

Міністерство освіти і науки України  
Національний університет водного господарства та  
природокористування  
Навчально-науковий інститут агроекології та землеустрою  
Кафедра екології, технології захисту навколишнього  
середовища та лісового господарства

**05-02-329М**

## **КОНСПЕКТ ЛЕКЦІЙ**

з навчальної дисципліни *«Біологія» (модуль 2)*  
для здобувачів вищої освіти першого (бакалаврського)  
рівня за освітньо-професійною програмою «Екологія»  
спеціальності 101 «Екологія» та «Технології захисту  
навколишнього середовища» спеціальності 183  
«Технології захисту навколишнього середовища»  
денної та заочної форм навчання

Рекомендовано науково-  
методичною радою з  
якості ННІ агроекології та  
землеустрою  
протокол № 10 від  
21.06.2022 р.

Рівне – 2022

Конспект лекцій з навчальної дисципліни «Біологія» (модуль 2) для здобувачів вищої освіти першого (бакалаврського) рівня за освітньо-професійною програмою «Екологія» спеціальності 101 «Екологія» та «Технології захисту навколишнього середовища» спеціальності 183 «Технології захисту навколишнього середовища» денної та заочної форм навчання [Електронне видання] / Бедункова О. О. – Рівне : НУВГП, 2022. – 67 с.

Укладач: Бедункова О. О., д.б.н., професор кафедри екології, технології захисту навколишнього середовища та лісового господарства, доцент.

Відповідальний за випуск: Клименко М. О., доктор с.-г. наук, професор, завідувач кафедри екології.

Керівник групи забезпечення спеціальності 101 «Екологія»

Клименко Л. В.

Керівник групи забезпечення спеціальності 183 «Технології захисту навколишнього середовища»

Статник І. І.

© О. О. Бедункова, 2022

© НУВГП, 2022

## ЗМІСТ

ТЕМА 1. Предмет, мета і завдання гідробіології як науки. Вода - середовище життя гідробіонтів.....	4
ТЕМА 2. Пелагіаль.....	14
ТЕМА 3. Бенталь.....	28
ТЕМА 4. Живлення гідробіонтів та біологічна продуктивність водних екосистем .....	41
ТЕМА 5. Оцінка стану водних екосистем за відгуком гідробіонтів.....	54
ТЕМА 6. Роль гідробіонтів у очищенні водних екосистем ....	59
Використана література .....	67

# **ТЕМА 1. Предмет, мета і завдання гідробіології як науки. Вода - середовище життя гідробіонтів**

## **План**

1. Історія розвитку та сучасний стан гідробіології.
2. Поняття про предмет гідробіології. Завдання гідробіології як науки.
3. Основні напрями гідробіології, зв'язок з іншими природничими науками.
4. Екологічні фактори і їх дія. Оптимальні умови середовища.
5. Вплив факторів навколишнього середовища на водні організми.
6. Поняття біотопу, зони водойм у морях та континентальних гідросистемах.

## **1. Історія розвитку та сучасний стан гідробіології**

Становлення гідробіології як самостійної науки належить до періоду середини XIX століття. До цього часу біологічні ресурси водойм, здавалися людям невичерпними, а заходи з відтворення промислових організмів – зайвими, отже екологічні вивчення на практиці не впроваджувались. У середині XX ст. люди відмовляються від цієї точки зору через розуміння виснаження біологічних ресурсів водойм.

Промислові потреби у водних організмах, особливо рибних зазнавали збитків через зменшення сировинної бази, що і стало першим поштовхом до вивчення водних організмів. У другій половині XIX ст. для вивчення населення водойм стали створюватися спеціальні установи. В 1859 р. була створена перша у світі біологічна станція на морі – Морська біологічна лабораторія при Коллеж де Франс у Конкарно, на березі Атлантичного Океану. В 1867 – біостанція в Аркашоні (Франція). Одна з перших морських біологічних станцій була заснована в Севастополі в 1871 р. з ініціативи О.О. Ковалевського.

В 1872 році створена біостанція в Роскові (Франція) і Неаполі (Італія). В 1876 – Ньюпортська станція на атлантичному узбережжі США. У 1877 р. В. Гензен почав роботи в Кільській затоці по вивченню запасів риби та їхніх кормових ресурсів із

застосуванням спеціальної планктонної сітки для кількісного обліку організмів, що живуть у товщі води. Через кілька років гідробіологічні дослідження починають проводитися і у прісних водах. У 1882 створена лабораторія у Вільфранш (Франція). В 1885 – Мільпорт (Англія). У 1888 р. – А. Коротневим відкрита біостанція «Російський будинок» у Вільфранш, відкривається Плімутська морська станція (Англія). У 1889 р відкривається Андумская морська станція в Марселі. 1892 р. – відкриті біостанції на о. Гельголанд (Німеччина) і в м. Бергені (Норвегія).

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

Розвиток промисловості й транспорту спричинили забруднення прісних водойм, особливо річок, що стало досить помітним у другій половині XIX ст., що висунуло на перший план проблему чистої води. Разом з тим у 1869–1870 рр. А. Мюллер і Ф. Кін звернули увагу на величезну роль біологічного самоочищення водойм, здійснюваного різними гідробіонтами. Стало ясно, що вивчення питань забруднення й очищення водойм неможливо вести без обліку ролі гідробіонтів, без знання їхньої екології. Надалі в роботах Р. Кольквітца і М. Марссона, Я.Я. Нікітинського, Г.І. Долгова та С.Н. Строганова, виконаних наприкінці позаминулого й на початку минулого століття, було уточнено значення окремих організмів у процесах самоочищення водойм і розвинений принцип оцінки ступеня забруднення водойм за присутністю в них гідробіонтів з різною чутливістю до чистоти води.

Найбільшою мірою становленню гідробіології як самостійної науки сприяла необхідність екологічного вивчення водного населення в інтересах вирішення проблеми чистої води.

На початку 20-х рр. ХХ ст. під керівництвом М.М. Кніповича почали працювати Азово-Чорноморська науково-промислова експедиція. Велике значення у посиленні морських біологічних досліджень мала організація в 1921 р. Плавучого морського наукового інституту (Плавморін). Експедиційний корабель цього інституту «Персей», починаючи з 1923 р. зробив більше 100 експедицій у Баренцевому, Білому, Карському, Гренландському і Норвезькому морях, під час яких учасники досліджень зібрили найбагатший гідробіологічний матеріал. На початку 30-х рр. в Україні створюється АзЧерНІРО. Паралельно морським біологічним дослідженням розвивалося й гідробіологічне вивчення прісних вод. Це перші роботи (Д.О. Свіренко) на організованій в 1909 р. з ініціативи Біологічної комісії при Київському суспільстві аматорів природи під головуванням проф. А.А. Коротнева Дніпровської станції в Києві в районі Труханового острова.

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

В Україні гідроекологічними дослідженнями займаються наукові установи Національної Академії Наук: Інститут біології південних морів ім. О.О. Ковалевського; Інститут гідробіології; Інститут біології Дніпропетровського університету; Інститут екологічних проблем.

## **2. Поняття про предмет гідробіології. Завдання гідробіології як науки**

Гідробіологія вивчає населення гідросфери у взаємозв'язку з навколишнім середовищем і біологічні явища у

водоймах, які виникають при взаємодії різних живих компонентів один з одним і з неживою природою. На початку свого становлення гідробіологія найбільшу увагу приділяла екологічному вивченню особин окремих видів. Такий *аутекологічний* напрямок зберігся і в сучасній гідробіології, але вже займає підлегле положення. На перший план висунулися *демекологічні* (популяційні) й *синекологічні* (біоценологічні) дослідження – вивчення популяцій і біоценозів як "надорганізмних форм життя", яким властиві певна структура, функція і характер взаємодії із навколишнім середовищем. У сучасній гідробіології особливо ретельно вивчаються *водні екосистеми* – структурно-функціональні одиниці біосфери, що різняться фізико-хімічними характеристиками, складом населення та особливостями внутрішньо-системних взаємодій.

Основні завдання гідробіології: 1 – вивчення екологічних процесів у гідросфері з метою її освоєння; 2 – збільшення біологічної продуктивності водойм; 3 – розробка біологічних основ забезпечення людей чистою водою; 4 – експертна оцінка екологічних наслідків перерозподілу стоку річок; 5 – гідробіологічна експертиза впливу існуючих і знову створюваних промислових, сільськогосподарських і інших підприємств на водні екосистеми з метою їх охорони.

### **3. Основні напрями гідробіології, зв'язок з іншими природничими науками**

Гідробіологія розглядає ту ділянку біосфери, що належить до водної оболонки Землі і яку прийнято називати *біогідросферою*. Дослідження біогідросфери є завданням не тільки гідробіології, але й таких наук як гідрологія, гідрохімія, гідрофізика, гідрогеологія та деяких інших.

Найбільш тісно, серед біологічних дисциплін, з гідробіологією пов'язані зоологія, ботаніка, мікробіологія та біогеографія. Спираючись на знання з цих наук, гідробіолог отримує уяву про склад населення водойм і ряд інших даних, які потім використовуються ним при проведенні екологічних оцінок.

#### **4. Екологічні фактори і їх дія. Оптимальні умови середовища**

Елементи середовища, що безпосередньо впливають на існування живих організмів, називаються *факторами* і поділяються на:

- *абіотичні* – фізико-хімічний склад води;
- *біотичні* – вплив одних живих організмів на інші;
- *антропогенні* – вплив людини на живу природу як свідомий, так і опосередкований.

Діапазон коливань фактору, який здатний витримувати вид, називається його *екологічною валентністю*. Форми з широкою екологічною валентністю називаються *еврибіонтами*, з вузькою *стенобіонтами*.

Ступінь екологічної валентності виду можна оцінювати не тільки за відношенням до широкого комплексу факторів, але й окремо до кожного фактору. Наприклад, по відношенню до:

- температури: еврitherмні і стеноtherмні;
- солоності: евригалінні і стеногалінні;
- тиску: еврибатні і стенобатні;
- наявності кисню: евриоксидні і стенооксидні.

Лімітуюче значення факторів проявляється не на всіх, а тільки на деяких стадіях розвитку організму, коли екологічна валентність мінімальна.

#### **5. Вплив факторів навколишнього середовища на водні організми**

Із великої кількості фізико-хімічних факторів, що впливають на водне населення водойм гідросфери, лише деякі мають провідне екологічне значення. Перш за все, до таких факторів відносяться фізико-хімічні властивості самої води.

Так, вода характеризується відносно високим коефіцієнтом поверхневого натягу. Поверхнева плівка води є надійною опорою для організмів, які виробляють специфічні адаптації, зокрема змочуваність і незмочуваність покривів тіла. Організми з незмочуваними покривами, тобто такими, що не прилипають до плівки, а знаходячись у плівці, підтримуються нею і не тонуть. Гідробіоти більш легкі, ніж вода, можуть



утримуватися в ній, упираючись в плівку, що знаходиться над ними.

Найбільше екологічне значення для гідробионтів має ступінь насиченості води різними газами, концентрація іонів мінеральних солей, органічних речовин, склад і концентрація зважених речовин.

Найбільше значення для гідробионтів мають із газів кисень, вуглекислий газ, сірководень і метан.

**Кисень** потрапляє у водойму за рахунок його інвазії (вторгнення) із атмосфери і внаслідок фотосинтетичної діяльності рослин. Втрата  $O_2$  спостерігається внаслідок його евазії (виходу) із води в атмосферу і використання на окислювальні процеси, зокрема на дихання.

Розчинність кисню у воді залежить від температури і атмосферного тиску. Чим більше температура і тиск, тим менше вміст розчиненого кисню і навпаки. Дефіцит кисню викликає смерть гідробионтів при умові відсутності адаптації у них до дефіциту кисню. Якщо загибель гідробионтів набуває масового характеру і спостерігається на значній акваторії, то говорять про таке явище, як замор. Наявність кисню у водоймі впливає на її самоочисну здатність. Від його концентрації залежить повнота розкладу органічної речовини у водоймі.

**Вуглекислий газ.** Збагачення води  $CO_2$  відбувається в результаті дихання гідробионтів за рахунок інвазії з атмосфери та виділення із солей вугільної кислоти.  $CO_2$  необхідний для: проходження темної фази фотосинтезу; регуляції метаболізму і синтезу різних органічних сполук; як початковий субстрат в процесах біосинтезу гетеротрофними бактеріями; регуляції обмінних процесів в організмах гідробионтів. В той же час при високих концентраціях  $CO_2$  отруйний для тварин і з цієї причини вони часто відсутні в джерельних водах, перенасичених вугільною кислотою.

**Сірководень.** У водоймах він утворюється виключно біогенно; тобто за рахунок діяльності різних бактерій. Для багатьох гідробионтів він смертельний навіть у невеликих концентраціях, а в великих кількостях викликає заморні явища.

**Метан.** Отруйний для більшості гідробионтів.

Утворюється при мікробіальному розкладі органічних речовин. Частка метану, що утворюється у водоймах надходить в атмосферу, частина окислюється бактеріями до вугільної кислоти. Особливо багато метану виділяють ґрунти ставків і озер з високим вмістом органічних сполук.

**Мінеральні солі.** Сумарну концентрацію всіх мінеральних іонів у воді називають її солоністю.

За ступенем солоності всі природні води поділяють на:

- прісні (солоність яких від 0 до 0,5‰);
- солонуваті (0,5-30‰);
- морські (30-40‰);
- пересолені (більше 40‰).

До прісних водойм відносять річки і більшість озер, до морських - Світовий океан, до солонуватих і пересолених - деякі озера і окремі ділянки Світового океану.

Значення мінеральних іонів в житті гідробіонтів полягає у: забезпеченні процесів біосинтезу; впливі на сольовий склад гідробіонтів (дифузія через їх зовнішні покриви); визначенні точності зовнішнього середовища водних організмів, створенні умов їх осморегуляторної роботи; забезпеченні умов існування гідробіонтів з вапняковим скелетом (моллюсків, коралів) для створення їх стулок.

**Розчинені органічні речовини.** Це в основному водний гумус, який складається із важкорозчинних гумінових кислот. В менших кількостях зустрічаються цукри, амінокислоти, вітаміни і інші рухомі фракції органічної речовини, більшість з яких виділяється у воду в процесі життєдіяльності гідробіонтів. Внаслідок хімічної стійкості основна маса розчиненої у воді органіки більшістю гідробіонтів не використовується в їжу, тільки гриби і бактерії є виключенням. Більшість гідробіонтів використовують легкорозчинені речовини (вітаміни, амінокислоти, цукри). Крім фізичних властивостей і хімічного складу води існування гідробіонтів в великій мірі визначається особливостями фізико-хімічних явищ, що виникають внаслідок взаємодії гідросфери з іншими оболонками Землі. До екологічно найбільш важливих треба віднести тиск, гідродинаміку, температуру і світло.

**Тиск.** З глибиною тиск води дуже швидко зростає. В придонних шарах Світового океану він може перевищувати 10 Н/м. Величина тиску сигналізує тваринам глибину їх знаходження і вони самі обирають її.

У багатьох гідробіонтів підвищення тиску викликає позитивний фототаксис (тобто підняття до поверхні водойм), а падіння тиску викликає негативний фототаксис - опускання вглиб водойми.

Органами сприйняття тиску у гідробіонтів звичайно є різні газові камери (плавальний міхур у риб, газові включення в цитоплазмі найпростіших, повітроносні порожнини в підошві деяких медуз, в черепашках головоногих і червононогих моллюсків). Зміна тиску газу в камерах, що сприймається різними рецепторами, служить датчиком глибини їх знаходження і дозволяє активно її контролювати.

**Гідродинаміка.** До основних її елементів відносять течію, хвилювання і переміщення вод. В річках течії пов'язані з ухилом русла, в озерах і морях викликані іншими причинами. Дуже великий вплив на траєкторію течій мають сили Каріоліса. Якщо потік рухається проти руху Землі (зі сходу на захід), то його лінійна швидкість падає, центробіжна сила зменшується і потік зміщається в бік полюса. В іншому випадку він зміститься до екватору. З цих причин у всіх річок північної півкулі правий берег звичайно більш крутий, ніж лівий, а в південній навпаки.

Рух води має для гідробіонтів пряме і побічне значення. Пряме значення проявляється в переносі пелагічних організмів в горизонтальному напрямку, переміщенні їх по вертикалі і вимиванні бентосних організмів із ґрунту. Побічне значення виявляється через принос їжі і кисню, винос метаболітів, вирівнюванні температурних і гідрологічних градієнтів, а також через вплив на формування ґрунтів. В областях сильних придонних течій ґрунти більш рухомі, зазнають змулення, тому донні осади тут не нагромаджуються. Зворотня картина там, де течії слабкі або їх зовсім немає.

Рух води гідробіонти сприймають за допомогою рецепторів: риби оцінюють швидкість і напрямок течії органами бічної лінії, ракоподібні - антенами.

Хвилювання води в основному пов'язані із взаємодією повітряних і водних мас, а в морях - з припливно-відпливними явищами. Рідше виникають сейсмічні хвилі (цунамі), які досягають величезної висоти і великої руйнівної сили.

Перемішування води може бути викликане вітром або зануренням більш густих холодних і солоних вод, а також переміщенням гідробіонтів у товщі води. При цьому велику роль має фільтраційна діяльність водних мешканців - молюсків, ракоподібних, котрі а декілька днів здатні пропустити крізь свої фільтруючі апарати весь об'єм води, в якому вони існують.

**Температура.** Як екологічний фактор температура впливає на: географічне розповсюдження і зональне розподілення гідробіонтів; швидкість і характер протікання різних життєвих процесів; має сигнальне значення.

Адаптація стенотермних організмів іде двома шляхами: вироблення евритермності та вибір місць існування зі стійким температурним режимом або така їх зміна, при якій організми уникають впливу граничних температур. Так, більшість безхребетних і риб мігрують осінню із холодних вод прибережної зони у відкриті зони водойм, а весною - у зворотному напрямку. З цією ж метою можуть відбуватися і вертикальні міграції для знаходження оптимальних температурних умов на тій чи іншій глибині.

У багатьох гідробіонтів, які періодично відчувають на собі дії від'ємних температур виробляються адаптації, які запобігають замерзанню соків тіла. В основному вони зводяться до зниження точки замерзання соків і підвищенню їх здатності до переохолодження. Завдяки таким адаптаціям більшість організмів прибережної зони витримують зниження температури до  $-10^{\circ}\text{C}$ . Замерзання соків тіла запобігається виробленням спеціальних антифризів - глікопротеїдних молекул, які послаблюють структуру льоду так, що він тоне. Чим частіші і сильніші періодичні зміни температури в водоймах, тим вище стійкість гідробіонтів холодних і теплових пошкоджень.

**Світло.** Особливо велике значення світло має: для фотосинтезуючих рослин. Більшості тварин світло потрібне для розпізнавання середовища і орієнтації рухів, дуже часто світло

має сигнальне значення. Від світла залежить забарвлення гідробіонтів, яке у ряду тварин навіть може змінюватися, забезпечуючи маскування на тому чи іншому фоні. У багатьох гідробіонтів чітко проявляється фототропізм, позитивний (це світлолюбиві гідробіонти) та негативний (тіньолубиві гідробіонти). У планктонних форм фототропізм частіше позитивний, а у бентосних - негативний.

Орієнтуючись на світло, гідробіонти знаходять для себе найбільш вигідне місце в просторі. Наприклад, морські планктонні організми роблять регулярні добові міграції, вночі піднімаються на поверхню, а вдень опускаються на глибину 100-200 м. Тобто початок підйому і спуску визначається часом настання тієї чи іншої освітленості і таким чином світло набуває для організмів сигнального значення.

Велике значення світло має як джерело інформації про середовище, а також для орієнтації рухів. У зв'язку з цим у гідробіонтів добре розвинені різні фоторецептори. Більшість морських форм здатна до світіння або біоломінесценції, біологічне значення якої полягає у: захисті, привабленні особин іншої статі, підманюванні здобичі.

Сприйняття світла гідробіонтами дещо слабше, ніж у наземних тварин, в зв'язку з відносно швидким угасанням світла у воді. З цієї ж причини гідробіонти характеризуються короткозорістю. У більшості риб найближча межа різкого бачення лежить в межах від 0,1 до 5 см.

## **6. Поняття біотопу, зони водойм у морях та континентальних гідросистемах**

У водоймах розрізняють такі біотопи:

1 – *Нейсталь* – поверхневий шар води, що межує з атмосферою. Життєві форми цього біотопу називають нейстоном. В основному це організми, які знаходяться у зваженому стані.

2 – *Пелагіаль* – товща води. Життєві форми, які населяють пелагіаль (пелагос) поділяються на:

а) *плейстон* – пелагічні організми, частина тіла яких знаходиться у воді, а частина над її поверхнею. Типовими

представниками плейстону є ряска, латаття біле, глечики жовті;

б) *планктон* – пелагічні організми які не в значній мірі, або зовсім нездатні до активного руху, тому не можуть протистояти токам води, якими вони переносяться з місця на місце. Це водорості, найпростіші, коловертки, рачки і інші дрібні форми тварин;

в) *нектон* – великі тварини, рухова активність яких достатня для подолання водних течій. Це риби, кальмари, ссавці.

3 – **Пелагобенталь** – біотоп, який населяють організми, здатні одночасно жити на дні водойми і підніматися в товщу води. Відповідно життєві форми пелагобенталі називають пелагобентосом. Це краби, камбала, креветки, морські зірки.

4 – **Бенталь** – це дно водойми з прилеглим до нього шаром води. Життєві форми бенталі називають бентосом (губки, личинки комах, молюски).

5 – **Перифітон** – організми які оселяються на підводних спорудах, днищах кораблів, прикріплюються до водоростей (корали, п'явки, актинії, вустриці).

## ТЕМА 2. Пелагіаль

### План

1. Життєві форми гідробіонтів.
2. Основні зони пелагіалі Світового океану.
3. Планктон. Розмірний склад планктону.
4. Плавучість гідробіонтів
5. Нейстон, пелагобентос і плейстон.
6. Рух пелагобіонтів.
7. Міграції. Вертикальні міграції. Горизонтальні міграції.
8. Конвергенції при активному плаванні.

### 1. Життєві форми гідробіонтів

Гідросфера, як арена життя, підрозділяється на більш-менш відмежовані одна від одної ділянки – біотопи, або екотопи, що характеризуються специфічними умовами існування. До найбільш великих біотопів водойм належать їхня товща, або пелагіаль (pelagos – відкрите море), дно із прилеглим до нього

шаром води, або бенталь (*bentos* – глибина), і поверхневий шар води, що граничить із атмосферою, або нейсталь (*nein* – плавати). Населення пелагіалі називається пелагосом, бенталі – бентосом, нейсталі – нейстоном.

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

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

організмів, частина життєвого циклу яких здійснюється в повітряному, а частина – у водному середовищі (наприклад, багато комах, що ведуть в імагінальній стадії повітряний спосіб життя, а в личиночній – водний).

## **2. Основні зони пелагіалі Світового океану**

*Пелагіаль* (від грець. *pelagos* – відкрите море) – це товща води морів й океанів, що є середовищем перебування водних організмів, не пов'язаних із дном водойми. Її межа простирається від літоралі до самих віддалених від берегів ділянок океану. Пелагіаль ділиться на три зони: епіпелагіаль, або шар води, що покриває материкову обмілину (глибина 0–200 м), *батіпелагіаль*, або товща води над материковим схилом, і *абісопелагіаль* – товща води над океанічним ложем. *Епіпелагіаль* – найбільш продуктивна зона морських екосистем. У її верхній частині найбільш інтенсивно протікають біологічні процеси (фотосинтез автотрофних організмів – фітопланктону) і створюється первинна органічна продукція, що використовується тваринними організмами, які живуть у батіпелагіалі, абісопелагіалі й бенталі. На глибині 2,5–3 км, біля підземних термальних вод, органічні речовини можуть утворюватися також у результаті хемосинтезу, що здійснюється хемотрофними бактеріями.

## **3. Планктон. Розмірний склад планктону**

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



біотопами і переміщуються в географічних координатах. Цим вони різко відрізняються від біотопів бенталі й суші.

За ступенем пристосованості організмів до водної товщі розрізняють *голопланктон* і *меропланктон*. До першого належать організми, все активне життя яких проходить у товщі води, і тільки спочиваючі стадії (бруньки, яйця та ін.) можуть перебувати на дні. До меропланктону належать форми, що живуть у товщі води тільки на якомусь відрізку свого активного існування, а іншу частину життя їм властивий інший спосіб життя (пелагічні личинки донних тварин, ікра й личинки риб, личинки плейстонта фізалії).

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

Планктон за розмірними ознаками підрозділяється на *мегало-* (довжиною більше 1 м), *макро-* (1 – 100 см), *мезо-* (1–10 мм), *мікро-* (0,05 – 1 мм), *нано-* (дрібніше 0,05 мм) і *ультрапланктон* (*megalos* – величезний, *takros* – великий, *mesos* – середній, *mikros* – маленький, *nannos* – карликовий).

Для найдрібніших прокариот і вірусів був введений клас *фемтопланктону*.

#### 4. Плавучість гідробіонтів

Наведений раніше розподіл мешканців товщі води на планктон і нектон, залежно від їхньої здатності протистояти течії можна уточнити, використовуючи гідродинамічні показники, зокрема, *число Рейнольдса (Re)*, що виражає відношення сил інерції до сили тертя:  $Re = v \cdot l \cdot K$ , где  $v$  – швидкість руху рідини,  $l$  – довжина тіла,  $K$  – кінематична в'язкість.

*Плавучість* може розглядатися як занурення з найменшою швидкістю, і тоді формула плавучості здобуває наступний вид (В. Оствальд):  $a = b / (c \cdot d)$ , де  $a$  – швидкість занурення,  $b$  – залишкова вага (різниця між вагою організму й

вагою витиснутої їм води),  $c$  – в'язкість води,  $d$  – опір форми. Із цієї формули треба, що організми можуть збільшувати плавучість, підвищуючи тertia об воду й зменшуючи залишкову вагу.

*Підвищення тertia об воду.* Чим більше питома поверхня тіл, тим повільніше в результаті тertia вони поринають у воду. Оскільки зі зменшенням розміру тіл їхня питома поверхня зростає, тривале паріння організмів у товщі води полегшується. Звідси найбільш характерна риса планктону – малі й мікроскопічні розміри утворюючих його організмів. Крім цього збільшення питомої поверхні організмів досягається їх уплощенням, сильним розчленовуванням тіла, утворенням усіляких виростів, шипів і різних придатків.

З підвищенням температури й погіршенням умов плавучості відростки збільшуються. Наприклад, динофітові джгутикові *Ceratium reticulatum* і *C. palmatum* в Індійському океані мають незрівнянно більш довгі й лапчасті рогоподібні придатки, ніж у Східній Атлантиці, де вода холодніше.

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

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

*Зниження залишкової ваги.* Густина води помітно зростає зі зниженням температури, а також з підвищенням солоності й тиску, у зв'язку із чим умови плавучості організмів помітно міняються. Відповідно до цього у планктонів питома вага регулюється таким чином, щоб вона наближалася до густини води. Як правило, питома вага прісноводних планктонних

організмів не перевищує 1,01–1,02 г/см<sup>3</sup>, морських – 1,03–1,06 г/см<sup>3</sup> і їхня плавучість наближається до нейтральної. У тих випадках, коли гідробіонти здійснюють вертикальні міграції або переміщуються в ділянки з іншою густиною води, вони звичайно змінюють свою питому вагу, модулюючи склад тіла. Щільність його окремих компонентів виражається наступними середніми величинами (при 20° С): *сквален* – 0,86; *воскові ефіри* – 0,90; *діацилгліцериновий ефір* – 0,91; *триацилгліцерин* – 0,92; *білок* – 1,33; *кісткова тканина* – 2–3 г/см<sup>3</sup>. Украй неоднакова маса різних іонів.

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

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

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

## **5. Нейстон, пелагобентос і плейстон**

Залежно від розмірів і ступеня рухливості представники пелагобентосу відносяться до *некто-* або *планктобентосу*. Серед

представників *нектобентоса* найбільш звичайні вищі раки й риби. Наприклад, проникають у поверхневий шар ґрунту багато креветок і мізиди, що каламутять мул з метою добування їжі. Морські риби піщанки закопується в пісок, рятуючись від переслідування. Накидаючи на себе пісок, частково закопується в ґрунт плоскі скати й камбала. Такою же здатністю володіють личинки міног – піскорийки, які по декілька днів не піднімаються у воду із ґрунту.

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

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

*Епінейстон*. По верхній стороні плівки натягу в прісних водоймах бігають клопи-водомірки *Gerris* й *Hydrometra*, жуки-вертячки *Gyrinus*, подури, мухи *Ephydra*; на поверхні океанів численні клопи-водомірки *Halobates*. Плівка під ногами комах, що бігають, прогинається, але не рветься, чому сприяє

незмочуємість їхнього тіла, що дозволяє використовувати вертикальну складову сили поверхневого натягу води. Умови життя епінейстонів характеризуються посиленою сонячною радіацією (світловий потік падаючої та відбитої радіації), високою вологістю повітря, рухливістю поверхні опори. Висока концентрація органічних речовин, що скопичується на поверхневій плівці і під нею, створює сприятливі умови для харчування епінейстонів. З іншого боку, вони самі досить уразливі для ворогів, тому що можуть піддаватися нападу з води й повітря, а яких-небудь притулків позбавлені.

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

Нейстон існує в доволі складних абіотичних умовах, оскільки піддається постійному впливу інтенсивної сонячної радіації, у тому числі й ультрафіолетової, витримує різкі температурні перепади, зміни солоності, які відбуваються в результаті випаровування, або опріснення при випаданні опадів. Біотичні умови також є складними, оскільки нейстони піддаються впливу «подвійного преса» хижаків, який проявляється у нападах аеробіонтів зверху (птахи, кажани та ін.) і гідробіонтів знизу. Захист від хижаків ускладнений через високу освітленість води, відсутність екранів і прихистків, а також зниженими можливостями уникнення переслідування гідробіонтами (неможливість руху вгору).

Специфічні особливості абіотичних і біотичних умов існування гіпонеїстону обумовлюють вироблення в його представників різноманітних адаптаційних пристосувань. Наприклад, змочуваність зовнішніх покривів тіла, розвиток пігментації, яка захищає організми від згубного впливу ультрафіолетового випромінювання, позитивний фототропізм, специфічний окрас або прозорість, ряд пристосувань до харчування органічними частками, що падають на поверхню води з повітря.

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

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

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

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

## 6. Рух пелагобонтів

Переміщення організмів під дією зовнішніх сил у воді виражено значно сильніше, ніж на суші, внаслідок рухливості самого біотопу гідробонтів – водних мас. З мешканців пелагіалі, планктонні форми переміщуються зовнішніми силами в більшому масштабі, ніж нектонні.

У ряді випадків малорухомі форми, власне кажучи, користуються різними видами «природного транспорту», досягаючи за допомогою активних пересувань потрібних маршрутних ліній і переміщаючись із них, коли це потрібно, на інші. Величезне по своїх масштабах перенесення гідробонтів течіями води в океані. Морські течії, що характеризуються великою довжиною й високою швидкістю, здатні обумовлювати переміщення рослин і тварин на тисячі кілометрів.

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

Переміщення планктонів може відбуватися повітряними течіями, наприклад, коли водойми або їхні окремі ділянки піддаються обсиханню. Піднімаючи пил з обсохлого ґрунту, вітер переносить разом з нею спочиваючі стадії планктонних бактерій, водоростей, найпростіших, коловерток, рачків та інших тварин, забезпечуючи їхнє розселення по інших водоймах. Умерзаючи в лід, переміщаються разом з ним багато представників морського й прісноводного планктону. Також субстратом, що переміщує, можуть бути днища кораблів та інші плаваючі предмети, а також різні гідробонти, до яких тимчасово прикріплюються планктонні організми.

Плавання планктону здійснюється за допомогою джгутиків і війок, згинанням тіла, веслуванням кінцівками та реактивним способом. Останнє досить ефективне. Серед найпростіших воно властиво, наприклад, джгутиконосцю *Medusochloris phiate* та інфузорії *Craspedotella pileolus*,

колоколоподібне тіло яких, скорочуючись, викидає воду. Вертикальні переміщення в товщі води можуть досягатися шляхом зміни питомої ваги організмів. Скорочуючи купол, рухається більшість медуз. Пересування за допомогою війок і джгутиків ефективно тільки при невеликих розмірах організмів (50-200 мкм), і тому спостерігається лише у мікроскопічних істот (найпростіших, водоростей, коловерток). Як локомоторний орган значно могутніші кінцівки, які у зв'язку з функцією плавання здобувають ряд адаптивних рис. Так, у всіх плаваючих комах гомілки ніг відносно коротшають, лапки подовжуються, членики ніжок сплющуються, а безладне розташування волосків замінюється впорядкованим, так що вони утворюють ряди, що збільшують опорну поверхню кінцівок.

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

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

*Активний рух за рахунок зміни питомої ваги* характерний для багатьох представників фітопланктону і дрібних зоопланктерів, рідше він зустрічається у великих пелагобіонтів. Оточуючи себе мікроскопічними пухирцями кисню, що виділяється при фотосинтезі, водорості спливають нагору, а скинувши «поплавці», рухаються вниз. Принципово подібний із цим механізм вертикального переміщення водоростей, коли вони поперемінно накопичують у клітинах важкі або легкі іони, змінюючи таким шляхом свою плавучість. Мінюючи знак останньої, водорості активно обирають обрії води, сприятливі по освітленості або в інших відносинах. Крім цього саме переміщення має для них величезне біологічне значення, забезпечуючи зміну мікрообсягів води, що виснажують, на нові,



з більш високим вмістом біогенів, тобто цей процес аналогічний зміні пасовищ у тварин.

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

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

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

Для багатьох нектонів, зокрема риб, характерна уроджена реореакція – рух проти течії, що забезпечує тварині перебування в межах свого місцеперебування. Орієнтація (в основному зорова і дотична) відбувається по нерухомих орієнтирах. Гранична швидкість течії, що викликає реореакцію, у донних риб вище, ніж у пелагічних, критична (знос всупереч реореакції) – нижче; у риб зі швидкоплинних водойм критичні швидкості вище, ніж у представників того ж виду, що живуть в умовах меншої проточності.

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

## **7. Міграції. Вертикальні міграції. Горизонтальні міграції**

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

У вертикальних міграціях беруть участь як планктонні, так і нектонні організми, причому саме переміщення, як правило, забезпечується за рахунок активних рухів організмів, і рідше – шляхом зміни питомої ваги. Вертикальні міграції можуть мати всіляке біологічне значення. Саме переміщення відбувається під впливом факторів, що здійснюють або безпосередній вплив, або

мають сигнальне значення. Іноді той самий фактор, наприклад світловий, може виступати в ролі сигнального, а в інших випадках впливати безпосередньо. Вертикальні міграції бувають неперіодичними, як, наприклад, опускання планктонних організмів моря під час штормів або після випадання дощів, і періодичними. До останнього належать добові, сезонні й вікові міграції.

Добові вертикальні міграції властиві як прісноводними, так і морськими пелагічним організмам, але в останніх мають більший розмах. Серед пелагічних організмів розрізняють мігрантні види, що здійснюють добові вертикальні міграції, і немігрантні, в яких вони відсутні. Навіть у межах одного виду не всі особини поведуться однаково і залежно від свого віку, стану та місцезнаходження можуть бути мігрантними або немігрантними.

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

Сезонні й вікові вертикальні міграції відповідно пов'язані із сезонними змінами різних гідрологічних показників, і зі змінами в стані самих організмів.

Масові активні переміщення в горизонтальному напрямку здійснюють, головним чином, представники нектону, особливо риби й ссавці. Міграції, спрямовані з відкритого моря до його берегів і в ріки, називаються *анадромними*, ті що мають протилежний напрямок – *катадромними* (*ana* – нагору, *kata* – униз, *dromeion* – бігти). Йдуть на нерест із моря в ріки багато риб

(осетрові, лососеві й ін.), періодично підходять до берегів океанічний оселедець, тріска. З рік у моря йдуть на нерест вугри.

За біологічним значенням виділяють *кормові, нерестові й зимувальні* міграції, причому вони часто комбінуються. Наприклад, тріска після нересту біля північно-західних берегів Норвегії рухається, виїдаючи евфаузіїд і гіперіїд, на північ і схід, здійснюючи шлях у кілька тисяч кілометрів.

### **9. Конвергенції при активному плаванні**

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

Крім обтічної форми тіла забезпеченню високої швидкості руху сприяють виділення слизу, що знижує тертя (риби, головоногі), і специфічна будова шкірних покривів тварин. Плаваючі тварини, як правило, мають негативну або позитивну плавучість, відповідно до чого повинні мати пристосування, що перешкоджають у першому випадку зануренню, а в другому – виштовхуванню з води.

## **ТЕМА 3. Бенталь**

### **План**

1. Життєві форми бенталі.
2. Рух бентонтів.
3. Міграції бентонтів.
4. Населення бенталі морів і океанів. Кількісний і якісний розподіл бентосу.
5. Перифітон.
6. Інфауна, онфауна, епіфауна, нектобентос і пелагобентос.

7. Псамон.

8. Пристосування гідробіонтів для життя в бентосі й перифітоні.

### 1. Життєві форми бенталі

*Бенталь* (грець. *benthos* – глибина) – екологічна зона Світового океану, область водойм що заселена донними організмами.

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

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

частині звалу і котлу (найбільш глибокій частині озера) називають *профундаль*.

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

Бентосні організми живуть на поверхні ґрунту і в його товщі, відповідно до чого населення дна підрозділяється на *епі-* і *ендобентос*. За таким же принципом, стосовно до донних тварин, виділяють представників *епі-* і *інфауни*. За ступенем рухливості розрізняють форми бродячі, або *вагільні* (краби, восьминоги, морські зірки та ін.), *седентарні*, які лежать на ґрунті, не здійснюючи значних переміщень (багато моллюсків, морські їжаки), і прикріплені, або *сесильні* (наприклад, губки, моховинки, корали).

По розмірній ознаці виділяють організми *макро-*, *мейо-* (*мезо-*) і *мікробентосу*. До *мейобентосу* належать форми розміром 0,1–2 мм, до *макробентосу* – більші, до *мікробентосу* – меншої величини.

Терміном «*перифітон*» А. Л. Бенінг назвав у 1924 р. населення субстратів, що вводяться у воду людиною (кораблі, плоти, палі і т.п.). Ще раніше для позначення організмів, що поселяються на живих і мертвих субстратах у товщі води, Е. Гентшель запропонував термін «*обростання*».

В наш час обидва терміни використовуються в подібному значенні для позначення тварин і рослин, що живуть у товщі води на живих і мертвих субстратах, піднятих над дном, незалежно від їхнього походження й ступеня рухливості.

Розрізняють *фітобентос*, *бактеріобентос* і *зообентос*, а також *мікрофітобентос* і *макрофітобентос*.

Видове різноманіття і біомаса бентосних організмів закономірно знижуються зі збільшенням глибини. Так, якщо біомаса бентосу літоральних і верхніх субліторальних екологічних зон моря становить, у середньому 5–10 кг/м<sup>2</sup>, то в субліторальній зоні вона зменшується до сотень і десятків грамів, а в батіалі обчислюється вже в грамах на 1 м<sup>2</sup>. Як показують розрахунки, у шельфовій зоні морів, на яку доводиться близько 8

% загальної площі дна Світового океану, біомаса бентосних організмів становить близько 60 % біомаси всього океанічного бентосу. Якісний і кількісний склад бентосу прісних водойм значно бідніше, ніж морських.

## **2. Рух бентонтів**

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

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

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

Навіть особини одного виду можуть мати різні розміри залежно від ступеня твердості ґрунту, па якому вони живуть. Рух по поверхні твердого субстрату відбувається шляхом бігання або ходіння, повзання, стрибання. Бігання й ходіння на ґрунті

властиво багатьом ракоподібним, водним комахам і їхніми личинкам, павукоподібним і хребетним. Особливо широко обидва розглянуті способи пересування використовуються тваринами, що живуть на морській літоралі.

Повзання відбувається за рахунок амебоїдних рухів (корененіжки), перистальтичним скороченням тіла (хробаки), за допомогою кінцівок (личинки ряду комах) і війок (інфузорії, різні хробаки, молюск *Caecum* та ін.). Часто воно здійснюється підтягуванням тіла до місця прикріплення з послідовним перенесенням його вперед по напрямку руху.

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

Повзання характерно для багатьох комах, лапки яких пристосовані до чіпляння за нерівності субстрату або дозволяють рухатися навіть по зовсім гладких поверхнях. Серед риб здатні до повзання деякі морські коники, що чіпляються за саргасові водорості сильно видозміненими грудними й черевними плавцями.

У ґрунті тварини переміщуються у вузьких проміжках між частками, розсовуючи їх, або заковтуючи з наступним викидом через анальний отвір.

Пересування між частками ґрунту можливо тільки для дуже дрібних організмів, як правило тих що володіють нитковидним тілом, – багатьох інфузорій, коловерток, гастротрих, нематод, личинок двокрилих. У піщанистому ґрунті, з розмірами частинок менше 0,1 мм, капілярні ходи дуже малі, тому інфауна майже відсутня.

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



### 3. Міграції бентонтів

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

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

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

Вертикальні міграції в товщі ґрунту носять добовий і сезонний характер. Добові переміщення звичайно пов'язані із захистом від виїдання, з розселенням, харчуванням, добуванням кисню. У Каспійському морі інфузорії вночі концентруються у

верхніх шарах ґрунту (0–4 см), удень максимум їхнього знаходження зміщається в більше глибокі шари (6–10 см); улітку і в ясну погоду міграції виражені різкіше, ніж узимку і в похмурі дні. Чітко виражені вертикальні міграції інфауни на піщаній морській літоралі простежуються у зв'язку із чергуванням припливів і відливів.

Взимку багато представників озерного бентосу, наприклад олігохети і личинки хірономід, переміщуються в поверхневі шари ґрунту, що пов'язано з погіршенням кисневого режиму й зниженням харчової активності ворогів. Уникаючи промерзання в ґрунті, глибше закопуються в нього взимку личинки деяких комарів. Зимове переміщення в більш глибокі шари ґрунту відзначено в бентосних інфузорій Каспійського моря; у перифітонних форм простежена нічна міграція до поверхні води, а вдень – осідання на залишені субстрати.

#### **4. Населення бенталі морів і океанів. Кількісний і якісний розподіл бентосу.**

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

Бактеріобентос зустрічається на всіх глибинах, хоча на мілководді він звичайно більш багатий. Із просуванням углиб ґрунту кількість бактерій звичайно знижується, причому нерідко в сотні й тисячі разів.

Особливо швидко падає кількість аеробних бактерій, внаслідок чого їхнє відношення до числа анаеробів із просуванням у ґрунт знижується.

Гриби переважно представлені фікоміцетами, серед яких найбільш численні сапрофітні форми. Їхня кількість звичайно досягає декількох десятків тисяч в 1 м<sup>2</sup> ґрунту.

Фітобентос в основному представлений бурими, червоними і зеленими водоростями, а також деякими квітковими рослинами. До бурих водоростей, які живуть у прибережжі, прикріплюючись спеціальними коренеподібними виростами до морського дна, належать близько 900 видів. Червоних

водоростей, що у деяких випадках суцільним килимом встеляють дно мілководь, налічується більше 2500 видів. Набагато менш різноманітні у фітобентосі зелені та інші водорості, декількома видами представлені квіткові рослини – зостера, морський льон, посеїдонія і деякі інші.

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

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

Зообентос представлений різноманітними групами тварин, і якщо немає жодного типу, всі види якого були б пелагічними, то відносно бентосу спостерігається інша картина. Винятково донний спосіб життя ведуть у дорослому стані всі представники губок, моховинок, плечоногих і майже всі голкошкірі. Сумарна кількість зообентосу у Світовому океані оцінюється приблизно в 10 млрд. т.

У бентосі морів найбільш багаті видами вищі ракоподібні, моллюски, поліхети, моховинки, гідроїди, голкошкірі й тунікати. Вкрай різноманітні й численні інфузорії, кількість яких особливо у верхньому (0–2 см) шарі ґрунту часто досягає більше 5 млн. екз./м<sup>2</sup>.

З переходом від шельфового району до зон батіалі й абісали видовий склад зообентосу стає бідніше, причому для багатьох форм характерна пристосованість до тих або інших глибин, що, однак, може мінятися в особин виду залежно від ділянки ареалу, в якому вони живуть. Так, арктичні види в

південних частинах свого ареалу, як правило, зустрічаються на більших глибинах, ніж у північних районах.

## 5. Перифітон

*Перифітон* – поселення гідробіонтів на поверхні занурених у воду твердих предметів. Ці поселення можуть мати вигляд твердих обростань різних субстратів – днищ кораблів, трубопроводів, водозабірних споруджень, занурених у воду конструкцій, каменів, скель, поверхні тіла морських тварин. Основу обростань становлять бактеріальна плівка, прикріплені рослини (водорості) і тварини (ракоподібні, молюски, гідроїди, губки й інші безхребетні). Сукупність організмів різних трофічних рівнів формує своєрідний біоценоз, що характеризується специфічними взаєминами між представниками окремих систематичних груп. Серед прикріплених організмів обростань можна спостерігати вільноплаваючих або плазуючих гідробіонтів.

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

До складу перифітону входять діатомові й інші водорості, гриби, найпростіші, губки, моховинки, хробаки, молюски, вусоногі раки та інші безхребетні. Спочатку субстрати покриваються слизовою плівкою з мікроорганізмів. Потім на них осідають личинки й дорослі форми безхребетних. Покрив з організмів, що прикріплюються, полегшує знаходження в перифітоні рухливих форм. Шорсткуваті субстрати заселяються швидше гладких (зручність прикріплення), а горизонтальні інтенсивніше вертикальних (менше змив водою, осідання детриту зверху, природне положення тіла); верхні поверхні звичайно заселяються сильніше нижніх (менше нагромадження

детриту, затіненість, більший змив); максимум обростання спостерігається на деякій глибині, де умови освітлення та інші абіотичні фактори найбільш сприятливі для розвитку перифітону. Швидкість заселення субстратів, зокрема, мікроорганізмами тісно корелює з їхньою концентрацією в планктоні й температурою води; наростання чисельності й біомаси припиняється після досягнення деяких меж у результаті відмирання й відриву частини перифітонтів.

## **6. Інфауна, онфауна, епіфауна, нектобентос і пелагобентос**

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

Типовими представниками інфауни є багатощетинкові хробаки, двостулкові моллюски, деякі голкошкірі та інші безхребетні. Угруповання організмів онфауни утворюють ракоподібні, моллюски, деякі багатощетинкові хробаки, більшість голкошкірих (у морі). Епіфауна складається з губок, гідроїдів, актиній, моховинок, морських жолудів, коралових поліпів й ін.

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

Комплекс організмів, здатних перезимувати в товщі льоду, одержав назву пагон.

## 7. Псамон

Волога, що знаходиться між окремими піщинками, зустрічається не тільки в ґрунтах поблизу водойм, але й на значному видаленні від них, наприклад у пустелях Середньої Азії. Ходи між окремими піщинками можуть бути заповнені солоною або прісною водою. Перший випадок найбільш звичайний для пісків морських пляжів і донних опадів морів, другий – для узбережжя прісних водойм і в пісках під їхнім ложем. Істотно розрізняються між собою за фізико-хімічними умовами і своєму населенню поверхневі й глибинні інтерстиціальні води.

У поверхневих шарах піску температура ґрунтової води помітно міняється протягом дня й протягом року. Атмосферні опади, просочуючись крізь пісок, надають інтерстиціальним водам відомий ступінь проточності, помітно впливають на їхній сольовий склад і газовий режим. Надзвичайно важливий той факт, що в поверхневий шар піску на глибину кілька сантиметрів проникає сонячне світло, що уможливорює існування тут фотосинтезуючих рослин.

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

Типовий розріз піску, населеного псамонтами, представлений зверху незабарвленим шаром, далі йде зелений, бурий, попелястий і незабарвлений шари. Товщина верхнього незабарвленого шару коливається від декількох міліметрів до 15 см, зеленого – у межах від декількох міліметрів до декількох сантиметрів. Основна маса псамонтів зосереджена в зеленому шарі, де багато фотосинтезуючих рослин і сприятливі харчові

умови для тварин. З водоростей у цьому шарі в значних кількостях присутні діатомові, протококові й синьо-зелені. Представники останніх, особливо *Phormidium* й *Oscillatoria*, в основному й обумовлюють зелене забарвлення піску. Навіть 10-15 см піску, що лежить на забарвленому шарі, не виключають розвитку в останньому фотосинтезуючих водоростей. Чим інтенсивніше сонячна радіація, тим під більш товстим шаром незабарвленого піску може лежати зелений шар псамону. Із тварин у зеленому шарі найбільш часто зустрічаються інфузорії, коловертки, війчасті, круглі й малощетинкові хробаки, слабкіше зеленого шару заселені інші горизонти піску.

Населення глибинних інтерстиціальних вод залежно від їхнього місцезнаходження має різний склад. В пісках морського ложа найбільш звичайні інфузорії, круглі хробаки, ракоподібні, нерідкі асцидії і навіть голотурії. У пісках морських пляжів часто зустрічаються турбеларії й нематоди, гастротрихи, найпростіші, архіанеліди й молюски.

Інтерстиціальна фауна гіпореалу складається з гіллястовусих, веслоногих і черепашкових рачків, олігохет, нематод, інфузорій і ряду інших форм. В інтерстиціальній фауні пісків річкових пляжів частіше інших зустрічаються нематоди, кліщі, ракоподібні й багатоніжки. У фауні пісків Каракумів знайдені багатоканальні корененіжки, які поза морськими водами звичайно не зустрічаються.

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

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

## **8. Пристосування гідробіонтів для життя в бентосі й перифітоні**

Пристосування гідробіонтів до бентосного й перифітонного способу життя зводяться насамперед до розвитку засобів утримання на твердому субстраті, захисті від поховання осідаючою суспензією, до вироблення найбільш ефективних способів пересування. Украй характерні для організмів бентосу й перифітону пристосування до тимчасового переходу до планктонного способу життя. Це забезпечує малорухомих форм можливість значних переміщень в інтересах розселення або зміни біотопів.

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

Підвищення питомої ваги звичайно досягається утворенням важкого масивного кістяка, завдяки якому гідробіонти не переміщуються на субстраті навіть порівняно сильними течіями. Такий, наприклад, кістяк є в багатьох голкошкірих, масивні раковини червононогих і двостулкових моллюсків, карапакси крабів. У тілі неприкріплених бентосних організмів не зустрічаються повітрявмісні порожнини, значні скупчення жиру.

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

Заглиблення в субстрат здійснюється у формі часткового або повного закопування в ґрунт, а також зануренням у тверді породи шляхом їхнього висвердлювання й проточування. Здатність закопуватися в ґрунт притаманна багатьом моллюскам,



голкошкірим, більшості олігохет і поліхет, личинкам багатьох комах і навіть деяких риб.

Занурюються в тверді субстрати, руйнуючи їх механічно або хімічно (розчинення кислотами), деякі губки, молюски, ракоподібні, голкошкірі та інші організми. У ряду форм фіксація досягається сплюсненням тіла, утворенням усіляких виростів, що підсилюють зчеплення організмів із ґрунтом, побудовою прикріплених до ґрунту або вільно лежачих на ньому будиночків і деякими іншими засобами.

Захист від засипання суспензією. Зваж, що осідає на дно з товщі води, може бути згубною для прикріплених бентонтів, у зв'язку із чим у багатьох з них конвергентно виробляється одна загальна властивість – піднесеність над ґрунтом. Це досягається витягуванням самого організму, причому якщо він має раковину, то знизу (наприклад, у молюсків) утворюються перегородки або днища, що підіймаються одна над іншою.

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

#### **ТЕМА 4. Живлення гідробіонтів та біологічна продуктивність водних екосистем**

##### План

1. Живлення гідробіонтів
2. Трофічний потенціал водойм
3. Пристосування гідробіонтів, що знижують їхнє виїдання
4. Способи добування їжі та спектри харчування
5. Біологічна продукція й потік енергії у водних екосистемах
6. Вторинна продукція та методи її визначення

## 1. 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 *сапротрофи* (*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 хемоорганотрофів. Всі вони в якості джерела вуглецю для побудови тіла використовують  $\text{CO}_2$ , але розрізняються за способами видобування енергії. *Хемолітоавтотрофи* (нітрифікуючі, водневі, безбарвні сірчані, деякі тіонові, метаноутворюючі й залізні бактерії) використовують енергію окиснення  $\text{NH}_3$ ,  $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{H}_2$ ,  $\text{H}_2\text{S}$  або інших відновлених речовин. *Фотолітоавтотрофи* (ціанобактерії, прохлорококові водорості, зелені й пурпурні сірчані бактерії) утилізують

енергію сонячного світла, хемоорганогетеротрофи – енергію окиснення метанолу, оксалату та інших органічних речовин.

Гетеротрофні бактерії, серед яких розрізняють хемоорганогетеротрофів, 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  $\text{H}_2$  і  $\text{S}_2\text{O}_3^-$  відповідним відновленням  $\text{CO}_2$  і  $\text{SO}_4^{2-}$ . *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 селективність, живлення. З іншого боку, харчові адаптації забезпечують певний рівень інтенсивності живлення, тобто добування корму в потрібній кількості.

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.

## **2. Трофічний потенціал водойм**

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 алохтонного харчового матеріалу, величини продукції корму і його вносу за межі водойми у формі живих організмів або мертвої органіки.

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.

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 гідробіонти, 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). ЗОР значною мірою є добре засвоюваним матеріалом і тому відіграє значну роль у харчуванні гідробіонтів. 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.

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.

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.

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.

### 3. Пристосування гідробіонтів, що знижують їхнє виїдання

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 моллюсків, ракоподібних, кишквопорожнинних, поліхет, риб.

*Укриття* забезпечується заглибленням у різні субстрати, використанням як притулок порожніх раковин, побудовою різних будиночків, перебуванням під захистом інших організмів.

Найпоширеніший спосіб укриття – закопування 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 моллюски 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.

#### 4. Способи добування їжі та спектри харчування

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).

*Екзогенне харчування* гідробіонтів в основному носить голозойний характер, але багато гідробіонтів у деякому ступені здатні задовольнити свої харчові потреби за рахунок осмотичного поглинання РОР. Здобування корму при *голозойному харчуванні* відбувається шляхом диференційованого або недиференційованого захоплення харчових об'єктів (фаготрофно).

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.

По ступеню різноманітності 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.

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.).

## **5. 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.

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 новоствореної 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 Р - це різниця між первинною валовою продукцією фітопланктону А

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.

*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, ніж 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  $1 \text{ м}^2$  у рік або енергію на  $1 \text{ м}^3$  у рік.

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

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

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

$$A = C \cdot U^{-1},$$

де  $U^{-1}$  – засвоєння корму; С – раціон.

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 змінно-нагінні явища, надходження органічних і біогенних речовин, змив гумусу й мінеральних добрив із прилеглих до водойми територій.

Агентами виносу можуть бути зелені рослини, риби, моллюски, личинки комах і т.д. У проточних системах значна кількість енергії вноситься 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.

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 Р до середньої біомаси популяції В за певний проміжок часу (рік, сезон, місяць, добу, день), - це продукційно-біомасовий коефіцієнт (Р/В- коефіцієнт), що є показником *питомої біопродуктивності популяції*. 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.

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.

## **6. Вторинна продукція та методи її визначення**

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 (злушений 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 моллюсків, 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).

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:

$$P = V_e + V_2 - V_1,$$

де  $P$  – продукція;  $V_e$  – елімінована біомаса, що дорівнює похідній величині від чисельності загиблених особин і їхньої середньої біомаси;  $V_1$  і  $V_2$  – біомаса на початку й наприкінці періоду спостережень. Цей метод дозволяє розраховувати продукцію популяцій видів водних тварин, у яких можна розрізнити окремі покоління або когорти.

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.

## **ТЕМА 5. Оцінка стану водних екосистем за відгуком гідробіонтів**

### **План**

1. Евтрофікація водних екосистем
2. Поняття сапробності та зони сапробності
3. Методи оцінки ступеня забруднення водойм за допомогою організмів-біоіндикаторів

### **1. Евтрофікація водних екосистем**

*Евтрофікація* – це підвищення біологічної продуктивності водних об'єктів у результаті накопичення у воді біогенних елементів під дією природних і антропогенних факторів.

Природна евтрофікація залежить від багатьох факторів. Одним із них є зв'язок між хімічним складом ґрунтів водозбірної території водойм та рівнем продуктивності. Це означає що родючість ґрунтів на водозборах, насиченість води біогенними елементами тісно пов'язане з рівнем біологічної продуктивності водойм, тобто евтрофікацією. Сама кількість накопиченої органічної речовини залежить від співвідношення процесів продукції та деструкції. Також, на природну евтрофікацію впливає інтенсивність кругообігу органічної речовини, яка визначає не тільки рівень біологічної продуктивності водойм, а й швидкість седиментації і накопичення речовин у них.

Однак, природна евтрофікація за своїм проявом значно поступається антропогенній евтрофікації, через яку, проблема стала глобальною. Антропогенна евтрофікація передусім передбачає збільшення надходження у воду біогенних елементів і зростання біопродуктивності водних екосистем. Наслідком

цього є збільшення швидкості накопичення біогенного осаду. В якості таких біогенних елементів, які контролюють евтрофікацію водойм, загальноприйнятими вважають такі речовини, як фосфор і азот, іноді ще вуглець. Джерела антропогенних речовин безпосередньо пов'язані з різними формами діяльності людини, такими як: промислове виробництво, сільськогосподарська діяльність, створення населених пунктів (включаючи всі форми урбанізації), та рекреаційна діяльність.

Евтрофікація сильно погіршує якість води, що призводить до збільшення каламутності, цвітіння ціанобактерій, втрати біорізноманіття, небезпеки для здоров'я, виснаження кисню, а також неприємного смаку та запаху. Це, у свою чергу, створює соціально-економічні проблеми, такі як збільшення витрат на очищення води, труднощі з виконанням критеріїв для побічних продуктів дезінфекції та естетичних збитків.

Нині використовують багато класифікаційних шкал, які побудовані на основі показників, що відносяться до різних компонентів водних екосистем. Засновниками першої трофічної типізації водойм були Тінеманн та Науманн. Ними була запропонована прийнята згодом термінологія поділу водних екосистем на «оліготрофні», «мезотрофні», «евтрофні». Пізніше з'явився термін – «дистрофні» водойми. По мірі накопичення органічної речовини, водойми переходять від оліготрофного типу з низьким рівнем продуктивності до мезотрофного та евтрофного типів з середнім і високим рівнем продуктивності, а далі до дистрофного типу. Наступним етапом кількісного визначення трофічного статусу водойм, стали спроби в другій половині ХХ століття формалізувати трофічні шкали, заповнивши їх нескінченним рядом величин. Таким чином з'явилися різноманітні індекси трофічного стану (ІТС), найбільш поширеними з яких можна назвати індекси Карлсона, що розраховуються за вмістом хлорофілу  $CHL$ , загального фосфору  $TR$  та прозорості  $SD$ . Значення ІТС становить  $<40$  в оліготрофних водах,  $40-60$  в мезотрофних і  $>60$  в евтрофних при концентрації хлорофілу  $<1, 1-10$  і  $>10$   $\mu\text{кг}/\text{дм}^3$ .

## 2. Поняття сапробності та зони сапробності

Ступінь забруднення водних об'єктів ОР визначає їх *сапробність* (*sapros* – гниючий), 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*.

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*.

Полісапробні води характеризуються наявністю значної кількості білків, поліпептидів, вуглеводів, а також мізерними концентраціями кисню й накопиченням у воді  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{S}$  й  $\text{CH}_4$ . Для таких вод типовим є відновлювальний характер біохімічних процесів. Показник біохімічного споживання кисню БСК<sub>5</sub> у таких водах становить близько 40 мг  $\text{O}_2/\text{дм}^3$ . 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.

У мезосапробних водних об'єктах ступінь забруднення слабкіше виражена: відсутні білки, більше кисню, значно менше  $\text{CO}_2$  й  $\text{H}_2\text{S}$ . 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  $\alpha$ - і  $\beta$ -мезосапробні. Води  $\alpha$ -мезосапробної зони характеризуються наявністю аміаку, нітритів, амідо- й амінокислот. Мінералізація ОР в таких водах відбувається за рахунок аеробного окиснення, в основному бактеріями. Показник БСК<sub>5</sub> для таких вод становить приблизно 4–12 мг О<sub>2</sub>/дм<sup>3</sup>. Серед мезосапробних організмів зустрічається багато бактерій, деякі гриби, різні види водоростей – синьо-зелені, зелені, деякі евгленові, інфузорії, коловертки різних видів, ракоподібні, моллюски, личинки двокрилих, олігохети й інші бентосні безхребетні. Ці організми витримують досить забруднене середовище зі значним дефіцитом кисню. У воді зустрічається кишкова паличка. В  $\beta$ -мезосапробних водах в значно меншій кількості міститься амонійний і нітритний азот, переважають нітрати. Н<sub>2</sub>S виявляється лише в мізерних концентраціях. Помітний деякий дефіцит кисню у воді, але він виражений слабо. ОР мінералізуються шляхом повного окиснення. БСК<sub>5</sub> дорівнює, в середньому, 1,7–4 мг О<sub>2</sub>/дм<sup>3</sup>. Організми – індикатори  $\beta$ -мезосапробних вод представлені різними водоростями: синьо-зеленими, діатомовими, зеленими й іншими. В  $\beta$ -мезосапробній зоні можуть інтенсивно вегетувати вищі водяні рослини. У значній кількості представлені види найпростіших: корененіжок, джгутикових, інфузорій, коловерток і хробаків.

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 Н<sub>2</sub>S. БСК<sub>5</sub> не перевищує 1,6 мг О<sub>2</sub>/дм<sup>3</sup>, 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, безхребетних, а з риб представлені форель, судак, окунь, та ін.

Особливо чисті води за системою сапробності називаються катаробними. Такі води перенасичені киснем, в них відсутні  $\text{CO}_2$  й  $\text{H}_2\text{S}$ . Показник БСК<sub>5</sub> 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.

### **3. Методи оцінки ступеня забруднення водойм за допомогою організмів-біоіндикаторів**

Гідробіологічні показники дають змогу оцінити якість води за тваринним населенням та рослинністю водоймищ. Зміна видового складу водних екосистем може відбуватися за настільки слабого забруднення водних об'єктів, яке не виявляється жодними іншими методами. Тому гідробіологічні показники є найбільш чутливі.

Всі гідробіологічні дані та розрахункові індекси можна поділити на:

- *прості*, які безпосередньо характеризують який-небудь індивідуальний компонент екосистеми (наприклад, чисельність, біомаса, або число видів у співтоваристві);
- *комбіновані*, що відображають компоненти з різних сторін (наприклад, видове різноманіття враховує як число видів, так і розподіл їх достатку);
- *комплексні*, що використовують відразу декілька компонентів екосистеми (наприклад, продукція, самоочищення, стійкість).

Комбіновані і комплексні показники прийнято узагальнено називати "індексами". Серед їх різноманітності варто виділити індекси, призначені для: оцінки якості екосистеми за співвідношенням показників загальної чисельності; оцінки якості екосистеми за індексами видового різноманіття; оцінки зон сапробності за показовими організмами; оцінки якості екосистеми за співвідношенням кількості видів, стійких і нестійких до забруднення; індекси спільності (подібності) - коефіцієнт спільності Жаккара і Чекановського-Серенсена.

Виходячи з принципу пріоритету первинних даних, основним результатом гідробіологічного моніторингу є три основні показники:

- щільність видів  $S$  - оцінка числа видів (видового різноманіття), характерна для даної точки екосистеми;
- щільність організмів  $N$  - чисельність особин кожного виду, яка припадає на одиницю розміру екосистеми ( $m^3$ ,  $m^2$ ,  $m$ );
- щільність біомаси  $B$  - маса особин кожного виду, яка припадає на просторову одиницю екосистеми.

За чутливістю до забруднення гідробіонти умовно поділено на чотири групи:

- 1 - чутливі і стійкі - найкращі індикатори забруднення;
- 2 - чутливі і нестійкі - при посиленні забруднення види цієї групи мігрують (при наявності відповідної здібності);
- 3 - нечутливі і нестійкі - при посиленні забруднення види цієї групи гинуть;
- 4 - нечутливі і стійкі - при подальшому забрудненні починають домінувати.

Так, найбільш відомий індекс домінування гідробіонтів, запропонований Ф. Вудівіссом, який розділив можливі ступені забруднення води на 10 класів і побудував таблицю для визначення цих класів по наявності або відсутності окремих груп гідробіонтів з урахуванням загальної кількості таких груп на досліджуваній ділянці.

## **ТЕМА 6. Роль гідробіонтів у очищенні водних екосистем**

### План

1. Участь гідробіонтів у біологічному самоочищенні водних об'єктів
2. Реакція гідробіонтів на токсичний вплив
3. Механізми біотрансформації чужорідних речовин в організмах гідробіонтів
4. Показники накопичення та розподілу токсичних речовин. Біомагніфікація

## **1. Участь гідробіонтів у біологічному самоочищенні водних об'єктів**

*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. 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. 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.

## **2. Реакція гідробіонтів на токсичний вплив**

Після надходження у водні екосистеми токсичні речовини в першу чергу взаємодіють з планктонними організмами. У 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 з складу планктону, що приводить до зміни в ньому домінантних видів.

Зниження інтенсивності споживання зоопланктоном планктонних водоростей приводить до інтенсивнішого їх розвитку, аж до виникнення «цвітіння» води. Організми зоопланктону взагалі чутливіші до дії багатьох токсикантів, ніж водорості, тому первинна продукція в умовах невисокого токсичного забруднення може навіть зростати унаслідок ослаблення пресу зоопланктону на фітопланктон. Одночасно з цим зростають і показники розкладання (деструкції) фітопланктону, що прискорює самозабруднення водойм.

Токсиканти у водних екосистемах розподіляються між компонентами планктону нерівномірно і це приводить до корінної перебудови структури планктонних угруповань. Як правило, такі перебудови здійснюються в три етапи.

На *першому етапі* істотно коливаються показники чисельності і біомаси планктонних популяцій, що характеризується як етап «розгойдування» системи.

На *другому етапі* відбувається зміна домінантних форм, яка полягає в тому, що види-домінанти і субдомінанти переходять на другий план або зовсім зникають, а домінантами стають види, які раніше були другорядними. Такі зміни найчастіше мають стрибкоподібний характер і виявляються досягши певних критичних значень концентрації токсиканта.

*Третій етап* характеризується повною зміною структури гідробіоценозів при загальній тенденції до зниження чисельності і біомаси окремих планктонних видів.

У разі тривалої дії токсикантів може повністю зникати фітопланктон, унаслідок чого припиняється фотосинтез, порушуються трофічні ланцюги і екосистема відмирає.

У донних відкладеннях такі процеси виражені менш чітко, не дивлячись на те, що токсиканти до них поступають в значній кількості при осадженні завислих частинок і відмерлого

планктону. Донний мул інтенсивно адсорбує токсиканти, які взаємодіючи з органічними і іншими речовинами часто втрачають свою токсичність (наприклад, комплексні сполуки важких металів). У зв'язку з цим прямий вплив токсикантів на бентонтів може значно слабшати. Нестійкі органічні токсиканти руйнуються мікроорганізмами донних відкладень, а частково трансформуються мікро- і мезобентосними організмами, які харчуються мулом (нематоди, олігохети, личинки хірономід). Акумуляція токсикантів з донних відкладень здійснюється у трофічних ланцюгах: мул – донні мікроорганізми – бентосні безхребетні – риби-бентофаги (лящ, сазан, лин, сом та інші). При тривалому накопиченні токсикантів мул стає токсичним, але виявити це можна лише при біотестуванні водних витяжок мулу.

Описані прояви токсикогенних сукцесій характерні для водойм відносно невеликих розмірів, отруєних токсикантами в невеликих концентраціях, що не викликають відразу масову загибель гідробіонтів. У річках відбувається розбавлення токсикантів і знос їх в пониззя або у водосховища, де вони осідають у складі завислих частинок.

Катастрофічні скидання стічних вод, аварії на очисних спорудах, залпові викиди забруднюючих речовин і інші надзвичайні ситуації, які приводять до надходження у водойми значної маси токсикантів (серед яких багато особливо отруйних), супроводжуються масовою загибеллю (замором) риб і безхребетних. Такі явища часто пов'язані з сумісною дією токсикантів і кисневого дефіциту.

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.

За будь-якого прямого або опосередкованого токсичного впливу відбувається зміна проникності мембран гідробіонтів. Причинами цих порушень може бути як безпосередня деструкція ліпопротеїдів, так і порушення роботи ферментного комплексу.

Для водних організмів найважливішим наслідком зміни проникності мембран клітин є порушення осморегуляції. Наприклад, метали, компоненти нафти та інші забруднюючі агенти викликають структурне ураження зябрів та порушують транспорт іонів, що позначається на іонному складі крові риб.

Реакціями гідробіонтів на токсичний вплив є також порушення діяльності нервової, травної, дихальної систем у тварин та фотосинтезу – у рослин.

Наглядним прикладом порушення діяльності нервової системи є відхилення поведінкових реакцій. Вони проявляються в змінах загальної рухової активності (прискорення чи гальмування руху), характеру переміщення (порушення координації, особливостей розташування в просторі), харчових, захисних реакцій, нерестової поведінки, відношення до природних факторів навколишнього середовища.

Внаслідок дії несприятливих факторів змінюються всі форми обміну. За слабого впливу можуть стимулюватись і пластичний і енергетичний обмін, проте зі зростанням навантаження відбувається їх пониження. Пригнічення пластичного обміну відмічається за більш низьких концентрацій токсикантів, ніж енергетичного. Неспецифічним наслідком інтоксикації є дистрофія.

Вплив на процеси онтогенезу проявляється в змінах процесів диференціації та метаморфозу. В процесі розвитку ембріону спектр уражень може бути широким – від появи всякого роду морфологічних аномалій (тератогенний ефект) до загибелі ембріонів та личинок. Найбільш чутливими в розвитку ембріонів виявляються періоди гастрюляції, ранній органогенез, вилуплювання.

В якості адаптацій можна розглядати не лише збереження внутрішнього середовища організму, але й вибір умов навколишнього середовища, який лежить в основі так званих поведінкових адаптацій. У випадку забруднення води гідробіонт може уходити з забруднених акваторій, як це відбувається в риб, або ізолюватись, як це відбувається в личинок або моллюсків, які герметично закривають свої стулки або будиночки. При цьому об'єкт може переходити на анаеробний обмін.

В якості адаптивних перебудов на рівні популяції можна розглядати як прискорення розмноження (навіть на фоні збільшення смертності особин), так і збільшення тривалості життя особин (на фоні можливого пригнічення розмноження), які відмічаються за різного ступеня забруднення.

### **3. Механізми біотрансформації чужорідних речовин в організмах гідробіонтів**

Метали в тканинах водних організмів майже негайно після поглинання зв'язуються ендogenousними молекулами, утворюючи комплекси з таурином, лізином, АТФ, N-метил- $\alpha$ -піколіновою кислотою, що становить рухомий, легкодоступний резерв металів. За підвищених рівнів металів у тканинах стимулюється синтез специфічних поліпептидів та протеїнів, здатних зв'язувати іони металів у великій кількості. Ці протеїни, що мають молекулярну масу близько 10-15 кД та велике число SH-груп, називають металотіонеїнами у тварин та фітохелатинами у рослин. При тривалому надходженні металів до тканин відбувається їх фіксація на нерухомих білкових утвореннях у тканинах паренхіми або зовнішніх покривів.

Накопичення металів у складі таких білків може сягати високих рівнів. Металотіонеїноподібні білкові комплекси утворюють у тканинах водних тварин таких метали, як кадмій, цинк, мідь, ртуть. Відмічається подібність металів і до інших хімічних фракцій тканин, наприклад подібність мишьяку та ртуті до ліпідів.

Для перетворення багатьох органічних токсичних речовин у клітинах та тканинах організмів формуються неспецифічні біохімічні механізми. Однак, перетворення більшості з'єднань,



особливо на перших етапах інтоксикації здійснюється за участю ферментів нормального метаболізму.

Детоксикація забезпечується проходженням реакцій окислення, відновлення, гідролізу, в результаті чого виявляються зв'язаними, або зруйнованими хімічно активні групи чужорідних молекул та підвищується їх полярність. Важливим етапом детоксикаційних перетворень є реакції кон'югації, тобто зв'язування чужорідних молекул з ендogenousними молекулами глюконової, сірчаної, амінокислот, метильними та іншими алкіл-групами.

Стійкість гідробіонтів до пестицидів часто залежить від активності їх ферментних систем. Деякі пестициди, особливо – хлорорганічні, стимулюють синтез цитохрому Р-450 та інших ферментів, що називаються індукованими. Інгібітори індукованих ферментів гальмують хід процесів детоксикації, та одночасна поява в середовищі токсичного агенту та інгібітору ферментів детоксикації становить додаткову небезпеку. До таких інгібіторів, зокрема, належать і важкі метали.

При руйнуванні або перетворенні чужорідних з'єднань у організмі можуть утворюватися похідні більш токсичні, ніж вихідні речовини. Це явище називають летальним синтезом. Деякі з новоутворених похідних здатні включатися до складу нуклеїнових кислот та білкових молекул, провокуючи появу небезпечних віддалених наслідків інтоксикації.

#### **4. Показники накопичення та розподілу токсичних речовин. Біомагніфікація**

Активність видалення речовин з тканин, як правило, оцінюють за періодом «напіввиведення», тобто за часом, впродовж якого відбувається зниження його вмісту вдвічі в організмі або в окремій тканині. Наприклад, для молосків період напіввиведення ртуті складає від 15 діб (у гонадах) до 60 діб (травні залози, нога, аддуктор).

Якщо швидкість надходження речовини в клітини переважає швидкість її виходу з клітини, відбувається її накопичення в тканинах. Затримка речовини в тканинах відбувається за рахунок хімічних та фізико-хімічних взаємодій.

Коефіцієнт накопичення або коефіцієнт концентрування, являє собою співвідношення вмісту токсичної речовини в тканинах організму та довколишній воді. Для деяких речовин величина цього коефіцієнту може сягати значних величин – порядку десятків і сотень тисяч. Наприклад, у дафніях величина коефіцієнту накопичення бенз(а)пірену складала 13000, фенентрена – 6000, метилртуті – 4000, ДДТ – 23000.

Коефіцієнт накопичення речовини є величиною мінливою. Зазвичай його значення вищі за низьких концентрацій у воді. Він суттєво змінюється залежно від стану організму та параметрів навколишнього середовища відповідно змінам проникнення з'єднань до тканин.

Для оцінки взаємного впливу двох речовин при їх накопиченні використовується таке поняття, як фактор або коефіцієнт дискримінації (КД), який являє собою співвідношення коефіцієнтів накопичення цих речовин (А і В):

$$КД = \frac{A(\text{в організмі}) \cdot B(\text{у воді})}{A(\text{у воді}) \cdot B(\text{в організмі})}$$

За КД показана залежність при накопиченні для пар цинк-стронцій, натрій-калій, мідь-цинк.

Коефіцієнт накопичення по харчовому ланцюгу являє собою відношення вмісту речовини в їжі та у тканинах її споживача, наприклад у тканинах жертви та хижака. Речовина вважається здатною до накопичення по харчовому ланцюгу, якщо величина цього коефіцієнту перевищує одиницю. Накопичення по харчовим ланцюгам властиве для ліпофільних з'єднань, або таким, що мають подібність до молекул біосубстрату. В екологічному відношенні це явище дуже небезпечне.

## Використана література

1. Гандзюра В. П., Клименко М. О., Бедункова О. О. Біосистеми в токсичному середовищі : монографія. Рівне : НУВГП, 2021. 261 с.
2. Дудник С. В., Євтушенко М. Ю. Водна токсикологія: основні теоретичні положення та їхнє практичне застосування. Монографія. К. : Вид-во Українського фітосоціологічного центру, 2013. 297 с.
3. Кіреєва І. Ю. Гідроекологія : гідручник. К. : ЦУЛ, 2019. 664 с.
4. Клименко М. О., Бедункова О. О. Біоіндикація стану річкових гідроекосистем за морфологічними та цитогенетичними характеристиками гомеостазу риб : монографія. Рівне : НУВГП, 2017. 302 с.
5. Клименко М. О., Бедункова О. О. Кругообіг важких металів у водних екосистемах. Рівне : НУВГП, 2008. 215 с.
6. Курілов О. В. Гідробіологія: конспект лекцій. Частина І. Одеса : Вид-во Одес. Держ. еколог. Ун-ту, 2008. 129 с.
7. Курілов О. В. Гідробіологія: конспект лекцій. Частина ІІ. Одеса : Вид-во Одес. Держ. еколог. Ун-ту, 2009. 202 с.
8. Нетробчук І. М. Гідробіологія : конспект лекцій. Луцьк : Вежа – Друк, 2021. 90 с.
9. Посудін Ю. І., Грицай В. Й. Біофізика водного середовища: Навчальний посібник. К. : НУБіП України, 2011. 126 с.
10. Уваєва О. І., Коцюба І. Г., Сельнікова Т. О. Гідробіологія : навчальний посібник. Житомир : Державний університет «Житомирська політехніка», 2020. 196 с.
11. Хижняк М. І., Євтушенко М. Ю. Гідробіологія (частина 1). К. : Центр учбової літератури, 2018. 461 с.
12. Хижняк М. І., Євтушенко М. Ю. Методологія вивчення угруповань водних організмів : навчальний посібник. Київ : Український фітосоціологічний центр, 2014. 269 с.