰, а у Світовому океані – близько 35‰.

З огляду на великі глибини й процеси, що відбуваються в різних шарах Чорного моря, можна стверджувати, що його газовий режим має

визначальне значення для життєдіяльності гідробіонтів і формування якості води. Глибина насичення води киснем має сезонні коливання й залежить від багатьох факторів, у тому числі – від відстані від берега й надходження прісноводного стоку, від вулканічних процесів, що протікають у земній корі під товщею моря. Із всієї маси чорноморської води лише 13% має достатню концентрацію кисню, і саме в ній переважно живуть аеробні гідробіонти. Більша частина товщі морської води (87%) непридатна для існування більшості гідробіонтів внаслідок насичення сірководнем.

У воді Чорного моря живуть віруси, бактерії, водорості, гриби, квіткові рослини, безхребетні тварини, риби й ссавці. За оцінками біологічного різноманіття флори й фауни, в Чорному морі зареєстровано понад 4400 видів і внутрішньовидових таксонів гідробіонтів. Серед них налічується 25 родів бактерій, кількість видів грибів становить більш 175, планктонних водоростей – близько 500, планктонних безхребетних – приблизно 1100, водоростей у мікрофітобентосі – близько 350, водоростей у макрофітобентосі – близько 260, вищих водяних рослин – біля 160, безхребетних у мейобентосі – близько 500, безхребетних у макрозообентосі – 875, риб – 154, морських ссавців – 4. Зареєстровано також понад 260 видів паразитів морських і прісноводних організмів. Щорічна продуктивність рослин кисневого шару Чорного моря (до глибини 100–200 м) становить близько 2 млрд. т, або $48 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ морської поверхні. Біомаса літнього планктону становить, у середньому, в північно-західній частині моря $400\text{--}800 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$.

Найбільш продуктивні зони охоплюють приблизно 15% всієї акваторії моря. Це, насамперед, північно-західна частина Чорного моря (ПЗЧМ), прибосфорський район, північно-східна частина біля Керченської протоки. Тут виробляється близько третини всієї сумарної первинної продукції планктонних і бентосних рослин Чорного моря. У північно-західній частині моря фітопланктону завжди більш, ніж у центральній акваторії моря, берегів Криму й Кавказу. В літній сезон в зоні впливу виносу біогенних елементів з Дунаю в морській воді налічується до $1\text{--}2$ млн. кл.·дм⁻³ планктонних водоростей, а в прибережних водах Криму їхня середня кількість не перевищує 100 тис. кл.·дм⁻³. Іноді цей показник падає до 5 тис. кл.·дм⁻³. Така ж закономірність характерна й для донних макрофітів. З них особливої уваги заслуговує червона водорість філофора, з якої добувають агар. До 95 % чорноморських запасів цієї водорості виростає саме в ПЗЧМ в зоні впливу стоку Дунаю.

Вперше великі масиви водорості філофори відкрив в 1908 р. відомий гідробіолог, завідувач Севастопольською біологічною станцією С. А. Зернов. Фітомаса філофори в полі Зернова становила в 60-і рр. $1\text{--}10 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$. Його площа в ті роки досягала $11\,000 \text{ км}^2$, а загальна фітомаса оцінювалася в $7\text{--}10$ млн. т. Забруднення ПЗЧМ стоками з рисових полів Причорномор'я,

що містили залишки гербіцидів, призвело до поступового зменшення площ заростей, які на початку 90-х рр. скоротилися до 500 км² при загальній фітомасі 300–500 тис. т. Зокрема, філофорне поле Зернова втратило промислове значення, видобуток філофори повністю заборонений. В останні роки заготівля філофори перенесена на мале філофорне поле, розташоване в східній частині Каркінітської затоки.

Завдяки багатій кормовій базі ПЗЧМ найбільш продуктивна. Її біопродуктивність на третину пов'язана з виносом біогенних речовин зі стоком Дунаю. Біомаса зоопланктону в північно-західній частині Чорного моря становить 500–2000 мг·м⁻³, а у відкритій частині – в середньому 25–100 (максимальна 300) мг·м⁻³.

Основні організми бентосу – це мідії, рапани, креветки, краби. Інші безхребетні менш поширені. У середньому в шельфовій зоні біомаса бентосу дорівнює 20–100 г·м⁻². Тут виявляються скупчення окремих видів бентонтів, де їхня чисельність і біомаса значно перевищують середні показники. Так, зареєстровані біоценози мідій, де їхня біомаса досягала 10–15 кг·м⁻², а біомаса молюска мії – до 20 кг·м⁻².

Крім аборигенних видів безхребетних, у Чорне море разом з баластними водами, обростаннями морських суден і придонних течій через Босфор проникають мігранти – гідробіоти з інших морів. Завдяки цим акліматизантам видовий склад безхребетних збагатився такими молюсками, як рапана, мія, анадара, а також блакитним крабом і багатьма іншими.

В останні роки в Чорне море проникнув і дуже швидко поширився гребневик мнеміопсис Лейді – медузоподібна тварина. Це – хижак, що поїдає не тільки зоопланктон, але й пелагічну ікру й личинок риб. Його поява була вперше зареєстрована в 1988 р., а вже через рік його біомаса досягла 800 млн. т. Масове розмноження мнеміопсису призвело до підриву кормової бази риб, особливо хамси й шпроту. Біомаса кормового зоопланктону зменшилася в 3 рази. В 1989 р. відзначався найбільший спалах чисельності цього хижака. Його біомаса досягала в цілому по морю 1,5 кг·м⁻² у шарі води до глибини 20 м. У ПЗЧМ вона становила 5 кг·м⁻². В наступні роки біомаса гребневіка знизилася. Так, в 1991 р. вона скоротилася майже в 5 разів у порівнянні з 1990 р. і в 3,5 рази – з 1989 р. В 1997 р. у планктоні Чорного моря були виявлені нові «вселенці» – гребневики з роду берое: морський огірок і морський огірок овальний, що швидко поширилися по всьому Чорному морю, переважно в прибережній зоні. Вони харчуються мнеміопсисом (заковтують його), тому з появою таких суперхижаків чисельність мнеміопсису значно знижується, що позитивно позначається на кормовій базі риб. До появи мнеміопсису надзвичайно висока чисельність і біомаса були характерні для медузи аурелії, що практично зайняла нішу риб-планктофагів у пелагічній частині Чорного моря. У 80-і рр. біомаса аурелії у відкритих водах становила в

середньому від 0,6 до 1 кг·м⁻², а в цілому по морю – від 300 до 500 млн. т. Протягом доби аурелія виїдає близько 5–7% біомаси мезопланктону, що є важливим кормовим об'єктом хамси, шпроту й інших риб. Із вселенням у Чорне море гребневика, що є більш агресивним хижаком і харчується тими ж організмами, що й аурелія, біомаса останньої почала різко знижуватися.

Серед небезпечних вселенців з інших морів і океанів, що випадково потрапили в Чорне море й досить швидко розмножилися, варто назвати великого двостулкового молюска мію піщану, аборигена Атлантичного океану. Масовий розвиток мії призвів до скорочення чисельності такого важливого компонента кормової бази мальків і молоді донних риб, як дрібний молюск лентідій. А це, у свою чергу, негативно втечіло на відтворення бичків, калканів, глоси, султанки й інших видів риб. Протягом останніх 15–20 років поблизу Керченської протоки зареєстрована поява блакитного краба, а на північно-західному шельфі – молюска доридели, що живе переважно в Атлантичному океані біля берегів США й Канади. Стійким до дефіциту кисню виявився двостулковий молюск анадара, що з'явився в 1984 р. у шельфовій зоні української ділянки ПЗЧМ. Серед інших вселенців заслуговує на увагу водорість десмарестія, основним місцем перебування якої є холодні північні моря Європи. У Чорному морі вона найбільш інтенсивно розвивається в зимові місяці.

У Чорному морі живуть дельфіни, що поїдають дуже велику кількість риби. До 1940 р. у Чорному морі налічувалося 2–2,5 млн. дельфінів, зустрічалися зграї чисельністю до 5–6 тис. особин. До 1966 р. їхня чисельність знизилася до 500 тис. Промисловий вилов дельфінів в 1966 р. був заборонений, але падіння їхньої чисельності тривало, і в 80-х рр. вона не перевищувала 100 тис. особин. Серед дельфінів, що ще залишилися в Чорному морі, багато хворих тварин, що є наслідком токсичного забруднення його вод.

Основними промисловими видами риб Чорного моря є катран, мерланг, калкан, осетер, хамса, шпрот, ставрида. В 30–40-і рр. через Босфор у Чорне море заходили косяки хамси, сардини, ставриди. Тут з'являлися пеламіда, тунець, скумбрія, що навіть розмножувалися в Чорному морі.

До 1940 р. у Чорному морі добували 860 тис. ц. риби. Структура уловів була наступною: хамса й шпрот – 38%, тарань, лящ, сазан – 11%, кефаль – 6%, бички – 5%, лиманно-річкові риби – 38%, прибережні риби – 45%, риби відкритої частини моря – 14%. В останні роки різко знизилася улови осетрових, оселедців, камбали-калкана. Втратили промислове значення пеламіда, луфар, велика ставрида, кефаль.

17.2 Екосистема Азовського моря

Азовське море – одне з найменших по розмірах і в той же час одне з

найбільш продуктивних морів у системі Світового океану. Його площа – 39,1 тис. км², довжина берегової лінії становить 2686 км. Більш половини її проходить по території України. Глибина Азовського моря невелика: у середньому 7,4 м. Зона із глибинами 10–13 м становить половину його площі, до 45% займають ділянки із глибинами 5–10 м, а в прибережній смузі (близько 7% акваторії моря) значні площі доводяться на мілководдя із глибиною не більш 5 м. Загальний обсяг води Азовського моря становить 290 км³.

Формування водного балансу Азовського моря визначається, з одного боку, надходженням води за рахунок материкового стоку, опадів і чорноморської води, що проникає через Керченську протоку, а з іншого боку – відтоком азовської води в Чорне море, випаром і вибиранням води підприємствами на технічні потреби. Після введення в експлуатацію Цимлянського гідровузла на р. Дон (1953 р.), Федорівського (1970 р.) і Краснодарського (1973 р.) водосховищ на р. Кубань різко зменшилося надходження прісної води з річковим стоком і зросла частка чорноморської води в загальному водному балансі Азовського моря.

Створення водосховищ на великих річках Азовського басейну (водозбірна площа близько 618 тис. км²) супроводжувалося розширенням площ зрошуваних земель, що також призвело до значного збільшення безповоротного відбору води. Зарегулювання рік Дону й Кубані різко змінило сезонну динаміку їхнього водного стоку. До зарегулювання щорічно відбувалися весняні паводки, на які доводилося 70–80 % річного стоку, ріки розливалися, внаслідок чого збільшувалися площі нерестовищ напівпрохідних видів риби. Після зарегулювання річковий стік став більш рівномірним, припинилися весняні повені й скоротилися площі нерестовищ. У повноводні роки до зарегулювання Дону й Кубані в Азовському морі спостерігалось опріснення води на значних площах його акваторії. Наприклад, при обсязі стоку р. Дон в 27 км³ солоність води в Таганрозькій затоці падала до 4 г·дм⁻³. Після зарегулювання річок мінералізація води зросла не тільки в море, але й у Таганрозькій затоці, що негативно втечіло на його рибопродуктивність.

Рослинний світ Азовського моря представлений вищими водними рослинами й водоростями: діатомовими, зеленими, синьо-зеленими, дінофітовими, червоними, бурими, харовими й іншими. Загальна біомаса водоростей оцінюється в середньому в 1,2–1,5 млн. т. Після зарегулювання стоку річок домінують зелені й синьо-зелені мікрводорості, у той же час спостерігається весняне «цвітіння» води діатомовими й дінофітовими. Для північної прибережної зони (Обіточна коса, Арабатська стрілка) характерними є 13 видів макрофітів. Ближче до Керченської протоки збільшується видове різноманіття, як квіткових рослин, так і водоростей. До найпоширеніших видів варто віднести зелену нитчасту водорість кладофору і червоні водорості полісифонію і цераміум. Ближче до берега

ростуть зелені водорості роду ентероморфа. Особливої уваги заслуговує галофільна зелена водорість дюналіела, що масово розвивається в Сиваші. Ця водорість є одним з найцінніших джерел β -каротину (провітаміну А). В Україні розроблена біотехнологія його виробництва з дюналіели. Для прибережних зон характерні угруповання квіткових водяних рослин, зокрема види роду камка: камка морська і камка маленька.

Видовий склад безхребетних Азовського моря трохи відрізняється в різних його зонах. Так, у прибережних ділянках поширені великі колонії бокоплава азовського з ракоподібних. На піщаних плесах біля самої води, де збирається велика кількість детриту, їх чисельність досягає десятків тисяч особин, а біомаса – 500–600 г·м⁻². З інших ракоподібних тут зустрічається ідотея. Біомаса ракоподібних у прибережних ділянках моря надзвичайно висока, тому що ця зона недоступна для риб.

У заростях камок, рупій і рдестів поширені креветки: трав'яна і звичайна, а також краб брахінотус, розмір якого не перевищує 2 см. До мешканців дна неглибоких ділянок моря належить рак-кріт упогебія. До існування в умовах високомінералізованих вод Сиваша пристосувався зяброногий рачок артемія, життєвий цикл якого проходить у ропі зі вмістом солей 150–200 г·дм⁻³. Завдяки специфічним умовам існування він фактично не має конкурентів, тому його чисельність досягає десятків тисяч особин на 1 м³. Артемія широко використовується як сухий або живий корм для риб. Особливо корисні личинкові стадії (науплії) для годівлі риб на ранніх етапах розвитку. У солоних водах Сивашу живуть також личинки комара хірономуса соляного і мухи-ефідри.

До умов життя в пелагіалі пристосувалося майже 50 видів безхребетних. У товщі води можна виявити личинок молюсків, хробаків-поліхет, ввусоногих раків. Основними представниками зоопланктону пелагіалі є веслоногі рачки, коловертки, личинки раків-балянусів. З наближенням весни в товщі води особливо зростає чисельність коловерток роду сінхета і інфузорій тінтинід. З потеплінням води в перші літні місяці значно збільшується біомаса веслоногих ракоподібних акарції Клауса, а ближче до серпня – акарції латисетоза і центропагесу чорноморського.

Після зарегулювання річкових систем, що призвело до підвищення загальної солоності води в Азовському морі, у його водах з'явилися дуже небезпечні вселенці, що поїдають зоопланктон. Так, у період 1969–1970 рр. відбувся масовий розвиток медузи вухастої і медузи корнероту. Вони поширилися по всій акваторії моря. Медузи з'явилися навіть у Таганрозькій затоці й поблизу дельти р. Дон.

Серед бентосних організмів Азовського моря налічується більш 110 видів безхребетних, з яких 30 видів відіграють основну роль у формуванні їхньої загальної біомаси. Серед донної фауни поширені молюски абра, мітилястер, лентідій і серцевидка. Черевоні молюски представлені гідробією. Біомаса молюсків становить від 70 до 75% загальної біомаси

зообентосу. Значно менше (15%) доводиться на частку ракоподібних (бокоплав, мізиди, кумові й вусоногі раки-балянуси) і хробаків-поліхет (5%).

Іхтіофауна Азовського моря представлена напівпрохідними, прохідними й морськими видами. До напівпрохідних відносяться, головним чином, риби Таганрозької затоки (лящ, судак, тарань). Із прохідних найбільш промислове значення мають оселедець (мігрант із Чорного моря) і осетрові, а з останніх – азово-чорноморський осетер, що харчується моллюсками, ракоподібними й рибами. Цей підвид російського осетра живе, окрім Азовського, також у Чорному й Каспійським морях. На нерест він йде в річки. Після зарегулювання Дону й Кубані були різко підірвані природні відтворні можливості цих риб. У басейні Азовського й Чорного морів поширена також севрюга. Цей вид є цінним об'єктом промислу й штучного розведення. Серед риб відкритих частин моря найбільш масовими видами є тюлька, хамса і атерина. Тюлька постійно живе в Азовському морі, а хамса й атерина зимують у Чорному морі, а навесні йдуть в Азовське через Керченську протоку для розмноження й нагулу. Чорноморсько-азовський оселедець, відомий як керченський, також зимує в Чорному морі, а в Азовське заходить у березні-квітні, ідучи на нерест у р. Дон. З вересня по грудень ці риби повертаються в Чорне море, де й зимують. З донних риб добре відомі бички, яких в Азовському морі налічується 10 видів. Серед них промислове значення мають бичок-кругляк, бичок-трав'яник, бичок-пісочник і деякі інші.

Після зарегулювання річок Дону й Кубані відбулися значні зміни в рибопродуктивності Азовського моря. До 1950 р. кубанські лимани були основними нерестово-вирощувальними водоймами для судака й тарані як напівпрохідних риб. У них виловлювали до 95% тарані, 70% судака й 40% сазана від їхнього загального вилову в морі. Після 1980 р. внаслідок гідротехнічного будівництва на цих річках продуктивність прісноводних риб різко знизилася. До будівництва гідропоруд на р. Дон і Кубань Азовське море було одним із самих продуктивних у світі. Це визначалося його невеликими глибинами, гарним прогріванням і освітленням всієї товщі води. Внаслідок цього інтенсивно утворювалася велика кількість первинної продукції органічних речовин, масовий розвиток здобували кормові безхребетні, створювалися сприятливі умови для розвитку й нагулу молоді риб. Після зарегулювання Дону й створення Цимлянської греблі різко скоротилася ділянка ріки, придатна для нересту осетрових і інших риб. Це негативно втеїло на розвиток ікри, личинок і мальків таких прохідних риб, як осетер, шемая, рибець, дуже чутливих до солоності води. У зв'язку зі зменшенням площ нерестовищ і наближенням їх до усть річок (що обумовлено гідротехнічним будівництвом) личинки осетрових і інших риб швидше зносяться в дельту ріки, де багато їх гине в більш солоній воді. Негативно впливає на природне відтворення осетрових

риб також недосяжність гірських перекатів на р. Дон, де переважно відбувався їхній нерест на гальковому дні. Хоча при будівництві гребель і створені рибоходи, але їхня ефективність дуже низька. Зростання солоності води в Азовському морі внаслідок значного вилучення річкового стоку призвело до переохолодження в зимовий період досить чутливих до зниження температури води осетрових риб. Як відомо, температура солоної води може опускатися нижче 0°C и при цьому на поверхні моря не завжди утворюється захисний крижаний покрив. Внаслідок впливу комплексу несприятливих екологічних факторів, основною причиною виникнення яких є надходження забруднень, зарегулювання річкового стоку, відбирання значних обсягів прісних вод і відповідне підвищення загальної солоності води в морі, різко скоротилася рибопродуктивність осетрових і інших видів риб. Ще в недалекому минулому улови цінних видів риб становили 300 тис. т на рік. При цьому до складу іхтіофауни входило 114 видів, у тому числі 42 представника прісноводного комплексу, 25 видів – понто-каспійських реліктів і 47 – атлантично-середземноморських мігрантів. В 80-х рр. вилов риби знизився до 60–120 тис. т, а переважали в уловах малоцінні види – хамса й тюлька. Продовжує скорочуватися чисельність і біомаса цінних прохідних і напівпрохідних видів риб. Протягом 1980–1993 р. вилов риби знизився в середньому зі 100 тис. т до 21 тис. т на рік. Таке падіння було зумовлено підривом рибних запасів, пов'язаним, зокрема, з поширенням мнеміопсису Лейді, що інтенсивно виїдав кормову базу (зоопланктон), ікру й личинок пелагічних видів риб. У наступні роки рибопродуктивність поступово зростала, що було пов'язане зі зменшенням чисельності мнеміопсису й нарощуванням біомаси далекосхідного «вселенця» (акліматизанта) піленгаса. Його вилов у 1999-2000 рр. перевищив улови масових видів риб – тюльки й хамси. Рибний промисел в Азовському морі зараз базується в основному на видобутку дрібних пелагічних риб (шпрот, хамса, тюлька) і риб придонного комплексу (піленгас, бички, камбала).

17.3 Екосистеми причорноморських лиманів

17.3.1 Екосистеми відкритих лиманів

Заповнені морською водою прируслові частини рівнинних річкових долин, у які надходять річкові води і які мають форму витягнутої затоки з невисокими берегами, відносяться до водойм лиманного типу. Вони утворюються внаслідок незначного зниження прибережної ділянки суши. Лимани діляться на *відкриті* й *закриті*. Відкриті з'єднуються з морем. Закриті відділені від нього пересипками або штучно створеними греблями.

Відкритими причорноморськими лиманами є Дніпровсько-Бузький, Дністровський і Березанський. Для них характерна значна мінливість

фізико-хімічних умов водного середовища, пов'язана з нестабільністю гідрологічного режиму, загальної солоності й іонного складу води. Внаслідок взаємодії річкового стоку й надходження морської води, змінно-нагінних явищ, атмосферних опадів і випаровування води екологічні умови в лиманах можуть істотно змінюватися за короткий час. При сильних вітрах з боку моря в лиман може надходити велика кількість солоної води, і тоді зростає загальна мінералізація. Навпаки, при напрямку вітру від берега в більшій частині акваторії переважають прісні або слабкосолоні води. У зв'язку із цим визначальним у функціонуванні водних екосистем відкритих лиманів є водообмін з морем і річковий стік. Оскільки морська вода у відкритих лиманах змішана із прісною водою материкового стоку, угруповання гідробіонтів являють собою об'єднання видів, що надходять сюди з моря й з річковим стоком. Адаптація гідробіонтів до таких умов середовища залежить від їх осморегуляторних можливостей виживати як у солоних, так і в прісних водах. Тому серед представників флори й фауни лиманів переважають еврибіонтні організми. Їхнє видове різноманіття досить обмежене, хоча відкриті лимани в цілому є високопродуктивними водоймами. Це пов'язане з тим, що у відкритих лиманах більш високий рівень біогенних і органічних речовин, що надходять із річковим стоком і морською водою. Крім того, під час нагону морської води в екосистему лиманів вноситься додаткова енергія. Все це створює передумови для високої біологічної продуктивності таких екосистем.

На стику прісних і солоних вод виявляється так званий *крайовий ефект біопродуктивності*, що характеризується зростанням різноманіття й чисельності видів у перехідній зоні (екотони), де екологічні умови більш різноманітні. Відповідно умовам середовища у відкритих лиманах розвиваються три групи гідробіонтів: прісноводні, морські й ендемічні. У зв'язку з особливостями коливань абіотичних факторів середовища екосистеми відкритих лиманів постійно перебувають у стані динамічної рівноваги. Такий режим позитивно впливає на формування біопродуктивності. Внаслідок надходження морських і річкових вод у відкритих лиманах більш висока амплітуда коливань рівня води і її загальний водообмін. Завдяки цьому лимани добре промиваються, а в процесах самоочищення більш ефективно функціонують зарості вищих водних рослин, що інтенсивно розвиваються в прибережних зонах.

Дніпровсько-бузький лиман – найбільший у Причорномор'ї. Його функціонування залежить від гідрологічного режиму низов'я Дніпра, надходження прісних вод з Південного Бугу й проникнення солоних морських вод із Чорного моря. Низов'я Дніпра й лиман – це два різнотипних у морфофункціональному відношенні ділянки Дніпровсько-Бузької гирлової області. Низов'я Дніпра включає розвинену дельту, численні заплавні водойми, устя рік Інгулець і Південний Буг. Загальна площа цієї області 492 км², а протяжність від греблі Каховської ГЕС у

напрямку до моря – 132 км. Власно лиман займає площу 962 км² і має довжину 63 км. Він включає два відроги – Дніпровський (55 км) і Бузький (47 км). Лиман відділений від Чорного моря Кінбурнською косою, а водообмін з морем здійснюється через Кінбурнську протоку (шириною близько 4 км і глибиною 3,5–5 м). Через лиман проходять два судноплавних канали: глибиною 10 м – у напрямку м. Миколаєва й 8 м – до м. Херсона.

Екосистема лиману характеризується добре розвиненою *вищою водною рослинністю*, що утворює унікальні ландшафти. Усього налічується 26 видів вищих водяних рослин, серед яких переважають очерет, куга озерна, рогоз вузьколистий. На них доводиться до 20% заростей. У лимані добре розвинена занурена рослинність, що займає до 30% загальної площі заростей. Особливістю поширення вищої водної рослинності в Дніпровсько-Бузькому лимані є поступове зменшення її видового різноманіття й біомаси в напрямку до моря з підвищенням мінералізації води. Так, у порівнянні зі східною частиною лиману, розташованою ближче до Дніпра, у його західній частині кількість видів скорочується з 26 до 7, а в приморській зоні значні площі мілководь майже повністю позбавлені вищої водної рослинності. Зустрічаються лише невеликі куртини й поодинокі рослини рдесту гребінчастого, рупії спіральної, занихелії великої і зостери морської.

Вища водна рослинність у лиманах грає надзвичайно важливу роль біофільтра, що затримує й акумулює забруднюючі речовини, які надходять із площі водозбору. Крім того, вона утилізує біогенні й органічні речовини, вносячи істотний внесок у процеси самоочищення водойм. Формування фітопланктону і його розподіл у різних зонах лиману відбувається під впливом зміни солоності води. У планктоні Дніпровсько-Бузького лиману виявлено близько 750 видів водоростей, серед яких зелені (263 види), діатомові (229), синьо-зелені (111), дінофітові (50), криптофітові (7), евгленові (55), жовто-зелені (14). Діатомові водорості представлені переважно (72%) морськими й солонуватоводно-морськими видами. Серед дінофітових водоростей такі види становлять близько 86%. У той же час зелені й синьо-зелені представлені в основному (84%) прісноводними формами. Значне видове різноманіття морських форм фітопланктону в лимані пов'язане із проникненням планктонних видів з морською водою під час її нагону з ПЗЧМ. У фітомікробентосі Дніпровсько-Бузького лиману виявлено понад 600 видів водоростей (синьо-зелені, дінофітові, криптофітові, евгленові, зелені, золотисті, жовто-зелені, діатомові, бурі, червоні). Найбільше їхнє різноманіття (понад 400 видів) виявляється в східній частині. У центральній частині лиману воно зменшується (близько 300), а в західних, розташованих ближче до моря, ще більше знижується (менше 200 видів). Серед них домінують галофільні, морські й солонуватоводні форми.

Зоопланктон найбільш багатий у центральній частині, він збіднюється в напрямку до моря. Так, у центральних частинах лиману налічується близько 108 таксонів, серед яких прісноводні й солонуватоводні види становлять 72%, евригалінні – 22%, а морські – 6%. Серед них 25 видів коловерток, 21 – веслоногих, 13 – гіллястовусих рачків. У розташовані ближче до моря частинах лиману зоопланктон значно бідніше, а його чисельність і біомаса невисокі. Переважають евригалінні й морські види, серед яких до 10 видів коловерток, 13 – веслоногих, 1 – гіллястовусих ракоподібних і 4 види інших безхребетних. Поряд зі зміною видового різноманіття спостерігається тенденція до зростання чисельності й біомаси зоопланктону по мірі віддалення від зони впливу морських вод.

Макрозообентос у лимані представлений також морськими, солонуватоводними й прісноводними видами. Серед них переважають прісноводні (39,4%) і солонуватоводні (40,7%) форми, а морських – усього 19,9%. У цілому в лимані налічується близько 240 бентосних видів, у тому числі: олігохет – 72, молюсків – 50, амфіпод – 30, поліхет – 13, кумових – 11, мізид – 10. Прісноводні види в основному зосереджені в центральній і східній частинах лиману, а солонуватоводні й морські – у західній. Варто підкреслити, що зі зменшенням річкового стоку помітно зростає надходження в лиман солоних морських вод, а разом із цим зменшується видове різноманіття прісноводних бентосних організмів.

Іхтіофауна лиману включає 81 вид риб – постійних і тимчасових мешканців, що заходять із Чорного моря. Переважають прісноводні види (39), серед яких – основні представники іхтіофауни низов'я Дніпра й Південного Бугу. Морських і солонуватоводних риб відповідно 17 і 12 видів. Крім того, відомо 8 видів різноводних риб і 5 – прохідних. Особливістю іхтіофауни Дніпровсько-Бузького лиману є те, що морські риби заходять у нього тільки влітку для нагулу. Збереження рівноважного стану екосистеми Дніпровсько-Бузького лиману можливо лише за умови попусків води з Каховського водосховища.

Другим за величиною в ПЗЧМ є Дністровський лиман. Його площа – близько 360 км², і разом з дельтою Дністра він утворює єдину екосистему, відділену від моря піщаною Кароліно-Бугазькою косою. Водобмін з морем здійснюється через досить глибоку (8–10 м) і широку (280 м) протоку – Цареградське гирло. За винятком його, на більшій частині акваторії лиману глибина не перевищує 2,0 м. Тому від Цареградського гирла до м. Білгород-Дністровський створений судноплавний канал глибиною 6–8 м. По морфометричним і гідрологічним характеристикам лиман умовно ділиться на три частини: північно-західну, розташовану ближче до гирла Дністра, середню й приморську південну. Північно-західна частина лиману більш мілководна, у ній акумулюється найбільша кількість твердих речовин стоку. Значна її площа вкрита заростями вищих водяних рослин. Через невелику глибину донні відклади під час вітрового

хвилеутворення легко змулюються, що й визначає високу каламутність води. Для водного режиму лиману характерні періодичні нагони й згони морських і прісних вод. Від взаємодії прісних і солоних чорноморських вод залежить мінералізація. Середня мінералізація води в північно-західній частині становить $0,57 \text{ г} \cdot \text{дм}^{-3}$, у центральній – $1,10$, а в приморській – $3,32 \text{ г} \cdot \text{дм}^{-3}$. Під час нагону морської води мінералізація може зростати на більшій частині акваторії. У період весняних повеней або паводків, коли зростає надходження прісних вод у низов'я Дністра, лиман у значній мірі опріснюється. Залежно від переваги прісних дністровських або солоних чорноморських вод змінюється не тільки мінералізація, але й іонний склад вод – від гідрокарбонатно-кальцієвого (перевага річкового стоку) до сульфатно-магнієвого й хлоридно-натрієвого класу.

Особливості гідрохімічного режиму лиману обумовлюють і поширення різних екологічних груп гідробіонтів. У складі фітопланктону налічується понад 300 видів і підвидів водоростей, у тому числі діатомові, зелені, синьо-зелені, жовто-зелені, золотисті, дінофітові й евгленові. Найбільшим видовим різноманіттям відрізняються діатомові водорості. Друге місце займають зелені водорості. Розвиток синьо-зелених водоростей у лимані обмежується високою каламутністю води.

У складі зоопланктону переважають ракоподібні, зокрема веслоногі рачки. Найбільш багатий у таксономічному відношенні зоопланктон північно-західної частини лиману, де мінералізація води найменша. Його середня біомаса становить близько $30 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$. Для середньої частини характерна перевага евригалінних форм. У більш солоній південній частині домінують веслоногі ракоподібні. Під час весняного паводка, коли вода південної частини лиману розпріснюється, відзначається значний розвиток прісноводних і солонуватоводних форм веслоногих і коловерток. При зменшенні прісноводного стоку в літню межень, коли зростає мінералізація води, здебільшого розвиваються солонуватоводні й морські форми коловерток, гіллястовусих і веслоногих. Значно збільшується чисельність і біомаса личинок морських хробаків поліхет, молюсків і ввусоногих раків.

У Дністровському лимані досить різноманітний і багатий у кількісному відношенні зообентос. У його складі – понад 75 видів донних безхребетних, серед яких переважають ракоподібні (гамариди, кумові, корофіїди, мізиди, вусоногі, десятиногі раки), значна кількість олігохет, нематод і хірономід. Основну біомасу бентосу утворюють молюски, олігохети й личинки хірономід. У більш солоній приморській частині переважають поліхети, вусоногі морські раки балянуси й креветки.

Природні умови Дністровського лиману сприятливі для розвитку багатой іхтіофауни. Великі площі нерестовищ, наявність значної біомаси планктонних і бентосних кормових організмів обумовлюють високу рибопродуктивність його екосистеми. Так, потенційна

рибопродуктивність, розрахована по біомасі кормових організмів найбільш опрісненої північно-західної частини лиману, оцінюється для риб-зоопланктофагів в $60 \text{ кг}\cdot\text{га}^{-1}$. Для риб-моллюскоїдів вона ще більше – $360 \text{ кг}\cdot\text{га}^{-1}$. Після зарегулювання Дністра й зменшення прісноводного стоку, а також площ нерестовищ, реальна рибопродуктивність не перевищує $23 \text{ кг}\cdot\text{га}^{-1}$.

У складі іхтіофауни низов'я Дністра й Дністровського лиману відомо близько 85 видів риб. Серед них переважають прісноводні форми, у тому числі такі об'єкти промислового рибальства, як лящ, сазан, судак, срібний карась, чехоня, тараня, густера, щука. У низов'я Дністра заходить на нерест чорноморсько-азовський оселедець. Сюди вселені далекосхідні рослиноїдні риби (білий і строкатий товстолоби, білий амур), смугастий американський окунь.

Березанський лиман має площу близько 60 км^2 , глибину 3,2 м (найбільша глибина – 15 м). Мінералізація води в цьому лимані трохи підвищена (в середньому 8,3‰) внаслідок його відкритого зв'язку із Чорним морем і невеликим прісноводним стоком річки Березань. Фауна лиману відрізняється значним видовим різноманіттям евригалінних, солонуватоводних і морських організмів, серед яких зустрічаються реліктові каспійські види. У складі іхтіофауни налічується 31 вид риб, у тому числі такі промислово цінні, як судак, сазан, срібний карась, лящ, тараня, окунь.

17.3.2 Екосистеми закритих лиманів

У тих випадках, коли стік ріки в лиман знижується або припиняється внаслідок пересихання, замулення або зміни напрямку течії, нижня частина долини відкритого лиману, що мала зв'язок з морем, поступово перекривається пересипом, втрачається зв'язок з морем, і лиман стає закритим. До цього типу належать Хаджибейський, Тілігульський і Куяльницький лимани. У Дунайсько-Дністровському межиріччі знаходяться лимани-лагуни Алібей, Будацький, Бурнас, Шагани. Вони відділені від моря вузьким пересипом, що під час шторму розмивається й тоді морська вода заповнює більшу частину їхньої акваторії. Між собою вони з'єднуються (за винятком Будацького) широкими протоками. До них надходить досить мінералізована вода (4–5 ‰) зі стоком дуже маленьких рік Алкалія й Ходжадер. У літню межень, коли різко скорочується приплив прісних вод і зростає випаровування води, їх мінералізація перевищує солоність води в морі. Дно лиманів покрите мулом і раковинами відмерлих моллюсків. На відміну від інших, Будацький лиман з'єднується із Дністровським лиманом численними неширокими ериками, а від моря відділений піщаною косою. У закритих лиманах зовнішній водообмін, пов'язаний з надходженням морських і річкових вод, не грає такої

важливої ролі у функціонуванні їх екосистем, як у відкритих. Закриті лимани ПЗЧМ характеризуються дуже слабким зовнішнім водообміном і зміною водних мас.

Куяльницький і Хаджибейський лимани відділені від Чорного моря пересипом шириною до 3 км і повністю втратили з ним зв'язок. Тілігульський лиман з'єднується із Чорним морем неглибоким штучно створеним каналом і має дуже слабкий водообмін з морем. Тому приплив вод у зазначені лимани відбувається в основному внаслідок поверхневого стоку й атмосферних опадів і становить від 18 до 50% їхнього загального обсягу. Приблизно така ж кількість води випаровується й інфільтрується. У зв'язку з таким балансом прибуткової й видаткової частин вирішальну роль у визначенні екологічного стану закритих лиманів грають внутрішньоводоймові гідродинамічні процеси. Це, насамперед різні види течій, завдяки яким забезпечується перенос водних мас між окремими ділянками лиманів, транспорт розчинених газів, зважених речовин, гідробіонтів. Важлива роль у функціонуванні екосистем закритих лиманів належить масообміну між окремими шарами води. Завдяки цьому рівномірно перемішується вода на різних глибинах, зменшуються площі застійних зон.

Біота закритих лиманів значно бідніше, ніж відкритих. У Куяльницькому лимані солоність води досягає на окремих ділянках 70–105 ‰ (середня 87 ‰) і вище. Фактично така вода являє собою ропу. До таких умов пристосовуються лише окремі гіпергалінні організми. Серед фітопланктону зустрічаються більш стійкі до таких умов діатомові водорості, а із зелених – дюналієла. Нитчасті водорості представлені кладофорою сиваською, а з ракоподібних адаптувався рачок артемія соляна.

Мінералізація води в Хаджибейському лимані коливається в межах 6‰, за винятком Палієвської затоки, де вона може досягати 60‰ і вище. Такий відносно невисокий рівень солоності води пов'язаний з його періодичним промиванням. Мінералізація води визначає видовий склад рослинних і тваринних організмів. У фітопланктоні є морські, солонуватоводні й прісноводні форми. У зоопланктоні переважають морські форми, зокрема гідромедузи, сцифомедузи, личинки поліхет, вусоногі раки, солонуватоводні коловертки, молюски. Усього налічується 34 види планктонних і 24 види найбільш еврібіонтних донних безхребетних. У зообентосі зустрічаються хробаки – нереїди, молюски й інші безхребетні. Видовий склад промислово цінних бентосних організмів протягом останніх 50–60 років істотно змінився. Так, масові поселення молюсків мідії й кардіуму змінилися біоценозами морського жолудя й мітилястера, а креветка трав'яна – більш дрібною звичайною. Такі зміни відбулися в результаті природних процесів розвитку гідробіоценозів лиману. Вони можуть порушуватися при втручанні людини в ці процеси

або природні екстремальні явища, як це відбулося при зміні солоності води в Хаджибейському лимані після землетрусу 1977 р. Внаслідок зрушень земної поверхні в прибережній зоні лиману з'явилися прісноводні струмки, у результаті знизилася загальна солоність води. Через кілька років після землетрусу в лимані почали розмножуватися такі риби, як короп, лящ, срібний карась, тараня й інші представники прісноводної іхтіофауни. Дотепер значна доля прихідного балансу лиману визначалася прісними і слабо мінералізованими комунальними і промисловими стоками м. Одеси. Після вселення риб далекосхідного фауністичного комплексу (білий амур, білий і строкатий товстолоби, піленгас) лиман стали використовувати в рибогосподарських цілях.

Тілігульський лиман з'єднується із Чорним морем штучно створеним каналом, але водообмін між ними дуже слабкий і непостійний, тому істотно не впливає на гідрологічний режим лиману, окрім його низов'я. По гідрохімічному складу вода в ньому наближається до морської (мінералізація 13–20‰). Довжина лиману по осьовій лінії становить 55–80 км, а ширина – від 1,0 до 4,5 км. При такій витягнутій формі й зниженому водообміні в самій верхній його частині значні площі мілководь покриті заростями очерету й інших повітряно-водних рослин (близько 600 га). Ще більші масиви (1800 га) вкриті підводними заростями рдесту гребінчастого і рупії спіральної. У нижній частині зустрічаються розріджені зарості зостери малої, а ближче до берега мілководдя вкриті макрофітами. Де не де ще збереглися зарості цистозир (на кам'яних субстратах).

Фітопланктон представлений 80 видами діатомових, синьо-зелених, дінофітових, евгленових і зелених водоростей. Залежно від зонального розподілу солоності води переважають морські, солонуватоводні або прісноводні форми. Такий самий і розподіл зоопланктону, в якому домінуюче положення займають коловертки, гіллястовусі й веслоногі рачки.

Серед 50 видів зообентосу переважають ракоподібні й молюски. Найбільш за все морських видів – 26, прісноводних – 17, солонуватоводних – 7 видів. Серед бентосних організмів масовими є морські поліхети, молюски мітилястер, ракоподібні – морський жолудь і краби.

Іхтіофауна Тілігульського лиману більш різноманітна, ніж Хаджибейського й Куяльницького лиманів. Тут було зареєстровано 56 видів риб, але в останні роки ХХ ст. залишилося тільки 29 видів, з яких 21 – морські. Серед них домінують бички (13 видів), зустрічаються губанові, атерина, тюлька, судак, срібний карась, глоса, кефалі.

17.3.3 Біологічні ресурси лиманів і їхнє господарське значення

Унікальність ландшафтів, багатство флори й фауни

причорноморських лиманів робить їх неповторними пам'ятниками природи. У Дніпровсько-Бузькому і Дністровському лиманах багато ендемічних видів рослин, серед них є й занесені в Червону книгу. У складі фауни безхребетних і риб велика кількість каспійських видів, що мають значну наукову й господарську цінність, генофонд яких потребує збереження. Ще не так давно Дніпровсько-Бузька гирлова область відрізнялася особливо високою рибопродуктивністю. Так, в 1931–1940 рр. вилов риби становив у середньому 69 тис. ц, а в окремі роки досягав 104 тис. ц. Значну частину улову становили такі цінні прохідні риби, як осетер, севрюга, білуга, прохідний азово-чорноморський оселедець, напівпровідні рибець, чехоня, пузанок і інші. Особливо високою продуктивністю відрізнялися фітофільні риби – тарань, лящ, судак, сазан. Після введення в експлуатацію Каховського гідровузла вже в 1951–1955 рр. вилов риб знизився до 56,2 тис. ц, з яких до 16,9 тис. ц (30%) доводилося на малоцінну рибу тюльку. Несприятливий рівневий режим води в низов'ях Дніпра, обумовлений гідротехнічним будівництвом і зростанням відбору води, виявився в погіршенні її якості й зростанні засоленості акваторій лиману. Це негативно втечіло на його біологічну продуктивність і, відповідно, на рибопродуктивність, про що свідчить падіння середньорічного вилову риб у Дніпровсько-Бузькому рибпромисловому районі до 35–39 тис. ц. протягом 1969–1971 рр. У наступні роки рибопродуктивність трохи зросла, але відбувалося це за рахунок малоцінних видів риб. Так, на тюльку доводилося близько 70–75% при середньої рибопродуктивності $62 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$. Вилов цінних промислових видів риб, які до зарегулювання Дніпра були основними об'єктами промислу, скоротився в 3–3,5 рази. Подібні процеси відбуваються в гирловій ділянці Дністра й Дністровському лимані після завершення будівництва Дністровського й буферного водосховищ. З метою збереження унікальної Дніпровсько-Бузької гирлової області, необхідно здійснювати достатні за обсягом екологічні й рибогосподарські попуски води через греблю Каховської ГЕС у низов'я Дніпра для забезпечення нормальних умов для нересту й нагулу риб, для запобігання надмірного надходження солоних морських вод і створення сприятливих умов для протікання процесів самоочищення від антропогенного забруднення стічними водами, що потрапляють у лиман з міст Херсона, Миколаєва, інших населених пунктів і прилеглих територій. Оптимальна величина рибогосподарських попусків у квітні становить $2500\text{--}3500 \text{ м}^3 \cdot \text{с}^{-1}$, але не менше $1500 \text{ м}^3 \cdot \text{с}^{-1}$, у травні – $4500\text{--}5000$ (оптимальні величини) і $2000 \text{ м}^3 \cdot \text{с}^{-1}$ (мінімальна); у червні необхідно подавати в нижній б'єф Каховської ГЕС не менше $1500 \text{ м}^3 \cdot \text{с}^{-1}$, а оптимальними величинами є $2000\text{--}3000 \text{ м}^3 \cdot \text{с}^{-1}$. Попуски води з Каховського водосховища не менше $2000 \text{ м}^3 \cdot \text{с}^{-1}$ протягом нерестового періоду (рибогосподарські попуски) створюють сприятливі умови на основних нерестовищах низов'я й дельти Дніпра, що забезпечує збереження

високого рівня їх рибопродуктивності.

Зарегулювання Дністра істотно змінило гідрологічний і гідрохімічний режим Дністровського лиману. Як естуарна екосистема він відкритий до проникнення чорноморських солоних вод. До створення водосховищ на Дністрі лиман промивався річковими водами до 19 разів на рік, а після зарегулювання – 16–17 разів. В окремі роки цей показник ще менше. До зарегулювання в лиман потрапляло близько $3,7 \text{ км}^3$, а після нього – $4,0\text{--}4,5 \text{ км}^3$ морської води. Надходження морської води в 7 разів перевищує обсяг самого лиману, істотно впливаючи на його гідрохімічний режим. Екологічний стан гирлової зони й Дністровського лиману залежить від надходження водних мас із річковим стоком, а після введення в експлуатацію Дністровського й буферного водосховищ – від величини й режиму екологічних попусків води. В 1986–1987 рр., коли попуски води були настільки низькими, що не затоплювалися плавні й не було достатнього водообміну із заплавленими озерами, Дністровські плавні фактично вимикалися із внутрішньоводоймових процесів формування якості води й біопродуктивності. Вони почали просто деградувати. Відзначалося кількаразове проникнення солоної чорноморської води у Дністер впритул до одеського водозабору. Значні площі нерестовищ залишалися без води, внаслідок чого було підірване відтворення іхтіофауни, що призвело до зменшення вилову риби майже вдвічі.

Закриті лимани відіграють важливу роль завдяки своїм мінеральним ресурсам. З їхніх вод і донних відкладів одержують морську сіль і лікувальні грязі, які є основним бальнеологічним фактором курорту Куяльник, відомого далеко за межами України. Більшість закритих лиманів використовуються в рибогосподарських цілях і для одержання біологічно активних речовин з галофільних водоростей.

17.4 Екосистеми дніпровських водосховищ

17.4.1 Основні угруповання водоростей і їхня роль в екосистемах водосховищ

Фітопланктон. Зарегулювання Дніпра викликало істотні зміни гідрологічного й гідрохімічного режиму, що помітно втечіло на характер розвитку фітопланктону. Видовий склад угруповань водоростей формувався на основі їхнього видового різноманіття в річці до зарегулювання, у затоплених заплавлених водоймах, а також фітопланктону, що вносився в новостворені водосховища з водою із водозбірної площі. Зміни в складі фітопланктону дніпровських водосховищ є наслідком внутрішньоводоймових змін біотопів (аутогенна сукцесія) і впливу зовнішніх (антропогенних) факторів (екзогенна сукцесія).

Епіфітон, або епіфітне угруповання водоростей, формує обростання

на вищих водяних рослинах. До зарегулювання Дніпра в складі епіфітону виявлялося близько 340 видів, а після утворення водосховищ і заростання мілководь вищою водною рослинністю в його складі налічувалося вже 543 таксона видової групи. Зростання різноманіття епіфітону відбувалося в основному за рахунок зелених, діатомових і евгленових водоростей. Серед домінантів зустрічаються нитчасті форми синьо-зелених, діатомові й макроскопічні зелені нитчасті водорості, які можуть відриватися від макрофітів і утворювати скупчення на поверхні води (*метафітон*). Основну біомасу епіфітону утворюють діатомові й зелені водорості. Найбільша ж чисельність відзначена для діатомових, синьо-зелених і зелених. У дніпровських водосховищах для епіфітону характерна висока мозаїчність поширення, що відбиває різноманіття екологічних умов. Крім епіфітних водоростей зустрічаються обростання твердих субстратів (греблі, опори мостів і т.п.), що належать до фітоперифітону.

Мікрофітобентос. У угрупованнях мікрофітобентосу дніпровських водосховищ налічується близько 509 видів, підвидів і форм водоростей, що утворюють донні альгоценози й альгосинузії в заростях вищих водяних рослин. У мікрофітобентосі переважають синьо-зелені, діатомові, зелені, а також евгленові, криптофітові й інші водорості. До зарегулювання Дніпра основна роль належала бентосним діатомовим, зеленим, синьо-зеленим і евгленовим водоростям. Після створення водосховищ у складі мікрофітобентосу значну роль стали відігравати планктонні форми. Виходячи з екологічних умов дніпровських водосховищ, можна виділити угруповання мікрофітобентосу двох зон: фотичної (глибина до 3 м) і глибоководної (більше 3 м). У першій зоні в сучасний період (кінець XX – початок XXI ст.) переважають діатомові водорості, а у мікрофітобентосі глибоководної зони – діатомові інших родів і деякі синьо-зелені водорості, але їхня чисельність і біомаса невеликі. Для фітобентосу фотичної зони характерна перевага продукційних процесів над деструкційними, що супроводжується накопиченням органічних речовин.

17.4.2 Бактеріальне населення дніпровських водосховищ

Формування бактеріопланктону в дніпровських водосховищах проходило чотири стадії сукцесії, що відображають перехід екосистем від лотичних до лентичних.

На першому етапі, що охоплює 3–4 роки, відбувалася активізація бактеріальних процесів як наслідок «ефекту затоплення» ложа водосховища. Зростала чисельність сапрофітних бактерій, які активно споживають органічний субстрат внутрішньоводоймового походження (продукти розкладання затоплених рослин і фітопланктону). На другому етапі, що характеризувався стабілізацією бактеріального населення й охоплював період від 10 до 15 і більше років, зменшувалася загальна

чисельність бактеріопланктону й кількість бактерій, які мінералізують органічні сполуки азоту й фосфору. Зменшувалися швидкість розмноження бактеріопланктону, його добова й питома продукція. Якщо зіставити ці два етапи розвитку бактеріопланктону з динамікою фітопланктону, то в них виявляється багато загальних рис. Третій етап еволюції бактеріального населення збігся в часі зі зростанням масштабів забруднення водосховищ стічними водами промислових, комунально-побутових і сільськогосподарських виробництв. Чисельність бактерій і їхня функціональна активність на цьому етапі різко зростали. Деякі показники бактеріальної системи наближались до першого етапу, або «ефекту затоплення». Зростала чисельність сапрофітних бактерій, які мінералізують нестійкі органічні сполуки. З 1986 р. почався четвертий – «постчорнобильський» етап сукцесії бактеріального населення. Радіоактивне й токсичне забруднення водосховищ після чорнобильської аварії в 1986 р. призвело до зниження структурно-функціональних показників бактеріопланктону. Особливо негативно втечіли на розвиток бактерій і протікання мікробіологічних процесів катіонні поверхнево-активні речовини, які використовувалися в широких масштабах для дезактивації радіаційно забруднених територій і зрештою потрапили в Київське водосховище, а з нього – у Канівське. Отже, розвиток бактеріального населення водосховищ відбиває внутрішньоводоймові процеси, з якими пов'язане формування якості води.

17.4.3 Угруповання вищих водяних рослин в екосистемах водосховищ

До зарегулювання Дніпра на його різних ділянках було виявлено 64 види вищих водяних рослин. Після зарегулювання істотно змінилися місця зосередження макрофітів, а також підвищилося їхнє видове різноманіття – до 69 видів. Площі мілководь збільшилися до 1300 км², а в окремих водосховищах вони в цей час становлять від 108 до 415 км². Від типу мілководь залежить і характер їхнього заростання вищою водною рослинністю. Флора мілководь включає не тільки водні, але частково й наземні вологолюбні рослини. Фітоценози вищих водяних рослин після утворення дніпровських водосховищ формувалися з біофондів заплавних водойм і боліт, які потрапили в зони затоплення. У зв'язку із тим, що мілководдя відрізняються за еколого-морфологічними характеристиками, це позначається й на особливостях формування заростей вищих водяних рослин. Вже в перший рік після затоплення на мілководних зонах у водосховищах Дніпра зустрічалися розріджені поселення рогуза вузьколистого, які дуже швидко поширилися на значні площі. На перезволожених луках уздовж урізу води утворилися фітоценози лепешняку великого до глибин 0,5–0,8 м. Вони зустрічаються переважно у

верхів'ях дніпровських водосховищ навколо невеликих островів. У складі фітоценозів лепешняку зустрічаються куга озерна, рогоз вузьколистий, водокрас, сусак, стрілолист, очерет і інші рослини. Їхня наявність тут є відбиттям сукцесійних процесів, що відбуваються у водосховищах. Так, зарості сусака характерні лише для першого етапу формування рослинного покриву мілководь водосховищ. Для заростей сусака характерний куртинний тип формування, оскільки ця рослина має відносно короткий корінь, із близько розташованими бруньками відтворення. Ці зарості властиві для мілководь (глибина 0,5–0,8 м) з піщаним і слабо замуленим ґрунтом. Значно меншу роль у формуванні вищої водної рослинності на мілководдях зіграли прикріплені рослини із плаваючим листям. На невеликих ділянках, переважно із заторфованими ґрунтами й кислою реакцією середовища (глибини 1,5–1,8 м) зустрічаються зарості рдесту плаваючого, що характеризуються низькими показниками фітомаси. У дніпровських водосховищах утворюються фітоценози вільноплаваючих рослин, зокрема сальвінії плаваючої. Великі площі займають її зарості в Каховському водосховищі. Занурені макрофіти розвиваються за умов стабільного рівня води у водоймах і відсутності сильного хвильового впливу. Фітоценози рдесту пронизанолистого зустрічаються переважно на глибині 1,3–1,8 м на різних ґрунтах: від чистих пісків до мулистих донних відкладів. Вони не дуже щільні, що обумовлено впливом на їхній розвиток досить нестабільного гідрологічного режиму. На мілководдях зустрічаються зарості рдесту блискучого, розповсюджені на різних донних ґрунтах і глибинах (від 1,4 до 2,5 м). Він також погано переносить коливання рівня води. Менш поширені в дніпровських водосховищах фітоценози уруті колосистої. Вони розвиваються переважно на піщаних мілководдях із глибиною 0,5–1,0 м. До мілководних зон прив'язані фітоценози рдесту гребінчастого, але вони не утворюють значних по площі суцільних заростей. У всіх дніпровських водосховищах, переважно на заболочених мілководдях, зустрічаються угруповання куширу темно-зеленого. Найчастіше він виростає на глибині 1–2 м, але іноді поширюється до глибини 3 м. У межах одного фітоценозу зустрічається відносно невелика кількість рослин, хоча його травостій буває досить щільним. З повітряно-водної рослинності найбільш широко поширені фітоценози очерету звичайного. Вони займають значні площі практично на всіх водосховищах Дніпра, але особливо інтенсивно розвиваються в більш теплих південних водосховищах. Очерет росте на піщаних, замулених і болотно-торф'яних ґрунтах поширюючись до 2–2,5-метрової глибини. Для нього характерні одноярусні або двох'ярусні чисті травостої, у які входить від 1 до 14 видів рослин. На мілководних акваторіях Київського, Кременчуцького й інших водосховищ із глибинами від 0,9 до 2 м зустрічаються досить значні зарості куги озерної куртинного типу.

Швидкість заростання мілководь вищими водяними рослинами в

різних водосховищах різна й залежить від їхньої захищеності від хвильових впливів, від глибин, рівневого режиму, морфометрії, залитих біотопів і багатьох інших факторів. На відкритих акваторіях, де хвильовий вплив дуже сильний, мілководдя заростають повільно, в основному очеретом. У зв'язку з нестабільністю рівневого режиму до умов закріплення у водосховищах краще пристосовуються повітряно-водні рослини, а занурені рослини закріплюються гірше. Цим пояснюється перевага повітряно-водної рослинності над іншими угрупованнями рослин у всіх дніпровських водосховищах. Мілководдя обмілин і ділянки, затоплені внаслідок розмиву берегів, заростають дуже повільно, і значні площі навіть через 20–30 років після затоплення залишаються незарослими. Тому однієї з актуальних для водосховищ проблем є біологічне берегоукріплення, що повинно запобігати ерозії берегів.

Формування угруповань вищих водяних рослин на дніпровських водосховищах проходило в три етапи. На першому, який охоплював перші 5–8 років, відбувалося інтенсивне заростання затоплених територій новими рослинами й тими, що лишилися від вихідного біофонду. На цьому етапі спостерігалися короткочасні спалахи розвитку окремих угруповань рослин. Другий етап (10–15 років) характеризувався формуванням і поширенням найбільш стійких фітоценозів, переважно заростевого типу. У таких фітоценозах переважали досить пристосовані до умов середовища види, які добре прижилися, але ще не досягли максимального розвитку. На цьому етапі відбувалося витиснення центично більш слабких угруповань рослин. Деякі види таких рослин ще зберігаються в екосистемах мілководних зон, але вони не поширюються на нові ділянки. На третьому етапі, що може тривати досить тривалий час, окремі угруповання макрофітів займають стійке домінуюче положення. Це центично досить стійкі угруповання (наприклад, очерету звичайного), що досягають високої продуктивності, близької до оптимальної. Практично зникають ті рослини, заросли яких не одержали значного поширення. Вони просто витісняються видами, більш пристосованими до нових умов.

17.4.4 Основні угруповання тваринного населення водосховищ

Зоопланктон. У новостворених дніпровських водосховищах зоопланктон формувався на основі біофонду залитих заплавної водойми і річкових угруповань безхребетних тварин. Для фауни дніпровських водосховищ властиві більше 650 видів планктонних і бентосних інфузорій, причому видовий склад донних форм значно різноманітніше, ніж планктонних. У планктоні водосховищ їх налічується більше 100 видів, чисельність яких може досягати $1,0\text{--}3,5$ млн. екз.·м⁻³. У донних ґрунтах тих же водосховищ виявлено й описано більше 450 видів. Показник чисельності донних інфузорій у дніпровських водосховищах коливається в

межах 1–13 млн екз. \cdot м⁻², а їхня біомаса – 13–153 мг \cdot м⁻².

Основні представники зоопланктону водосховищ – це гіллястовусі ракоподібні: дафнії, босміни, хідоруси, лептодора. З веслоногих поширені циклопи, з коловерток – брахіонус, керателла, аспланхна і т.д. Гіллястовусі ракоподібні становлять більше половини загальної біомаси зоопланктону, а інша частина доводиться на коловерток і веслоногих рачків. Серед зоопланктонів найбільш добре пристосовуються до змін умов середовища коловертки. Їхні короткі життєві цикли, високі темпи розмноження, еврибіонтність і евритермність забезпечили процвітання цієї групи у всіх дніпровських водосховищах на всіх етапах їхнього розвитку. У пелагіалі найбільш часто зустрічаються коловертки аспланхна пріодонта й брахіонус келиховидний. Останній вид, окрім високої продуктивності, має широкий діапазон адаптацій до змін температури, світлового режиму, наявності забруднень. Широко поширені популяції хижої коловертки аспланхна, що може споживати не тільки тваринний, але й рослинний корм (фітопланктон). Аналіз видового різноманіття, чисельності й біомаси безхребетних свідчить про те, що домінуючими серед зоопланктону водосховищ, утворених на рівнинних ріках, є нижчі ракоподібні озерного й річкового комплексів.

Фітофільні угруповання безхребетних. Серед фауни заростей, або зоофітосу, зустрічаються різні екологічні угруповання мікро-, мезо- і макрозоофітоса. До мезо- і мікрофітосу відносяться гідри, нематоди, олігохети й інші безхребетні. Макрозоофітос представлений колоніями моховинок, молюсками, п'явками, ракоподібними, личинками деяких комах, водяними кліщами та ін. Формування зоофітосу дніпровських водосховищ пов'язане із заростанням мілководь. Основну роль у формуванні біомаси зоофітосу грають молюски, ракоподібні й личинки комах. На молюсків доводиться в різних водосховищах від 57 до 94% загальної чисельності зоофітосу. Ракоподібні представлені в основному бокоплавами (1–10%), а комахи – личинками хірономід, що формують від 1 до 8% загальної біомаси зоофітосу. До складу зоофітосу дніпровських водосховищ входять організми каспійського комплексу, серед яких домінують двостулкові молюски дрейсена річкова й дрейсена бузька (90–92%) і бокоплав (1–5%). Бокоплавів у різних водосховищах виявлено 16 видів. Представники родів понтогамарус і дікорогамарус найбільш поширені на вільних від заростей мілководдях і на ділянках що помірно заростають вищими водяними рослинами, де вони виявляються як у складі бентосу, так і в заростях макрофітів. У піщаних берегах водосховищ можна спостерігати, як хвилі виносять на берег велику кількість бокоплавів, які відразу ж зариваються в пісок до появи наступної хвилі. Саме властивість зариватися в ґрунт сприяло поширенню каспійських видів (зокрема, понтогамаруса Сарса) по Дніпру.

Мікро- і мезозообентос. До найпоширеніших представників мікро- і

мезозообентосу, що зустрічається на різних ґрунтах дніпровських водосховищ, відносяться черепашкові корененіжки, серед гіллястовусих ракоподібних переважає хідорус сферичний, а серед веслоногих – діациклоп довгохвостий. Серед організмів мезозообентосу виявляються личинки хірономід й інших комах. Найпоширенішими представниками мікрозообентосу є види, пристосовані переважно до певного типу ґрунтів. Так, на чистих пісках домінують безпанцирні коловертки, а на слабо замулених – нематоди. Мезозообентос на чистих пісках у дніпровських водосховищах представлений в основному олігохетами й личинками хірономід. На замулених пісках до 40% загальної біомаси доводиться на личинок хірономід, 30% – на олігохет і близько 10% – на гіллястовусих і веслоногих рачків. Мікро- і мезозообентос найбільш широко представлений на сильно замулених пісках.

Макрозообентос. Формування зообентосу дніпровських водосховищ із моменту їхнього утворення пройшло ряд етапів. У перші два роки відбувалася деградація річкових ценозів і змішування їх з бентосними угрупованнями водойм, що потрапили в зону затоплення. На великих площах мілководь формувалася тимчасовий хірономідний ценоз. Його основу складали личинки мотиля, які добре витримують зниження вмісту кисню у воді завдяки тому, що газообмін в цих личинок відбувається як через трахейні зябра, так і через поверхню тіла. Значні площі водного дзеркала створювали сприятливі умови для появи цілих хмар блідо-жовтих або салатого кольору невеликих комарів-дзвінців, які і є імагінальною стадією мотиля. На цьому етапі формування зообентосу дніпровських водосховищ поступово зростала чисельність і біомаса личинок хірономід інших видів й зменшувалася – мотиля. У літоральній зоні з піщаним дном розселилися дрейсена річкова й дрейсена бузька. З'явилися також угруповання гамарид. Сукцесії зообентосу в глибоководній частині дніпровських водосховищ відбувалися в напрямку відновлення домінуючої ролі олігохет родів лімндрілюс, поліхет, ракоподібних і молюсків дрейсен. При цьому продуктивність зообентосу різко зростала практично у всіх дніпровських водосховищах. Етап завершення формування заростей макрофітів збігся з формуванням олігохетно-молюскових ценозів, а в літоральних зонах – ценозів з домінуванням п'явок, молюсків, рівноногих ракоподібних. На цьому етапі в бентосі замулених пісків і сірого мулу переважають молюски дрейсени й живородки, личинки хірономід і олігохети.

Серед заростей очерету звичайного, рогаза вузьколистого й інших рослин налічується від 54 до 96 видів бентосних організмів. Найпоширеніші дрейсени, каспійські гамариди, хірономіди. На більш відкритих ділянках мілководь у бентосі домінують личинки хірономід. В окремих місцях спостерігаються скупчення хробаків-трубочників і молюсків. Серед двостулкових молюсків у дніпровських водосховищах

виділяються своїми значними розмірами представники сімейства уніонід, з яких найпоширеніші перловиця звичайна, клиноподібна, товста, беззубка звичайна (анодонта). На стулках уніонід часто поселяються дрейсени, вони утворюють колонії досить значних розмірів. Анодонта заселяє переважно ділянки водосховищ із невеликою проточністю або без течії. Перловиці можуть нормально розвиватися на руслових ділянках із супіщаним дном і більш швидкою течією. Особливої уваги заслуговує факт поширення у всіх дніпровських водосховищах гідробіонтів каспійського фауністичного комплексу. Протягом 1950–1960 рр. у Каховське й інші водосховища з метою збагачення природної кормової бази риб були вселені бентосні організми, які до цього жили лише в низов'ях Дніпра й у Дніпровсько-Бузькому лимані. У нових умовах вони добре акліматизувалися й протягом 15–20 років поширилися у всіх водосховищах Дніпра, а по системі каналів розселилися й в інших водоймах України. Крім дрейсени бузької, у дніпровських водосховищах сформувалися популяції молюска монодакни. Найбільш високої чисельності вони досягають у гирлових ділянках лівобережних приток Дніпра (Сули, Ворскли, Самари), де мінералізація води більш висока, ніж в інших ділянках водойм. Значного розвитку серед організмів макрозообентосу досягли такі представники вищих ракоподібних каспійського фауністичного комплексу, як гамариди, корофіїди, мізиди й інші. Гамариди живуть переважно в мілководних зонах, що помірно заростають вищою водною рослинністю. Їх можна віднести як до зообентосу, так і до зоофітосу. Гамариди родів понтогамарус і дікєрогамарус переважно заселяють піщані обмілини з різним ступенем замулення й чистий мул. Їхня чисельність у літні місяці може досягати 200–500 екз. \cdot м⁻² при біомасі 30–50 г \cdot м⁻². Найбільш продуктивним виявився понтогамарус меотікус, чисельність якого на досить вузькій прибережній смузі із грубозернистим піщаним дном може досягати 100–150 тис. екз. \cdot м⁻², а біомаса – 150–200 г \cdot м⁻². У бентосі ділянок мілководь, що не заростають, переважають корофіїди, біомаса яких може бути значною. З інтродукованих ракоподібних добре прижилися у водосховищах Дніпра мізиди. Придатними для них біотопами є мілководні плеси з мулистопіщаними ґрунтами, уповільненою течією і сприятливим кисневим режимом. Серед бентонтів, що живуть у зарослих притерасних зонах мілководь, зустрічається водяний ослик, чисельність якого досягає 2–3 тис. екз. \cdot м⁻². На сучасному етапі зообентос дніпровських водосховищ стабілізувався за видовим різноманіттям, чисельністю й біомасою. Біопродуктивність макрозообентосу може змінюватися залежно від кліматичних умов, але такі коливання відбуваються в межах постійних угруповань основних бентосних популяцій.

17.4.5 Формування іхтіофауни водосховищ

З 67 видів і підвидів риб, що зустрічаються в Дніпрі до його зарегулювання, 28 мали промислове значення й виявлялися в уловах майже на всіх ділянках ріки від м. Каховки до гирла р. Прип'яті. Серед них такі цінні риби, як білуга, осетер, оселедець, щука, плітка, ялець, головень, язь, жерех, лин, підуст, густера, лящ, синець, рибець (напівпрохідний), чехоня, карась, сазан, сом, судак, минь, окунь і деякі інші. За винятком білуги, осетра, чорноморського оселедця й рибця, що мають промислове значення лише на нижньому Дніпрі, інші види були об'єктами промислу на всьому Дніпрі. Після будівлі Дніпрогесу в 1934 р., а пізніше – зарегулювання середнього й нижнього Дніпра в новоутворених водосховищах сформувалися популяції риб, які поєднуються в 9 генетично однорідних фауністичних комплексів. Серед них найбільше промислове значення мають п'ять. Відповідно до класифікації Г.В. Нікольського, це риби третинного рівнинного прісноводного комплексу (сазан, сом), бореального рівнинного (щука, плітка, язь, карась золотий, карась срібний, окунь, йорж), понто-каспійського прісноводного (жерех, лин, підуст, укля, густера, лящ, синець, чехоня, судак), понто-каспійського морського (тюлька) і китайського рівнинного комплексів. До останнього комплексу належать амур білий, товстолоби білий і строкатий, які були вселені вже після утворення водосховищ. Всі ці риби відрізняються біологічними й екологічними особливостями, характером харчування й розмноження. Наприклад, риби китайського рівнинного комплексу не можуть розмножуватися в умовах водосховищ, і їхня чисельність поповнюється лише завдяки заводському відтворенню. Після зарегулювання Дніпра основними промисловими об'єктами у водосховищах стали риби понто-каспійського прісноводного комплексу: жерех, лин, підуст, укля, густера, лящ, синець, чехоня й судак. Ці риби становлять від 32,4 до 68,1% загального улову. До риб бореального рівнинного комплексу, на частку яких доводиться 13,8–33,1% уловів, відносяться щука, язь, карасі, окунь. Досить численним видом в останні роки ХХ в. стала тюлька. Це зграйна пелагічна риба, зоопланктофаг. У дніпровських водосховищах утворилися її прісноводні популяції. В окремі роки тюлька становить більше 40% загального улову риб. Серед причин її масового розвитку – гарна кормова база, а також пелагічний спосіб розвитку ікри, що тюлька порційно (від 5 до 60 тис. ікринок) викидає у товщу води. Завдяки наявності в ікринках великих жирових вкраплень вони вільно переносяться в поверхневих шарах води, збагачених киснем, де й відбувається їхній розвиток. У перші роки після утворення дніпровських водосховищ у видовому складі іхтіофауни відбулися досить відчутні зміни. Знизилася кількість видів і підвидів риб на 7–11 таксонів. Зі складу іхтіофауни практично випали деякі прохідні риби: білуга, осетер, севрюга, вугор і деякі інші. Перестали заходити у водосховища такі напівпрохідні риби, як вирезуб, що живе в низов'ях рік і солоних лиманах Чорного й Азовського морів, а на нагул

заходить у річки, і азово-чорноморська шема, що пізньою осінню піднімалася в Дніпро, де зимувала й нерестилася навесні при температурі 18°C. До умов водосховищ із їхніми великими площами мілководь і заростями вищих водяних рослин добре пристосувалися лімнофільні риби – плітка, густера, лящ, карась срібний, сазан, судак, окунь. Їхня чисельність значно зросла. Разом з далекосхідними рибами ними випадково був завезений амурський чебачок, що не має промислового значення. Формування іхтіофауни дніпровських водосховищ в основному завершилося до 80-х рр. ХХ ст. Зараз у них налічується 61 вид і підвид риб. Серед них найбільше корошових (31 вид), бичкових (9) і окуневих (6). З інших риб зустрічаються 3 види оселедців, 3 – в'юнових, 2 – колюшкових і по 1 виду щукових, міногових, сомових, осетрових, тріскових. В іхтіофауні водосховищ 16 видів і підвидів – малоцінні риби, тобто не мають промислового значення. Серед них голь'ян озерний, голь'ян звичайний, чебачок, голец, щипавка, перкаріна чорноморська. Важливе промислове значення має 21 вид риб. Серед них основними об'єктами промислу є лящ, сазан, судак, щука, плітка, густера, синець, укля, окунь, тюлька, а також товстолоби. Білий амур використовується як біологічний меліоратор і разом із тим є цінною промисловою рибою. Збереження найцінніших промислових видів риб тісно пов'язане з режимом експлуатації дніпровських водосховищ. Тому правила їхньої експлуатації гідроенергетиками, які спускають значні обсяги води під час роботи гідроелектростанцій, повинні бути погоджені з рибогосподарськими органами.

17.5 Загальна характеристика озер України

Озера – це природні водойми в поглибленнях суши, заповнені в межах озерного ложа прісними або солоними водами. Улоговини озер по походженню підрозділяють на тектонічні, льодовикові, річкові (стариці), приморські (лагуни, лимани), провальні (карстові, термокарстові), вулканічні (у кратерах погаслих вулканів) і завально-запрудні. В Україні карстові озера зустрічаються на Полісся й у деяких регіонах степової зони. Одне із самих великих – оз. Світязь на Волині. Утворення улоговини цього озера пов'язане з розмиванням крейдових порід. У степовій зоні біля м. Слов'янськ розташовані невеликі по площі озера (Вейсове, Ріпне, Слепное), улоговини яких заповнилися водою після розмивання покладів солі, що знаходяться близько до поверхні землі. Завально-запрудні озера, що утворилися внаслідок перегороджування ущелин або річкових долин завалами гірської породи, характерні для гірської місцевості. Найбільше серед них – оз. Синевір (площа 700 м², глибина 16–24 м), розташоване на висоті 988 м над р. м. в Українських Карпатах. До такого ж типу відноситься й оз. Бребенескул, також розташоване в гірській частині

Карпат. У Закарпатті налічується близько 137 завальних по походженню озер загальною площею 3,69 км². На території Українських Карпат до вулканічних, або кратерних, відносяться озера Липовецьке, Синє й Ворочевське. Окрему групу становлять озера, що відділилися від морів і естуаріїв рік. Це, зокрема, придунайські озера, яких налічується 26. Найбільші серед них – Ялпуг (149,0 км²), Кагул (93,5 км²), Кугурлуй (82,0 км²), Катлабух (67,0 км²), Китай (60,0 км²) і Картал (15,0 км²). Всі вони мілководні (максимальна глибина від 2,7 до 6,0 м), з'єднуються між собою і з Дунаєм, від якого залежить їх водність, природними й штучними протоками та каналами. У далекі часи вони були лиманами низов'їв повноводних рік, що впадали в естуарій древнього Дунаю. Поступово приморська частина дельти замулювалась внаслідок виносу зважених частинок, що призводило до відокремлення річок від моря й перетворення їх на озера-лимани. В 60-і рр. ХХ ст. на значній частині озер побудовані дамби, а на водотоках, що з'єднують озера з Дунаєм, створені водорегулювальні системи. Завдяки водорегулюванню підвищилася водність цих озер, і вони нагадують водосховища озерного типу. В них з'явилися великі масиви водної й повітряно-водної рослинності, спостерігаються ознаки заболочування.

Багато озер розташовано в прибережних зонах Чорного моря. Тільки в степовому Криму їх налічується понад 50. Солоність води в них коливається від 10 до 19‰. Найбільші серед них — Сасик (73,5 км²), Саки (97,0 км²), Донузлав (48,0 км²), Айгульське (37,5 км²), Актишське (26,8 км²), Червоне (23,4 км²). Крім кримського Сасику, в Одеській області є озеро з такою же назвою. Воно утворилося в результаті штучного відгородження греблею від Чорного моря Сасикського морського лиману і його розпріснення дунайською водою, що подається по каналу Дунай – Сасик довжиною 13 км. В Україні налічується понад три тисячі озер, площа водного дзеркала яких становить близько 0,3% території країни. За винятком декількох великих озер, про які вже згадувалося, понад 40 озер мають площу 10 км² і більше. Переважна ж більшість – це невеликі водойми.

На території України переважають прісноводні (мінералізація до 0,5‰) і солонуватоводні (0,5–16,0‰) озера. У степовій зоні Азово-Чорноморського узбережжя зустрічаються солоні озера (16–47 ‰). Деякі з них мають цілющі властивості. Рівень мінералізації води в озерах України визначається такими зональними характеристиками ландшафту, як рельєф місцевості, тип ґрунтів, баланс вологи, особливості поверхневого й підземного стоку і т.д. Гідрохімічна зональність корелює з фізико-географічною. Так, мінералізація переважної більшості озер зони змішаних лісів (Українське Полісся) і північно-західних регіонів лісостепу, невисока. Вода в них гідрокарбонатно-кальцієвого класу. У лісостеповій зоні східних і південно-східних регіонів України переважають гідрокарбонатно-

кальцієво-магнієво-натрієві води. З наближенням до Азовського й Чорного морів у підземних і поверхневих водах зростає вміст натрію. Вплив морів на іонний склад не тільки поверхневих, але й ґрунтових вод виявляється на відстані до 200 км вглиб суші. У водоймах степової зони клас води визначається не гідрокарбонатними, а сульфатними аніонами. Вода більшості озер цієї зони належить до сульфатно-хлоридного класу зі змішаним катіонним складом. Заповнення озер, що утворилися в гірській місцевості внаслідок обвалів породи, відбувається, як правило, за рахунок сніготанення й випадіння дощів. Як відомо, ці води є слабкомінералізовані. Найчастіше клас води в таких завальних озерах – гідрокарбонатно-кальцієвий. Особливості хімічного складу гірської породи визначають більш високий рівень мінералізації води і її приналежність до сульфатного класу в озерах вулканічного походження. Такі озера зустрічаються в гірському Криму і у Карпатах.

Шацькі озера розташовані в межиріччі Західного Бугу й Прип'яті на території Шацького національного парку. Це озера, більшість із яких з'єднується між собою штучними каналами, побудованими з метою меліорації болотних масивів і регулювання стоку під час весняного паводку. За допомогою каналів деякі Шацькі озера з'єднуються із Західним Бугом і Прип'яттю. Серед Шацьких озер найбільші за площею водного дзеркала й обсягом води – Світязь і Пулемецьке. Інші озера – більш дрібні. Водний баланс озер формується за рахунок атмосферних опадів, припливу поверхневих і підземних вод. Так, у районі оз. Світязь кількість атмосферних опадів становить у середньому 585–590, підземний приплив – 135 мм на рік, тобто основною складовою водного балансу озера є атмосферні опади, а внесок інших джерел досягає лише 24%. Подібне співвідношення характерно й для інших озер. Шацькі озера слабопроточні. Найменшим водообміном характеризуються озера Світязь і Піскове. Повний водообмін у них здійснюється протягом 9 років. Для найбільш проточного оз. Соминець цей показник становить 2,19 роки. Для озер Шацького національного парку найбільш характерні вітрові течії – дрейфові й супутні їм компенсаційні. Для функціонування озерних екосистем особливе значення має турбулентне перемішування водних мас. З ним зв'язаний рівномірний розподіл розчинених речовин, їхній обмін між окремими шарами водних мас і т.д. Швидкість течії є одним з важливих екологічних показників, від якого значною мірою залежить ефективність самоочисної здатності водойм. Серед гідрофізичних факторів, що впливають на внутрішньоводоймові процеси, важливу роль грає температурна стратифікація. Для неглибоких Шацьких озер характерна гомотермія. Лише в найбільш глибоководних ділянках Світязю й Піскового відзначається температурна стратифікація. Шацькі озера мають різну трофність. Зокрема, озера Світязь і Піскове в цілому мезотрофні (α -олігосапробні). Навесні якість води зміщається у бік оліго-мезотрофної

категорії (β -олігосапробні води), восени, навпаки, – мезоевтрофної (β -мезосапробні води). При однакових рівнях надходження біогенних елементів у різні за глибиною озера їх трофність змінюється по-різному. Основними джерелами надходження біогенних елементів у Шацькі озера є населені пункти, розташовані в зоні водозбору, сільськогосподарські вгіддя, а в літні місяці – тисячі туристів, що відпочивають на берегах озер. Надходження фосфору в озера Світязь і Піскове від рекреаційних джерел майже таке ж, як і від населення, що постійно проживає в цьому районі. Основним джерелом забруднення озер Світязь, Піскове, Перемут і Соминець є сільськогосподарський сектор. Для інших озер він також відіграє важливу роль, але переважає забруднення побутовими стоками населених пунктів. Зокрема, озера Люцимер і Чорне є типовими евтрофними (β -мезосапробними), а Кримно – евтрофним (β -мезосапробним) з тенденцією зсуву в мезо-евтрофну категорію. Встановлення залежності трофічного стану Шацьких озер від надходження біогенних елементів (азоту й фосфору), виявлення основних джерел їх антропогенної евтрофікації дозволили обґрунтувати необхідність проведення природо- і водоохоронних заходів, що включають застосування систем очищення господарсько-побутових стоків, упорядкування рекреаційного використання озер, більш ефективний контроль за внесенням мінеральних і органічних добрив на орних землях.

У складі іхтіофауни озер Шацького національного парку налічується 29 видів риб, серед яких відзначені такі акліматизанти, як чудеський сиг, білий омуль, амурський сазан, строкатий товстолоб, річковий вугор, судак. У промислових і аматорських уловах найчастіше зустрічаються плітка, карась, лящ, укля, іноді – минь і сом. У найбільших озерах Світязь і Пулемецькому виявлено 16 видів риб, серед яких найбільше промислове значення мають у першому озері плітка, лящ, сом, річковий вугор і щука, а в другому – плітка, лящ, сазан, карась, судак і вугор. На частку цих риб доводиться 90–92% іхтіомаси загального вилову. У цілому ці ж види є основними об'єктами промислового рибальства і в інших Шацьких озерах. Незначно відрізняється і їхній видовий склад. Найменше видове різноманіття іхтіофауни спостерігається в оз. Чорному, де зустрічається лише 12 видів риб. Багаторічний аналіз рибопродуктивності озер свідчить про те, що найбільшою вона була в період 1945–1955 рр., коли досягала рівня 22–37 кг·га⁻¹. Відтоді цей показник різко зменшився. Уже в 1979–1986 рр. промислова рибопродуктивність не перевищувала 8–15, а в 1987–1992 рр. в озерах Світязь і Пулемецькому вона впала до 2,7–4,3 кг·га⁻¹. Причиною такого її зниження в найбільших озерах Шацького національного парку вважають застосування електрифікованих знарядь лову, перелов і підрив чисельності плідників промислових видів риб. Тільки в невеликих озерах Луки, Перемут, Люцимер і Остров'янському рибопродуктивність залишилася на рівні 11,7–16,2, а в оз. Чорному навіть

досягла $31 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$. Звертає на себе увагу той факт, що рівень природного відтворення багатьох видів риби різко скоротився, внаслідок чого чисельно переважають малоцінні види риби: плітка, густера, червоноперка й верховодка. Відзначається низький темп росту багатьох промислових видів риби, що перетворилися на тугорослі форми. Причиною таких змін є зростаюче антропогенне забруднення озер, зумовлене високим рекреаційним навантаженням на їх екосистеми, що супроводжується погіршенням якості води й переловом риби. Ці фактори привели до підризу відтворної здатності найцінніших у промисловому відношенні популяцій риби.

17.6 Ставки рибогосподарського призначення

Ставки підрозділяють на *річкові загачені, гребельні, копані й наливні*. Річкові загачені ставки, як видно із самої назви, створюються загачуванням невеликих рівнинних річок у верхів'ях з метою утворення водойм. Їхня глибина досягає від 0,5 м у верхній частині й до 4–5 м – біля греблі. У цих ставках зменшується швидкість течії, для них характерні висока інтенсивність замулення дна й заростання прибережних зон вищою водною рослинністю. Особливо інтенсивно протікають ці процеси при порушенні режиму зон санітарної охорони водойм і оранці земель біля урізу води. До непротічних відносяться гребельні ставки – перегороджені греблями балки і великі яри. Такі ставки створюються переважно в посушливих степових районах з метою накопичення води під час весняного танення снігу і для акумуляції дощових опадів. Вони швидко замулюються й заростають вищою водною рослинністю, головним чином очеретом. Ці водойми використовуються, в основному, для зрошування і для технічного водопостачання. При штучному зарибленні в них можуть розмножуватися карасі як об'єкт місцевого аматорського лову. Копані ставки призначені для накопичення води в місцях з недостатньою кількістю атмосферних опадів. У викопані котловани можуть надходити ґрунтові води переважно зі зрошувальних систем. В Україні ці ставки найбільш широко поширені на Каховській, Інгулецькій, Татарбунарській і інших зрошувальних системах. У перші роки існування цих евтрофних водойм масового розвитку досягають евгленові й вольвоксові водорості. Пізніше з'являються хризомонадові, дінофітові й хлорококові. Протягом декількох років в екосистемах ставків формуються постійні рослинні й тваринні угруповання. Зростає видове різноманіття донних форм діатомових і десмідієвих водоростей, а серед тваринного населення переважають личинки комах. Поступово ці ставки заростають по берегах вищою водною рослинністю (переважно очеретом), а на поверхні води з'являються угруповання ряски. Наливні ставки рибогосподарського призначення широко поширені на всій території України. Найчастіше їх

улаштовують у заплавах рік шляхом огороження ділянок землі насипними греблями. Звичайно будується не один, а ціла система ставків, у які подають воду із природних джерел.

Формування гідрохімічного режиму ставків України тісно пов'язане з характером ґрунтів, на яких вони розташовані, надходженням хімічних речовин з водозбірної площі й процесами мулонакопичення. Ставки часто наповнюють поблизу населених пунктів, тваринницьких ферм, масивів орних земель і інших господарських об'єктів. При цьому спостерігається підвищене надходження з водозбірної площі не тільки біогенних елементів і органічних речовин, але й хімічних забруднюючих речовин. Перехід солей із ґрунту впливає на мінералізацію води лише в перші роки після заповнення ложа. Мінералізація води має сезонні коливання. Так, навесні й після випадіння атмосферних опадів вона менше, ніж у меженний період, що пов'язано з фактором розведення. У жаркі літні місяці її рівень зростає внаслідок інтенсивного випаровування води. З роками більш значну роль у формуванні якості води ставків починають грати мулові відклади. Їхнє утворення в ставках відбувається досить інтенсивно й пов'язане з високим рівнем їх евтрофування, уповільненим водообміном, заростанням вищою водною рослинністю. Цьому сприяє також надходження з водозбірної площі зважених частинок, що змиваються з поверхні ґрунту під час дощів і танення сніжного покриву. Щорічно в ставках в осінньо-зимовий період відмирає й мінералізується значна біомаса водяних рослин (водорості, вищі водяні рослини) і тварин, а в мулових донних відкладах накопичуються ОР. Вміст біогенних речовин у ставках України звичайно високий. Концентрація мінерального азоту коливається від 0,1 до 2–3 мг N·дм⁻³, а вміст фосфору становить близько 0,5 мг P·дм⁻³. У рибогосподарських ставках, залежно від інтенсивності розкладання ОР поряд з іншими сполуками можуть утворюватися сульфати. Невелика їхня концентрація не впливає на життєдіяльність риб і інших організмів. Для водойм рибогосподарського призначення вона не повинна перевищувати 20–40 мг·дм⁻³, але в деяких, переважно південних, водоймах, розташованих на засолених ґрунтах, вміст сульфатів у воді може бути значно більшим. Важливим фактором формування якості ставкової води є вміст у ній заліза, що не повинен перевищувати 1,5–2,0 мг·дм⁻³. При його концентрації 3 мг·дм⁻³ і *pH* 5,8 гинуть риби (коропи). Велике значення має також газовий режим рибоводних ставків. Найбільша концентрація кисню влітку спостерігається в поверхневому шарі води, а найбільш низька – у придонному. Інтенсивний розвиток синьо-зелених водоростей, а також заростання водною рослинністю, що властиво багатьом ставкам України, може привести протягом однієї ночі до повного виснаження запасів кисню. Це іноді спостерігається й удень, коли кисень витрачається на розкладання біомаси водоростей, що відмирають. При помірному розвитку водоростей, зокрема хлорококових, вміст кисню в ставках може зростати вдень до 10–

14, а вночі його рівень у воді знову знижується до 2–3 мг $O_2 \cdot dm^{-3}$. Узимку внаслідок утворення крижаного покриву може різко знижуватись концентрація кисню, що часто є причиною масової загибелі риб (замору). Щоб уникнути цього, застосовують аерацію води або розбивають кригу на поверхні ставків. Виникнення анаеробних умов призводить до зростання концентрації у воді CO_2 , CH_4 й H_2S . Особливо інтенсивно анаеробні процеси протікають у сильно замулених ставках, багатих ОР. У ставках, заповнених водою з більшим вмістом гумусових речовин, H_2S може утворюватися внаслідок відновлення сірчано-кислих солей гумінових кислот. У ставках, розташованих у південних регіонах, зокрема в середній й нижній течії рік Донбасу, де природні води збагачені сульфатами, сірководень утворюється не тільки біологічним, але й хімічним шляхом при взаємодії CO_2 із сульфатами. Для рибогосподарських ставків оптимальною є нейтральна або слабкокисла реакція води. У ставки, утворені на місцях торф'яників у північних регіонах України й заповнені кислими водами (pH 4,1–4,4), необхідно вносити вапно з метою доведення реакції води до нейтральної. Після такої хімічної обробки в цих ставках добре розвиваються кормові гідробіоти, особливо зоопланктон, використання якого забезпечує досить високу їх рибопродуктивність.

Для ставків як неглибоких регульованих систем характерний високий рівень мінливості флори й фауни. У процесі експлуатації ставки замулюються й заболочуються, погіршується їхній санітарно-гідробіологічний режим, знижується біологічна продуктивність. З метою запобігання цих негативних явищ у рибних господарствах систематично проводяться екологічні й агротехнічні меліоративні заходи, що включають періодичне осушення ставків, запобігання від надмірного накопичення мулу, скошування вищої водної рослинності й знищення малоцінних риб шляхом вселення риб-хижаків. Все це істотно порушує природний хід сукцесії, і в ставках практично відсутня клімактерична стадія. Крім того, у ставки вносять органічні й мінеральні добрива, а по закінченні вегетаційного сезону вилучають кінцеву біологічну продукцію у вигляді товарної риби. Формування флори й фауни спускних ставків проходить ряд стадій від початку весняного заповнення ложа водою до її осіннього спуску. Цей короткий вегетаційний період характеризується сукцесіями, аналогічними тим, які спостерігаються за той же час при формуванні гідробіологічного режиму новостворених наливних ставків.

Фітопланктон у ставках України розвивається звичайно за *циклом Свіренко*. Навесні спочатку з'являються діатомові, потім вольвоксові й евгленові водорості. Потім починають домінувати хлорококові водорості, а з підвищенням температури води – синьо-зелені водорості (до 90% біомаси), викликаючи «цвітіння» води. Їхня чисельність може досягати десятків мільйонів в 1 dm^3 води. Масовий розвиток синьо-зелених водоростей у рибоводних ставках може призвести до загибелі риби

внаслідок вичерпання кисню в нічні години і токсичної дії метаболітів і продуктів розкладання цих водоростей.

Фітобентос ставків складається переважно з нитчастих водоростей: кладофори, різоклоніуму, спірогири. Деякі ділянки ставків повністю заростають ними, що істотно впливає на газовий режим і формування біоценозів. Нитчасті водорості охоче споживаються білим амуром. У ставках з високим вмістом кальцію у воді інтенсивно розвиваються харові водорості. У мілководних ставках склад фітопланктону й мікрофітобентосу не диференційований, тому що розвиток планктонних водоростей починається в донних відкладах (переважно у верхньому шарі мулу), а надалі вони вільно плавають у всій товщі води, у тому числі в придонних шарах.

Вища водна рослинність ставків представлена напівзануреними рослинами, або, як їх називають у рибництві, «твердою» і «м'якою» рослинністю. До першої групи відносяться очерет, у заростях якого розвиваються біоценози зоофітосу й обростань, що є багатую кормовою базою коропа, який поїдає зооперифітон – слимаків, личинок комах і інших тварин. «Тверда» рослинність, однак, вважається шкідливою для ставків, тому що вона погіршує газовий режим, змінює *pH* середовища й сприяє заболочуванню. Її знищують шляхом скошування (ручним способом або за допомогою спеціальних агрегатів для скошування очерету). У деяких країнах (особливо в США) застосовують спеціальні «водні гербіциди» для пригнічування розвитку, або знищення цих «водних бур'янів». Однак гербіциди здійснюють побічну токсичну дію на риб і безхребетних тварин, тому в Україні цей метод не одержав визнання, а для регулювання розвитку водної рослинності в ставках широко використовується білий амур. Проте, водяна рослинність і зарості очерету мають і водоохоронне значення, запобігаючи надходженню забруднень із полів і ферм. «М'яка» рослинність представлена цілим комплексом рослин, зокрема куширами, рдестами, уруттю, елодеєю і багатьма іншими, що зростають звичайно куртинами. Оскільки, при надмірному розростанні, рослини можуть негативно впливати на газовий режим ставків, їхній розвиток звичайно регулюють шляхом періодичного скошування надлишкової фітомаси. Водяна рослинність захищає ставки від надходження забруднень, що містяться в стоках з полів і ферм, тому вона має водоохоронне значення.

У зоопланктоні ставків після їхнього заповнення починають масово розвиватися численні види інфузорій і коловертки, якими харчуються мальки риб у перші дні життя. Найважливішими компонентами ставкового зоопланктону є гіллястовусі й веслоногі ракоподібні. Серед гіллястовусих переважають дафнії, церіодафнії, босміни, моїни, а ближче до дна й у заростях – представники сімейства хідорід. Веслоногі ракоподібні представлені різними видами циклопів, що розмножуються протягом

майже всього року. У зообентосі важливу роль грають личинки хірономід, молюски (живородка, бітінія, різні види ставковиків). У ставках південних регіонів України живе дрейсена річкова. Із хробаків зустрічаються переважно олігохети, особливо трубочники, що живуть у мулі й досягають чисельності до 100 тис.·м⁻², а також представники роду лімнодрілюс. Ці безхребетні є улюбленою їжею коропа й інших бентосоїдних риб. У донних відкладах ставків і серед водної рослинності живуть личинки бабок, поденок і інших комах, а також жуки, клопи й інші комахи-хижаки, що конкурують у харчуванні з рибами. Значну роль у харчуванні бентосоїдних риб у ставках України грають личинки поденок. При вкоріненні повітряно-водної рослинності по берегах ставків з'являються численні представники водяних клопів, зустрічаються також жуки, двокрилі комахи й інші, але в харчуванні промислово цінних видів риб вони не грають важливої ролі. Серед комах, що живуть у заростях водяних рослин, є й кровососи, у тому числі переносники збудників малярії. Тому зарості, розташовані поблизу сіл і інших населених пунктів, можуть мати епідеміологічне значення. У різних фізико-географічних регіонах України формування гідробіологічного режиму ставків може трохи відрізнятись від загальних закономірностей. Наприклад, у передгірних і гірських районах Карпат, де ґрунти ставків небагаті на ОР, а вода містить значну кількість зважених частинок і менш прозора, інтенсивність вегетації фітопланктону й первинна продукція нижче, ніж у ставках інших регіонів. Це відбивається на функціонуванні гетеротрофних організмів, зокрема представників зоопланктону й зообентосу. Ці більш холодноводні ставки з досить високим рівнем насичення киснем, низьким вмістом біогенних і ОР характеризуються більш низьким рівнем трофності. У степовій зоні, де землі відрізняються родючістю, а інтенсивність сонячної радіації вище, розвиток планктонних організмів більш інтенсивний, а відповідно й рівень насичення води ОР високий. У зв'язку із цим трофність ставків степової зони і їх природна біологічна продуктивність досить високі в Україні. Ставки Полісся, що живляться лісовими й болотними кислими водами, малопродуктивні.

17.7 Екосистеми водойм-охолоджувачів енергетичних об'єктів

Водойми-охолоджувачі теплових і атомних електростанцій розрізняються за характером водообміну. Серед них найпоширеніші три системи: *прямоточні, непротічні з оборотним водопостачанням і змішані*. У системі оборотного водопостачання створюються наливні водойми, з яких вода багаторазово відбирається на охолодження агрегатів. Свіжа вода подається тільки в обсягах, необхідних для відшкодування безповоротних її витрат у технологічному процесі й при випаровуванні. Для охолодження води застосовуються градирні. У прямоточних системах водопостачання

вода забирається з великих водосховищ або озер. Після проходження через водоохолоджуючі пристрої вона скидається в ті ж водойми. Забирають холодну воду й скидають нагріту в різних місцях, щоб запобігти її змішуванню. Змішані системи поєднують оборотну систему використання води із забором її з водосховища або ставка. В результаті використання води на охолодження агрегатів теплових і атомних електростанцій її температура підвищується на 8–10°C, що впливає на фізико-хімічні й біологічні процеси у водоймах-охолоджувачах і, відповідно, на хімічний склад води. Зростає питома вага карбонатних сполук кальцію й магнію, що утворюють накип на стінках систем проходження. Водойми-охолоджувачі різних фізико-географічних зон України розрізняються по сольовому складу води, вмісту біогенних елементів і органічних сполук. Хімічний склад води цих водойм визначається характером природних вод у місцях водозабору, а також хімічним складом відпрацьованої води електростанцій, її температурою й біологічними процесами.

Видовий склад і чисельність гідробіонтів у водоймах-охолоджувачах енергетичних об'єктів України залежать від багатьох факторів, у тому числі й від екологічного стану джерел забору води. При проходженні через теплообмінні системи частина організмів гине, а ті, які попадають у водойми-охолоджувачі, пристосовуються до нових умов середовища (загальне підвищення температури, швидкісні потоки води, зростання турбулентності й зміна якості води).

Нагрівання води на 4–10°C у порівнянні з її температурою в місці забору призводить до підвищення кількісних показників бактеріопланктону й зміни співвідношення гетеротрофних, амоніфікуючих, нітрифікуючих і денітрифікуючих бактерій. Зростає чисельність бактерій у місцях скидання води внаслідок загальної їхньої температурної реакції, а також збільшується органічна маса за рахунок відмирання планктону після його проходження через теплообмінники. У водоймах-охолоджувачах енергетичних об'єктів у місцях скидання нагрітих вод загальна чисельність бактеріопланктону зростає в 1,5–2 рази. У зонах змішування нагрітих і холодних вод, де температура води зменшується, показники розвитку бактеріопланктону нижче. Різні групи бактерій по-різному реагують на підвищення температури води. Так, у водоймах-охолоджувачах у зоні її збільшення на 10°C чисельність гетеротрофних бактерій зростає майже в 5 разів, бактерій із протеолітичними властивостями – в 3,5, а амоніфікуючих, нітрифікуючих, денітрифікуючих і коли-індексу – в 10 разів у порівнянні з аналогічними показниками на ненагрітих ділянках. Підвищення температури води до 35–40°C може призводити до розвитку умовно патогенної й патогенної мікрофлори внаслідок інтенсивної деструкції ОР і загибелі водних тварин при перегріві. При цьому погіршується санітарно-гідробіологічний стан водойм.

Флористичний спектр фітопланктону водойм-охолоджувачів теплових і атомних електростанцій визначається складом фітопланктону, що надходить із джерел забору води на охолодження. Фітопланктон водойм-охолоджувачів, розташованих на території України, представлений найпоширенішими прісноводними евритермними видами синьо-зелених, дінофітових, золотистих, криптофітових, діатомових, жовто-зелених евгленових і зелених водоростей. При різкому підвищенні температури води, деякі (від 9,8 до 29,0%) найбільш холодолюбні річкові водорості гинуть або значно вповільнюється їхній розвиток. Найчастіше це спостерігається у водоймах-охолоджувачах з оборотною системою водопостачання. При помірному підігріві води у водоймах-охолоджувачах відсутні стенотермні теплолюбні форми, при субтропічному температурному режимі в них можуть з'являтися водорості зі складу субтропічного й навіть тропічного фітопланктону. Так, у деяких водоймах-охолоджувачах, розташованих на території Донбасу, інтенсивно розвиваються представники таких не типових для водойм України форм синьо-зелених як анабена і анабенопсіс. При середньорічному підвищенні температури води у водоймах-охолоджувачах, розташованих на території України, на 3,5–4,0°C видове різноманіття фітопланктону зростало на 36%, а при збільшенні її на 9,5°C і високому вмісті біогенів і ОР – майже вдвічі. Загальна реакція фітопланктону на підігрів води проявляється в зростанні кількості видів всіх його таксономічних груп. При цьому в зимово-весняний період поряд з діатомовими продовжують розвиватися зелені і синьо-зелені водорості. Значення водоростей для тепловодних екосистем необхідно розглядати в трьох аспектах: як фактор якості води, як біологічна перешкода у водопостачанні і як їжа для деяких груп зоопланктону й важливий компонент природної кормової бази молоді й дорослих риб. Основна маса первинної продукції утворюється фітопланктоном у поверхневому шарі води товщиною до 1 м. Як свідчать спостереження, проведені на різних водоймах-охолоджувачах, на цій глибині формується від 38 до 68% первинної продукції, на глибині до 2 м – не більше 15–18%. На відміну від більш холодних природних водойм, водойми-охолоджувачі характеризуються значно більш високим рівнем первинної продукції фітопланктону в осінньо-зимові й ранній весняний періоди. Поряд із цим процеси деструкції ОР в них протікають більш інтенсивно.

Фітобентос у водоймах-охолоджувачах представлений мікро- і макроскопічними водоростями, які можуть формувати різноманітні угруповання в прибережних ділянках. У зонах постійного обігріву придонних шарів води й ґрунту до температури не вище 25°C відзначається збільшення в 2–3 рази видового різноманіття і в 4–5 разів – чисельності мікрофітобентосу в порівнянні з аналогічними показниками на ненагрітих ділянках. У тих випадках, коли температура придонних шарів

води постійно перевищує 25°C, видовий склад фітобентосу збіднюється, зменшується його чисельність і біомаса. Різні групи фітобентосу неоднаково реагують на збільшення температури. Узимку й навесні, коли температура води незначно підвищена, у водоймах-охолоджувачах домінують діатомові, а максимум розвитку хлорококових водоростей доводиться на весняний період. При підвищенні температури води у весняно-літній і осінній періоди відбувається масовий розвиток синьо-зелених водоростей.

Наявність у водоймах-охолоджувачах значних площ бетонованих, металевих і кам'янистих твердих субстратів створює сприятливі умови для розвитку організмів перифітону, що оселяються на занурених у воду твердих предметах. Для різних водойм-охолоджувачів описано від 114 до 426 видів фітоперифітону. З них найпоширеніші діатомові водорості, у меншому ступені представлені синьо-зелені, зелені, дінофітові, золотисті та ін. Кількість видів і їхня біомаса зростають від весни до літа, а з наближенням осені вони поступово зменшуються. У макрофітоперифітоні водойм-охолоджувачів розвиваються переважно нитчасті зелені водорості. Найбільш поширені види роду кладофора, біомаса яких на твердих субстратах може досягати 5,5 кг·м⁻². Ці види дуже чутливі до підвищення температури води: при 29°C їхній розвиток значно вповільнюється, а при 31°C вони повністю зникають. З безхребетних у перифітоні водойм-охолоджувачів на території України зустрічаються губки, моховинки, малоцетинкові хробаки, ракоподібні, черевоногі молюски. Реакція різних видів і груп тварин перифітону на нагрівання води неоднакова. Губки і моховинки мають підвищену чутливість до температури, і, як правило, у зонах впливу підігрітих вод не зустрічаються. Підвищення температури води до 30°C позитивно впливає на ріст і розвиток олігохет, личинок хірономід і струмковиків. Так, личинки в підігрітій воді дозрівають на місяць раніше, ніж у природних, більш холодних умовах.

Підвищення температури води й збільшення концентрації ОР і біогенів сприяють заростанню мілководних водойм-охолоджувачів вищими водними рослинами. Подовження періоду вегетації рослин призводить до порушення її фаз і активізації процесів фотосинтезу. Більшість видів у зоні нагрівання води починає квітнути раніше, ніж у більш холодних частинах водойм. Раніше настає й період відмирання макрофітів, протягом якого їхня біомаса істотно впливає на процеси самозбруднення водойм.

Рівень кількісного розвитку зоопланктону в різних водоймах-охолоджувачах значно відрізняється. Середньорічні показники біомаси зоопланктону становлять 1,1–6,2 г·м⁻³. Видовий склад зоопланктону у водоймах-охолоджувачах такий самий, як і в природних водоймах, з яких воду подають на охолодження енергетичних об'єктів. У водоймах-охолоджувачах можуть зустрічатися представники солонуватоводного

комплексу, а втих, які поповнюють свої запаси води із дніпровських водосховищ, виявляються представники каспійської фауни. Разом із тим зміна температурного режиму істотно впливає на розвиток окремих форм. У водоймах-охолоджувачах у зимовий період виявляються безхребетні, які в природних водоймах зустрічаються тільки в найбільш теплі літні місяці. Чим довше існує водойма-охолоджувач, тим більш стабільним стає видовий склад його зоопланктону, однак кількість видів у ньому поступово зменшується. Зоопланктон найбільш багатий в охолоджувачах водосховищного типу. При перегріві води (37–39°C) розвиток багатьох видів зоопланктону припиняється й знижується їхня біомаса. Вона є важливим компонентом природної кормової бази багатьох видів риби. Встановлено, що найбільшою рибопродуктивністю в тепловодних рибних господарствах характеризуються водойми з високим рівнем розвитку зоопланктону.

Загальне підвищення температури води позитивно впливає на розвиток зообентосу водойм-охолоджувачів. При температурі води й донного ґрунту 25°C активізується розмноження олігохет, які представлені трубочниками, наядами та ін. Створюються більш сприятливі умови для масового розвитку молюска дрейсени. Але на тлі цієї загальної тенденції позитивного впливу має місце й негативний вплив екологічних факторів. Так, при високій швидкості течії вод, що скидаються у неглибокі водойми-охолоджувачі, бентосні організми можуть зноситися. Негативно впливає на розвиток зообентосу й перегрів води, особливо в неглибоких водоймах-охолоджувачах, де нагріті скидні води поширюються по всій площі й глибині водойми. У глибоких водоймах, де нагріті води займають лише поверхневий шар, їхній вплив на донну фауну несуттєвий, і тому зообентос може розвиватися нормально навіть при значному підвищенні температури води влітку або при її зниженні в осінньо-зимовий період. Тривалий вплив високої температури води (вище 30–33°C) обумовлює пригнічення донної фауни. Такі явища особливо часто спостерігаються в невеликих наливних водоймах-охолоджувачах з оборотною системою водопостачання.

Зміни температурного режиму в зонах скидання нагрітих вод теплових і атомних електростанцій істотно впливають на формування іхтіофауни, її поширення й сезонну динаміку. У водоймах-охолоджувачах і нагрітих зонах водосховищ створюються сприятливі умови для масового розвитку таких малоцінних теплолюбних риби, як червоноперка, густера, уклея, плітка та ін. У зонах поширення теплих вод відзначені найбільші скупчення ляща, плітки, окуня. Спостереження виявили чітку залежність розподілу риби від температури води. Такі риби, як щука, плітка, ялець, окунь, бичок, навесні, улітку й на початку осені перебували переважно в зонах з температурою води близько 20°C, а густера, лящ, лин, карась, короп, сазан, уклея, піскар – у зонах з більш високою температурою води (22–28°C). Підвищення температури води до 25–26°C позитивно впливає

на ріст ляща, а при зростанні її до 28–30°C і вище показники темпу його росту вповільнюються. Зміни видового складу іхтіофауни менше проявляється у великих водоймах-охолоджувачах, які мають прямі зв'язки з іншими водоймами й водотоками. У наливних ізольованих водоймах з оборотною системою використання води іхтіофауна бідніше. Рибопродуктивність водойм-охолоджувачів залежить не тільки від їхнього температурного режиму і якості води, хоча ці фактори часто грають вирішальну роль у біопродукційних процесах, але й від рівня розвитку гідробіонтів як їжі для риб. Чітко простежується зв'язок між рибопродуктивністю водойм і їхнім ландшафтно-географічним положенням, гідрологічним і термічним режимом, наявністю мілководних ділянок і зон заростання вищою водною рослинністю.

Існують різні способи використання тепла нагрітих скидних вод енергетичних об'єктів. Серед них створення рибних господарств належить до одного з найбільш перспективних напрямків. При багатьох теплових електростанціях України успішно функціонують басейнові й сітчасті садкові господарства для промислового вирощування коропа, каналного сома, прісноводних вугрів, бестера. Є позитивний досвід вирощування на теплих водах озерної форелі і стальноголового лосося, або райдужної форелі. Безпосередньо у водоймах-охолоджувачах можна займатися розведенням рослиноїдних риб: білого амура, білого й строкатого товстолобів. На базі підігрітих вод теплових і атомних електростанцій України створюються спеціалізовані комплекси, які включають цехи інкубації ікри, лоткові лінії для вирощування личинок і системи басейнів або невеликих ставків для прискореного одержання рибопосадкового матеріалу. Вирощування риби безпосередньо у водоймах-охолоджувачах передбачає не тільки одержання рибної продукції, але й використання рослиноїдних риб у якості біологічних «меліораторів», які очищують водойми від заростей вищої водної рослинності й обростань нитчастих водоростей. Білий амур використовується для очищення скидних каналів і водойм-охолоджувачів. Для боротьби з надлишковою біомасою фітопланктону у водойми або водосховища, в які скидаються нагріті води, вселяють білих товстолобів. Основою біологічного обґрунтування доцільності використання водойм-охолоджувачів з метою риборозведення є функціональна залежність рівня метаболічних процесів в організмі риб від температурного режиму води. При цьому оптимальна температура води для протікання ферментативних реакцій у риб в ряді випадків буває вище, ніж у природних водоймах. В умовах тепловодного вирощування можна продовжити період підтримки оптимальної температури для росту й розвитку не тільки традиційних об'єктів ставкового рибництва (короп), але й форелі і теплолюбних рослиноїдних риб. Найбільш інтенсивний ріст коропа в природних водоймах України триває в середньому 3–4 місяці, коли температура води в них не нижче 18–20°C. У водоймах-

оохолоджувачах із прямоточною системою водопостачання оптимальну для росту риб температуру можна підтримувати протягом 6–8 місяців, з оборотної – практично цілий рік. З підвищенням температури води до певного рівня зростає харчова активність риб, підвищується засвоєння їжі, стимулюється обмін речовин. Ці особливості функціонування життєво важливих систем організму риб покладені в основу еколого-фізіологічного обґрунтування тепловодного рибиництва.

17.8 Загальна характеристика каналів України

Канали відносяться до лотичних, тобто проточних, екосистемам. Щодо цього вони нагадують річки, але мають чимало важливих екологічних особливостей. Русло каналів спрямовано, правильної форми, поперечний профіль його майже незмінний по всій довжині, немає обмілин, піщаних кіс і перекатів, заток і глибоких ям. Ложі каналів формуються в штучно створеному поглибленні, з якого повністю виймається земля. При будівництві каналів для захисту від ерозії широко застосовують бетонні й щебінчасті покриття ложа, а також протифільтраційну високоміцну полімерну плівку, який повністю вкривають ложі каналів. Ця плівка зверху прикривається захисним шаром з ущільненого ґрунту. Канали, що являють собою гідротехнічні споруди, можуть будуватися у вигляді відкритого русла або закритих водоводів з безнапірним або напірним (за допомогою перекачування насосними станціями) рухом води. По призначенню канали діляться на судноплавні, іригаційні, меліоративні, водопровідні, дериваційні, рибопропускні. Великі канали, як правило, мають комплексне призначення й забезпечують територіальне перекидання частини стоку рік, водосховищ або озер у малозабезпечені водними ресурсами регіони. На півдні України створена ціла система каналів, по яких вода подається в маловодний Крим, промислові центри Донбасу й Кривбасу, на зрошувані землі Запорізької, Миколаївської, Одеської, Херсонської й іншої областей. Довжина магістральних і розподільних каналів України становить близько 300 тис. км, і вони охоплюють значні території. Основним джерелом води, що подається по цих каналах, є дніпровські водосховища. Значно менше використовується вода Дунаю й малих рік – Сіверського Дінця й інших. Для постачання водою Криму побудований Північнокримський канал (400 км) з Краснознаменським відгалуженням від нього. Основне призначення каналу – зрошення земель і обводнювання південної частини Херсонської області й степового Криму, а також водопостачання кримських міст і населених пунктів. Із Дніпродзержинського водосховища бере початок канал Дніпро – Донбас (263 км), що забезпечує водопостачання Донбасу й м. Харкова, поповнює водою пересихаючі малі річки, служить для обводнювання р. Сіверський Донець і водопостачання промислових

центрів Луганської області. Канал Сіверський Донець – Донбас має довжину 131,6 км, з яких 101 км – відкрита частина, а 30 км – дюкери й напірні трубопроводи. Основним джерелом води для цього каналу є р. Сіверський Донець. Для забезпечення водою великого промислового регіону, розташованого на території Харківської, Донецької й Луганської областей, створена єдина система водопостачання, а вода по каналах Дніпро – Донбас і Сіверський Донець – Донбас подається в найвіддаленіші райони південно-східної частини України. Перших 9 км траси каналу Сіверський Донець – Донбас проходить по руслах рік Бритаї і Берека. Канал Дніпро – Кривої Ріг (41,3 км), що подає воду з Каховського водосховища, служить для господарсько-питного й промислового водопостачання Кривбасу. Із цією же метою, а також для зрошення земель Херсонської, Миколаївської й Кіровоградської областей побудований Інгулецький магістральний канал (54 км), що бере початок із правого притоку Дніпра р. Інгулець. По цьому каналі подається змішана інгулецька й дніпровська вода. Дніпровська вода направляється протитоком по руслу р. Інгулець, тобто у зворотному напрямку стосовно стоку цієї ріки, що забезпечується головною насосною станцією. Далі вода йде по каналі самопливом. Для зрошення посушливих степових районів Херсонської й Запорізької областей побудований Головний Каховський магістральний канал (129,7 км), що бере початок з Каховського водосховища біля м. Каховки й далі проходить у напрямку до м. Мелітополя. Подача води по каналу забезпечує зрошення майже 784 тис. га земель. На дунайській воді багато років функціонує Дунай –Дністровська зрошувальна система, розташована в південно-західній частині Одеської області. У числі більш дрібних зрошувальних систем діють Сіверорогачинська, Серогозська та інші.

17.8.1 Особливості гідрологічного режиму каналів і їхній вплив на формування гідробіоценозів

Серед екологічних факторів, що впливають на формування гідрологічного режиму каналів, особливе значення має характер джерел водопостачання, зокрема визначальний хімічний склад води. Наприклад, у Північнокримському каналі він відповідає складу води Каховського водосховища, у якому вода гідрокарбонатно-кальцієва із загальною мінералізацією 350–400 мг·дм⁻³. В Інгулецькому каналі хімічний склад води визначається дніпровською і більш високомінералізованою інгулецькою водою й залежить від їхнього співвідношення. Так, протягом короткого часу карбонатно-кальцієва вода може змінитися хлоридно-натрієвою, а її загальна мінералізація може коливатися від 300–700 до 1400 мг·дм⁻³. На формування якості води також впливають технічні особливості каналів – форма ложа, швидкість течії, обсяг води що пропускається і

режим роботи. Водообмін у каналах повністю регулюється, виходячи з потреб населення й народного господарства. По трасі каналу обсяг води й швидкість її течії поступово зменшуються, тому що вода розбирається на господарські потреби. За допомогою насосних станцій у каналах регулюється не тільки кількість, але і якість води, оскільки під час їхньої роботи відбувається її перемішування й аерація. Від форми ложа, характеру кріплення берегів, заповнення водою й швидкості її течії, а також інших морфометричних і гідрологічних характеристик каналів залежить розвиток окремих груп гідробіонтів. Якщо укоси каналів мають тверді покриття (кам'яний накид або бетонне облицювання), їхня самоочисна здатність значно гірше, ніж, наприклад, при біологічному зміцненні берегів заростями повітряно-водних рослин, головним чином очерету, коренева система якого міцно зв'язує ґрунт. Оскільки зарості очерету не зменшують втрати на інфільтрацію, на багатьох каналах, поряд з біологічним зміцненням берегів, застосовуються протиінфільтраційні екрани з поліетиленової плівки. Розвиток гідробіонтів у каналах обумовлений їхнім надходженням з місць водозабору. У канали річкового живлення заносяться річкові (реофільні) форми гідробіонтів, водосховищного – озерні (лімнофільні), пристосовані до вповільненої течії. По трасі каналів, особливо якщо вони беруть початок з водосховищ, змінюється склад і чисельність окремих гідробіонтів. На формування гідробіоценозів у каналах впливають такі технічні характеристики, як морфометрія русла, швидкість бігу води, режим водопостачання і т.п. Велике значення для розвитку гідробіонтів має також форма поперечного розрізу каналів (крутість укосів, наявність мілководних зон) і тип кріплення їхніх берегів. На бетонних й щебінчастих облицюваннях, що влаштовуються для попередження розмиву укосів каналів, а також для зменшення втрат на інфільтрацію води, створюються сприятливі умови для розвитку угруповань перифітону. Зміцнення укосів за допомогою заростей повітряно-водних рослин сприяє розвитку епіфітону. У заростях макрофітів більш інтенсивно розмножуються організми зоопланктону й зообентосу.

17.8.2 Гідробіоценози каналів

Формування фітопланктону в каналах визначається його складом із джерел забору води. У каналах, які заповнюються дніпровською водою, переважають діатомові (27–45%), зелені (30–45%) і синьо-зелені (7–23%) водорості. При заповненні каналів водою з р. Сіверський Донець домінують діатомові, чисельність синьо-зелених водоростей не перевищує 7% загальної. Розвиток фітопланктону характеризується сезонною динамікою. Наприклад, у весняно-осінній період у каналі Дніпро – Донбас діатомових водоростей близько 80%, синьо-зелених – 10, а зелених – 5–

10%. Улітку інтенсивність розмноження синьо-зелених водоростей у водосховищах різко зростає і їхня чисельність у каналах досягає 15–30%, зелених – 20–35 і діатомових – 40–60% від загальної. По трасі каналу відбуваються зміни у видовому складі фітопланктону, про які можна судити за коефіцієнтом флористичної спільності. Так, на початкових ділянках каналу Сіверський Донець – Донбас (річкове живлення) він становить 60–70%, а ближче до кінця – тільки близько 50% при порівнянні з фітопланктоном джерела. У Північнокримському каналі (водосховищне живлення), у якому зміни видового складу водоростей більш виражені, коефіцієнт флористичної спільності з фітопланктоном Каховського водосховища становить 30–40% на початку траси й 10–20% у другій його половині. Біомасу фітопланктону в каналах формують, в основному, представники трьох відділів водоростей: діатомових, синьо-зелених і зелених. Чисельність фітопланктону може досягати 50–120 тис. клітин на 1 см^3 , а біомаса – близько $30\text{ мг}\cdot\text{дм}^{-3}$. Улітку й у першій половині осені на початкових ділянках каналів водосховищного живлення, зокрема Дніпро – Кривої Ріг, чисельність синьо-зелених водоростей може зростати до 600 тис. кл. $\cdot\text{см}^{-3}$, біомаса – до $9\text{ мг}\cdot\text{дм}^{-3}$. Величина первинної продукції фітопланктону в каналах з річковим типом харчування (Сіверський Донець – Донбас) навесні коливається від 4 до $14\text{ мг О}_2\cdot\text{дм}^{-3}\cdot\text{доба}^{-1}$. Для каналів, що заповнюються водою дніпровських водосховищ, вона оцінюється в 3, 5–4,9 $\text{мг О}_2\cdot\text{дм}^{-3}\cdot\text{доба}^{-1}$.

Розвиток фітобентосу залежить від характеру ґрунтів, швидкості течії, прозорості води, особливостей зміцнення берегів. У каналах півдня України у фітобентосі по числу видів і кількісним показникам домінують діатомові водорості, головним чином пенатні, серед синьо-зелених водоростей переважають гормогонієві, а серед зелених – хлорококові й десмідієві. Характерний склад фітобентосу наступний: діатомові – 38,5–53,4%, синьо-зелені – 16,5–25,0, зелені – 16,0–31,0, евгленові – 1,9–9,5, а частка жовто-зелених, золотистих, дінофітових і криптофітових водоростей становить від 0,4 до 2,9%. У макрофітобентосі особливу роль у функціонуванні каналів грають нитчасті водорості – кладофора, спірогира, улотрикс та ін. Нитчасті водорості часто суцільним килимом укривають тверді покриття, якими облицьовані канали, а при відмиранні різко погіршують якість води в них.

Формування рослинного покриву пов'язане із заростанням укосів необлицьованих каналів, що мають ґрунтове ложе. Можуть заростати й канали, береги яких повністю або частково укріплені твердими покриттями. У цьому випадку процес розвитку макрофітів пов'язаний з утворенням шару мулу на твердих покриттях і відбувається пізніше. Глибина поширення вищої водної рослинності в каналах України досягає в середньому 1,5-метрової ізобати, в окремих випадках – 2 м. Для поширення занурених вищих водяних рослин лімітуючим фактором є

значна швидкість течії. Вони нормально розвиваються, якщо вона не перевищує $0,3\text{--}0,4 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$. На укосах каналів швидкість течії менше, ніж посередині. Для розвитку занурених водяних рослин важливим екологічним фактором є також прозорість води. Так, при прозорості води до $0,3\text{--}0,4 \text{ м}$ занурені рослини поширюються на глибину $0,6\text{--}0,8 \text{ м}$ у Північнокримському каналі, на $1,5 \text{ м}$ – у каналі Сіверський Донець – Донбас і на $3\text{--}4 \text{ м}$ – у каналі Дніпро – Донбас. Вища водна рослинність каналів півдня України характеризується подібністю видового складу. Найпоширенішими повітряно-водними рослинами є очерет, рогози, лепешняк, сусак, частуха, стрілолист. Найпоширеніші занурені рослини – уруть, рдести, кушир, наяда, елодея. Рослини із плаваючим листям в каналах зустрічаються нечасто – лише на ділянках, які проходять по руслах рік. Процес заростання необлицьованих укосів каналів починається через один-два роки після заповнення їх водою. В облицьованих каналах появі макрофітів передують обростання нитчастими водоростями, завдяки яким прискорюється процес накопичення мулу. Його утворення пов'язане з деструкцією водоростевої біомаси й осіданням зважених частинок, що надходять у канал з водою. Оскільки замулення щербінчастих укосів відбувається досить швидко, перші водяні рослини виявляються в каналах на другий рік після їхнього заповнення водою. Наступні етапи розвитку зануреної рослинності проходять досить швидко. При бетонних зміцненнях дна й укосів шар мулу утворюється повільно, і тому перші ознаки появи занурених рослин виявляються лише на четвертий-п'ятий рік, а інтенсивне заростання ними відбувається на восьмий-дев'ятий роки після заповнення каналу водою. Формування поясів рослинності може тривати десятки років. Протягом цього часу відбувається зміна одних угруповань вищих водяних рослин іншими. Перебіг цих процесів неоднаковий в облицьованих і необлицьованих каналах. У необлицьованих каналах занурені рослини поступово деградує і їхнє місце займають повітряно-водні, серед яких домінує очерет. Уважається, що занурені водяні рослини змінюються повітряно-водними протягом 4–5 років після заповнення каналів водою. Угруповання очерету звичайного за кілька років можуть майже повністю витиснути занурену водну рослинність. Вона залишається лише в місцях, вільних від заростей повітряно-водної рослинності. Поступово й ці ділянки заростають переважно очеретом. Надмірне заростання каналу вищими водяними рослинами негативно впливає на транспортування по ньому води. Їх зарості часто займають значні площі, утворюючи велику біомасу. Так, біомаса очерету може досягати $8\text{--}12 \text{ кг}\cdot\text{м}^{-2}$, уруті – $4\text{--}6$, а рдесту гребінчастого – близько $4\text{--}7 \text{ кг}\cdot\text{м}^{-2}$. При відмиранні макрофітів погіршується якість води, особливо в осінньо-зимовий період. Разом з тим зарості вищих водяних рослин грають певну позитивну роль у формуванні якості води. Макрофіти вилучають із води значну кількість біогенних і забруднюючих речовин, затримують зважені частинки, що

сприяє збільшенню прозорості води. У заростях макрофітів розмножуються організми-фільтратори, розвиваються епіфітні угруповання водоростей. У процесі фотосинтезу рослини виділяють у воду кисень і утилізують CO_2 . На занурених і повітряно-водних рослинах утворюються поселення бактеріоперифітону, якому належить важлива роль у деструкції ОР.

Бактеріопланктон поряд з фітопланктоном є важливим компонентом біологічного стоку в каналах. Його формування зумовлене надходженням води із джерел водозабору й частково із прилеглих територій. Кількісні характеристики бактеріального населення визначаються загальною евтрофністю водойм і концентрацією автохтонних і алохтонних ОР. Існує тісний зв'язок між розвитком фітопланктону й бактерій, у тому числі сапрофітних. У каналах України з річковим типом водопостачання при значному підвищенні чисельності діатомових водоростей у весняний період спостерігається пригнічення бактеріопланктону. На стадії їхнього масового відмирання його біомаса, навпаки, різко зростає. Збільшується чисельність бактеріопланктону й у місцях масового розвитку нитчастих водоростей. На таких ділянках вона може бути на 35–45% вище, ніж на ділянках без водоростей. У зв'язку з високою інтенсивністю розвитку бактеріопланктону його вміст в окремі сезони року може становити від 60 до 95% загального планктонного стоку каналів. Бактеріобентос зосереджується переважно на твердих субстратах укосів і в меншому ступені – на дні каналів. Динаміка його розвитку в каналах України збігається з періодичністю відмирання фітобентосу, внаслідок чого у воду переходить значна кількість ОР, які істотно впливають на чисельність сапрофітних бактерій. У зв'язку з тим, що угруповання окремих видів рослин (нитчасті водорості, занурені й повітряно-водні рослини) відмирають і розкладаються в різний термін, розподілу бактеріобентосу по трасі каналів властива мозаїчність. Впливає на розвиток сапрофітних і інших бактерій також характер укріплення дна. Так, бактеріоценози каналів, сформовані на піщаному ґрунті, характеризуються розвитком переважно оліготрофних бактерій і більш інтенсивною мінералізацією ОР. Бактеріобентос щибінчастих і бетонних покриттів не відрізняється високою функціональною активністю. У процесі деструкції рослинної біомаси утворюються погано розчинні у воді гумусові речовини, що сприяють мулоутворенню. Найбільш інтенсивно процеси розпаду фітомаси під впливом бактеріопланктону й бактеріобентосу протікають у необлицьованих каналах. На відміну від облицьованих, у яких деструкція ОР закінчується на стадії амоніфікації, в необлицьованих каналах відбувається подальше окиснення амонійних сполук, тобто їхня нітрифікація. Деструкція фітомаси в необлицьованих каналах підсилюється під впливом бактерій перифітону. Загальна їхня чисельність на повітряно-водних рослинах у каналах може коливатися від 42 до 1589

млн. кл. \cdot г⁻¹ сирі маси. Ще вище вона на занурених макрофітах (175–2360 млн. кл. \cdot г⁻¹). Сапрофітні бактерії краще розвиваються на повітряно-водних рослинах, де їхня чисельність може коливатися від 0,3 до 52,6 млн., на занурених вона становить 0,2–14,4 млн. кл. \cdot г⁻¹ сирі маси.

Зоопланктон каналів представлений, в основному, коловертками, гіллястовусими й веслоногими ракоподібними. Протягом літньо-осіннього періоду переважають гіллястовусі, а взимку й навесні – коловертки. У постійно діючих каналах, що заповнюються водою з водосховищ, їхня чисельність і біомаса значно вище, ніж у каналах, по яких транспортується річкова вода. Чисельність і біомаса зоопланктону по трасі каналів змінюються, особливо після проходження води через насосні агрегати. На формування зоопланктону істотно впливає наявність водосховищ по трасі каналу. В екосистемах каналів найбільш інтенсивний розвиток зоопланктону відзначається в заростях вищих водяних рослин, а також у придонному шарі води, якщо швидкість течії не перевищує 0,3 м \cdot с⁻¹. При більш високій швидкості організми зоопланктону змиваються потоками води.

Формування зообентосу в каналах тісно пов'язане з його складом у джерелах водопостачання. Організми бентосу при надходженні з водою в канал формують відповідні ценози, закріплюючись на твердих субстратах, таких як донні відклади, бетонні або щербінчасті облицювання, зарості вищих водяних рослин, елементи гідротехнічних споруд. На видовий склад і чисельність бентосних організмів впливають ступінь замуленості твердих субстратів, наявність заростей вищих водяних рослин, швидкість бігу води, глибина й кут крутості укосів. Формування угруповань зообентосу в каналах тісно пов'язане з режимом їхньої експлуатації. Якщо канал функціонує в сезонному режимі й після вегетаційного сезону спускається на зиму й осушується, процес становлення ценозів щороку починається заново. Що ж стосується постійно діючих каналів, то формування угруповань зообентосу проходить ряд стадій. На початковій стадії після заповнення каналів у них з'являються бентосні організми, які заносяться з водою. Крім того, на твердих субстратах поселяються личинки хірономід. Із часом з'являються личинки поденок, бокоплати й інші бентосні організми. У каналах з мулистим дном розвиваються олігохети, гідри, нематоди, поліхети, молюски, остракоди, личинки комах, вищі ракоподібні. На твердих субстратах утворюються значні за розміром поселення молюсків (дрейсен), моховинок і інших організмів, які ведуть прикріпленій спосіб життя. У необлицьованих каналах України, де добре розвинені зарості вищих водяних рослин, формуються фітофільні угруповання безхребетних, представлені зокрема, личинками хірономід і олігохетами. На бетонних і щербінчастих покриттях укосів у каналах домінують молюски. На відміну від зоопланктону, що з віддаленням від водозабору поступово збіднюється, донне населення облицьованих

каналів, навпаки, характеризується більш високими показниками видового різноманіття й чисельності. Це пов'язане зі зменшенням швидкості бігу води й утриманням більшої кількості видів у біоценозах. Внаслідок масового розвитку безхребетних, якими обростають тверді покриття укосів, зростає біомаса зообентосу по трасі каналів. У необлицьованих каналах із ґрунтовим ложем зообентос зосереджений в основному на їхніх початкових ділянках, де осідає велика кількість зважених частинок, збагачених ОР. Максимальна чисельність безхребетних відзначена на глинистому ґрунті й значно менша – на бетоні й щебенях. У бентосі каналів України чітко виділяються дві зони: *рослинно-тваринна*, що займає верхню частину укосів, і *тваринна*, розташована нижче глибини 1,5–2,0 м. Для рослинно-тваринної зони характерний інтенсивний розвиток фітобентосу. Біомаса донних тварин у каналах при стабільному режимі їхньої експлуатації може бути досить великою. Так, у необлицьованих каналах вона іноді становить 20, а в облицьованих – до 80 г·м⁻². Масового розвитку в облицьованих каналах досягають дрейсени. Їхня біомаса на твердих субстратах може коливатися на окремих ділянках від 4 до 10 кг·м⁻², а на гідротехнічних спорудах і в закритих трубопроводах досягати 15–20 кг·м⁻².

17.8.3 Формування якості води в каналах

На відміну від річок, водосховищ і озер, канали краще захищені від надходження в них забруднюючих речовин. Заборонено скидання в них стічних вод населених пунктів, промислових і сільськогосподарських підприємств. Більшість каналів України має зони санітарної охорони, а з метою попередження потрапляння дощових і поталих вод у канали уздовж їхньої траси споруджуються зливові водостоки. Якість води в каналах залежить, в основному, від внутрішньоводоймових процесів, зокрема від процесів самозабруднення й самоочищення, які тісно пов'язані з біотичним колообігом речовин, що включають утворення первинної продукції й деструкцію. Крім того, у воді каналів містяться ОР алохтонного походження, що надходять із джерела водопостачання переважно в розчиненій формі і у складі планктону. Найбільша маса фітопланктону спостерігається при надходженні в канал води з водосховищ під час її «цвітіння». ОР можуть переходити у воду з мулових відкладів. Основними ж ланками екосистеми, з якими пов'язане утворення ОР, є автотрофні організми. Найбільш активні первинні продуценти в каналах – мікро- і макроскопічні нитчасті водорості. Внесок вищих водяних рослин у створення ОР значно менший. У деструкції ОР основна роль належить бактеріальному населенню, особливо сапрофітним бактеріям. Внесок планктонних і бентосних безхребетних у ці процеси в каналах звичайно не перевищує 10%. Виключення становлять масові поселення молюска

дрейсени, які можуть впливати на деструкцію ОР. Формування якості води в каналах визначається співвідношенням процесів первинної продукції й деструкції. Якщо продукція перевищує деструкцію, у каналах можуть накопичуватися залишки організмів, що не розклалися. Вони осідають на дно й укоси каналів, акумулюються в донних відкладах і перетворюються в джерело вторинного забруднення. У тих випадках, коли продукція й деструкція збалансовані, можна говорити про нормальну самоочисну здатність екосистеми каналу. Якщо ж інтенсивність деструкції вище, ніж продукції, є всі підстави вважати, що відбувається самоочищення від забруднюючих речовин не тільки автохтонного, але й алохтонного походження.

Питання для самостійного вивчення

1. Екосистема Чорного моря. Минуле і сучасне.
2. Екосистема Азовського моря.
3. Екосистеми відкритих та закритих лиманів. Їхнє господарське значення.
4. Екосистеми дніпровських водосховищ. Їхнє використання.
5. Озера України і їхнє господарське значення.
6. Рибогосподарські водойми і їх гідроекологічні особливості.
7. Водойми охолоджувачі і їх гідроекологічні особливості.
8. Екосистеми каналів України і їхнє господарське значення.

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 II

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
