

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное агентство по образованию
Ярославский государственный университет им П.Г. Демидова

В.П. Семерной

ОБЩАЯ ГИДРОБИОЛОГИЯ

Текст лекций

*Рекомендовано
Научно-методическим советом университета
для студентов, обучающихся по специальности Биология*

Ярославль 2008

УДК 574.5
ББК Е 082я73
С 30

*Рекомендовано
Редакционно-издательским советом университета
в качестве учебного издания. План 2008 года*

Рецензенты:

Ю.А. Белоусов, канд. биол. наук,
доцент кафедры зоологии ЯГПУ им. К.Д. Ушинского;
кафедра гидротехники и дорожного строительства ЯГТУ

Семерной, В.П. Общая гидробиология: Текст лекций /
С 30 **В.П. Семерной.** – Ярослав. гос. ун-т. – Ярославль: ЯрГУ,
2008. – 184 с.
ISBN 978-5-8397-0610-1

Данный текст лекций охватывает главные классические темы науки гидробиологии: общие вопросы, историю, среды обитания гидробионтов в совокупности действующих в них экологических факторов, жизненные формы гидробионтов и водные биоценозы, практику (прикладные направления) гидробиологии.

Предназначен прежде всего для студентов-биологов, обучающихся по специальности 020201 Биология (дисциплина «Гидробиология с основами санитарной гидробиологии», блок СД), очной и заочной форм обучения, но может представлять интерес для практических работников гидрометслужбы, водохозяйственных служб и работников экологической экспертизы.

УДК 574.5
ББК Е 082я73

ISBN 978-5-8397-0610-1

© Ярославский
государственный
университет, 2008

Введение

На протяжении 44 лет мне пришлось заниматься лекционной и практической работой по дисциплине специализации «Общая гидробиология с основами санитарной и технической гидробиологии» для студентов-биологов III курса в Ярославском госуниверситете. При достаточном наличии учебника «Общая гидробиология» А.С. Константинова (1979, 1986) необходимости в учебном пособии по общей гидробиологии не было. Основное внимание мною было уделено второй части дисциплины – Санитарной гидробиологии, мало обеспеченной учебной литературой. В результате было опубликовано 3 издания учебного пособия «Санитарная гидробиология», (3-е в 2004 году с грифом УМО Министерства образования и науки РФ).

С 2000 года на факультете появились студенты-биологи заочного отделения, для которых основная и дополнительная литература по Общей гидробиологии оказалась почти недоступной. Возникла необходимость подготовки учебного пособия по первой части дисциплины. Не являясь в полной мере специалистом-гидробиологом и не претендуя на собственные авторитетные суждения в разных разделах и темах науки гидробиологии, я попытался собрать материалы по 9 темам лекций из разной учебной и научной литературы. Лекции составлены большей частью из сканированного материала с сокращениями и соответствующими ссылками. По ходу лекции имеются мои собственные дополнения и комментарии.

Гидробиология – наука экологическая, а дисциплину «Общая экология и природопользование» студенты осваивают раньше гидробиологии, поэтому в настоящем пособии не дается в полной мере пояснений по экологической терминологии и понятиям, по которым на кафедре были разработаны учебные пособия и методические указания.

К сожалению, студенты заочного образования не имеют по гидробиологии лабораторных занятий и полевой практики, где студенты очного отделения могут закрепить теоретические знания по зоологии беспозвоночных и методам изучения водных биоценозов. Тем не менее все мы живем на берегах морей, рек, озер и водохранилищ, населенных разнообразной флорой и фауной, среди которых имеются полезные и опасные для человека организмы. Некоторые знания о жизни водоемов никогда не будут бесполезными для образованных специалистов, тем более биологов и всех, кто бывает хотя бы с целью отдыха на воде. Поэтому я надеюсь, что данное учебное пособие будет интересно для школьных учителей, школьников, студентов и их родителей.

Лекция 1

Общие вопросы гидробиологии

Гидробиология как наука, определение

ГИДРОБИОЛОГИЯ (Hydrobiologia – Hydrobiology – Hydrobiologie) (*от гидро... и биология: Hydor + Bios + Logos*), в широком смысле – наука о населении водной среды, о взаимоотношении его с условиями обитания, значении для процессов трансформации энергии и вещества и о *биологической продуктивности* океана, морей и внутренних вод (Константинов, 1986). Сейчас уже общепризнано, что гидробиология – экологическая наука, являющаяся частью экологии, поэтому иногда ее называют *водной экологией*. В связи с этим к гидробиологии в полной мере подходит известное вам стандартное определение экологии: «Экология – наука о составе, структуре и функционировании биологических систем надорганизменного уровня» (Алимов, 2000). В более коротком выражении по Г.Г. Винбергу (1979): «Гидробиология – наука о функционировании водных систем». В последние годы вместо термина «гидробиология» часто стал употребляться термин «гидроэкология». Но последний термин очень многозначен и чаще употребляется в технологичном смысле (см. Интернет), поэтому в сугубо экологическом смысле правильнее пользоваться термином «гидробиология».

Условия жизни в водной среде определяются физико-географическими особенностями водоёма, многие из которых, например, химический состав воды, в особенности состав биогенных элементов и растворённых газов и их количество, характер донных отложений, прозрачность воды и др., находятся под сильным влиянием водных организмов и часто определяются их жизнедеятельностью. В.И. Вернадский (1926), кстати, считал озерную воду биокосным телом (веществом). Поэтому в той мере, в какой гидробиология изучает значение жизненных явлений в общей совокупности взаимообусловленных процессов в водной среде, она

имеет общие задачи с комплексными географическими дисциплинами – *лимнологией* (озероведением) и *океанологией*. На этом уровне исследований решаются такие проблемы, как географическая и биологическая структура поверхностных вод и океана, биолимнологическая и биоокеанологическая типология водоёмов и водных масс, закономерности *круговорота вещества* и потоков энергии.

Предмет, объем, методы гидробиологии

Предмет гидробиологии

Данная наука, как и экология, изучает надорганизменные системы (популяции и виды в целом, биоценозы, экосистемы), но в рамках популяционных и синэкологических исследований могут проводиться исследования и на отдельных, определенных организмах или выборках из популяций.

Методы гидробиологии

Всякая самостоятельная наука или научно-образовательная дисциплина должна иметь свою методологию и свои методы исследования. Как экологическая наука гидробиология использует те же методы и методологию: прежде всего количественный метод в лабораторных и полевых исследованиях – относительный и абсолютный учет структурных характеристик популяций, биоценозов и экосистем, процессов роста, питания и размножения организмов, продуцирования и трансформации вещества и энергии. Количественные методы исследования природных сообществ водных организмов, служащие для определения численности (плотности) особей отдельных видов и их *биомассы*, получили в гидробиологии самое широкое распространение. Для этой цели применяют многие специальные гидробиологические приборы (планктонные сети, планктоноуловители, планктоночерпатели (батометры), драги, тралы, дночерпатели различных конструкций и др.). При современных возможностях вычислительной и компьютерной техники это позволяет проводить моделирование экологических процессов в водных экосистемах. Гидробиология – самостоятельная наука (**объем** науки), со своим предметом –

водными надорганизменными системами, методами (главный метод – количественный), целями и задачами.

Разделы гидробиологии

В гидробиологии, как и биоэкологии, выделяют разделы:

1. Аутэкологический – экология особей; факториальная экология.
2. Демэкологический – экология популяций.
3. Синэкологический – экология сообществ, биоценозов, экосистем.

1. Аутэкология в гидробиологии включает исследования действия отдельных факторов водной среды (например, косных: температура, свет, химические элементы и их соединения, токсиканты) на гидробионты в природных и лабораторных условиях. В связи с этим и даже правильно данный раздел гидробиологии, как и в экологии, называют факториальным, когда внимание акцентируется прежде всего на действии отдельных факторов на гидробионтов. Исследования проводятся обычно в лабораторных условиях.

В этот раздел надо отнести физиологическую экологию водных организмов, чаще всего лабораторные исследования по осморегуляции (влияние солености воды на организмы – соленостные адаптации морских организмов к опреснению, а пресноводных – к осолонению сред обитания); водной токсикологии (токсичность химических веществ, в частности СМС, ПАВ, нефти, пестицидов и т.д., на водные организмы); роли и значению концентраций биогенных элементов (N-NO₃, P-PO₄) в интенсивности первичного продуцирования в водоеме и развитии альгокомплексов; влиянию температуры на жизнедеятельность организмов (интерпретации коэффициента Вант-Гоффа, резистентности, толерантности), их питание (интенсивность, избирательность, усвоение пищи, калорийность), роли и отношения к свету, флотации-плавучести, поведения и т. д.

2. Демэкология (популяционная гидробиология) изучает: одновидовые сообщества планктонных и донных организмов в условиях их природных и нарушенных сред обитания (например, донных организмов – червей, моллюсков, личинок насекомых и др.). Принято считать, что с этого отдела начинается настоящая экология

и гидробиология. Термином «демэкология» подчеркивается изучение выборок из популяций, популяционных групп и микропопуляций из крупных сообществ – планктона (зоопланктона и фитопланктона), бентоса (фитобентоса, зообентоса), перифитона (обрастаний), нейстона (эпи- и гипонейстона). При этом считается:

1) численность (N) организмов на единицу площади (S) или объема (V), а также биомасса (B) – это суммарное количество индивидуальных весов (W) или вычисленная по среднему (\hat{W}) весу организмов ($\hat{W} \cdot N$); исследуется динамика показателей обилия популяций гидробионтов, суточные и сезонные миграции;

2) продукция – прирост биомассы в единицу времени [P , P/V коэфф. (Алимов, 2000; Галковская, 2001)].

Популяционной экологией в чистом виде (место и роль отдельных видов в сообществах) занимаются мало, чаще всего берутся отдельные пробы планктона, нейстона или бентоса, а в них изучаются представители видов как популяции или популяционные группы (выборки), и таким образом получают информацию о сообществе в целом, что является предметом изучения следующего раздела.

3. Синэкология в гидробиологии изучает все уровни надорганизменных живых систем.

Сообщества существуют разные, поэтому и изучаются они неодинаково, разными специалистами. Зоологи изучают зоопланктон и зообентос, альгологи – водоросли (альгоценозы). Водные сообщества делят на **морские** и **пресноводные**. В этом разделе изучаются биоценозы, их видовой состав (состав систематических групп), структура (количественные соотношения популяционных групп), трофические связи, межпопуляционные отношения, круговорот биогенных элементов, биоиндикация, продуктивность как свойство экосистем.

Связь гидробиологии с другими науками, прикладные направления

Как и экология, гидробиология может быть связана практически со всеми естественными науками, прежде всего биологическими и науками о Земле. В существующих лимнологических и океанологических институтах гидробиологические исследования ведутся вместе с физическими, химическими, географическими

(гидрология, география, геология). На стыке наук возникают новые науки и научные теоретические и прикладные направления.

Видное место в гидробиологии занимает разработка научных основ рациональной эксплуатации биологических ресурсов водной среды, многими путями связанная с запросами морского и пресноводного рыбного хозяйства, прудового рыбоводства, марикультуры, промысла водных беспозвоночных животных и млекопитающих (**рыбохозяйственная и промысловая гидробиология**). Особое внимание в промысловой биологии уделяется тем характеристикам среды, от которых зависят экономически рентабельные концентрации рыб и других промысловых организмов. Специалисты по промысловой биологии изучают экологию и динамику популяций рыб и их кормовых объектов, что необходимо для промразведки и обеспечения устойчивых уловов. Изучая локальные скопления кормовых объектов, калянусов или эвфаузид, время их формирования, можно предположить, что через какой-то промежуток времени сюда придут косяки рыб. Таким образом, можно делать прогнозы, не тратя большие средства на судовую промразведку. Промысловая биология изучается, главным образом, в высших рыбных технических университетах (РыбВтузах-Технических университетах: Астрахань, Мурманск, Калининград). Научные исследования в области промысловой гидробиологии ведутся в институтах и отделениях ГосНИОРХа. Наибольшие перспективы для России имеют исследования и работы в области марикультуры (голубые фермы – мидиевые и гребешковые хозяйства, ламинариевые плантации и др.).

Другим направлением практического приложения гидробиологии является **санитарная гидробиология**. Стимулом её развития служит комплекс биологических вопросов, связанных с использованием континентальных поверхностных пресных вод для питьевого и промышленного водоснабжения, охраной природных вод от загрязнений, изучением влияния на водные организмы и их сообщества токсических веществ промышленных стоков, изучением процессов самоочищения загрязнённых вод и методов биологической очистки сточных вод. Здесь изучается значение водных организмов как агентов процесса самоочищения. Методы санитарной гидробиологии используются для оценки степени загрязнения воды по наличию определённых индикаторных орга-

низмов (биологический анализ качества вод – биоидикация) (Константинов, 1986; Семерной, 2005).

Смежные вопросы, касающиеся главным образом биологических помех водоснабжению и эксплуатации судов (обрастание микроорганизмами и прикрепленными животными корпусов судов, различных аппаратов и гидротехнических устройств, труб и водоводов тепловых электростанций, зарастание водохранилищ водными растениями, повреждение судов и портовых сооружений древоточцами и камнеточцами, выделение продуктов жизнедеятельности – фекалии, газы, что затрудняет работу водоочистных сооружений), относят к **технической гидробиологии**. Это очень затратная отрасль гидробиологии.

Сельскохозяйственная гидробиология изучает формирование водных биоценозов на временно затопляемых участках возделывания полуводных культур, например, риса, и выясняет пути управления этими процессами для повышения урожайности полей и биологической продуктивности таких временных водных экосистем. Особое внимание уделяется организмам, вредителям сельскохозяйственных культур, например, хирономидам-минерам, прогрызающим стебли растений, и тем, кто поселяется на стеблях растений (перифитон).

В современной гидробиологии развиваются трофологическое, энергетическое, токсикологическое, этологическое, радиоэкологическое, палеогидробиологическое, системное и др. исследования, например, **космическая гидробиология**, представляющая интерес для тех людей, которые могут долго находиться в космических полетах. Там на космических станциях можно выращивать, например, хлореллу или другие водоросли, моллюсков. В таких условиях можно готовить лекарства, создавать микрокосмы и т.д.

Наибольшее распространение сейчас имеет прикладное направление в области контроля экологического состояния водной среды, подвергающейся тому или иному антрополическому воздействию – **гидробиологический мониторинг**. В системе Гидромета России это официальное направление, отражающее как общее экологическое состояние водоемов, так и их санитарно-гигиенические характеристики, учитывающиеся в разных видах хозяйственного, социального и рекреационного использования

водоемов. Почти все виды долговременных гидробиологических исследований могут носить мониторинговый характер.

Задачи гидробиологии

1. Максимально полное изучение биологического разнообразия водоемов (видовой состав, сообщества и показатели обилия).

2. Изучение основ функционирования водоемов, образования первичной и вторичной продукции и трансформации вещества и энергии.

3. Получение данных об изменениях, протекающих в водоемах под влиянием хозяйственной деятельности, – гидробиологический мониторинг (контроль и периодические наблюдения).

4. Сбор и представление материалов для принятия управленческих решений по охране водоемов и восстановлению их экологического благополучия.

5. Рациональное использование водных ресурсов и их биологических ресурсов.

Лекция 2

Краткий очерк истории гидробиологии

Данная лекция основана на статье Г.Г. Винберга «История гидробиологии» (1975)

История гидробиологии, как и других наук, представляет собой хронологию событий и открытий отдельных ученых и творческих коллективов в науках, на которых основывается гидробиология (гидрология, ботаника, зоология, ихтиология, микробиология) и собственно гидробиологии и экологии.

Гидробиология оформилась в самостоятельную науку в конце XIX века. Ее рождение связано с запросами хозяйственной жизни человека. Начиналась история с накопления знаний о растительном и животном мире водоемов. С появлением микроскопа знания о жизни в воде не только расширились, но и приобрели новый аспект – анализ качества воды как продукта питания и здоровья лю-

дей, формирующегося под влиянием гидробионтов и характеризующих определенное его санитарно-гигиеническое состояние.

Вся история науки строится на полевых, экспедиционных и лабораторных исследованиях. В этой лекции мы рассмотрим ряд событий и исследований, оставивших заметный след в истории науки гидробиологии.

Накопление знаний о жизни в воде, биологии вод, шло через познание флоры и фауны водоемов, прежде всего морей, крупных озер и рек, по берегам которых возникали человеческие поселения и люди питались не только рыбой, но и водными беспозвоночными, червями, моллюсками и ракообразными. Люди знали о времени появления, нереста (размножения) животных, периодичности этих явлений (сбор «икры» палоло – морского червя-полихеты *Eunice viridis*). Раковины брюхоногих моллюсков использовались в украшениях и служили деньгами, добывался жемчуг. В трудах Аристотеля есть много сведений по биологии и ценности морских животных. По мере освоения человеком морей и океанов расширялись представления о водных организмах, их распространении в морях и океанах, но более важным было знание о распределении, прежде всего животных, в толще воды и на дне морей с целью организации промысла.

Экспедиционные исследования

Морские исследования

Особенно велико научное значение кругосветной экспедиции на корвете «Челленджер», которой руководил профессор зоологии Эдинбургского университета С.В. Томпсон. Экспедиция продолжалась с 21 декабря 1872 г. по 25 мая 1876 г. За это время в Атлантическом, Индийском и Тихом океанах были созданы 362 глубоководных **станции** (станциями и сейчас называются точки отбора проб на водоемах). Дату основания первой станции «Челленджером» в Бискайском заливе – **30 декабря 1872 г.** – принято считать **днем рождения океанографии.**

В обработке материалов, собранных за время экспедиции, участвовали специалисты многих стран. По материалам этой экспедиции Э. Геккель описал 4318 видов радиолярий. Экспедиция

«Челленджера» показала ошибочность представлений о безжизненности глубинных вод моря. С глубин до 5770 м были добыты многие представители пелагической и донной фауны. Однако еще долгое время существовало мнение о невозможности жизни ниже 6000 м, опровергнутое лишь тралениями на глубинах 10 – 11 тыс. м, выполненными советскими экспедициями на советском э/с «Витязь» в 1949 и в последующие годы (науч. рук. акад. Л.А. Зенкевич) и датской кругосветной экспедицией на «Галатее» в 1950 – 1952 гг.

В 1889 г. в атлантической немецкой экспедиции на судне «Националь» В. Гензеном впервые был применен сетной метод количественного изучения планктона и было показано, что он имеет наибольшую плотность в высоких широтах.

Большой интерес вызвали результаты черноморских экспедиций (1890 – 1892 гг.) с участием Н.И. Андрусова, А.А. Лебединского, А.А. Остроумова, открывших, что воды Черного моря, начиная с глубин 100 – 200 м, лишены кислорода и содержат сероводород, губительный для бентосных организмов.

В 1920-е гг. под руководством профессора И.И. Месяцева был создан Плавающий морской научный институт «ПЛАВМОРНИИ» – в море вышел корабль «Персей». Было положено начало широкому развитию в нашей стране морской гидробиологии. В этих работах принимал самое активное участие будущий академик Л.А. Зенкевич. Первенец советского научно-исследовательского флота «Персей» с 1923 по 1941 гг. совершил в Северном Ледовитом океане восемьдесят четыре научные экспедиции. Для многих ученых он послужил настоящим морским университетом. На нем выполнены обширные исследования по гидрологии, гидрохимии и гидробиологии в северных морях. Огромный опыт морских экспедиционных исследований, полученный на «Персее», академик Л.А. Зенкевич использовал в работах на э/с «Витязь».

Исследования, проведенные в экспедициях в Тихом и Индийском океанах («Витязь», начиная с 1949 г.), в антарктических водах («Обь»), в Атлантическом океане («Михаил Ломоносов»), создали представление о биологической структуре и продуктивности Мирового океана. Собраны обширные материалы по фауне и флоре, открыта многообразная жизнь на глубинах свыше 6000 м и до самых больших океанских глубин. В 1952 г. на борт датского судна «Гала-

тея» был поднят трал с донной фауной с глубины 3570 м, в которой были найдены живые моллюски – неопилина (*Neopilina galathea*) и левипилина (*Laevipilina hyalina*), относящиеся к классу Monoplacophora, ранее считавшиеся вымершими. Эти моллюски показывают явное происхождение от кольчатых червей. Данные экспедиции открыли новый для науки тип червеобразных организмов – погонофоры (сейчас рассматриваемых в составе полихет).

Стационарные исследования на биостанциях

Накопленные знания о фауне морей и океанов требовали их углубления за счет изучения биологии и экологии отдельных видов, прежде всего имеющих большое научное и практическое значение. Для этого, помимо экспедиционных, нужны были **стационарные исследования**, часто круглогодичные и многолетние. Это можно было делать только на биологических исследовательских станциях.

Первоначально создавались морские биологические станции, многие из которых стали к нашему времени крупными центрами морской гидробиологии. Организации станций способствовал расцвет в 60 – 80-х гг. XIX века эволюционно-зоологических и эмбриологических исследований (прежде всего А.О. Ковалевского и И.И. Мечникова).

Первая биологическая станция, именовавшаяся первоначально «Лабораторией морской зоологии и физиологии», была создана **В. Костом в 1859 г.** на Атлантическом побережье Франции, в Конкарно (существует до сих пор).

В 1869 г. по инициативе Н.Н. Миклухо-Маклая Второй съезд русских естествоиспытателей и врачей в Одессе принял решение о создании русских морских биологических станций. В **1871 г.** была создана **Севастопольская биологическая станция**, которая в **1963 г.** вместе с Одесской и Карадагской станциями была преобразована в **Институт биологии южных морей АН Украины (ИНБЮМ)** – один из крупнейших гидробиологических институтов нашего времени (сейчас исследования сильно сокращены).

В 1872 г. французским зоологом А. Лаказ-Дютье была создана действующая и поныне морская биологическая станция в Роскофе (Бретань, Франция).

Известна успешная деятельность Неаполитанской зоологической станции, основанной в 1872 г. немецким зоологом А. Дорном. Эта станция была базой для стажировки многих российских зоологов вплоть до 30-х гг. XX века.

В 1875 г. в Вудс-Холе (штат Массачусетс, США) Рыбохозяйственная комиссия США организовала биостанцию, а через три года Бостонская женская образовательная ассоциация – Морскую биологическую лабораторию. Вудс-Холская лаборатория, в большой степени способствовавшая развитию экспериментально-биологических исследований Ж. Лёба, Ф. Лилли, Э. Вильсона и многих других, широко известна также благодаря издаваемому с 1898 г. журналу «Biological bulletin». С 1930 г. это **Вудс-Холский океанографический институт**.

В 1881 – 1882 г. по инициативе Н.П. Вагнера Петербургское общество естествоиспытателей учредило на Белом море **Соловецкую биологическую станцию**, просуществовавшую 17 лет. На станции работали петербургские, московские, харьковские, варшавские, юрьевские (Тарту) и казанские ученые (Н.А. Ливанов) и студенты, всего более 50 человек. Работы станции заложили основу знаний о биологии и гидрологии Белого моря. В 1899 г. станция была закрыта из-за разногласий с новым настоятелем Соловецкого монастыря. Работа станции продолжилась в Екатерининской гавани (г. Александровск на Мурмане), где была организована Мурманская биологическая станция (официальная дата открытия – 1904 г.), на базе которой возник затем **Мурманский морской биологический институт АН СССР** (теперь ММБИ РАН).

В 1933 г. станция была закрыта и часть коллектива вместе с оборудованием переведены в Мурманск, где возник Полярный институт рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО – 1934 – до сих пор).

В связи с закрытием в 1933 г. биологической станции в Александровске, возникла необходимость постройки новой станции на побережье Мурмана. Летом 1935 г. по инициативе К.М. Дерюгина состоялась первая научная экспедиция в бухту Дальние Зеленцы. Строительство новой станции начато в 1936 г. В 1941 г. станция была эвакуирована, с 1946 г. работа возобновилась. В 1958 г. Постановлением Президиума АН СССР станция реорганизована в Мурманский морской биологический институт (ММБИ – 1958 –

1989 гг.). Сейчас Дальнезеленецкая биостанция является сезонной базой для ММБИ, находящегося в Мурманске. В послевоенное время в Дальних Зеленцах работали и организовывали учебную и научную работу замечательные ученые Ю.И. Полянский, М.М. Камшилов и В.В. Кузнецов (организатор **ББС ЗИН на м. Каргеш – 1957 г. – до настоящего времени**). Начатое в 1882 г. изучение жизни (биологии) Белого, а затем и Баренцова моря продолжается до сих пор. На Белом, искони Российском море, создавались и существуют сейчас несколько биологических станций с учебными и научными задачами, в том числе Биостанция МГУ – Киндо-мыс, с 1938 г. (филиал на Соловках с 1996 г.), ББС ЛГУ – о. Средний, Чупинская губа, с 1975 г. и здесь же ББС КГУ с 1978 г. и др.

В 1884 г. в Великобритании при активном участии зоологов Э.Р. Ланкестера и Т. Гексли была организована **Морская биологическая ассоциация с лабораториями в Плимуте**, которая и сейчас относится к главным мировым центрам морских гидробиологических исследований.

В 1892 г. в интересах гидробиологических и ихтиологических исследований на Балтийском и Северном морях была создана **Биологическая станция на о-ве Гельголанд (ФРГ)**, ставшая базой морских исследований немецких, а также и российских зоологов.

Экспедиционные исследования XIX в., как и большая часть деятельности возникших в то время биостанций, в большей мере составляют предысторию, чем историю гидробиологии, поскольку в то время на море велись преимущественно зоологические и ботанические исследования. *Только по мере развития знаний и в немалой степени благодаря нуждам практики рыбного хозяйства и охраны вод от загрязнения внимание переключилось на явления, изучение которых можно и следует относить к гидробиологии, т. е. к экологии водных организмов и их сообществ.*

Развитие гидробиологии как водной экологии началось фактически с экологизации исследований бентоса и планктона. Большое значение для формирования не только гидробиологии, но и экологии в целом имела работа немецкого зоолога **К. Мёбиуса «Устрицы и устричное хозяйство» (1877)**, в которой впервые был предложен термин «биоценоз». В том же 1877 г. немецким физиологом **В. Гензеном** был впервые предложен термин «**планктон**» и получены количественные данные по планктону

(ихтиопланктону). В связи с этим 1877 г. можно считать годом гидробиологии.

Гидробиология пресных вод

Пресноводная гидробиология официально берет начало с исследований швейцарского зоолога **А. Фореля** на Женевском озере, завершившихся опубликованием классического труда «Женевское озеро» (первый том – 1892, второй – 1895 и третий – 1905), а также «Руководства по озероведению» (1901). **Форель безоговорочно признан основателем лимнологии.**

Форель применил термин **микрокосм** американского гидробиолога С.А. Форбса, работа которого «Озеро как микрокосм» (1887) неизменно цитируется в руководствах по экологии как классический труд раннего периода формирования общеэкологических представлений. Сейчас под «микрокосмом» обычно подразумевается модельная лабораторная микроэкосистема.

1891 г. знаменателен для пресноводной гидробиологии: вышел в свет объемный двухтомный труд «Животный и растительный мир пресных вод»; начала работать первая пресноводная гидробиологическая биостанция, организованная **Захариасом на оз. Плен** в Северной Гольштинии (Германия). Захариас наметил задачи биологии пресных вод: **необходимость детальных сравнительных исследований фауны и систематики пресноводных животных, биологических особенностей и приспособлений отдельных видов; Н.Ю. Зограф** открыл на оз. **Глубоком** (Московская обл.) **Гидробиологическую станцию**, первым заведующим которой стал профессор МГУ **С.А. Зернов**. Его учебник «Общая гидробиология» (1934; 2 изд., 1949) сыграл большую роль в развитии отечественной гидробиологии.

С 1893 по 1905 г. вышло 12 томов «Трудов Пленской станции»; в 1906 г. «Труды» были преобразованы в журнал «Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde». С 1908 г. стал издаваться международный журнал «Internationale Revue der gesamte Hydrobiologie und Hydrographie». В этих журналах широко использовался термин «гидробиология» (в то время чаще использовался термин «лимнология»).

Согласно **Форелю**, *лимнология – географическая наука, объединяющая физические, химические и биологические сведения об озере*. И теперь лимнологию часто считают синонимом *озероведения* – науки, входящей вместе с учением о реках (*потамалогией*) в *гидрологию суши*. Аналогично *биоокеанологию* (морскую гидробиологию) считают разделом *океанологии*.

Большой вклад в гидробиологию пресных вод внес американский лимнолог **Э. Бердж**, который одним из первых уже в 1875 г. начал изучать систематику, фауну и суточные вертикальные миграции зоопланктона. Для обозначения промежуточного слоя температурного градиента Бердж предложил термин «**термо-клин**». Позднее (1910) он ввел термины «**эпи-**» и «**гиполимнион**».

Физиологический подход

С 1900 г. **Э.Ч. Джуде** изучает газовый режим озер – «**физиологический**», по выражению Берджа, подход к изучению водоема, имеющего целью выяснение законов, управляющих протекающими в нем процессами при данных условиях. Этот подход к гидробиологическим исследованиям в 1930-е гг. получил также развитие в работах **лимнологической станции в Косине** (Подмосковье, ныне поглощенное Москвой), которыми руководил **Л.Л. Россолимо**. Работы станции направлялись на выяснение значения каждого изучаемого явления для озера в целом. С этой точки зрения на станции успешно изучалась роль микробного населения воды и ила в процессах круговорота веществ в озере (**С.И. Кузнецов**), разрабатывались и применялись методы определения продукции макрофитов и зообентоса (**Е.В. Борущкий**) и первичной продукции планктона (**Г.Г. Винберг**).

Учение о типах озер

Оно связано с именами **А. Тинемана** и **Э. Наумана**. Тинеман начиная с 1913 г. разрабатывал основы типологии озер по руководящим видам донных животных. Состав руководящих видов в каждом

озере зависит от господствующих в нем условий и в первую очередь от распределения по глубине растворенного в воде кислорода.

С 1917 г. в Швеции начали публиковаться работы **ботаника и альголога Наумана**, который подошел к классификации озер, руководствуясь степенью развития фитопланктона, связывая ее с количеством поступающих в озеро биогенных элементов. Заимствовав из болотоведения термины «**евтрофный**» и «**олиготрофный**», Науман применил их к **высоко- и низкопродуктивным** по фитопланктону озерам. Соответствующие им термины олиго-, мезо-, евтрофные, а также поли- или гипертрофные озера вошли во всеобщее употребление.

Продукционно-биологические исследования

Гидробиология развивалась параллельно с ихтиологией. Данные по составу, структуре и продукции организмов толщи и дна водоемов служили основой для решения задач по рыбопродуктивности, прежде всего морей и озер. Так обстояло дело, например в Киле, где, как мы видели, в конце прошлого и в начале XX в. Мебиус, Гензен, Ломан и другие много сделали для развития основных представлений гидробиологии и количественных методов, столь необходимых для дальнейшего прогресса продукционно-биологических исследований.

Весьма важная роль в развитии продукционно-биологических исследований принадлежит Датской биологической станции в г. Ньюпорте, основанной в 1889 г. Управлением рыбного хозяйства Дании, и в особенности работам С. Петерсена, директора и руководителя станции. **В 1911 г. Петерсен предложил оригинальный прибор для взятия количественных проб бентоса, в настоящее время известный под названием «ковшового дночерпателя Петерсена»** (таким прибором мы будем пользоваться на полевой практике по гидробиологии). Открылась возможность количественных исследований бентоса.

Одновременно с Петерсеном свою модель дночерпателя, наиболее пригодную для мягких озерных илов, предложил английский гидробиолог С. Экман (1911). Дночерпатель Экмана, усовершенствованный в 1922 г. Берджем, вошел в число стандартных лимнологических приборов (существует несколько модификаций,

которыми пользуемся и мы). Большое влияние на последующие количественные исследования оказали работы И. Лундбека (1926) по бентосу северогерманских озер. Количественные данные по биомассе бентоса шведских озер позволили Г. Альму вывести F/B-коэффициент (Fisch/Boden), т. е. отношение веса годового улова рыб к весу бентоса. Этот коэффициент в предвоенные годы широко использовался при рыбохозяйственной оценке озер.

В 1919 г. П. Бойсен-Йенсен опубликовал обширное исследование бентоса Лимнифьорда. Он нашел способ расчета годовой продукции популяций бентосных животных и провел соответствующие расчеты для массовых видов бентоса (вторичная продукция). Независимо от Бойсен-Йенсена к тем же принципам определения продукции пресноводных бентосных животных пришел Е.В. Боруцкий в исследованиях продукции бентоса оз. Белого в Косине (1939).

С разъяснением содержания термина «продукция» в 1927 г. выступил немецкий ихтиолог Р. Демоль, опиравшийся на опыт прудового хозяйства Германии. Суммарный вес сообщества, отнесенный к единице поверхности или объема среды обитания, Демоль назвал биомассой. Он же отношение продукции к биомассе выразил в виде коэффициента P/B. Л.А. Зенкевич отнес P/B-коэффициент к продукции и биомассе отдельных видов, и в этом понимании последний стал широко применяться наравне с английским термином «turnover rate» («скорость обращения»). Определение термина «продукция», сохранившее свое значение до настоящего времени, было дано Тинеманом (1931).

Определение первичной продукции, т. е. скорости новообразования органических веществ фитопланктоном, по измерениям интенсивности фотосинтеза впервые было сделано отечественным ученым Г.Г. Винбергом в 1932 г. на оз. Белом.

Впервые стало возможным первичную продукцию – основу всех последующих этапов продукционного процесса – выражать вполне определенными, строго сравнимыми величинами и количественно оценивать эффективность утилизации энергии солнечной радиации, достигающей поверхности водоема. В результате многих исследований выяснилось, что в наименее продуктивных северных олиготрофных озерах первичная продукция планктона, которую легко выразить в единицах энергии, составляет немногие десятки, в более продуктивных мезотрофных и во вторично олиготрофных

озерах – до тысячи, а в наиболее продуктивных евтрофных озерах южных районов умеренной зоны – несколько тысяч ккал/м² в год (например, оз. Неро). Эти данные широко используются в рыбохозяйственных целях, в рыбоводных хозяйствах (удобрения прудов при выращивании растительноядных рыб).

В кругосветном плавании датского судна «Галатея» (1950 – 1951) Е. Стеман-Нильсен впервые применил высокочувствительный **радиоуглеродный метод** для измерения интенсивности фотосинтеза планктона. Этот метод быстро вошел в обиход гидробиологических работ.

В повсеместное употребление для подсчета общей биомассы фитопланктона вошел **спектрофотометрический метод** определения содержания хлорофилла в планктоне. При этом используются разные датчики (фотоэлементы) для определения освещенности воды на разных горизонтах.

Все этапы продукционного процесса стали оценивать в одних и тех же энергетических единицах – калориях, что стало одной из основ не только гидробиологии, но и современной экологии в целом.

Проблемы современной гидробиологии

Гидробиологические исследования «идут в ногу» с достижениями современной техники: эхолоты позволяют находить скопления и изучать вертикальные миграции зоопланктона; широкое применение находят подводное телевидение и фотографирование донных животных на глубине многих километров.

Много внимания уделяется изучению трофических связей и распределению животных разных трофических группировок в зависимости от глубины, грунта и других условий.

Велико научное значение исследований солоноватых вод (эстуариев и дельт рек, лагун, внутренних морей и прибрежных районов моря). Они представляют собой «природную лабораторию», удобную для изучения адаптации к увеличению солености у пресноводных и уменьшению её у морских организмов. Солоноватые воды при обедненном видовом составе животного и растительного населения, как правило, отличаются высокой биологической продуктивностью и во многих случаях служат важными районами

рыболовства, рыбоводства и разведения промысловых беспозвоночных, которому принадлежат большие перспективы.

Большой комплекс гидробиологических вопросов связан с прудовым хозяйством и разработкой мер по его интенсификации путем внесения удобрений, разведения растительноядных рыб и другими способами.

Исследования водохранилищ, как и всех внутренних вод, направлены на решение одной общей задачи – создать научные основы их комплексной эксплуатации.

Как считал Г.Г. Винберг, **история гидробиологии убеждает, что именно этот путь исследований обеспечивает наиболее плодотворные теоретические и практические достижения.**

Лекция 3

Общие сведения о гидросфере

Гидросфера: определение, объемы вод

Понятие «гидросфера» (греч. hudor «гюдор» – вода, sphare «сфера» – шар) постоянно трансформировалось. В настоящее время в наиболее простом определении гидросферой принято называть водную оболочку Земли, включающую всю несвязанную воду независимо от ее состояния: жидкую, твердую, газообразную. Но нам более интересно научное определение понятия «гидросфера» – это *прерывистая* водная оболочка Земли. Прерывистость состоит в том, что океан един (Мировой океан), но воды рек и озер, так же, как и подземные воды, являясь составными частями гидросферы, дискретны. Отсюда и появляется необходимость определения гидросферы как прерывистой оболочки. Однако дискретность вод речной сети, озер и подземных вод и целостность океана условны, поскольку относятся к стационарному состоянию гидросферы, чего в природе не существует. Гидросфера отличается высокой динамичностью, движущей силой которой служит круговорот воды, создающий прямую и косвенные связи вод МО и вод суши. Поэтому следует в понятие о гидросфере ввести определение ее динамич-

ности, подвижности. Существует также и представление о гидросфере как единой водной оболочке Земли. Объединяющей силой всех составных частей является круговорот воды.

Из сказанного следует, что понятие «гидросфера» равнозначно понятию о всех свободных водах Земли. Нижняя граница гидросферы принимается на уровне поверхности мантии (поверхности Мохоровичича), а верхняя проходит в верхних слоях атмосферы. Гидросфера включает в себя Мировой океан, воды суши – реки, озера, болота, ледники, атмосферную влагу, а также подземные воды, залегающие всюду: на материках, на дне озерных и морских впадин и под толщей вечных льдов. Сюда же можно отнести и воду в телах организмов.

Общий объем гидросферы, по последним данным (табл. 1), составляет около 1390 млн кубических километров. Предполагается, что это количество воды в течение геологического времени практически остается неизменным, несмотря на продолжающееся поступление воды из мантии и из Космоса (ледяные ядра комет; метеорное вещество, пыль...) и потери ее за счет разложения воды (диссоциация и диссипация легких газов в Космосе). Однако соотношение отдельных ее видов, перечисленных в табл. 1, нельзя считать постоянным. Оно менялось в разные периоды жизни Земли.

Таблица 1

Гидросфера, объемы вод (по М.И. Львовичу, 1974)

| Части гидросферы | Объем воды, тыс. км ³ | % от общего объема |
|---------------------------------------|-------------------------------------|-----------------------|
| Мировой океан | 1 370 323 | 93,96 |
| Подземные воды, | 60000 | 4,12 |
| в том числе зоны активного водообмена | 4 000 | 0,27 |
| Ледники | 24 000 | 1,65 |
| Озера | 280* | 0,019 |
| Почвенная влага | 85** | 0,006 |
| Пары атмосферы | 14 | 0,001 |
| Речные воды | 1,2 | 0,0001 |
| Итого | 1454193 | 100 |

* В том числе около 5 тыс. км³ воды в водохранилищах.

** В том числе около 2 тыс. км³ оросительных вод.

Весь объем гидросферы по современным подсчетам несколько превышает 1,4 млрд км³. Точность современных представлений об объеме гидросферы колеблется в пределах около 50 млн км³, что соответствует 3% объема гидросферы. Такая сравнительно высокая точность связана с наиболее надежным определением объема Мирового океана, составляющего почти 94% всего объема гидросферы. По последним данным, объем воды Мирового океана немного превосходит 1370 млн км³ при его площади 361,3 млн км² и средней глубине 3790 м.

Пресных вод в гидросфере всего 2,58% от общих запасов воды. Больше всего пресных вод содержится в ледниках и снежном покрове Антарктиды, Арктики и горных стран (69,3% от запасов пресных вод на Земле) с округлением 24 млн км³. Этот объем льда занимает площадь в 16,2 млн км². Следовательно, средняя мощность покровных ледников равна около 1500 м. На долю всех остальных льдов, по данным этих же авторов, приходится около 250 тыс. км³, в том числе примерно 200 тыс. км³ грунтового льда (преимущественно зоны многолетней мерзлоты). Около 35 тыс. км³ морского льда и айсбергов входят в объем воды океана, а 1,6 тыс. км³ атмосферного льда – в объем паров атмосферы. Наглядное представление об огромной массе ледников дают следующие цифры. Если бы весь лед растаял, то уровень океана повысился бы на 64 м, а его площадь возросла бы на 1,5 млн км², а площадь суши соответственно уменьшилась бы на 1%.

Таблица 2

Пресные воды гидросферы

| Части гидросферы | Объем пресной воды, км ³ | % от данной части гидросферы | % от общего объема пресной воды |
|-----------------------|-------------------------------------|------------------------------|---------------------------------|
| Ледники | 24 000 000 | 100 | 85 |
| Подземные воды | 4 000 000 | 6,7 | 14 |
| Озера и водохранилища | 155000 | 55 | 0,6 |
| Почвенная влага | 83 000 | 98 | 0,3 |
| Пары атмосферы | 14000 | 100 | 0,05 |
| Речные воды | 1 200 | 100 | 0,004 |
| Итого | 28 253 200 | - | 100 |

Мировой океан: географическое и экологическое строение

Водная поверхность земного шара представляет собой единую поверхность, называемую Мировым океаном (Тихий, Атлантический, Индийский и Северный Ледовитый). Его площадь равна 361,3 млн км³ (71% поверхности Земли), а средняя глубина 3,7 км.

Каждый океан имеет свои ответвления – моря и заливы. Морем называется часть океана, так или иначе ограниченная берегами материков, островами и повышениями дна (порогами), отличающаяся от соседних частей особенностями физических и химических свойств, экологических условий, а также характером течений и приливов.

По морфологическим и гидрологическим признакам моря подразделяются на окраинные, средиземные (внутренние, внутриматериковые и межматериковые) и межостровные. Окраинные моря располагаются на подводных окраинах материков и в переходных зонах и отделяются от океана грядами островов, полуостровами или подводными порогами. Моря, приуроченные к материковым отмелям (шельфовые моря), мелководные. Воды окраинных морей по физическим свойствам и химическому составу мало отличаются от океанических, так как эти моря соединяются с океанами на широком фронте.

Средиземные (внутренние) моря глубоко вдаются в сушу и с океаном соединяются одним или несколькими сравнительно узкими проливами. Внутриматериковые моря оконтурены берегами одного и того же материка (Балтийское, Белое, Черное и др.) и лежат на участках с материковой корой. Обычно мелководны. Например, наибольшая глубина Балтийского моря 470 м, Белого – 350 м, Азовского – 13 м.

Экологическое строение Мирового океана

В экологическом плане акваторию МО разделяют на две основные экологические зоны: пелагиаль – водная толща и дно – бенталь (Константинов, 1986).

Бенталь. В своей периферической части воды Мирового океана покоятся на *шельфе*, или *материковой отмели*, с очень плавным понижением суши до глубины 200 м. Далее до 3000 м

довольно круто ($4 - 14^\circ$) простирается спускающийся *материковый склон*, который завершается *материковым подножием* (до изобат 3000 – 4000 м), граничащим с *ложем* океана (глубина от 4000 до 6000 м), океанскими хребтами, отдельными возвышениями дна и цепочками гор.

Площадь части океана, лежащей над шельфом, составляет примерно 7,6% от всей его акватории, находящейся над материковым склоном (15,3%) и над ложем (77,1%). В области шельфа бенталь разделяется на три зоны (рис. 1).

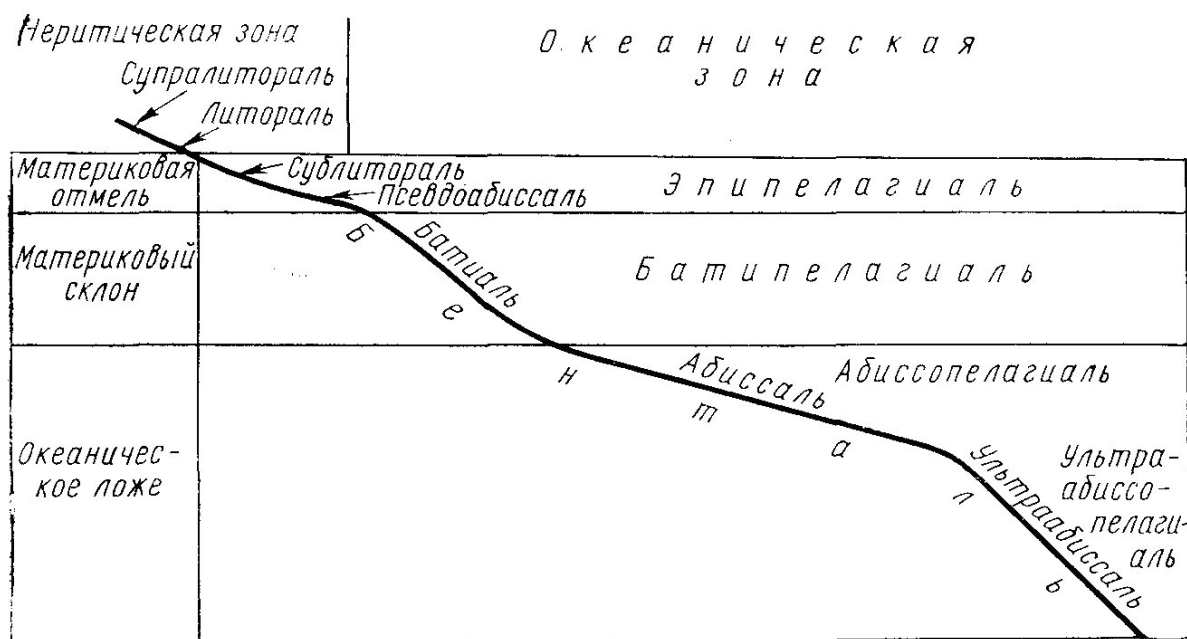


Рис. 1 Экологические зоны бентали и пелагиали Мирового океана (из: Константинов, 1981)

Выше уровня приливов расположена *супралитораль* – часть берега, увлажняемая заплесками (зона заплеска) и брызгами воды (*supra* – выше, *littus* – берег). Ниже супралиторали, гранича с ней, лежит *литораль* – побережье, периодически заливаемое водой во время приливов и освобождающееся от нее во время отливов, с глубинами до 18 м. Еще глубже находится *сублитораль*, простирающаяся до нижней границы распространения донных фотосинтезирующих растений – 100 – 200 м. Материковый склон занимает *батипелагаль* – до 600 м, а океаническое ложе до глубины 3000 м – *абиссаль*, которая на глубинах свыше 6 – 7 км переходит в *ультраабиссаль*, или *гадаль* (*bathus* – глубокий, *abysses* – бездна). Ино-

гда бенталь подразделяется на *фиталь* и *афиталь* в соответствии с границами распространения фитобентоса.

Супралитораль в гидробиологическом отношении интересна тем, что здесь образуются так называемые супралиторальные, солонатоводные ванны, в которых могут обитать специфические организмы и где проходят соленостные адаптации пресноводные и морские организмы в пределах критической солености – 5 – 8%.

Пелагиаль. Водную толщу океана по вертикали и по горизонтали принято разделять на отдельные зоны (рис. 1). Верхний слой воды до глубины 200 м (нижняя граница сублиторали) получил название *эпипелагиали*, глубже лежащий слой (до нижней границы батиаля) – *батипелагиали*. Далее следует *абиссопелагиаль*, простирающаяся от нижней границы батиаля до глубин 6 – 7 км, и *ультра-абиссопелагиаль*.

В соответствии с образом жизни все организмы подразделяются на 3 группы: **нектон**, **планктон** и **бентос**, что в переводе с греческого означает «плавающий», «парящий» и «глубинный-донный».

Нектон представлен такими активно плавающими животными, какими являются рыбы, кальмары и осьминоги, морские звери и киты, морские змеи и черепахи.

Планктон состоит из мелких растительных и животных организмов, не обладающих способностью активно перемещаться на большие расстояния. Представлен бактериями, грибами, водорослями, мелкими рачками, червями, медузами, кишечнополостными, иглокожими, моллюсками (голожаберные, крылоногие), а также икрой и личинками рыб. Особенно разнообразен и высокопродуктивен фитопланктон: известно около 2000 видов микроводорослей. Наиболее древними являются сине-зеленые водоросли, не претерпевшие существенных изменений в течение последних 500 млн лет. Отсюда сделано заключение о постоянстве солевого и ионного составов Мирового океана.

Бентос объединяет растения и животных, населяющих дно. Одни из них никогда не отделяются от основания, подобно водорослям, кораллам, некоторым моллюскам. Другие свободно покидают дно, как это делают камбалы и скаты. Третьи закапываются в грунт, что свойственно многим моллюскам, ракообразным и червям. Благодаря интенсивному развитию жизни в прибрежных

районах и соответственно наибольшему количеству органических остатков, оседающих на материковой отмели, здесь сосредоточено свыше 99% всех видов бентонических организмов.

Перифитон (обрастания) – население твердых оснований-субстратов, к которым организмы могут прикрепляться (скалы, подводные горы, различные портовые сооружения, днища судов и т.п.).

Мировой океан обладает огромными биологическими ресурсами. Общая биомасса составляет примерно 35 млрд т. При этом на долю животных приходится 32,5 млрд т, а водорослей – 1,7 млрд т. То обстоятельство, что биомасса животных в два десятка раз больше растительной, объясняется исключительно высокой продукцией одноклеточных планктонных водорослей. Например, одна диатомовая водоросль за месяц способна дать 10 млн экземпляров. К тому же одноклеточные водоросли отличаются высокой питательностью. В водорослях содержится в 2 – 4 раза больше белков, чем в сене, и примерно столько же жиров. Места обильного развития фитопланктона – места повышенного плодородия в океане, богатые жизнью вообще. Распределение биомассы в Мировом океане подчинено в общем тем же закономерностям, что и на суше. Вместе с тем имеется ряд особенностей, присущих только океану.

В океане, как и на суше, прослеживается чередование поясов с повышенной и пониженной фито- и зоомассой. Но если на суше распределение численности животных организмов зависит прежде всего от температуры и количества осадков и имеет зональный характер, то в океане биомасса того или иного района зависит прежде всего от скорости поступления питательных веществ с восходящими движениями воды. Поэтому в океане величина биомассы связана в первую очередь с типом циркуляции. Вторая особенность жизни в океане – ее концентрация в шельфовой зоне, что также связано с интенсивностью вертикального перемешивания. Наименее продуктивными районами Мирового океана являются акватории, в пределах которых располагаются антициклонические циркуляционные системы. Это обширнейшие океанические пустыни, где в условиях преобладания нисходящих движений количество биогенных элементов оказывается предельно низким.

Озера. Общие понятия, происхождение котловин, типы озер

Озером называется заполненная водой котловина или впадина земной поверхности, не имеющая непосредственного соединения с морем. Такой естественный водоем отличается замедленным водообменом. Раздел гидрологии, изучающий озера, называется гидрологией озер, или озероведением.

Иногда гидрологию озер называют лимнологией, хотя такое определение более свойственно науке, изучающей биологические особенности озер.

Озеро образуется в том случае, если приток вод (поверхностных и подземных) в котловину больше потерь воды из этой котловины путем испарения, фильтрации и стока.

Образование озерных котловин происходит под действием эндогенных и экзогенных процессов. Внутриземные (эндогенные) процессы связаны с горообразованием (тектоникой) и вулканическими явлениями, в результате которых и образуются тектонические и вулканические котловины. Внешние (экзогенные) процессы проявляются в деятельности воды, льда и ветра, под воздействием которых возникают эрозионные, провальные, аккумулятивные, эоловые и плотинные типы котловин.

Чаще всего котловины формируются под воздействием нескольких факторов, но один из них бывает ведущим. Например, котловины Ладожского и Онежского озер – тектонические, но впоследствии были обработаны ледниками.

В зависимости от происхождения котловины озера могут быть:

тектоническими – сформировавшиеся в прогибах земной поверхности, обычно очень глубокие, большие по площади и вытянутые в длину. К этой группе относятся озера: Каспийское, Аральское, Ладожское, Онежское, Байкал, Балхаш, Иссык-Куль, Севан, Телецкое и др.;

вулканическими – возникшие в кратерах потухших вулканов; имеют округлые очертания и воронкообразную форму. Встречаются на Курильских островах, Камчатке (озеро Кроноцкое), Армянском нагорье;

метеоритными – образовавшиеся в углублениях после падения метеоритов (озеро Каали в Эстонии);

ледниковыми – образовавшиеся в результате эрозионно-аккумуляционной деятельности ледника (рис. 3). Ледник «выпахивает» (озера выпаханые) углубления в земной поверхности, видоизменяет ранее существовавшие котловины, откладывает в виде морены переносимый им материал. Среди моренных отложений возникают моренные озёра, которые располагаются во впадинах, образующихся в результате неравномерного распределения ледниковой морены. Они имеют разнообразную форму (лопастные, вытянутые, овальные). Распространены в местах древнего оледенения: Север и Северо-Запад Европы, северная часть ФРГ, Канада. Котловины ледникового выпахивания свойственны большинству озёр Карелии и Кольского полуострова.

К этой же группе относятся каровые и троговые озёра. Каровые озера располагаются на склонах гор в нишеобразных углублениях (карах), образованных совместной работой льда и морозного выветривания; распространены на Кавказе, Алтае, Саянах, Альпах. В троговых или корытообразных долинах, бывших ранее эрозионными, а затем преобразованных путем ледникового выпахивания, могут возникать озера, называемые троговыми. Они распространены в горных странах: Альпах, Тянь-Шане, Кавказе.

Водно-эрозионные и **водно-аккумулятивные** озера располагаются в речных долинах, дельтах, на морских побережьях.

Широко распространены и **пойменные** озёра, находящиеся в речных поймах, их называют старицами; они образуются путем полного отчленения извилистых участков старого русла от реки при ее спрямлении. Пойменные озера и озёрки возникают также при затоплении во время половодья разного рода понижений и мелких впадин (блюдец), имеющих в поймах рек. Много таких озёр можно встретить в поймах больших рек: Волги, Днепра, Оки и др.

Встречаются озера плесовые, которые могут быть в виде озеровидных расширений речных русел и плесов, разобщенных сухими участками русла при пересыхании рек в межень.

В дельтах крупных рек (Волга, Кубань) распространены **дельтовые** озера (блокированные рукава).

На морских побережьях возникают прибрежные озера в результате отделения от моря мелководных заливов и бухт наносными

песчано-глинистыми косами, они называются **лагунами** (озеро Палеостоми на Черноморском побережье). При затоплении морскими водами расширенных устьевых участков рек и отчленении их от моря косами образуются **лиманские** озера (Азово-Черноморское побережье). Если фиорды постепенно отделяются от моря завалами или наносами, они превращаются в **фиордовые** озера.

Провальные озера образуются вследствие выщелачивания горных пород подземными и поверхностными водами и таяния ископаемого льда. Это озера **карстовые**, **просадочные** (суффозионные) и **термокарстовые**. Карстовые озёра распространены в местах залегания известняков, доломитов, гипсов, которые легко растворяются водой. Котловины, образующиеся при этом, невелики, округлой формы, подчас очень глубокие. Они встречаются на Кавказе, Урале, в Горьковской и Вологодской областях. Просадочные, или суффозионные, озера возникают вследствие длительного выноса подземными водами тонких глинистых частиц или вымывания водой некоторых солей, что приводит к образованию под дневной поверхностью пустот, оседанию слоев грунта и образованию неглубоких воронок овальной формы.

В районах вечной мерзлоты распространены термокарстовые озера, образующиеся в результате таяния погребенных пластов и линз льда и связанного с этим оседания грунта; форма их овальная, глубины небольшие. В северных регионах, в тундре, где ведется добыча нефти и газа, техникой (бульдозеры, вездеходы и др.) часто сносится верхний моховой слой, прикрывающий вечную мерзлоту. В летние месяцы происходит таяние льда и образуются сначала лужи, а со временем и озера.

Эоловые озера (дефляционные) образуются в углублениях, появляющихся вследствие выдувания ветром мелких частиц грунта в условиях сухого климата. Котловины этих озер имеют небольшие размеры и неглубоки, встречаются между дюнами и барханами в Арало-Каспийской низменности.

Подпрудные (плотинные) озера возникают при перекрытии речных долин горными обвалами, оползнями, конусами выноса наносов или при подпруживании рек потоками лавы, моренами ледников (рис. 2). Подпрудные озера обвального происхождения распространены в горных местностях: озеро Искандер-куль в Гиссарском хребте (Памиро-Алай), Яшиль-куль и Сарезское на Па-

мире, Рица на Кавказе. При подпруживании тектонической впадины лавовым потоком возникло озеро Севан. Форма подпрудных озер отражает форму речных долин, т.е. они бывают вытянутыми и имеют наибольшие глубины близ запруды.

К **органогенным** относятся вторичные озера, возникающие на болотах; имеют подчас значительную площадь и глубину. Кроме естественных плотинных озер широкое распространение имеют водоемы, созданные искусственно, т.е. водохранилища, а также водоемы, появившиеся в результате затопления старых карьеров, соляных копей и т.п. (озеро Развал на Урале). Пруды (**копани**) – копанные водоемы озеровидного типа, много их образуется на торфяных разработках, песчаных и глиняных карьерах.



Рис. 2. Подпрудное озеро (Нижнее Бадукское)

Географическое распространение озер определяется физико-географическими условиями, из которых наибольшее значение имеют климатические, обуславливающие питание озер. Поэтому в районах с влажным климатом встречается много пресных полноводных озер, а в засушливых местностях озер немного, они маловодны, имеют солоноватую или соленую воду (Забайкалье, Казахстан, Херсонские степи). Большинство озер располагаются группами, образуя целые озерные страны, например на террито-

рии Финляндии их насчитывается около 35 тысяч и они покрывают около 15% территории страны.

Высотное расположение озер различно. Так, в Альпах есть озеро, находящееся на 5370 м выше уровня моря, в Тибете – на 5000 м, на Кавказе – до 3600 м, в Карпатах – 1500 – 2000 м, в Норвегии – 1000 – 1600 м. Есть и озера, расположенные ниже уровня моря, например Мертвое море.

Морфология озерной котловины

Котловина озера (рис. 3) обычно образована *подводной террасой*, которая характеризуется постепенным слабым понижением суши, далее следует *свал* с более крутым углом понижения и переходящий в *котел*, который занимает большую часть озерного



Рис. 3. Экологические зоны бентали и пелагиали озер (А – по Зернову (1949), Б – по Ruthner (1962))

дна. Соответственно перечисленным участкам в озерной бентали принято выделять *литораль* – прибрежное мелководье, *сублитораль*, которая простирается до нижней границы распространения донной растительности, и *профундаль*, охватывающую остальную площадь озерного дна (имеется только в глубоких озерах). *Пелагиаль* озера делится на прибрежную, лежащую над подводной террасой, и собственно пелагиаль, расположенную над свалом и котлом. Во время стагнации по вертикали водная масса озер разделяется на верхний слой – *эпилимнион*, в котором температура испытывает резкие сезонные и суточные колебания, нижний, или

гиполимнион, где температура на протяжении года меняется слабо, и промежуточный, или *металимнион*, – слой температурного скачка (перепада температур между различно нагретыми водами эпи- и гиполимниона).

Часть озерной котловины, заполненная водой до высоты максимального уровня, называется озерным ложем, или озерной чашей. В озерном ложе различают береговую и глубинную области. В береговой области преобладают процессы разрушения горных пород, образующих котловину под влиянием волнового прибоя, в глубинной области происходит отложение продуктов разрушения.

Все озера в геологическом смысле являются временными образованиями и рано или поздно исчезают. Такой цикл развития озера (эволюция) совершается непрерывно. Различают такие стадии развития озера:

1) стадия юности – первоначальный рельеф котловины остается неизменным;

2) стадия зрелости – вокруг озера появляется береговая отмель, а в устьях рек формируются дельты, но отдельные неровности дна котловины еще сохраняются;

3) стадия старости – озеро окружено склонами дельт и осыпями береговых отмелей; аллювиальные отложения распространены повсеместно и выравнивают озерную котловину;

4) стадия угасания и отмирания, когда озеро мелеет настолько, что центральная донная равнина располагается почти вровень с береговыми отмелями и непосредственно переходит в них (склонов осыпей уже нет). Водная растительность распространяется повсеместно, переходит из подводной в надводную (болотную), и озеро превращается в болото.

Реки. Образование рек.

Речные системы. Главные реки и притоки

Рекой называется естественный водный поток, протекающий в вытянутых понижениях земной поверхности и имеющий относительно постоянное и разработанное им русло, по которому осуществляется сток воды.

Атмосферные осадки, выпадающие на поверхность суши в жидком виде, или воды, образующиеся от таяния снега, стекают с

поверхностных склонов струями, образуя *склоновый сток*. Эти струи после слияния становятся более крупными и образуют ручьи. Соединение мелких ручьев и вод, выходящих на поверхность в виде ключей и родников, дает начало речкам, которые после слияния образуют реки.

Под действием силы тяжести реки текут с возвышенных мест вниз, постепенно увеличиваются в размерах и несут свои воды в озера, моря или океаны. Все поверхностные водотоки, которые в зависимости от размеров называют ручьями, речками или реками, принимают участие в большом круговороте воды на земном шаре и разделяются на две большие группы: постоянные водотоки (реки) и временные водотоки (после паводков и затем высыхающие полностью или частично).

Система постоянных рек и временных водотоков (*речная сеть*), озера и болота, находящиеся на данной территории, образуют гидрографическую сеть этой поверхности суши.

Река, которая принимает в себя другие водные потоки (речки, ручьи) и впадает в море или озеро, называется *главной рекой*, а реки, непосредственно впадающие в нее, называются *притоками*. Совокупность всех рек, впадающих в главную реку, совместно с ней образует *речную систему* (рис. 4).

Понятие главной реки является в некоторой степени условным, так как есть случаи, когда главная река имеет меньшую водность или длину, чем некоторые из ее притоков. Так, например, Ангара, считаясь притоком Енисея, несет в 2,5 раза больше воды, чем Енисей до их слияния; Волгу следовало бы считать притоком Камы, так как Кама превышает ее по водности и на 194 км длиннее до места их слияния. Выделение главной реки должно основываться на оценке сравниваемых рек по их водности и длине, ширине и глубине, площади бассейна, геологическому возрасту и высотному положению долин.

Главные реки подразделяются на морские, впадающие в океаны и моря, т.е. сообщающиеся с Мировым океаном (Днепр, Печора, Обь, Енисей, Амур), и континентальные, протекающие в бессточных областях, не имеющих сообщения с океаном (Волга, Урал, Терек, Кура, Амударья, Сырдарья и др.).

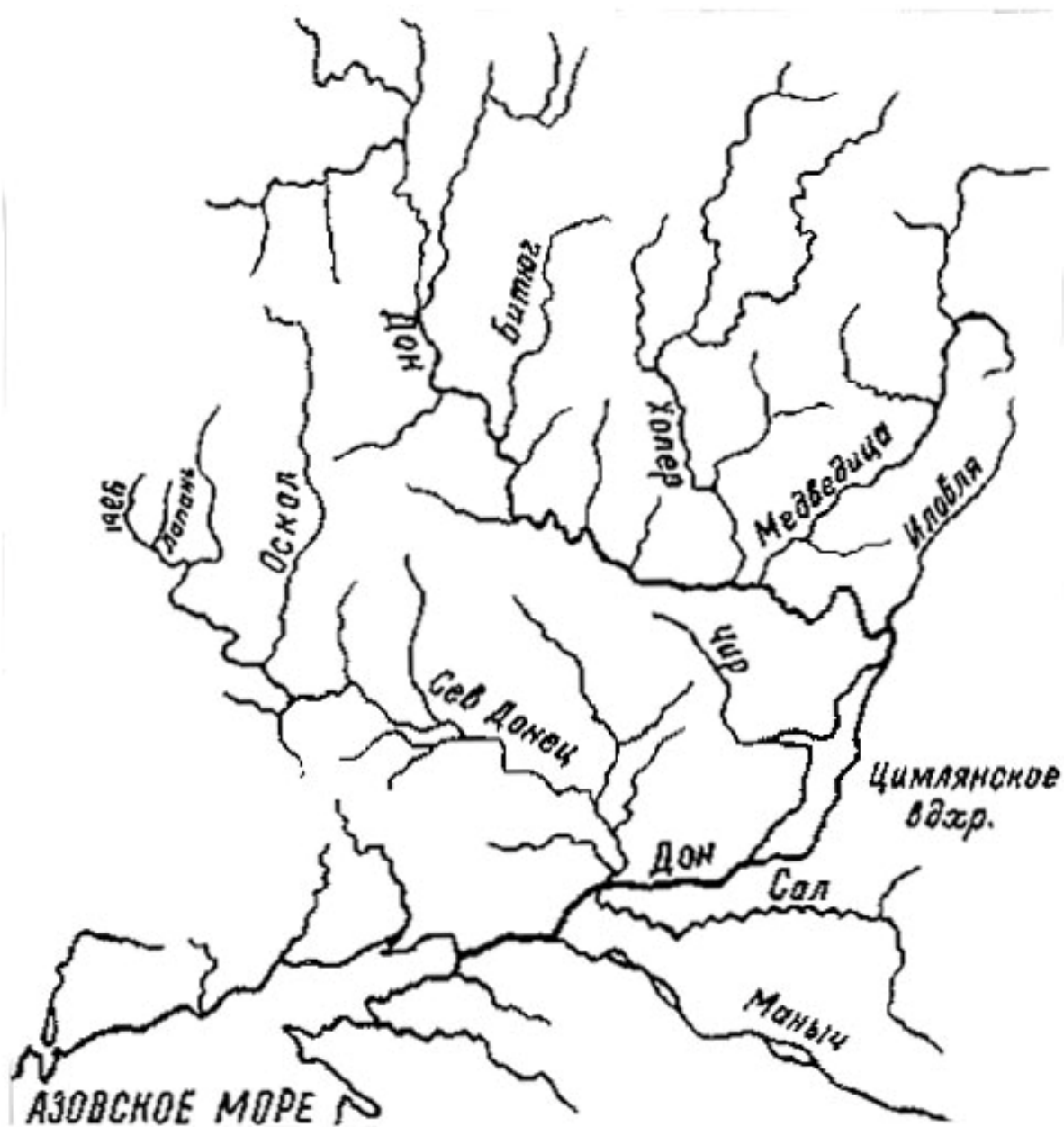


Рис. 4. Речная сеть р. Дона

Каждая речная система имеет одну главную реку и ряд притоков главной реки, притоки этих притоков и т. д. Притоки, впадающие непосредственно в главную реку, называются *притоками первого порядка* по отношению к этой реке, а реки, впадающие в притоки первого порядка, называются *притоками второго порядка* по отношению к главной реке, в которую они непосредственно не впадают и т. д. Например, Дон, впадающий в Азовское море, образует речную систему (рис. 4), где является главной рекой; Битюг, Хопер, Медведица, Северский Донец и другие реки, впа-

дающие в Дон, являются притоками первого порядка; притоками второго порядка будут Оскол, Уды, впадающие в Северский Донец, и все притоки, впадающие в притоки первого порядка; *приток третьего порядка* – р. Лопань, впадающая в приток второго порядка, – р. Уды и т. д.

Исток; верхнее, среднее и нижнее течение реки; устье

Каждая река имеет **исток**, т.е. то место на земной поверхности, откуда она берет начало. Истоком реки может являться озеро, ледник, болото, источники и место слияния образовавших ее двух рек.

Река, вытекающая из озера, имеет хорошо выраженный исток. Например, Ангара вытекает из оз. Байкал, Нева – из Ладожского озера.

Для реки, расположенной в районе развитого оледенения и вытекающей из ледника, за исток принимается место, где она выходит из ледникового грота или из-под морены. Таковы истоки рек Терек и Кубани на Кавказе.

В равнинных районах река может вытекать из болота. Например, из Пинских болот вытекают некоторые крупные притоки Припяти. За начало такой реки принимается место, где она приобретает вид потока с заметным течением и довольно четко выраженным руслом. В Ярославской области р. Улейма берет начало из болот Борисоглебского района, р. Устье – из болот Угличского района.

Некоторые небольшие реки и ручьи берут начало из родников или источников, в этом случае место истока неопределенно. Нередко эти реки пересыхают в верховьях, и тогда за начало реки принимают место появления выраженного русла.

При образовании реки от слияния двух рек, имеющих разные названия, за ее начало принимается место их слияния. Например, началом р. Амура считается слияние рек Шилки и Аргуни; слияние рек Бии и Катунь дает начало р. Оби; слияние рек Юг и Сухона выше Котласа образует р. Северная Двина. Если река образуется слиянием двух потоков без названия, то за начало этой реки принимается исток водного потока *большой длины*, а при одинаковом их протяжении за начало реки условились принимать исток *левого потока*. Обычно на сравнительно крупных реках выделяют участки верхнего, среднего и нижнего течения. Деление реки на эти части производят с учетом орографических условий, характе-

ра течения, водности потока, транспортно-хозяйственного использования и других характеристик.

Верхнее течение рек располагается преимущественно в возвышенной или горной части поверхности суши. Так, р. Лена берет начало на западном склоне Байкальского хребта, р. Ока стекает со Среднерусской возвышенности, а реки Кубань, Терек, Сулак начинаются в высокогорных районах Кавказского хребта и характеризуются большими уклонами и скоростями, малыми глубинами, значительной размывающей и переносной деятельностью потока и небольшим количеством воды.

В *среднем течении* рек значительно увеличивается ширина русла и водность за счет впадения крупных притоков, уменьшаются уклон и скорости течения, ослабевает эрозионная деятельность потока, река переносит в своих водах большое количество обломочного материала, поступающего сверху.

В *нижнем течении* наблюдается затухание эрозионной деятельности реки, меньшим становится уклон, происходит расширение русла. Из-за уменьшения уклона в нижнем течении некоторых рек происходит интенсивное отложение продуктов размыва, приносимых рекой, что способствует дроблению русла на отдельные рукава и протоки.

Устьем реки называется место впадения ее в море, озеро или другую реку. При впадении реки одним потоком устьем считается точка, лежащая на середине по отношению к урезам воды принимающей ее реки, озера или моря. Если река впадает двумя *рукавами*, то за ее устье принимается устье более крупного рукава, а при многорукавном русле принимается устье *основного рукава*.

Устьевая область реки является зоной нижнего течения ее со специфическими чертами гидрологического режима, которые отличаются как от моря, так и от реки, т. е. по сути представляет переходную зону от реки к морю.

В пределах устьевой области реки выделяют три участка: приустьевой участок, устьевой участок и устьевое взморье.

Приустьевой участок реки имеет речной режим, верхней границей его является место нижнего течения реки, куда практически не проникают нагонные и приливные явления. Нижней его границей является место разделения основного потока на рукава, а при однорукавных устьях и эстуариях – зона, где происходит смеше-

ние речной и морской воды или верховье подводной дельты. Наша полевая практика по гидробиологии проходит на приустьевом участке р. Улейма, впадающей в р. Юхоть, впадающей в волжский плес Рыбинского водохранилища. Здесь ощущаются шлюзовые попуски Угличской ГЭС, при которых течение в реке может быть обратным.

Устьевой участок реки располагается от нижней границы приустьевого участка до морского края дельты или островных образований эстуария. Морской край – условная линия, оконтуривающая со стороны моря острова надводной или мели подводной дельты.

Устьевое взморье распространяется от нижней границы устьевого участка (морского края) до зоны, где влияние речных вод на режим моря делается незначительным и наблюдается резкое повышение солености.

Реки, впадая в море, озеро или в другую реку, образуют **дельту**, или **эстуарий**.

Процесс формирования дельты начинается с отложения наносов, приносимых рекой к устью при впадении в море или озеро. Систематические накопления наносов вызывают повышение дна береговой части, появляются косы, возникают наносные острова, что приводит к разветвлению русла реки на множество мелких рукавов, т.е. появляется многорукавное устье, называемое **дельтой**, напоминающей греческую букву Δ (дельту), широкая часть которой прилегает к морю. Отложения, образующие дельту, имеют явно выраженную слоистость, состоят главным образом из ила, глины и песка с большой примесью органических веществ и достигают нередко значительной мощности.

Дельты некоторых рек имеют большие размеры. Так, площадь дельты Лены составляет около 30 тыс. км², Волги – 19 тыс. км², а в пределах дельты Невы расположен крупнейший город – Санкт-Петербург. Дельта Невы относится к типу так называемых ложных дельт. Образование ее связано не с речными, а с морскими наносами; речные отложения образуют небольшой мощности верхний слой островов дельты.

Эстуарий (затопляемое устье реки) представляет собой воронкообразное, широкое и глубокое устье реки, впадающей в море или океан. Эстуарии образуются в том случае, когда приносимые рекой наносы захватываются приливной морской водой или течениями и

уносятся в море, а также при опускании морского дна и затоплении водами моря устьевое участка реки. Эстуарии наиболее часто встречаются на реках, которые впадают в моря, где имеются значительные приливы и отливы. Например, устьевая область Оби включает в себя приустьевой участок реки, дельту и Обскую губу.

Другим видом эстуария является *лиман*, который представляет собой заполненную морем, значительную по протяжению устьевую часть долины реки (рис. 5). Лиманы имеют невысокие, но крутые берега. Благодаря отлагающимся речным наносам, образующим косы и пересыпи, лиманы постепенно отчленяются от моря и соединяются с ним иногда узким протоком «*гирлом*». Образование лимана происходит вследствие медленного опускания береговой полосы суши. Лиманы распространены на северо-западных берегах Черного моря, но встречаются и по берегам Сахалина.



Рис. 5. Днепровско-Бугский лиман

Экологическое строение реки

Река как водная экосистема. В экологическом отношении река, большая и малая, является средой обитания для пресноводных организмов. По этому признаку река имеет большой набор географических, гидрологических, средовых абиотических и биоти-

ческих факторов, определяющих развитие жизни в реке на всем ее протяжении: от истока, в том числе от «мертвоводного» ледникового, снежного или родникового, до насыщенного жизнью устья.

К географическим независимым факторам относятся действующие на русло реки силы Кориолиса (в Северном полушарии вода прижимается к правому берегу), направление русла (северное, южное, западное, восточное), расположение бассейна (широта, долгота), площадь водосбора или речного бассейна (S , км²) ((ручьи ($S < 10$), реки малые ($S = 10 - 5000$), средние ($S = 5000 - 50000$) и большие ($S > 50000$)), характер долины (пойма; коренное, или меженное, русло), ландшафт (горный, равнинный, болотный, степной, пустынный), питание рек, грунты, выстилающие дно реки, тип реки (болотный, озерный, горный) и часть реки (верхнее течение, среднее, нижнее). К гидрологическим характеристикам относится уровенный режим, динамические процессы, скорость течения, речные наносы, гидрохимический режим. К средовым характеристикам можно отнести локальные температуры, минеральный и газовый состав вод, мутность – прозрачность воды, динамика вод, глубина. К биотическим характеристикам следует отнести сложность сообщества (усложнение от простых линейных связей в ритрале до сложных, структурированных в потамали), тип сообщества (автотрофное, гетеротрофное), локальная трофность (олиго-, мезо-, евтрофность), зарастаемость русла (развитие рипали), детрит (источники), автохтонное или аллохтонное органическое вещество, в том числе загрязняющее, и антропогенный фактор (влияние на уровень, сток и качество воды).

По эколого-гидрологическим характеристикам все текущие воды принято делить на *ритраль* и *потамаль*. К ритралу чаще всего относят примыкающую к роднику (истоку) верхнюю часть водотока с каменистым или гравийно-галечным грунтом, высокой скоростью течения, насыщенной кислородом водой и амплитудой среднемесячных температур до 20°C. К потамали относят примыкающую к ритралу нижнюю часть водотока с песчаным, заиленным или илистым грунтом, сравнительно небольшой скоростью течения, амплитудой среднемесячных температур выше 20°C (в тропиках с летним максимумом среднемесячной температуры выше 20°C) и с частыми проявлениями дефицита кислорода.

Иногда для горно-долинных рек выше ритрала выделяют родник и область родникового ручья, называемые соответственно *эукреналью* и *гипокреналью*. В свою очередь ритраль и потамаль могут разделять на части, каждая из которых соответствует определенным участкам рек, к которым приурочено местообитание определенных групп рыб: *эпиритраль* (верхний форелевый участок), *метаритраль* (нижний форелевый участок), *гипоритраль* (хариусовый участок), *эпипотамаль* (налимовый участок), *метапотамаль* (лещевый участок) и *гипопотамаль* (ершовый участок). Такое разделение на участки хорошо согласуется и с составом ведущих бентосных организмов (личинки насекомых, моллюски). Важно, что границы между ритралью и потамалью зависят от климата региона и лежат над уровнем моря тем выше, чем ниже расположена географическая широта местности.

В поперечном профиле реки выделяются следующие экологические участки:

1. Прибрежная зона – *рипаль*, обычно зарастающая прибрежно-водной и водной растительностью, обильно населенная водными беспозвоночными и представляющая хорошие условия для нереста рыб и нагула молоди рыб. В зоне рипали могут быть заливы, затоны и закосья.

2. Срединная зона реки – *медраль*. Это географическая часть реки, обычно включающая коренное (меженное) русло.

3. Стрежень – зона наибольших скоростей течения реки. Обычно прижимается к высокому, подмываемому берегу излучины реки. Население бедное.

4. Фарватер – зона судоходства. В экологическом плане интересна тем, что в этой зоне обычно расположены самые глубокие участки реки, часто – ямы, в которых могут накапливаться осадки – донные отложения, детрит и ил, обильно населенные донной фауной. Здесь же рыбы переносят зимовку.

Основные группы речных организмов

Данный раздел составлен по книге В.В. Богатова (1994). Жизни реки здесь уделяется больше внимание в связи с прохождением практики на реке Улейме. Население рек характеризуется значительным видовым разнообразием, что связано с огромным коли-

чеством речных биотопов. Из отдельных экологических группировок значительного обилия в реках достигают *планктон*, *бентос* и *нектон*, слабее представлен *перифитон* (обрастатели), а *нейстон* и *плейстон* вследствие турбулентного движения воды почти полностью отсутствуют.

Планктон рек, или *реопланктон*, характеризуется гетерогенностью происхождения, так как образуется за счет автохтонных и аллохтонных элементов. Аллохтонный планктон, выносимый в реку из стоячих водоемов, попадая в новые условия, меняет свой облик. Одни представители планктона стоячих вод, оказавшись в реке, быстро отмирают, другие обнаруживают большую приспособленность, так что в результате соотношение отдельных групп в реопланктоне приобретает характерные черты, хотя каких-либо специфических форм в нем нет. К планктонным формам принадлежат водоросли и мелкие животные (простейшие, коловратки, рачки и др.), не способные противостоять токам воды, а к нектонным формам – крупные активно передвигающиеся животные, способные преодолевать речной поток (рыбы, речные дельфины и др.). Совокупность сносимых потоком взвешенных в воде органических и минеральных частиц и организмов планктона называется сестоном. Связанный с подъемом донных животных процесс их перемещения в речном потоке вниз по течению называется *дрифтом*, или бентостокком. Если в дрифте участвуют организмы эвсиртона, то такой снос называют пассивным, а если эконосиртона – активным.

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

Среди планктонных водорослей наиболее богаты видами диатомовые и зеленые, далее следуют синезеленые и эвгленовые, золотистые, пирофитовые и желтозеленые. По численности часто резко преобладают синезеленые. Роль отдельных групп водорослей в фитопланктоне зависит от широты, от времени года и от индивидуальных особенностей рек. Например, диатомовых больше в

северных реках, зеленых и синезеленых – в южных, зимой роль диатомовых по сравнению с зелеными и синезелеными выше, чем летом, при загрязнении воды повышается значение синезеленых.

Среди планктонных животных наиболее многочисленны инфузории. Весьма многочисленны в толще воды коловратки, особенно *Keratella*, *Asplanchna* и *Brachionus*, ветвистоусые рачки, в частности *Daphnia*, *Bosmina*, *Ceriodaphnia*, и веслоногие, из которых чаще других встречаются *Cyclops*, *Diatomus* и *Mesocyclops*. В толще водной массы рек помимо чисто планктонных животных (голопланктон) могут временно находиться бентосные организмы (реосиртон), которых принято разделять на пассивно вымываемых течением из грунта (эвсиртон: личинки насекомых) и активно поднимающихся в толщу воды (эконосиртон: кумовые рачки). В реках наряду с голопланктоном и реосиртоном может наблюдаться интенсивный снос наземных беспозвоночных, играющих важную роль в питании многих ценных видов рыб.

Вследствие поступательного и турбулентного характера движения воды планктон в реках распределяется обычно довольно равномерно как в горизонтальном, так и в вертикальном направлениях.

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

Бентос (рис. 6) преимущественно представлен животными; донные растения обильны только в реках с прозрачной водой. Среди бентосных животных выделяют обитателей поверхности грунта и его толщи, которых подразделяют соответственно на представителей *эпи-* и *инфауны*. По степени их подвижности различают *вагильный* бентос, которому свойственна высокая подвижность, и *сесильный*, образованный прикрепленными формами. В особую группу организмов, называемых *перифитоном*, объединяют бактерий, водоросли и беспозвоночных животных, прикрепленных к грунту или к другим погруженным в воду предметам.

По отношению к продольному распределению организмов все население рек условно делится на *ритрон* и *потамон*, что соответствует делению водотоков на зоны ритрали и потамали. Ритрон, обычно, представлен фито- и зообентосными организмами, занимающими в речных системах донные биогоризонты, а также сообществом рыб, большинство из которых лососевые; фитобентос в зоне ритрали состоит в основном из водорослевых обрастаний камней, а зообентос – преимущественно из организмов эпифауны, среди которых важную роль играют личинки амфибиотических насекомых отрядов поденки (Ephemeroptera), ручейники (Trichoptera), веснянки (Plecoptera) и двукрылые (Diptera). Из последних наибольшего количественного развития могут достигать личинки хирономид (Chironomidae) и мошек, или симулид (Simulidae). В отдельных реках доминируют также амфиподы рода *Gammarus*, некоторые высшие раки и крупные моллюски. Из организмов инфауны к макробентосу в первую очередь относятся олигохеты, ряд видов личинок поденок, мух, хирономид и другие беспозвоночные.

Распределение бентоса в реках отличается закономерным изменением его видового состава и биомассы от истока к устью и с продвижением от берегов к стрежню. Характер этих изменений в реках разного типа и их различных участках неодинаков. В горных реках, где преобладают литореофильные организмы, бентос поперек русла распределяется довольно равномерно как по видовому составу, так и в количественном отношении. В равнинном течении по направлению к середине русла биомасса организмов бентоса обычно падает, но их численность часто возрастает.

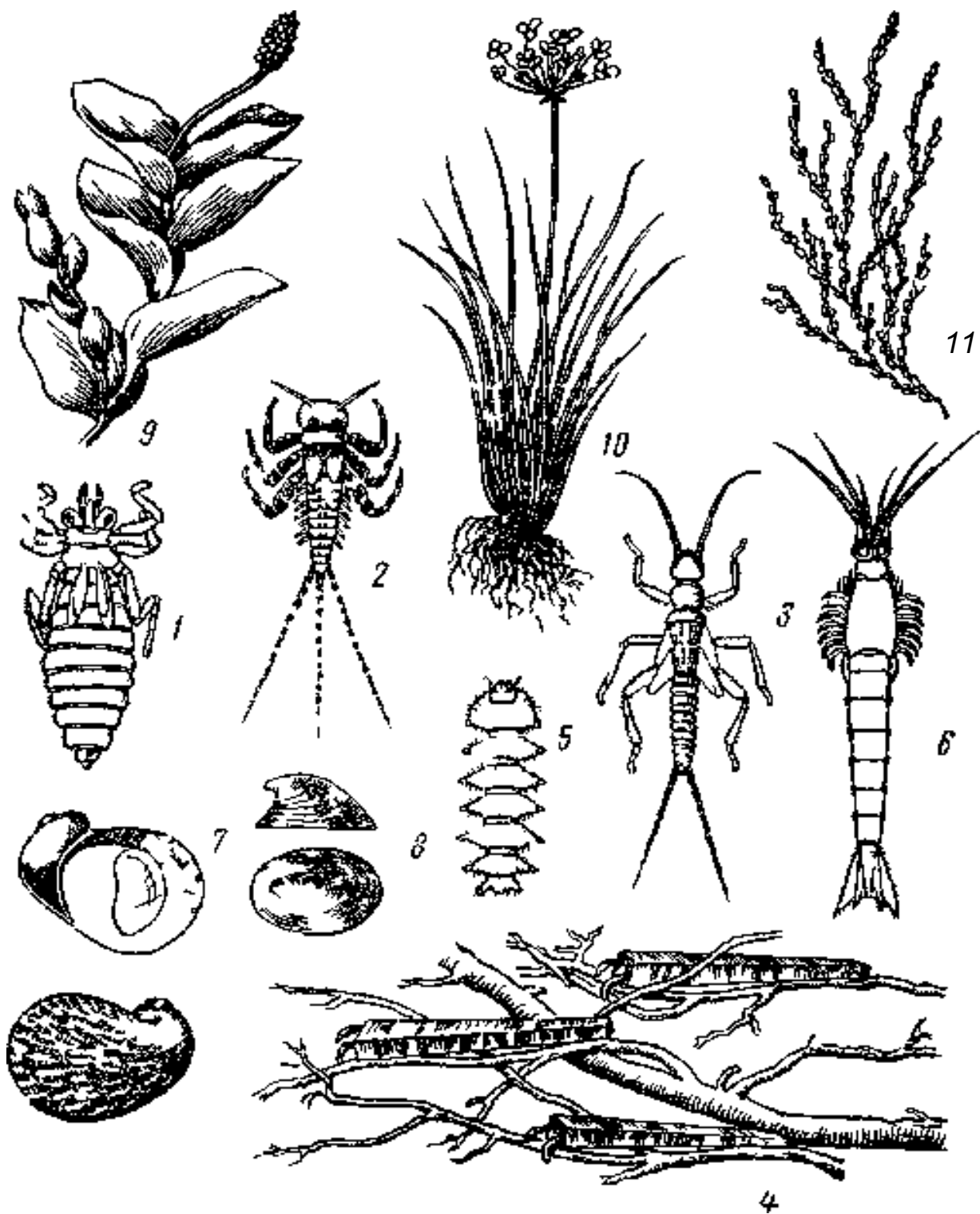


Рис. 6. Животные и растения, обитающие в текущих водах
(по Жадину и Герду, 1961)

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

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

Бентос рек резко обедняется в паводковое время, когда при высокой скорости течения воды из грунта вымываются и сносятся вниз по течению высшие раки, олигохеты, ручейники, поденки, личинки двукрылых и многие другие организмы. В наибольшей степени обедняется после паводка население заиленных грунтов, да и сами эти грунты смываются почти нацело. После прохождения паводка по мере падения скорости течения, стабилизации грунтов и их заиления бентос постепенно обогащается. Наиболее богат он в предпаводковое время.

Население потамали состоит обычно из планктонных (потамопланктона) и бентосных организмов, а также из сообщества, главным образом, карповых рыб. Среди растений в потамали высокое развитие получают планктонные водоросли, а в медиали рек с относительно устойчивым гидрологическим режимом – крупные высшие цветковые растения (макрофиты). Из планктонных животных в равнинных реках могут встречаться простейшие, коловратки (класс), веслоногие (отряд Copepoda) и ветвистоусые (подотряд Cladocera) рачки. Как правило, в водоток планктонные животные попадают из рипали, проточных озер, прудов, стариц, других стоячих или слабопроточных водоемов и затем проходят свой жизненный цикл в перемещающейся водной массе. Тем не менее у некоторых копепод, ведущих придонный образ жизни, может наблюдаться длительная приуроченность к определенным биотопам. В частности, используя затишные участки между валунами, такие копеподитные сообщества иногда развиваются и в зоне ритрали.

Среди бентосных животных потамали ведущее значение могут иметь крупные двустворчатые и брюхоногие моллюски. Например, в потамали рек Европейской части России из двустворча-

тых моллюсков преобладают перловицы рода *Unio* и беззубки рода *Anodonta*; из брюхоногих – живородки рода *Viviparus*. На отдельных участках высокой численности достигает моллюск – обрастатель *Dreissena polymorpha*. Из других бентосных животных потамаль населяют те же группы беспозвоночных, что и ритраль. Это олигохеты, личинки поденок, ручейников, веснянок, хирономид. Однако по видовому составу фауна беспозвоночных равнинных рек значительно отличается от таковой горных и предгорных водотоков. Помимо перечисленных групп заметного развития в потамали могут достигать личинки стрекоз (Odonata) и некоторые мелкие двустворчатые моллюски семейства Pisidiidae.

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

Нектон в основном представлен рыбами, видовое разнообразие которых особенно велико в реках низких широт: в Печоре – 29, в Енисее – 39, в Волге – 59, а в Конго и Амазонке – соответственно 400 и 748. Из жилых рыб в реках России наиболее характерны стерлядь, форель, лещ, густера, щука, судак, налим, окунь, из проходных – белуга, осетр, севрюга, семга, дальневосточные лососи, из полупроходных – вобла, тарань, усач и др.

Население эстуариев. В эстуариях речные условия сложно переплетаются с морскими, и по этой причине состав населения отличается крайним своеобразием. Вдали от устья оно преимущественно представлено эвригалинными видами, ближе к нему большое значение приобретают солоноватоводные и эвригалинные морские формы (рис. 7).

Видовое разнообразие уменьшается в солоноватоводных участках (эффект Ремане). Здесь преобладают всеядные формы с широкими экологическими нишами и больше всего встречается видов, интродуцированных из других водоемов, т. е. этот район недонасыщен биологически. По направлению от моря к реке резко падает доля видов с пелагическими личинками. По биомассе население эстуариев отличается большим богатством, что объясняется рядом причин. Действие приливов и отливов обеспечивает

интенсивную циркуляцию питательных веществ, а также быстрое удаление метаболитов. Усилению циркуляции питательных веществ способствует интенсивное перемешивание морской и пресной воды вследствие разности их плотностей. Далее для эстуариев характерна пространственная близость между растениями и животными, облегчающая круговорот веществ. Присутствие в воде одновременно всех жизненных форм фотосинтезирующих растений – планктонных водорослей, микро- и макрофитобентоса – обеспечивает животное население эстуариев изобилием первопищи, тем самым способствуя увеличению его изобилия.

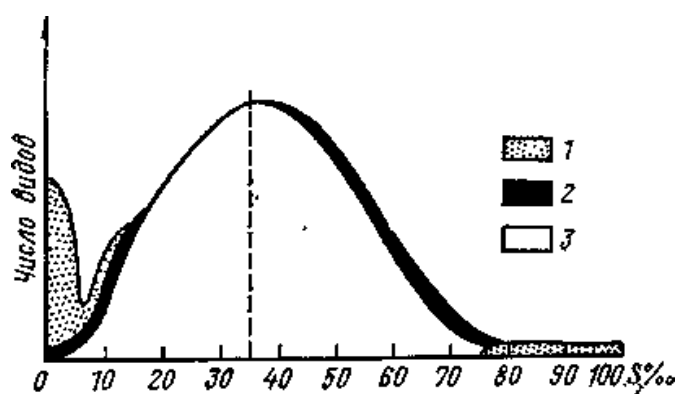


Рис. 7. Общая схема изменения облика водной фауны от пресных вод до пересолённых лагун (по Хлебовичу, 1974)

*1 – виды пресноводного происхождения,
2 – солоновато-водные виды, 3 – морские виды*

Речная экосистема характеризуется транзитным круговоротом вещества и энергии. Организмы, отрождающиеся в верхнем участке реки, сносятся вниз по течению и не участвуют в процессе круговорота веществ в месте своего возникновения. В рассматриваемом участке новые организмы развиваются за счет аллохтонного органического вещества, который поступает с водой из вышележащих участков с поверхностным стоком, из атмосферы и грунтовых вод. На рис. 8 изображена схема транзитного продуцирования в реке. Спиральные витки, которыми отмечен характер продуцирования на плесах, изображены с утолщенной нижней частью, указывающей на то, что здесь аккумулируется органическое вещество. На перекатах виток имеет меньший размер и равную толщину линии, показывая, что течение быстро переносит организмы и органические вещества, не допуская аккумуляции их на дне реки.

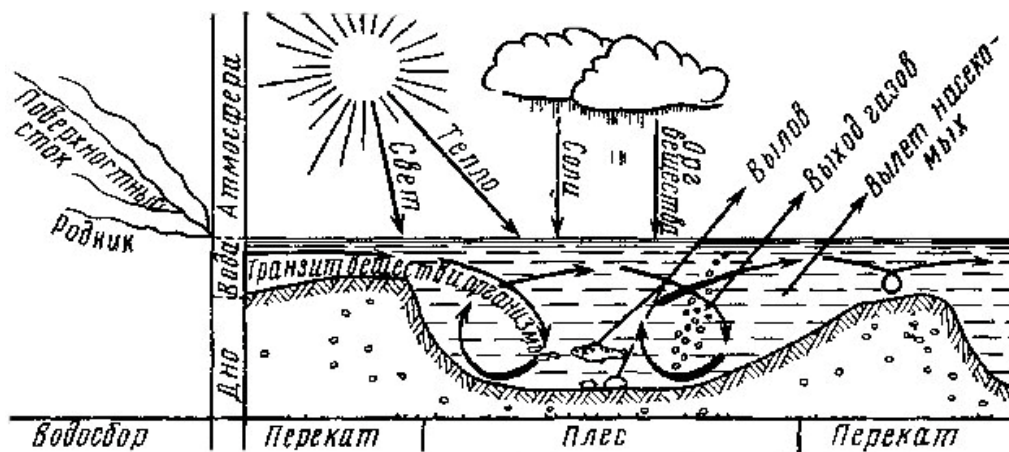


Рис. 8. Схема круговорота вещества в реке (по Жадину и Герду, 1961)

Транзитный тип круговорота веществ характерен и для многих участков Мирового океана, расположенных в пределах мощных горизонтальных течений. Например, Гольфстрим и Куроисио переносят вещества и организмы на тысячи километров.

Лекция 4 Факторы водных экосистем

Отличия водных экосистем и биогеоценозов

Как считает Ф.Д. Мордухай-Болтовской (1975), водные экосистемы очень сильно отличаются от наземных. Основную абиотическую среду в первых составляет вода, во вторых – воздух.

Коренное отличие неживой части экосистем влечет за собой отличия и в составе органического мира, и в наиболее важных воздействующих на организмы факторах, а вследствие этого и в методах исследования этих двух экологических систем.

Абиотическая среда обитания биоценозов оказывает определяющее влияние на их состав, структуру и динамику. Организмы, составляющие биоценоз, также могут оказывать в той или иной мере влияние на окружающую их абиотическую среду. Так, под воздействием моллюсков – мидий, дрейссены, битинии и др. – может образоваться новый тип грунта – ракушечник (ракуша) – со своеобразным донным населением. Заросли макрофитов со вре-

менем приводят к заболачиванию, изменяют гидрологический режим водоемов. В.И. Вернадский считал озерную воду биокосным телом, т.к. организмы на две трети формируют гидрохимический режим озера. Между тем речные биоценозы не могут существенно повлиять на гидрологический режим реки; население моря или эстуариев не может влиять на его соленость.

В биогидроценозах наблюдается не столько воздействие организмов на воду, как косвенное влияние организмов друг на друга через воду, посредством воды.

Водные биоценозы в отличие от наземных подвергаются *значительно меньшим колебаниям температуры* (обычно в пределах от 2 до 40°C), однако *значительно большим изменениям в количестве кислорода*, который часто бывает в дефиците, а временами может вовсе исчезать, в связи с чем многие организмы имеют приспособления к недостатку кислорода. Организмы биогидроценозов биохимически и осмотически тесно связаны с окружающей их средой и зависят от *содержания в ней растворимых веществ*, хотя в пресных водах и стараются специальными механизмами по возможности сохранить независимость от нее (сократительные вакуоли простейших). Вместе с тем благодаря значительно большей (*чем у воздуха*) плотности воды многие водные организмы населяют ее в свободно плавающем или парящем состоянии, и она содержит во взвешенном состоянии, массы органических веществ и микробов, которые составляют важнейший и иногда единственный источник пищи для многих животных (в то время как у наземных биоценозов источники пищи – на земле).

Биогидроценозы находятся в условиях вообще более слабой освещенности, чем наземные, а расположенные на глубинах водоемов (и в подземных водах) совершенно лишены света, а потому и автотрофных (зеленых) растений, и их живые компоненты могут существовать только за счет поступления органических веществ извне. Поэтому в системе биогидроценозов гораздо сильнее выражена вертикальная дифференцировка (стратификация).

Вода создает возможность коммуникативных биохимических и гидродинамических (эхолокация) связей между организмами и биоценозами за счет выделения многими организмами в воду кислорода, углекислоты и различных продуктов метаболизма, а также способность улавливать малейшие движения воды.

Водородный показатель (рН). Активная реакция среды

Водородный показатель (рН) представляет собой отрицательный логарифм концентрации водородных ионов в растворе: $pH = -\lg[H^+]$.

Активная реакция среды в крупных морских и материковых водоёмах довольно устойчива. Ее быстрым изменениям препятствует присутствие в воде углекислоты и карбонатов. Активная реакция среды в морских водоёмах обычно слабощелочная и колеблется от 7,3 до 8,1, в пресных материковых – 6,8 – 7,2. В относительно небольших материковых водоёмах и локально в морских, а также эвтрофируемых пресных водоёмах рН в периоды интенсивного развития фитопланктона возрастает до 10 и более вследствие почти полной ассимиляции свободной углекислоты и диссоциации карбонатов.

Континентальные водоёмы в зависимости от величины активной реакции делятся на два основных типа: первый – водоёмы с нейтрально-щелочной реакцией среды; второй – водоёмы с кислой реакцией среды. Растения в процессе фотосинтеза поглощают углекислоту, и это ведет к повышению рН. В местах интенсивного развития растений рН достигает 9,5 – 10 и более. К водоёмам второго типа относятся болотные водоёмы, где реакция среды колеблется от 3,4 до 6,95. В водоёмах первого типа рН изменяется с глубиной: в придонных слоях, где фотосинтез прекращается, наблюдается повышение кислотности воды. Уменьшение рН приводит к обеднению населения водоёмов, особенно организмами, имеющими кальцийсодержащую раковину.

Гидробионтов в зависимости от их отношения к величине рН принято делить на стеноионных и эвриионных. Стеноионные организмы преимущественно обитатели нейтрально-щелочных водоёмов, т.е. основная масса пресноводных и все морские организмы. Предел рН для стеноионных организмов, обитателей пресноводных бассейнов, обычно колеблется в границах 5,0 – 10,0, а у морских – от 6 до 8,75. Стеноионные организмы, предпочитающие щелочные воды, называются олигогидрогенионными. Примером их могут быть моллюски, обитающие в водах с рН более 7. Стеноионные гидробионты, обитающие в кислых водах, по-

лучили название полигидрогенионных – это обитатели сфагновых водоемов, некоторые из которых живут в воде с рН до 3,8 и не встречаются в нейтрально-щелочной среде.

Эврионные организмы обитают в большом диапазоне рН. Например, личинки *Chironomus* способны выдерживать колебания рН от 2 до 10.

Влияние активной реакции среды на организмы может быть косвенным и прямым. Косвенное влияние проявляется через изменение содержания в среде солей различных элементов. Например, многие водоросли не могут существовать при высоких значениях рН, так как при этом растворимость O_2 и содержание железа в среде резко уменьшаются. Молодь бокоплава *Gammarus pulex* погибает при рН 6,0 – 6,2 через 1,5 – 2 суток из-за недостатка соединений кальция.

Слабое подкисление внешней среды стимулирует размножение и рост ракообразных более чем на 150%. Подщелачивание среды вызывает такой же эффект, но более слабо выраженный (на 60 – 70%). Эти явления подтверждают, что незначительные отклонения физико-химического режима среды обитания стимулируют обмен веществ, ассимиляцию и рост организмов.

В процессе воздействия рН среды на организм происходит воздействие водородных и гидроксильных ионов на оболочку клеток; в результате изменяется их способность отдавать и воспринимать различные вещества. Так, при подкислении воды усиливается поступление воды в клетки, что приводит к увеличению объема организмов, например, моллюсков.

В природных водоемах понижение рН обычно вызывает свободная углекислота. Животные и растения, выделяя при дыхании CO_2 , способствуют подкислению воды, а следовательно, понижению величины рН. На гидробионтов она оказывает сильное токсическое действие. Экспериментально было показано, например, что различные виды черноморских веслоногих ракообразных при рН 5,8, вызванной действием соляной кислоты, живут в 300 раз дольше, чем при той же величине рН, вызванной действием углекислоты.

Углекислота образуется и в результате бактериального разложения органических веществ в осадках, поэтому обычно у дна рН

ниже, чем в толще воды: она может понижаться до 6,5, тогда как у поверхности равна 8 и более.

Окислительно-восстановительный потенциал (Eh)

Характеристика окислительно-восстановительного потенциала (Eh) дается обычно в милливольтгах или в величинах rH (редоксипотенциал).

На величину Eh влияет как относительное, так и абсолютное количество подвижных форм Fe, Mn, S и других элементов с переменной валентностью. Вода морских и пресных водоемов, содержащая значительное количество кислорода, имеет положительный Eh порядка 300 – 350 мВ, т. е. является средой окисленной, и величина rH в ней может достигать до 35 – 40. В придонных слоях воды, где содержание кислорода резко падает, Eh приобретает обратный знак, rH падает до 25 – 12, а в присутствии H₂S – еще ниже.

В зависимости от величины редоксипотенциала поведение гидробионтов может резко меняться. Например, личинки комара *Chironomus dorsalis* с падением Eh до отрицательных величин меняют знак фототаксиса с отрицательного на положительный и всплывают к поверхности воды. Серные бактерии наиболее интенсивно окисляют H₂S, когда Eh выше 60 мВ; если Eh меньше 60 мВ, интенсивность окисления H₂S снижается из-за недостатка окислителей. Весной, при прогреве воды редоксипотенциал растет, что показывает развитие окислительных процессов в грунтах. Это особенно интересно для гидрохимиков, микробиологов и протистологов.

Ионы минеральных солей. Суммарную концентрацию всех минеральных ионов в воде обозначают как ее *соленость*. Наиболее часто соленость пресных вод выражается в граммах на 1 кг, или в *промилле* (‰). Значение минеральных ионов в жизни гидробионтов очень многогранно. Одни из них, получившие название *биогенов*, необходимы растениям для обеспечения процессов биосинтеза (азот, фосфор, кремний, железо). Суммарная концентрация ионов определяет тоничность внешней среды водных организмов (гипо-, гипер-), условия их осморегуляторной работы.

Наконец, с повышением солености воды возрастает ее плотность и вязкость, что существенно сказывается на плавучести гидробионтов и условиях их движения.

Немаловажное значение для водных организмов имеет концентрация ионов кальция и магния, суммарное содержание которых определяет особое качество воды – *жесткость*. Достаточная жесткость воды – необходимое условие для существования гидробионтов с известковым скелетом (моллюски, кокколитофориды, кораллы и др.).

Выяснено, что специфика физиологического действия ионов преимущественно определяется не анионами, а катионами. Некоторые ионы, противоположно влияющие на одну и ту же функцию, называют антагонистами. Их действие может быть полярным, когда один ион действует в противоположном направлении, чем другой, и они взаимно нейтрализуют друг друга (например, Ca^{2+} уплотняет клеточную оболочку, Na^+ повышает ее проницаемость). В другом случае, при аполярном антагонизме, действие обоих ионов сходно (например, Ca^{2+} и K^+), но в присутствии друг друга не проявляется.

По степени солености все природные воды, согласно Венецианской системе, принятой в 1958 г., подразделяют на *пресные* (до 0,5‰), *миксогалинные*, или *солончатые* (0,5 – 30‰), *эугалинные*, или *морские* (30 – 40‰), и *гипергалинные*, или *пересоленные* (более 40‰). Миксогалинные воды в свою очередь подразделяют на *олигогалинные* (0,5 – 5‰), *мезогалинные* (5 – 18‰) и *полигалинные* (18 – 30‰). К пресным водоемам относятся реки и большинство озер, к эугалинным – Мировой океан, к миксогалинным и гипергалинным – некоторые озера и отдельные участки Мирового океана.

Виды, выносящие значительные колебания солености, называют *эвригалинными* в отличие от *стеногалинных*, не выдерживающих больших изменений концентрации солей. К типичным эвригалинным формам относятся, например, рачки *Chydovus sphaericus*, ресничный червь *Macrostoma hystris* и инфузория *Pleuoronema chrysalis*, способные жить в солончатой, пресной и морской воде. В основе эвригалинности лежит способность организмов либо стабилизировать тоничность внутренней среды (*гомойосмотичность*), либо существовать в условиях ее изменения (*пойкилоосмотичность*). Тоничность внутренней среды го-

мойосмотических организмов (*осморегуляторы*) выше (пресноводные) или ниже (морские), чем в окружающей воде. В первом случае в результате действия физико-химических сил происходит обводнение, во втором – обезвоживание организмов, поскольку их наружные покровы в той или иной степени проницаемы для воды. Диапазон эвригалинности гидробионтов определяется их способностью нейтрализовать процессы гидратации или дегидратации путем удаления физиологическими средствами излишка воды и ее дополнительного потребления при обезвоживании.

Как уже говорилось, в окружающей среде может меняться не только суммарное количество ионов, но и их соотношение. Соответственно различают организмы, способные существовать при небольших или значительных колебаниях солевого состава. По этой причине некоторые солоноватоводные формы не могут жить в морской воде и наоборот.

Температура воды

Температура – «неустранимый», «обязательный» или регулярный экологический фактор во всех средах жизни и обитания, поэтому он всегда регистрируется в полевых и лабораторных исследованиях.

Общий температурный диапазон жизни в водоемах от -3°C до $+89^{\circ}\text{C}$. В этом диапазоне $-3^{\circ}\text{C} - +2^{\circ}\text{C}$ – морские организмы-криотермы; $+2^{\circ}\text{C} - +27^{\circ}\text{C}$ – зона максимального развития жизни ($+27^{\circ}\text{C}$ – макс. ср. в экваториальной зоне); $+30^{\circ}\text{C}$ – критическая 30 для пресных водоемов, нерест тропических рыб); $+30^{\circ}\text{C} - +75^{\circ}\text{C}$ (89°C) – политермы ($40^{\circ}\text{C} - 60^{\circ}\text{C}$ – бактерии в соленых озерах), ($70^{\circ}\text{C} - 89^{\circ}\text{C}$ – термофилы (синезеленые водоросли в горячих источниках Камчатки).

В жизни водных организмов температура среды играет важную роль. Она оказывает влияние на рост, развитие, размножение, обмен веществ, биологические циклы и другие стороны жизнедеятельности.

По типу теплообмена гидробионты, как и наземные животные, делятся на *гомойотермных* и *пойкилотермных*. **Гомойотермные** – водные млекопитающие. **Пойкилотермные** – большинство гидробионтов (беспозвоночные, рыбы).

У пойкилотермных организмов интенсивность обмена веществ подчиняется правилу Вант-Гоффа, согласно которому скорость химических реакций с повышением температуры на 10°C возрастает в 2 – 3 раза (условно). Это ускорение обозначается коэффициентом Q_{10} .

$$Q_{10} = (K_2 / K_1) 10 / t_2 - t_1,$$

где K_1 – длительность жизни при t_1 , K_2 – то же при t_2 .

Экспериментально установленная закономерность проявления Q_{10} может быть выражена кривой, получившей название «нормальная кривая» Крога. Кривой Крога широко пользуются для выражения влияния температуры на скорость развития. Однако у некоторых групп организмов, например Cladocera, Copepoda, зависимость скорости развития от температуры не подчиняется кривой Крога.

Температурный диапазон и сезонная динамика температуры определяют состав сообществ относительно толерантности: более узкий – stenотермы, широкий сезонный диапазон – эвритермы.

Температура в средах обитания влияет на размеры (в прибрежной, более теплой, зоне кладоцеры крупнее, у каляноид может быть наоборот, например, у *Calanus finmarchicus*), морфологию (цикломорфоз кладоцер и коловраток), содержание жира у холодноводных организмов выше, в северных регионах биомасса популяций гидробионтов выше, а разнообразие сообществ ниже, больше живородящих видов.

Температурный режим озер более динамичен, чем рек и определяется в основном физико-географическими условиями региона, морфологическими особенностями котловины, объемом и свойствами его водной массы. Нагрев и охлаждение воды вследствие большой ее теплоемкости происходят медленно и зависят от ее массы: чем меньше масса воды, тем этот процесс идет быстрее. Для глубоких озер характерна температурная стратификация, в реках при значительном течении она отсутствует.

Поверхностные водные массы быстрее прогреваются и остывают, что приводит к перемешиванию воды в весенний и осенний периоды, обычно в умеренных широтах. В озерах умеренных широт может наблюдаться прямая и обратная температурная стратификация.

При прямой температурной стратификации «летней» образуется верхний нагретый слой так называемый эпилимнион, толщиной от нескольких сантиметров до нескольких метров. Глубинный холодный слой – «гиполимнион» – не участвует в суточной циркуляции воды в озере. Температура в придонных слоях на несколько градусов ниже, чем в верхних. Довольно часто этот температурный рубеж происходит на границе эпилимниона и гиполимниона – металимнионе. Уникальное свойство воды (H₂O) состоит в том, что при температуре +3,8°С она достигает своей максимальной плотности, которая при дальнейшем понижении температуры начинает вновь уменьшаться. Поэтому зимой, когда вода в озере остывает ниже этого значения, температурная стратификация озера становится обратной: в глубине остаются более плотные и теплые слои, а у поверхности находятся менее плотные слои воды с температурой от +3,8°С до 0°С.

Пример летней стратификации озера приведен на рис. 1.

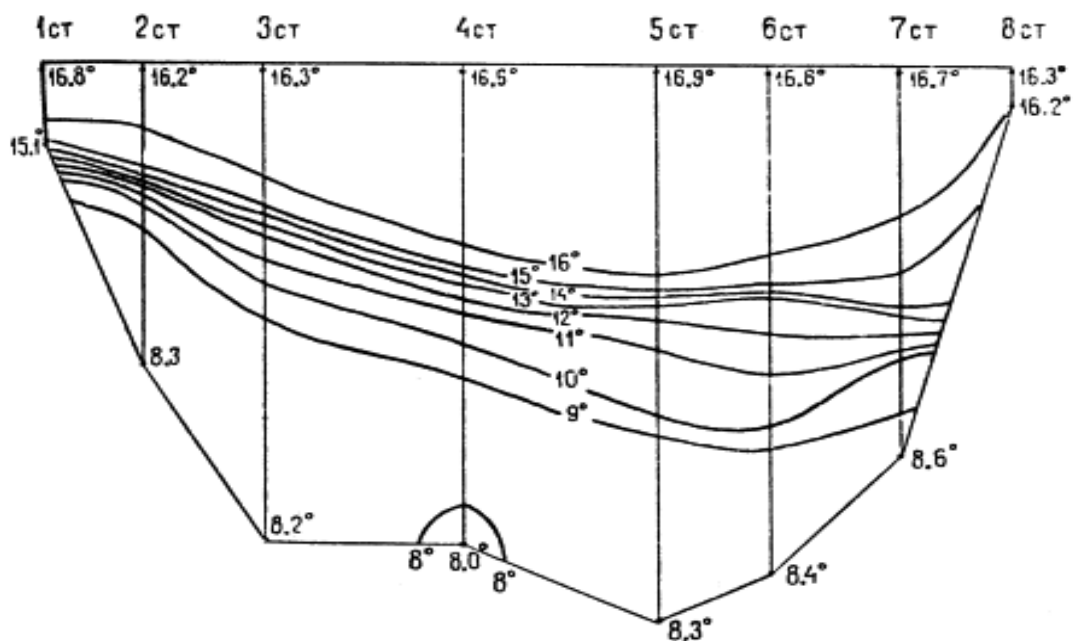


Рис. 1. Распределение температуры по большой оси озера Плещеево (10.07.1980 г.) (из: Экосистема..., 1989)

Распределение тепла в озере проводится вертикальной циркуляцией воды и течениями. Осенью температура воздуха ниже температуры воды, и она медленно и долго остывает, а весной – наоборот. Замедленный водообмен в озерах способствует их термической стратификации – расслоению озерных вод на слои с разной темпе-

ратурой. Объясняется это тем, что плотность воды возрастает при понижении температуры, поэтому теплые воды являются более легкими и располагаются поверх более холодных и тяжелых слоев.

Эпилимнион – самый верхний слой воды, хорошо насыщенный кислородом и обладающий постоянной температурой по всей толщине.

Металимнион – слой температурного скачка; на крупных озерах градиент температуры может достигать 5 – 10°C на 1 м. Этот слой служит препятствием для проникновения кислорода вглубь.

Гиполимнион – глубинный слой, в котором имеет место слабое понижение температуры; как правило, наблюдается дефицит кислорода. В мелких озерах гиполимнион может отсутствовать, так как вода перемешивается до дна. Кроме того, летним безветренным утром может возникнуть явление мезотермии, при котором максимум температуры воды находится на некоторой глубине.

Необходимо отметить, что в озерах со слабым перемешиванием химический и биологический режимы слоев существенно различаются. Эпилимнион более насыщен кислородом из атмосферы, а также получает больше света, чем другие слои, поэтому здесь обитает большинство представителей озерной флоры и фауны. Таким образом, решающим фактором распространения живых существ по глубине (включая рыбу) является частота и интенсивность ветрового перемешивания. После сильных штормов металимнион может исчезнуть совсем. Это означает, что после длительной ветреной погоды вероятность обнаружения рыбы на большой глубине возрастает.

Изучение процессов, протекающих в водоеме под влиянием сезонных изменений температуры, проводится по так называемым биологическим сезонам:

Биологическая весна. Интенсивность повышения температуры воды в поверхностном горизонте в первой половине мая составляет 2°C за декаду. Образуются «забереги» – открытая вода у берегов. На дне начинаются интенсивные процессы бактериальной деструкции растительного детрита, что приводит к массовому размножению простейших. При температуре воды 5 – 7°C в озере наблюдается равномерный прогрев водной толщи до дна. Это явление называется весенней гомотермией, оно непродолжительно и сохраняется до середины мая. При этом горизонтальное распреде-

ление температуры по акватории может быть неравномерным. За простейшими нарастает численность и разнообразие коловраток.

Во второй половине мая прогрев вод озера идет более интенсивно, и в начале июня температура поверхностного слоя воды достигает 10 – 12°C, а в отдельные годы – 16 – 17°C. При этом наблюдается массовое развитие фитопланктона за счет выделения фосфора от разложения растительного детрита и отмирания простейших. Иногда к концу биологической весны в озерах возникает первый пик «цветения» воды синезелеными. В массе может развиваться *Oscillatoria tubescens*, выделяющая в воду токсины и неприятный запах. В глубоководной части озера начинает формироваться слой температурного скачка так называемый термоклин, т.е. слой резкого уменьшения температуры воды, который разделяет верхнюю теплую водную массу и массу глубинных холодных вод. Образуется устойчивое температурное расслоение водной толщи (рис. 1, 2).

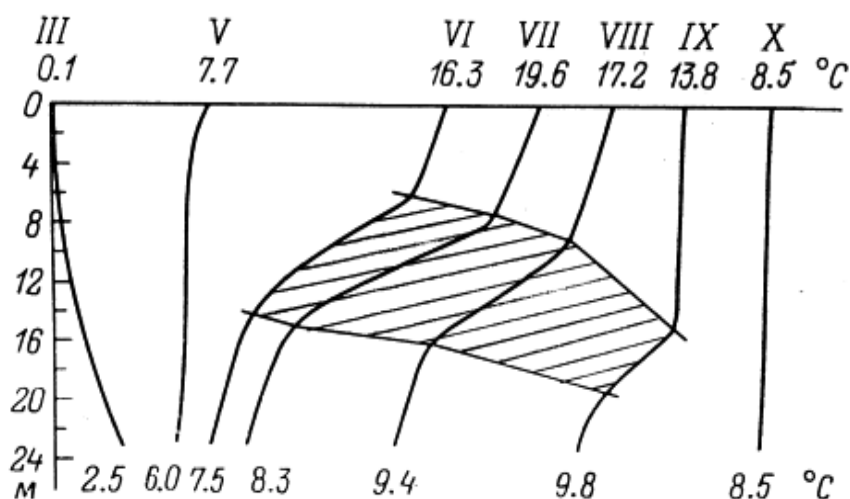


Рис. 2. Характерные вертикальные распределения температуры воды в глубоководной части озера Плещеево. Заштрихована зона температурного скачка (из: *Экосистема...*, 1989)

Биологическое лето. Наибольший прогрев озера приходится обычно на вторую половину июля. При этом мощность эпилимниона (верхнего, наиболее теплого слоя) составляет 6 – 8 м, а температура воды в нем достигает 20°C и выше. Количество биогенов уменьшается. В массе развивается клadoцерный зоопланктон за счет интенсивного партеногенетического размножения. В придонных слоях озера с глубинами более 12 м, т.е. в области так

называемого гипolimниона, температура воды может колебаться от 5°C до 10°C. Слой температурного скачка (термоклин, или металимнион) располагается на глубине 6 – 15 м и имеет градиент (изменение) температуры около 1°C на метр. Устойчивое термическое расслоение водной толщи сохраняется до первой декады сентября (рис. 2). В зависимости от погодных особенностей года эти сроки могут меняться, так же, как и остальные параметры температурного режима.

Основным фактором, определяющим интенсивность весенне-летнего прогрева глубинных слоев озера и вертикального перемещения слоя скачка (металимниона), служит ветровое перемешивание. С действием ветра связаны и изменения горизонтального распределения температуры воды.

Биологическая осень. В первой декаде августа начинается осеннее охлаждение толщи озера. Среднемесячная температура поверхностного слоя составляет при этом 17,5°C. Интенсивное разрушение термоклина и полное вертикальное перемешивание наступает обычно в первой половине сентября, и уже к концу месяца наблюдается осенняя гомотермия при температуре 11 – 14°C. Кладоцерный зоопланктон уменьшается, появляются гамогенетические самки и происходит половое размножение – созревают яйца в эфиппиях-седлышках, которые опускаются на дно с гибелью рачков. Весной из эфиппиев выйдут партеногенетические самки. Увеличивается доля копеподного зоопланктона за счет выросших из личиночных стадий рачков. Может наблюдаться второй пик цветения за счет увеличения биогенов от отмирающего зоопланктона.

Биологическая зима. Переход температуры воды через отметку 4°C наблюдается в оз. Плещеево в среднем в конце октября. По многолетним данным (1931 – 1975 гг.), появление первых ледяных образований происходит 4 ноября, начало ледостава – 2 декабря. Продолжительность ледостава в среднем составляет 134 суток, таяния льда – 22 суток, свободного ото льда периода – 186 суток. Количественные показатели зоопланктона резко снижаются, но может ненадолго увеличиваться по обилию фитопланктон за счет высвобождающегося фосфора при отмирании зоопланктона.

Температура воздуха, а за ней и воды определяет гидродинамические процессы в озерах – меромиксию – перемешивание воды, играющее большую роль в биологических процессах в водоеме. В

гидробиологии и гидрологии озер особенно популярны классификации озер по меромиксии: Yoshimura (1936), Löfler (1956), Hutchinson (1957). Мы рассмотрим обобщенную классификацию Лёфлера – Хатчинсона в сравнении с Ёшимурой. Выделяются 6 типов озер:

1. Холодные мономикстные (5 тип Yoshimura) с полной циркуляцией воды летом (полярные и субполярные озера). Вода хорошо прогревается в июле и наблюдается массовое развитие зоопланктона.

2. Димиктические (димикстные) (3 – 4 типа Yoshimura) озера с полной циркуляцией весной и осенью (озера умеренных широт), полностью отражаются биологические сезоны.

3. Теплые мономикстные (2 тип Yoshimura) с полной циркуляцией зимой (субтропические озера).

4. Олигомикстные (1 тип Yoshimura) – озера с редкими перемешиваниями, незакономерно следующими друг за другом (при похолоданиях) через разные промежутки времени (часть тропических озер).

5. Теплые полимикстные (1 тип Yoshimura) с частыми полными циркуляциями (мелкие озера).

6. Холодные полимикстные с почти постоянной полной циркуляцией (тропические высокогорные озера).

Терминология меромиксии:

1. *Меромиктическим* называется озеро, в котором имеется слой воды, не перемешивающийся с основной массой воды, этот слой – *монимолимнион*.

2. *Голомиктические* озера – перемешивание захватывает всю водную массу.

3. *Миксолимнион* – перемешивающиеся слои воды.

4. *Хемоклин* – граница между *миксо-и монимолимнионом*.

5. *Экзогенная меромиксия* – явление, когда соленая вода попадает в пресную или наоборот. Образуется зона раздела (оз. Могильное на о-ве Кильдин – Баренцево море).

6. *Креногеновая меромиксия* – слой минерализированной воды от подземных источников не перемешивается с верхними слоями (карстовые озера).

7. *Биогенная меромиксия* – аккумуляция солей в *монимолимнионе*, выделяющихся из донных отложений при биохимических процессах.

Свет, освещенность

Свет – один из наиболее изменчивых и регулярных в своем воздействии фактор внешней среды. Особенно большое экологическое значение свет имеет для фотосинтезирующих растений как главный энергетический фактор.

Свет, падающий на поверхность воды, частично отражаясь от нее, проникает в глубину, где поглощается и рассеивается молекулами воды, а также находящимися в ней частицами. При отвесном падении радиации она отражается на 2%, с уменьшением угла падения до 30% и 5° – на 25 и 40% соответственно. Если гладкость водной поверхности нарушается (волнения), степень отражения падающей радиации заметно возрастает. Например, в отсутствие ветра она составляет ~5%, а при легком и сильном – соответственно 15 и 30%. Около 70 – 85% солнечной радиации задерживается поверхностным метровым слоем, а, например, до пятиметровой глубины проникает не более 5% лучистой энергии. На распределение температуры по глубине оказывают существенное влияние мутность и цвет воды, а также форма и размеры котловины. В чистой воде на глубину 10 м проникает 2% красных, 8% оранжевых, 32% желтых и 75% синих лучей. На глубине свыше 500 м присутствуют только фиолетовые лучи, которые распространяются до глубины 1500 м. Невидимые лучи (УФ) поглощаются водой особенно быстро. Интенсивность их радиации после прохождения через верхний 10-сантиметровый слой воды сокращается наполовину.

Слой воды, в котором под действием света происходит фотосинтез, называется эуфотическим (в морях до 100 м, в пресных до 50 м – по диску Секки), глубже лежит дисфотический (сумеречный, стигобиосфера) – до 600 м в морях, еще глубже – афотический слой. На больших глубинах многие организмы обладают биолюминисценцией. Гидродинамика усиливает свечение организмов.

Свет определяет ориентации и направление движений организмов (фототаксис положительный – планктонные организмы, отрицательный – большинство бентосных организмов); часто он имеет сигнальное значение (миграции зоопланктона и многих рыб), когда каждые сутки миллиарды тонн живых организмов перемещаются на сотни метров с поверхности в глубину и обратно; сроки полового созревания и откладки икры (у каракатицы *Sepia*

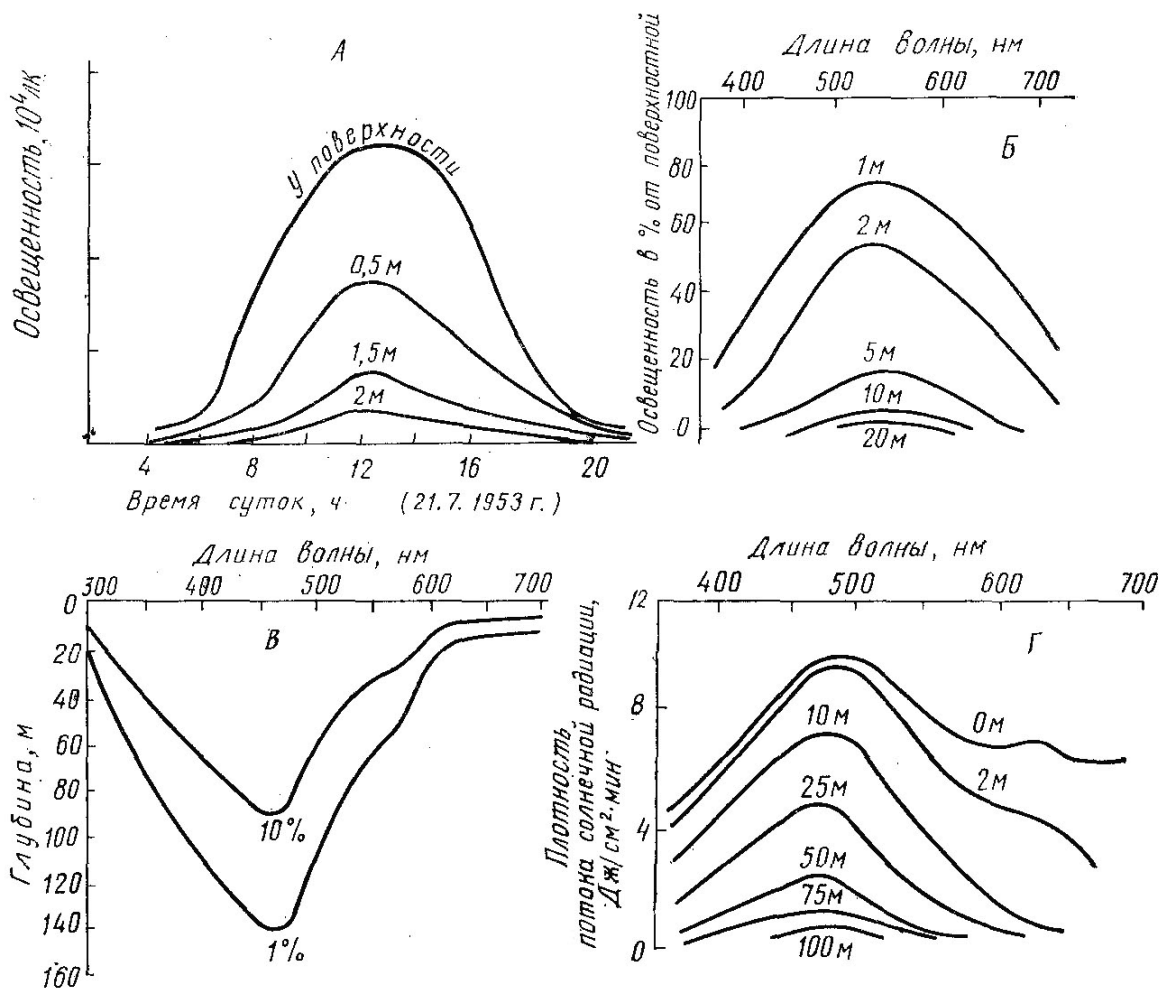


Рис. 3. Проникновение света в воду. А – освещенность разных горизонтов воды Цимлянского водохранилища в течение дня (по Потапову, 1956); Б – освещенность разных горизонтов воды в Нижнем Луницком озере (прозрачность 8 – 12 м) в процентах от освещенности поверхностного слоя (по Rutter, 1963); В – глубины, на которых в чистой океанической воде солнечная радиация составляет 1 и 10% от всей, падающей на поверхность (по Raymont, 1963); Г – величина волочной радиации на разных глубинах в Индийском океане (по Raymont, 1963)

officinalis); смена форм размножения у коловратки *Brachionus rubens*; смена окраски (маскировка камбалы, осьминога). Под влиянием света у гидробионтов осуществляются биологические ритмы разной продолжительности (суточные, сезонные и др.). Примером суточного ритма могут служить вертикальные миграции зоопланктона. Сезонные биологические ритмы, определяемые продолжительностью дня (фотопериодом), бывают двух типов. У многих животных, главным образом морских (инфузории, полихеты, рыбы),

известны лунные ритмы. Так, полихета Палоло (*Eunice viridis*) у островов Полинезии для размножения поднимаются к поверхности в продолжение первой лунной четверти в октябре и ноябре.

Гидробионты чувствительны к спектральному составу: уходят от УФ-облучения или приобретают темную окраску.

Восприятие света гидробионтами происходит через органы зрения и фоторецепторы. Некоторые водные животные различают поляризованный свет и ориентируют свои движения в соответствии с плоскостью поляризации, по солнцу и голубому небу (брюхоногие моллюски, бокоплавы, крабы и др.).

Газы

Количество отдельных газов, присутствующих в воде, зависит от их природы, парциального давления в атмосфере и состояния самой воды, в частности ее температуры и солености. То количество газа, которое может раствориться в воде при данных условиях, называется *нормальным*. Иногда количество газа выражается не в абсолютных показателях (объемных или весовых), а в процентах от нормального содержания (степень насыщения воды газом).

Растворимость газов не зависит от гидростатического давления, т. е. нормальное содержание их одинаково на всех глубинах. Нередко для характеристики респираторных условий в воде указывают парциальное давление O_2 (в паскалях или миллиметрах ртутного столба). Зная нормальное содержание O_2 (табл. 1), можно определить его количество в единице объема воды при разных парциальных давлениях газа и наоборот.

Таблица 1

Растворимость атмосферного кислорода в воде в зависимости от температуры и солености (мл/л)

| Температура, | Соленость, % | | | | |
|--------------|--------------|------|------|------|------|
| | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 |
| 0 | 10,29 | 9,65 | 9,01 | 8,36 | 7,71 |
| 10 | 8,02 | 7,56 | 7,10 | 6,63 | 6,17 |
| 20 | 6,57 | 6,22 | 5,88 | 5,53 | 5,18 |
| 30 | 5,57 | 5,27 | 4,96 | 4,65 | 4,35 |

Наибольшее значение для водного населения имеют кислород, углекислый газ, сероводород и метан.

Растворенный кислород

Кислород постоянно присутствует в растворенном виде в поверхностных водах. Содержание растворенного кислорода (РК) в воде характеризует кислородный режим водоема и имеет важнейшее значение для оценки его экологического и санитарного состояния. Кислород должен содержаться в воде в достаточном количестве, обеспечивая условия для дыхания гидробионтов. Он также необходим для самоочищения водоемов, т.к. участвует в процессах окисления органических и других примесей, разложения отмерших организмов. Снижение концентрации РК свидетельствует об изменении биологических процессов в водоеме, о загрязнении водоема биохимически интенсивно окисляющимися веществами (в первую очередь органическими). Потребление кислорода обусловлено также химическими процессами окисления содержащихся в воде примесей, а также дыханием водных организмов.

Поступление кислорода в водоем происходит путем растворения его при контакте с воздухом (абсорбции, *инвазии*), а также в результате фотосинтеза водными растениями, т.е. в результате физико-химических и биохимических процессов. Кислород также поступает в водные объекты с дождевыми и снеговыми водами. Поэтому существует много причин, вызывающих повышение или снижение концентрации в воде РК. Убыль газа наблюдается в результате его *эвазии* (выхода) из воды в атмосферу и потребления на окислительные процессы, в частности на дыхание.

Коэффициент абсорбции кислорода водой при 0°С равен 0,04898. Следовательно, при нормальном содержании этого газа в атмосфере (210 мл/л) в 1 л воды будет растворено $210 \times 0,04898 = 10,29$ мл кислорода. С повышением температуры и солености коэффициент абсорбции уменьшается и величина нормального содержания кислорода снижается (табл. 1).

Растворенный в воде кислород находится в виде гидратированных молекул O_2 . Содержание РК зависит от температуры, атмосферного давления, степени турбулизации воды, количества осадков, минерализации воды и др. При каждом значении температуры существует равновесная концентрация кислорода, кото-

рую можно определить по специальным справочным таблицам, составленным для нормального атмосферного давления. Степень насыщения воды кислородом, соответствующая равновесной концентрации, принимается равной 100%. Растворимость кислорода возрастает с уменьшением температуры и минерализации и с увеличением атмосферного давления.

В поверхностных водах содержание растворенного кислорода может колебаться от 0 до 14 мг/л и подвержено значительным сезонным и суточным колебаниям. В эвтрофированных и сильно загрязненных органическими соединениями водных объектах может иметь место значительный дефицит кислорода. Уменьшение концентрации РК до 2 мг/л вызывает массовую гибель рыб и других гидробионтов.

Кислородный режим водоемов и их отдельных зон зависит от очень большого числа факторов. Так как инвазия кислорода из атмосферы происходит только через поверхность воды и зона фотосинтеза располагается в верхнем слое, последний, как правило, более насыщен кислородом, чем нижележащая толща. Однако на распределение кислорода весьма заметно влияют процессы перемешивания воды, протекающие неодинаково в отдельных водоемах и в разное время года. Во многих континентальных водоемах существенное значение для аэрации грунта имеют соединения марганца и железа. Выпадая на грунт из воды в виде плохо растворяющихся окисных соединений, они, отдавая кислород грунту, переходят в растворимые закисные соединения, которые поступают в воду, окисляются здесь и, снова превращаясь в окиси, оседают в грунт. Если поверхностные и глубинные слои резко отличаются друг от друга по содержанию кислорода, говорят о *кислородной дихотомии*. Равномерное распределение кислорода во всей водной массе называется *гомооксигенией*, которая наблюдается во время энергичного перемешивания, охватывающего всю водную массу. Кислородная дихотомия возникает в период *стагнации* (застоя) водоемов, когда отсутствует вертикальная циркуляция водных масс.

Для водного населения в отличие от наземного кислород представляет собой решающий фактор среды. На суше, где воздух практически всегда содержит много кислорода, животные редко страдают от его недостатка. Иная картина наблюдается в воде. Кислорода в ней достаточно (полное насыщение) далеко не везде

и всегда, поэтому респираторная обстановка для гидробионтов часто становится критической. Нередко считают, что условия дыхания в водной среде хуже, чем на суше. Это не совсем точно. Наземные животные обычно получают кислород через дыхательные поверхности, покрытые жидкостью, в которой растворяются атмосферные газы. Жидкости эти насыщаются кислородом не больше, а подчас меньше, чем хорошо аэрированные природные воды, соприкасающиеся с дыхательными поверхностями гидробионтов. Таким образом, респираторные условия у гидробионтов, обитающих в хорошо аэрированной воде, не хуже, чем у наземных животных. Положение резко меняется, когда концентрация кислорода в воде снижается до очень малых величин, что нередко наблюдается на глубине, у поверхности грунта и в его толще.

По отношению к кислороду организмы делятся на *эври-* и *стенноксидные* формы (*эври-* и *стенноксидные* организмы), способные соответственно жить в пределах широких и узких колебаний рассматриваемого фактора. Из *эвриоксидных* форм можно назвать рачков *Cyclops strenuus*, червей *Tubifex tubifex*, моллюсков *Viviparus viviparus* и ряд других организмов, способных жить в условиях почти полного отсутствия или высокого содержания кислорода. К *стенноксидным* относятся ресничные черви *Planaria alpina*, рачки *Mysis relicta*, *Bythotrephes*, личинки комаров *Lauterbornia* и другие животные, не выдерживающие падения концентрации кислорода ниже 3 – 4 мл/л. В случаях, когда адаптация гидробионтов к дефициту кислорода оказывается недостаточной, наступает их гибель. Если она приобретает массовый характер и наблюдается на значительной акватории, говорят о *заморе*.

Углекислый газ

Обогащение воды CO_2 происходит в результате дыхания водных организмов, за счет инвазии из атмосферы и выделения из различных соединений, в первую очередь из солей угольной кислоты. Снижение концентрации CO_2 в воде в основном идет за счет его потребления фотосинтезирующими организмами и связывания в соли угольной кислоты.

Коэффициент абсорбции CO_2 при температуре 0°C равен 1,713. Следовательно, при нормальном содержании газа в атмосфере (0,3 мл/л) и температуре 0°C в 1 л воды может раствориться

0,514 мл CO₂. С повышением температуры и солености нормальное содержание CO₂ в воде снижается.

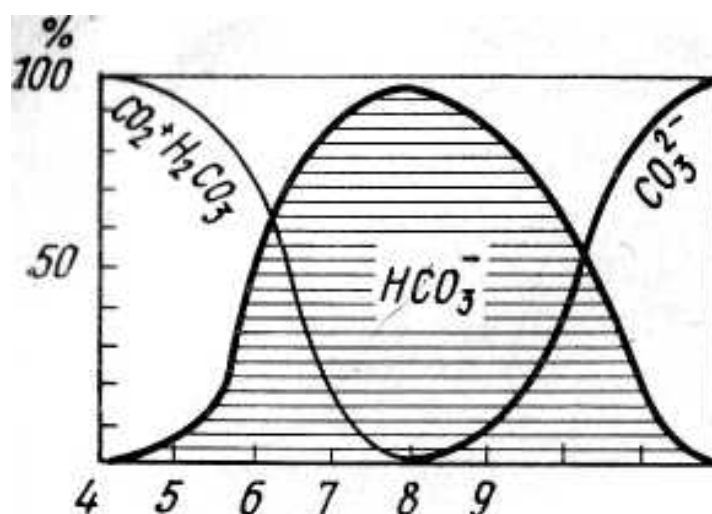
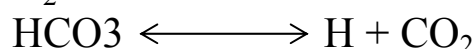
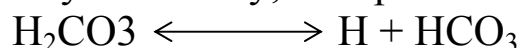


Рис. 4. Соотношение H₂CO₃, HCO₃⁻ и CO₃²⁻ в воде при разной величине pH

Небольшая часть молекул CO₂, реагируя с водой, образует угольную кислоту, которая затем диссоциирует:



В системе CO₂ ↔ H₂CO₃ ↔ HCO₃⁻ ↔ CO₃²⁻ соотношение отдельных компонентов зависит от концентрации H⁺.

Когда вода подкисляется и количество ионов CO₃²⁻, образующихся за счет диссоциации угольной кислоты, понижается, они начинают поступать в воду в результате растворения монокарбонатов. Растворение монокарбонатов будет длиться до тех пор, пока не истощится их запас, не повысится pH среды, подщелачивающейся в результате растворения монокарбонатов. Обратная картина наблюдается в щелочной среде: в результате повышения концентрации ионов CO₃²⁻ (соответствующая диссоциация H₂CO₃) они, соединяясь с ионами Ca²⁺, образуют осадок CaCO₃ и одновременно среда подкисляется (накопление ионов H⁺). Таким образом, в природных водах создается буферная система, предупреждающая заметное изменение pH среды, пока в ней содержатся карбонаты и есть контакт с CO₂ атмосферы. Эту систему подвижного равновесия можно представить в виде схемы: CO₂ воздуха ↔ CO₂ воды ↔ H₂CO₃ ↔ Ca(HCO₃)₂ ↔ CaCO₃, растворенный в воде ↔ CaCO₃ – в осадке. Углекислота, содержащаяся в карбонатах, называется *связанной* в

отличие от той, которая растворена в воде и называется *свободной*. Углекислота, содержащаяся в монокарбонатах и по количеству равная той, которая требуется для их превращения в бикарбонаты, называется *недостающей*.

CO₂ служит источником углеродного питания автотрофов; сложнее его значение в жизни гетеротрофов. При высоких концентрациях CO₂ ядовит для животных, и по этой причине они часто отсутствуют во многих родниках с водой, пересыщенной углекислотой. В небольших концентрациях CO₂ нужен животным для регуляции метаболизма и синтеза различных органических веществ. Описан ряд реакций карбоксилирования, с помощью которых углерод разных соединений включается в белки, липиды, углеводы, нуклеиновые кислоты и другие вещества. В опытах на молоди севрюги уже через 5 ч после добавления в воду радиоактивного NaCO₃ меченый ¹⁴C обнаруживался сначала в гликогене, несколько позже – в липидах и белках мышц. Используется углекислота и как исходный субстрат в процессах биосинтеза гетеротрофными бактериями. Таким образом, вопреки имевшимся ранее представлениям, углекислота – фактор очень сложного значения в жизни животных.

Сероводород

В водоемах он образуется почти исключительно биогенным путем за счет деятельности различных бактерий. Для водного населения он вреден как косвенно – через снижение концентрации кислорода, идущего на окисление S₂~ до S, так и непосредственно. Для многих гидробионтов он смертелен даже в самых малых концентрациях. Обитающие в чистой воде полихеты *Nereis zonata*, *Phyllodoce tuberculata*, рачки *Daphnia longispina* и многие другие организмы не переносят даже следов сероводорода. Терпимее к нему формы, живущие среди гниющего ила. Полихета *N. diversicolor* способна жить 6 дней в воде с концентрацией H₂S до 8 мл/л. Образование больших количеств этого газа может вызывать заморы, как нередко наблюдается летом в Каспийском и Азовском морях во время штилей. Достаточно шторму перемешать воду, чтобы кислород, насытив водную толщу, окислил сероводород и заморные явления прекратились.

В морях H₂S образуется почти исключительно за счет восстановления серы сульфатов гетеротрофными десульфлирующими бак-

териями, которые, обитая в анаэробных условиях, используют сульфаты в качестве акцептора водорода при метаболическом окислении. Количество H_2S , образованного в результате деятельности десульферирующих бактерий (главным образом *Desulfovibrio*), иногда настолько велико, что им насыщаются придонные слои воды толщиной в десятки и сотни метров. В Черном море от сероводорода свободен только поверхностный слой в 150 – 250 м, вся же остальная толща воды содержит этот газ и потому почти безжизненна. В значительной мере насыщены сероводородом глубины Каспийского моря и норвежских фиордов, отделенных от моря более или менее высокими барьерами, препятствующими обмену воды. Так, в Миофиорде близ Бергена H_2S начинает встречаться с глубины 60 м.

Развитию десульферирующих бактерий способствуют пониженное содержание кислорода, существование впадин, где ослаблена вертикальная циркуляция воды, и присутствие значительных количеств сульфатов. Поскольку последних в пресных водах содержится мало, образование в них сероводорода за счет деятельности десульферирующих бактерий наблюдается очень редко и обычно связано с загрязнением воды стоками, содержащими сульфаты. В пресных водоемах сероводород выделяют гнилостные бактерии, поскольку именно здесь на дне часто скапливается много разлагающихся белковых веществ. Значительные количества сероводорода (до 787 мг/л) отмечены на дне водоемов во время их стагнации.

Освобождение воды от сероводорода происходит за счет окисления, протекающего как абиогенно, так и биогенно, в результате жизнедеятельности бактерий, главным образом серных. Как показали исследования Ю.И. Сорокина, в поверхностных слоях воды, где много кислорода, окисление сероводорода (до сульфата и тиосульфата) осуществляется абиогенно. У верхней границы сероводородной зоны биологическим путем окисляется около трети S_2 , глубже деятельность серных бактерий подавляется. Помимо серных бактерий H_2S окисляют фотосинтезирующие пурпурные и некоторые зеленые бактерии, использующие сероводород в качестве донатора водорода.

Метан

Подобно сероводороду, ядовит для большинства гидробионтов. Образуется при микробиальном разложении клетчатки и

других органических веществ. Обычно его объем составляет около 30 – 50% от всех газов, выделяемых донными отложениями в воду. Скорость образования метана зависит главным образом от количества разлагаемого субстрата и температуры. В водоемах-охладителях АЭС выделяется до 200 – 300 мл CH_4 на 1 м^2 в сутки. В р. Саар на загрязненных участках суточный синтез метана в толще воды достигает 1,5 мкмоль/л, в более чистых – 0,2 – 0,5 мкмоль/л (Zaiss, 1979). На мелководьях тропических морей из илистых, грунтов в сутки выделяется 30 – 40 мкмоль/ м^2 , из крупнодисперсных – примерно в 10 раз меньше. Особенно много метана выделяют грунты прудов и озер с высоким содержанием органических веществ.

Часть образующегося в водоемах метана поступает в атмосферу, часть окисляется микроаэрофильными бактериями (*Pseudomonas* и др.) до H_2CO_3 . Количество метанооксиляющих бактерий в толще воды обычно измеряется десятками и сотнями в 1 мл, в грунте – сотнями тысяч в 1 г. Они могут использовать CH_4 даже в очень малых концентрациях (до 0,05 мкмоль/л), препятствуя его накоплению в толще воды. В эвтрофном озере Черное Кичиер (Респ. Марий Эл) интенсивность окисления метана на нижней границе распространения кислорода достигала почти 0,46 мл/л воды в сутки; низкие температуры не лимитируют деятельность метанооксиляющих бактерий (Горленко и др., 1977).

Мутность и прозрачность

Мутность воды обусловлена содержанием взвешенных в воде мелкодисперсных примесей – нерастворимых или коллоидных частиц различного происхождения.

Мутность воды обуславливают и некоторые другие характеристики воды, такие как:

- наличие осадка, который может отсутствовать, быть незначительным, заметным, большим, очень большим, измеряясь в миллиметрах;

- взвешенные вещества, или грубодисперсные примеси, определяются гравиметрически после фильтрования пробы, по весу высушенного фильтра. Этот показатель обычно малоинформативен и имеет значение, главным образом, для сточных вод;

– прозрачность, измеряется как высота столба воды, при взгляде сквозь который можно различать узнаваемый знак (отверстия на диске, стандартный шрифт, крестообразная метка и т.п.).

Мутность определяют фотометрически (турбидиметрически – по ослаблению проходящего света или нефелометрически – по светорассеянию в отраженном свете), а также визуально – по степени мутности столба высотой 10 – 12 см в мутномерной пробирке. В последнем случае пробу описывают качественно следующим образом: прозрачная; слабо опалесцирующая; опалесцирующая; слабо мутная; мутная; очень мутная (ГОСТ 1030). Указанный метод мы и приводим далее в качестве наиболее простого в полевых условиях.

Международный стандарт ИСО 7027 описывает также полевой метод определения мутности (а также прозрачности) воды с использованием специального диска, известного как диск Секки. Этот метод благодаря своей простоте получил распространение в образовательных учреждениях нашей страны. Диск Секки представляет собой диск, отлитый из бронзы (или другого металла с большим удельным весом), покрытый белым пластиком или белой краской и прикрепленный к цепи (стержню, нерастягивающемуся шнуру и т.п.). Диск обычно имеет диаметр 200 мм с шестью отверстиями, каждое диаметром 55 мм, расположенными по кругу диаметром 120 мм. При определении мутности с помощью диска его опускают в воду настолько, чтобы он был едва заметен. Измеряют максимальную длину погруженной цепи (шнура), при которой диск еще заметен. Измерения повторяют несколько раз, т.к. возможно мешающее влияние отражения света от водной поверхности. Для значений, меньших 1 м, результат приводят с точностью до 1 см; для значений больших, чем 1 м, – с точностью до 0,1 м. Данный метод удобен тем, что позволяет использовать для анализа мосты, наклоненные над водой деревья, обрывистые берега и др. В некоторых случаях анализ можно проводить и с берега, привязав шнур к длинной палке. Следует отметить, что некоторые детские коллективы при обследовании водоемов таким методом с успехом использовали вместо диска Секки белую эмалированную крышку от кастрюли соответствующего диаметра.

Лекция 5

Нейстон и плейстон

История и определения нейстона и плейстона

Этой лекцией мы начинаем рассмотрение жизненных форм гидробионтов, населяющих собственно водную толщу (нейстон и плейстон, планктон), дно водоемов (бентос) и поселяющиеся на поверхности естественных и искусственных субстратов (перифитон-обрастания).

Данная лекция по нейстону и плейстону составлена по работам Ю.П. Зайцева (1970, 1974).

Термин «нейстон» предложил известный шведский гидробиолог Э. Науманн (Naumann, 1917) для обозначения сообщества организмов, населяющих поверхностную пленку небольших прудов и луж, включающее бактерий, эвглен, хламидомонад, амёб и других мельчайших растений и животных. Ранее уже существовал термин «плейстон» (греч. – *pleio* – плавание в полупогруженном состоянии под действием ветра), предложенный К. Шретером и И. Киршнером (Schroter u. Kirchner, 1896), означавший полупогруженные растения типа ряски.

Вскоре, однако, стало очевидным, что с пленкой поверхностного натяжения воды тесно связано **гораздо большее число видов животных и растений**, чем предполагал открыватель нейстона. Наблюдения в природе и в лаборатории показали, что одноклеточных (бактерии, жгутиковые, простейшие и др.) нельзя рассматривать изолированно от таких моллюсков, как прудовик (*Limnaea*), физы (*Physa*), катушка (*Planorbis*), от некоторых планарий, ракообразных, как *Scapholeberis*, от личинок и куколок комаров (*Anopheles*, *Culex*, *Dixa* и др.), от личинок ряда рыб и других организмов, которые если не всю жизнь, то значительное время проводят на нижней стороне пленки поверхностного натяжения, ползая или повисая на ней, либо плавая у самой поверхности воды, и питаются микроорганизмами нейстона.

На другой, воздушной, стороне пленки поверхностного натяжения воды обитают различные взрослые насекомые и развива-

ются их яйца. На поверхности водоемов протекает жизнь имагинальных стадий таких широко распространенных насекомых, как ногохвостки – *Collembola* (подура водяная – *Podura aquatica*), палочковидные водомерки – Hydrometridae (водомерка обыкновенная – *Hydrometra stagnorum*), водомерки – Gerridae (водомерка болотная – *Gerris lacustris* и речная – *Heterobates dohrandti*), вельи – Veliidae (велья обыкновенная – *Velia currens*) и др. Эти насекомые тесно связаны с водными компонентами нейстона посредством своих личинок или через пищу, и все они (и гидробионты, и аэробии) обладают целым комплексом специальных приспособлений, обеспечивающих их существование в области пленки поверхностного натяжения. Таким образом, имеются все основания отнести их к нейстону.

В связи с тем что в полном составе нейстон объединяет две большие экологические группы организмов, населяющих обе стороны раздела вода – воздух, возникла необходимость его дифференциации.

Первую попытку сделал П.С. Уэлч (Welch, 1935). Он предложил назвать инфраниейстоном (the infraneuston) планарий, ветвистоусых рачков, личинок и куколок комаров, моллюсков и других организмов, обитающих под пленкой поверхностного натяжения, и супраниейстоном (the supraneuston) – водомерок, вельи, некоторых пауков, обитающих на пленке поверхностного натяжения пресных вод.

Позже Л. Гейтлер (Geitler, 1942) для этих частей нейстона предложил этимологически более правильные термины – соответственно «гипонейстон» (das Hyponeuston) и «эпинеuston» (das Epineuston), которые впоследствии стали широко использоваться в гидробиологической литературе (Киселев, 1956).

В отношении наиболее мелких организмов, таких как бактерии, которых технически трудно разделить на гипо- и эпифракции, хотя ясно, что они обитают как под водой, так и над ней (в пене), применяется обычно термин «нейстон», например «бактерионейстон».

Специфичность нейстонного комплекса организмов выступала настолько отчетливо, что С.А. Зернов (1934) считал необходимым выделить его в отдельный класс сообществ, наравне с планктоном (включающим, по Зернову, плейстон) и бентосом.

Долгое время нейстон и плейстон рассматривали как специфические биологические структуры пресных вод, хотя в поддержку этого положения не приводили каких-либо доказательств принципиальных отличий между поверхностью континентальных и морских водоемов как среды обитания. Первым важным аргументом в пользу общности этих биотопов было описание С.А. Зерновым (1934) морского плейстона.

К этой своеобразной экологической группе гидробионтов, ведущих полуводный-полувоздушный образ жизни и включавшей вначале только пресноводные растения, как ряска (*Lemna*), пузырчатка (*Utricularia*) и виктория-регия (*Victoria regia*), С.А. Зернов отнес морских животных сифонофор, большая часть пневматофора которых возвышается над поверхностью воды, а нижняя часть колонии погружается на значительную глубину в воду. В последнее время А.И. Савиловым (1965) для тепловодной области Тихого океана описаны сообщества плейстонных сифонофор из родов *Physalia* и *Velella*.

В методическом отношении до работ Ю.П. Зайцева (1950-е гг.) наименее изученным биотопом из всей продуктивной толщи моря оказалась область пленки поверхностного натяжения. Поводом для таких исследований послужило, в одном случае, изучение условий существования пелагических икринок рыб с высокой плавучестью (Зайцев, 1958), в другом – изучение пищевых объектов морских птиц. К настоящему времени установлен видовой состав нейстона и плейстона морских и континентальных водоемов. Больше внимание теперь уделяется практическим вопросам: влиянию загрязнений поверхности морей и озер, чаще всего нефтепродуктами и ПАВ-СМС на рыбопродуктивность по видам, имеющим гипонейстонную икру и личинок (камбала, хамса, кефаль и др.). В фундаментальном плане пленке поверхностного натяжения внимание уделяется со стороны альгологии – изучение пико- и наннопланктонных водорослей и водной микробиологии – изучение микрофлоры, участвующей в самоочищении водоемов от загрязнений поверхности воды.

Установленный вначале факт высокой концентрации икринок и личинок рыб под пленкой поверхностного натяжения, с одной стороны, дал повод охарактеризовать этот биотоп как важнейший «инкубатор» пелагиали, а с другой – поставил перед необходимостью

объяснения причин этого существенного обстоятельства. В дальнейшем с помощью специальных методик в указанном биотопе было обнаружено неизвестное прежде скопление сравнительно крупных беспозвоночных, встречающихся крайне редко в обычных сборах «поверхностного» планктона. Позже в поисках ответа на вопрос о причинах богатства жизни в верхнем, менее чем пятисантиметровом слое моря, в нем было обнаружено еще более крупное скопление мелких многоклеточных, затем простейших и сапрофитных бактерий. Это начальное звено пищевой цепи организмов нейстона – бактерионейстон – по своей плотности на два – три порядка превышало плотность бактериопланктона водной толщи.

Выяснение причин обилия сапрофитных бактерий у поверхности моря вскрыло не менее важные явления. Так, получили биологическое подтверждение результаты новейших работ в области химии моря, свидетельствующие о концентрации органического вещества на поверхности, было открыто явление «антидождя» трупов, в результате которого значительная часть мертвых организмов скапливается на поверхности воды и в пене, обнаружены биологически активные свойства самой морской пены, способной существенно ускорять развитие и рост животных и растений.

Получение новых фактов дало возможность представить морской нейстон как чрезвычайно важный элемент биологической структуры с решающим значением в жизни моря. Исследования в этом направлении определили к концу 1960-х годов новое научное направление – нейстологию, прежде всего морскую *нейстологию*. Основателем его по праву можно считать украинского ученого Ю.П. Зайцева.

Ю.П. Зайцев (1970) сформулировал наиболее полные определения понятий нейстона и плейстона.

Плейстон – растительные и животные организмы средних и крупных размеров, гидробионты, тело которых находится одновременно в водной и воздушной среде. Свободноплавающие представители плейстона перемещаются под влиянием ветра и в морях, распространены в тропической и отчасти умеренной зонах. Морской плейстон представлен сифонофорами родов *Physalia* и *Veleva*.

Нейстон – растительные и животные организмы мелких и средних размеров, гидробионты и аэробии, населяющие вод-

ную (гипонейстон) или воздушную (эпинеистон) стороны пленки поверхностного натяжения водоемов. Распространение – глобальное. Нейстон представлен организмами различных таксономических уровней – от растений и бактерий до личинок и мальков рыб.

Структура нейстона

Все многообразие организмов, приспособленных к жизни в области пленки поверхностного натяжения образует ряд структурных групп, различающихся по двум основным критериям: а) положению относительно поверхности раздела вода – атмосфера и б) продолжительности нейстонной фазы в жизненном цикле вида.

По первому критерию – топографическому – все организмы нейстона, или нейстонты (по аналогии с планктонами – компонентами планктона) (Зернов, 1949), делят на две части. Одну часть составляют обитатели нижней, или водной, стороны пленки поверхностного натяжения – *гипонейстон*, другую – обитатели ее верхней, или воздушной, стороны – *эпинеистон* (рис. 1). Такое разделение организмов на гипонейстонные и эпинеистонные вполне четкое и только на уровне микроорганизмов технически более сложно. В этом случае обычно оперируют понятием нейстон. Некоторые представители гипо- и эпинеистона могут на короткий срок меняться местами. Например, эпинеистонные водомерки во время ныряния оказываются в воде, а гипонейстонные понтеллиды во время прыжков – в воздухе. Однако это не осложняет деления нейстона на верхний и нижний ярусы, подобно тому, как не стирает границ между птицами и рыбами существование ныряющих птиц и летучих рыб.

Деление организмов нейстона по второму критерию проводится также достаточно отчетливо, но трудность заключается в том, что число видов с полностью расшифрованным жизненным циклом еще невелико. Поэтому классификация нейстона на постоянно- и временнейстонные организмы будет пополняться и совершенствоваться по мере изучения их биологии и экологии.

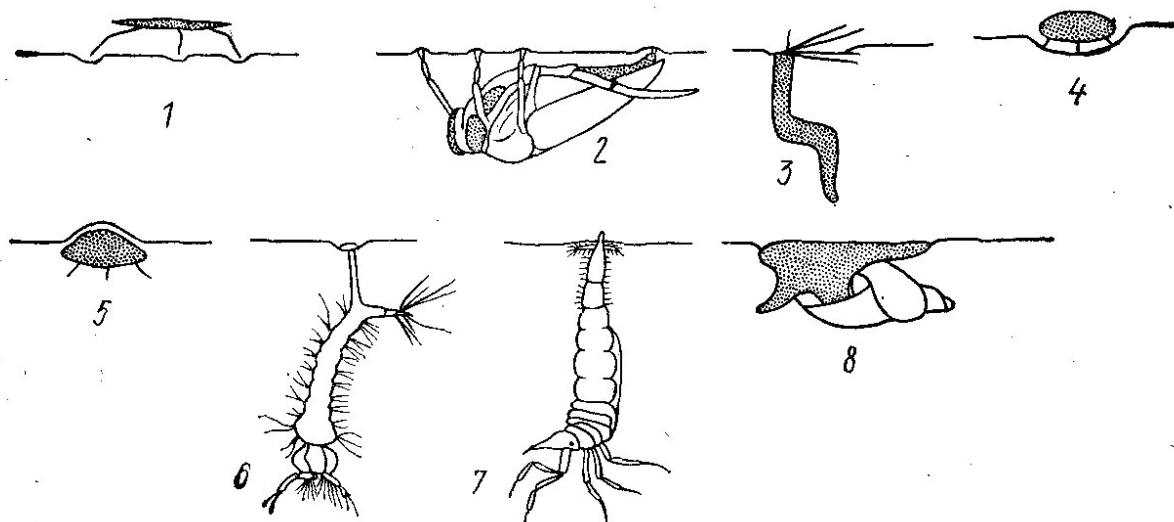


Рис. 1. Представители пресноводного нейстона:
 1 – *Hydrometra*, 2 – *Notonecta*, 3 – личинка *Stratiomis*, 4 – *Gyrinus*,
 5 – *Hydrophilidae*, 6 – личинка *Culex*, 7 – личинка *Dytiscus*, 8 – *Limnea*

Среди компонентов гипонейстона и эпинеястона, как и в планктоне толщи воды, различают организмы, проводящие в области пленки поверхностного натяжения всю жизнь или только определенный период жизненного цикла. Для обозначения этих двух групп были заимствованы приставки, принятые для той же цели в планктонологии, а именно: «эв» – для первой группы и «меро» – для второй.

Эпинеястон представлен организмами одной и второй групп и состоит, следовательно, из двух элементов – эвэпинеястона и мероэпинеястона. Примером эвэпинеястонных организмов могут служить водомерки (*Halobates micans*), у которых яйца прикреплены к нижней поверхности брюшка (Chopard, 1959; Савилов, 1967). Обычно водомерки откладывают свои яйца на плавник, но их положение на твердом субстрате окончательно еще не выяснено. Так, А.И. Савилов утверждает, что яйца *H. sericeus* и *H. micans*, прикрепленные к плавающим перьям птиц, кусочкам пемзы, древесины, остаткам и скелетным пластинкам.

Второй элемент гипонейстона – мерогипонейстон (Зайцев, 1962) состоит из организмов, связанных с приповерхностным биотопом водной толщи на ранних стадиях своего онтогенетического развития. Это – аналог меропланктона толщи воды. По завершении гипонейстонной фазы жизненного цикла организмы мерогипонейстона переходят к жизни в толще воды или на дне,

становясь компонентами планктона (эту группу можно назвать планктогенным мерогипонейстоном), нектона (соответственно – нектогенный мерогипонейстон) или бентоса (бентогенный мерогипонейстон). По численности среди многоклеточных мерогипонейстон составляет основу гипонейстона. Характеристика гипонейстона как важнейшего «инкубатора» моря (Зайцев, 1963, 1964) исходит из количественного преобладания яиц, личинок и молоди водных организмов в слое 0 – 5 см. Наиболее многочисленные группы мерогипонейстона – это личинки двустворчатых и брюхоногих моллюсков, полихет, усоногих, веслоногих и десятиногих раков, иглокожих и рыб.

К категории временных компонентов гипонейстона относятся еще две группы организмов – гидробионты, которые во взрослом состоянии совершают регулярные циркадные вертикальные миграции и в темное время суток входят в состав гипонейстона. Они получили название «бентогипонейстон» и «батипланктогипонейстон».

Представителей бентогипонейстона до начала нейстонологических работ в море относили к бентосу или нектобентосу. Это взрослые особи многих видов полихет (*Nephtis longicornis*, *Nereis succinea*, *Platynereis dumerilii* и др.), амфипод [*Nototropis guttatus*, *Dexamine splnosa*, *Gammarus locusta*, *Corophium nobite* и др.), кумовых (*Cumella Umicola*, *Pterocuma pectinata*), мизид (*Gastrosaccus satwtus* и др.), креветок (*Palaemon adpersus*, *P. elegans*) и др.

В светлое время суток такие организмы действительно обитают на дне, порой зарываясь глубоко в грунт, и попадают в классические орудия сбора бентоса – дночерпатель или драгу. Ночью они поднимаются на поверхность. В толще воды эти организмы встречались и раньше, но в уловах планктонных сетей их было настолько мало, что для них был предложен термин «тихопланктон» (случайный планктон). Орудия сбора нейстона обнаружили высокую плотность полихет, амфипод, кумовых, креветок, мизид в слое 0 – 5 см – конечной цели их подъема, где они обитают ночью.

Исследования В.П. Закутского (1963 – 1968) показали, что нахождение этих организмов у поверхности моря не случайно, а закономерно. Их появление в гипонейстоне ночью (для размножения и питания) продолжается даже зимой при отрицательном

значении температуры воды на поверхности. С рассветом они возвращаются на дно.

Таким образом, жизнь взрослых особей этих видов, в связи с циркадными вертикальными миграциями, ежедневно проходит через приблизительно равные по продолжительности бентосную и гипонейстонную фазы. Поэтому неправильно было называть эти организмы бентосными, нектобентосными, тихопланктонными, бентопланктонными или тихогипонейстонными. Для них был предложен термин «бентогипонейстон», который должен отражать их двойственный образ жизни – на дне и в гипонейстоне (рис. 2).

Ночь

День

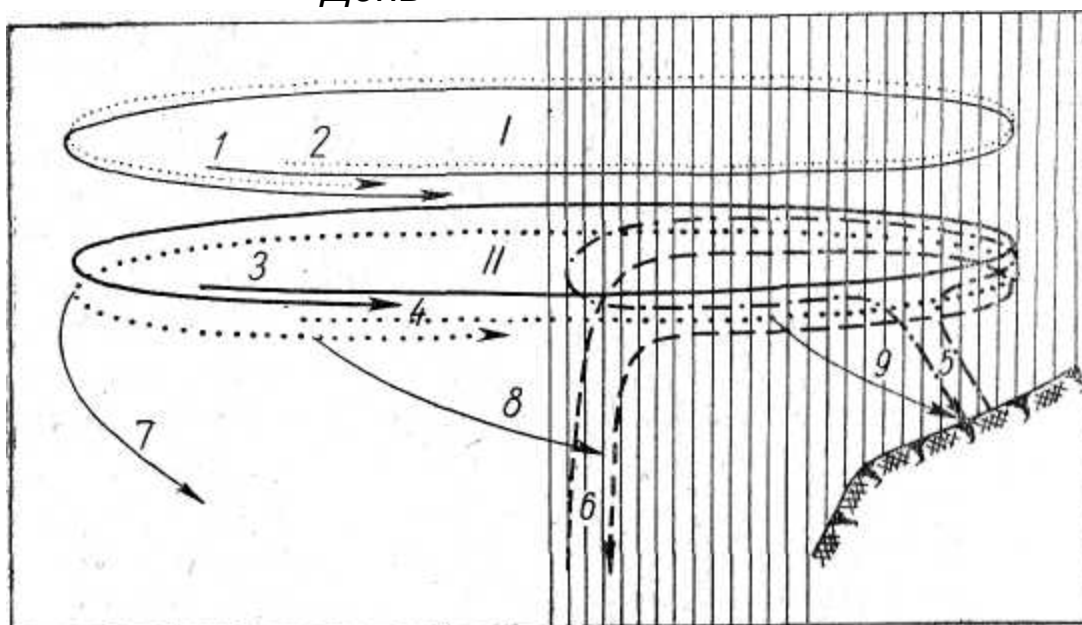


Рис. 2. Структура нейстона (схема):

I. Эпинеястон: 1 – эвэпинеястон, 2 – мероэпинеястон.

II. Гипонейстон: 3 – эвгипонейстон, 4 – мерогипонейстон, 5 – бентогипонейстон, 6 – батипланктогипонейстон. Переход молодежи рыб и беспозвоночных в состав нектона (7), планктона (8) и бентоса (9) после завершения нейстонной фазы (4) развития

Благодаря массовости (вспомним «роение» палоло *Eunice vlridis* в Тихом океане и аналогичное «роение» *Nereis longissima* в Черном море) (Виноградов, 1962; Закутский, 1963) бентогипонейстон играет важную роль не только в жизни нейстона, но и во всей шельфовой зоне морей и океанов, активно участвуя в перераспре-

делении и трансформации веществ от поверхности до глубины 100 – 200 м.

Аналогичный образ жизни ведет еще одна группа организмов, которые днем находятся на значительном расстоянии (иногда и сотнях метров) от поверхности моря в составе глубоководного планктона, а ночью концентрируются в гипонейстоне. К этой группе принадлежат волосатики (*Nectonema agile*), веслоногие (*Calanus finmarchicus*, *C. tonsus*, *C. cristatus*), гиперииды (*Parathemisto japonica*) и др. Для этой группы предложен термин – «батипланктогипонейстон», указывающий на их поочередное пребывание в батипланктонной и гипонейстонной фазах, одинаковых по своей значимости для вида.

Приспособления нейстонных организмов к гипонейстонному образу жизни

Интересные приспособления к сохранению своего положения в слое 0 – 5 см недавно обнаружены и изучены А.К. Виноградовым (1969) у предличинок рыб. Используя подъемную силу желточного мешка и жировой капли, а также особенности внешнего строения тела, гипонейстонные предличинки удерживаются в приповерхностном биотопе гидростатическим и гидродинамическим способами.

Эффективным средством приобретения высокой плавучести являются газовые включения в теле гидробионтов. Такие приспособления широко распространены среди организмов нейстона. По данным А. К. Виноградова, почти все личинки рыб, развивающиеся в гипонейстоне, имеют плавательный пузырь даже в том случае, если во взрослом состоянии он утрачивается. Сложная система воздушных камер пронизывает диск *Porpita*, которая буквально повисает на пленке поверхностного натяжения и в растворе формалина может оставаться в том же положении в течение нескольких лет (рис. 3). Воздушные пузыри обеспечивают гипонейстонное положение саргассовых водорослей (рис. 4). Пузырьки газа имеются и в полости кишечника голожаберных моллюсков рода *Glaucus*.

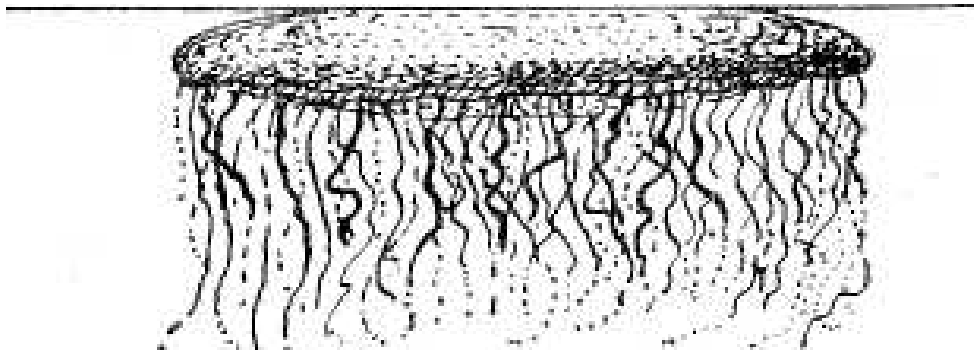


Рис. 3. Положение *Porpita* sp. под пленкой поверхностного натяжения

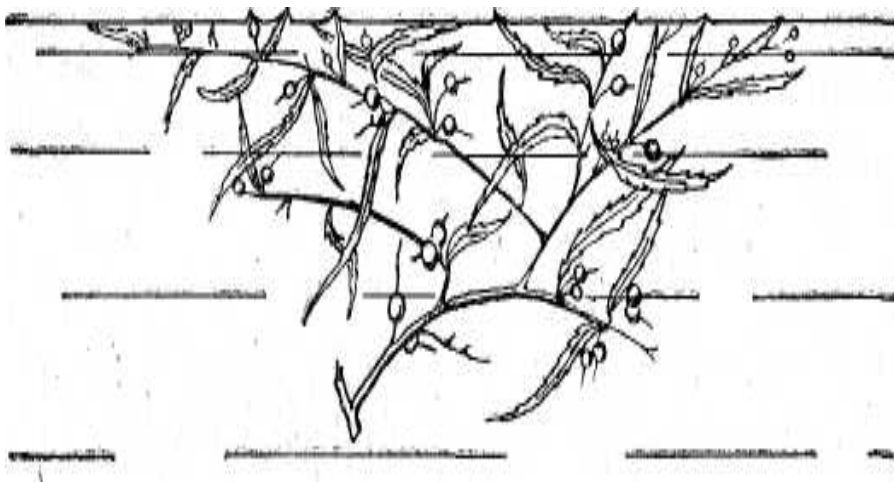


Рис. 4. Гипонейстонная саргассовая водоросль с поплавками – воздушными пузырями

Некоторые тропические актинии прикрепляются к пленке поверхностного натяжения с помощью поплавок, расположенного в середине ноги, состоящего из пузырьков газа, заключенных в упругую оболочку (David, 1965b). Переднежаберные моллюски рода *Janthina* сооружают для себя специальный плотик из слизистой массы с пузырьками воздуха. Плотик сооружается со скоростью один пузырек в минуту (Denton, 1964) и может иметь вытянутую, округлую или спиральную форму (рис. 5). Другой моллюск *Hydrobia ulvae* обеспечивает себе гипонейстонное положение, в котором он, в отличие от *Glaucus* и *Janthina*, удерживается не постоянно, а временно, с помощью плотика из слизи (рис. 6). Этот плотик служит гидробии одновременно для ловли пищи (Newell, 1962). Таким же образом прикрепляется к пленке другой вид гидробии – *H. totteni* (*H. minuta*) (Davis, 1966).

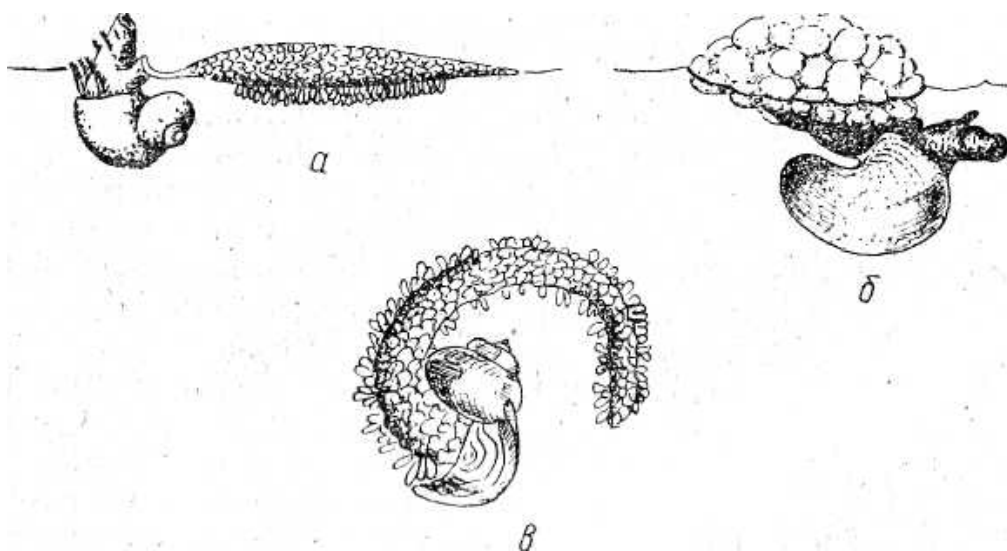


Рис. 5. Различные формы плотика *Janthina*:
 а – вытянутая, б – округлая, в – спиральная (вид сверху)



Рис. 6. Положение *Hydrobia ulvae* под пленкой поверхностного натяжения (С.Е. Newell а. R.C. Newell, 1966)

Некоторые нейстонты во взрослом состоянии или отдельные стадии их развития используют в качестве поплавков посторонние предметы, плавающие на поверхности моря, а также других животных и растения с большим запасом плавучести. Например, *Nautilobates* прикрепляют свои яйца к всевозможному плавнику. Различные исследователи обнаруживали их на кусочках дерева и перьях птиц, водорослях и угле, скелетных пластинках пневматофоров порпит и парусников, раковинах кальмаров и *Spirula*, комочках мазута и даже на хвостовых перьях живой крачки *Anous stolidus* (Савилов, 1967). В 1952 г. вскоре после сильного извержения вулкана вблизи Сан-Бенедикто (о-ва Ревилья – Хихедо, Тихий океан) экспедиция Скриппсовского Института нашла десятки плавающих кусков пемзы с яйцами *H. sobrinus* (Herring, 1961). При отсутствии плавника самки океанических водомерок прикрепляют яйца к своему брюшку (Chopard, 1959; Савилов, 1967).

Яйца *Glaucus*, согласно одним авторам, откладываются непосредственно в воду (David, 1965b), согласно другим – на опорные пластинки парусника, которого моллюск перед этим съедает (Бошко, Монченко, 1960). Различными плавающими предметами как поплавок временно пользуются гипонейстонные крабики, равноногие раки, некоторые личинки десятиногих, а сидячие во взрослом состоянии формы, как *Lepas fascicularis*, *L. ansifera*, *L. pectinata*, *Spirorbis*, *Membranipora*, *Diplosoma* и другие, обитают на нем постоянно.

Для пресноводных нейстонтов очень характерна несмачиваемость покровов, благодаря чему эти организмы могут использовать энергию поверхностного натяжения воды. Этот способ удержания в нейстоне более эффективен в небольших водоемах со спокойной поверхностью, и поэтому такие формы пресноводного гипонейстона, повисающие на пленке, как например, дышащие атмосферным воздухом личинки кровососущих комаров, не могут существовать в открытых частях озер и водохранилищ, где волнение в состоянии оторвать их от поверхности. Однако у морских нейстонтов также встречаются несмачиваемые покровы, но у них этот признак существует как вспомогательный к высокой плавучести тела. Так, высокоплавучие икринки кефалей имеют несмачиваемую оболочку, благодаря чему они крепко удерживаются пленкой поверхностного натяжения (рис. 7). Это свойство сохраняется и у фиксированных формалином икринок. Несмачиваемых оболочек у пелагических икринок других морских рыб пока не описано.

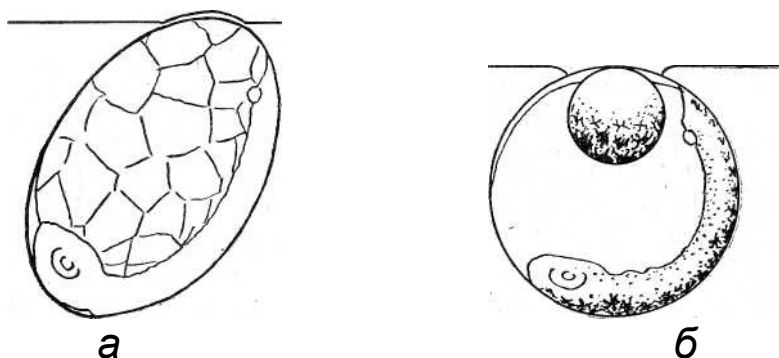


Рис. 7. Положение гипонейстонной икры рыб у поверхности моря: а – хамса (смачиваемая оболочка), б – кефаль (несмачиваемая оболочка)

Океанические водомерки, как и их пресноводные родичи, бегают по поверхности моря благодаря наличию несмачиваемых во-

лосков на лапках. Такие же волоски покрывают тело *Halobates*, что позволяет им уносить под воду во время ныряния запас воздуха для дыхания и одновременно облегчать возвращение в эпинеustonное положение.

Интересные приспособления были обнаружены у гипонейстонных мальков кефалей. Спинка мальков длиной до 15 – 20 мм в области плавников не смачивается и здесь во время движения рыбок образуется воздушный мешок (рис. 8). В тихую погоду стайки мальков лобана, остроноса и сингиля видны сверху, как скопления серебристых пузырьков воздуха на синем фоне моря. Эти приспособления облегчают миграции мальков из центральных районов Черного моря, где они выклеваются из икры в прибрежные мелководья на нагул. Кроме того, эти пузырьки выполняют и защитную функцию. Пузырьки воздуха несут на своих спинках также мальки кефали *Mugil vaigiensis* в Тихом океане и мальки *Atherina* в районе Панамского канала. Возможно, что это окажется общим признаком мальков всех кефалеобразных.



Рис. 8. Положение воздушного пузыря на спинной стороне тела гипонейстонного малька кефали (Зайцев, 1964)

Еще один путь, ведущий в нейстон, связан с доставкой яйценосными самками в приповерхностный слой своих яиц и личинок. Так, пелагическая креветка *Lucifer*, несущая развивающиеся яйца, к моменту выхода из них личинок поднимается на поверхность, и науплиусы выклеваются в слое гипонейстона, где они в дальнейшем развиваются (Woodmansee, 1966).

Самки *Sagitta setosa*, как показали круглосуточные наблюдения в районе Вильфранш (Средиземное море), откладывают свои плавающие яйца перед рассветом, находясь в гипонейстоне.

Хотя механизмы плавучести морских нейстонтов изучены еще недостаточно, приведенные примеры показывают, что в природе существует много действенных способов завоевания орга-

низмами поверхности раздела вода – атмосфера. Животные и растения в процессе эволюции овладели ими и стали компонентами гипонейстона или эпинеистона, заселив как раз ту область пелагиали, где основную опасность для жизни прежде усматривали в солнечной радиации. Каково их отношение к этому важнейшему экологическому фактору?

Условия существования организмов нейстона

Условия существования в совокупности факторов водной и воздушной среды составляют среду обитания всего населения приповерхностного слоя воды и особенно связанных с пленкой поверхностного натяжения воды. Для этой среды обитания есть название – *нейсталь* (подобно терминам пелагиаль, бенталь).

Ю.П. Зайцев так иллюстрирует всю совокупность факторов, во взаимодействии с которыми находятся организмы нейстона и плейстона (рис. 9).

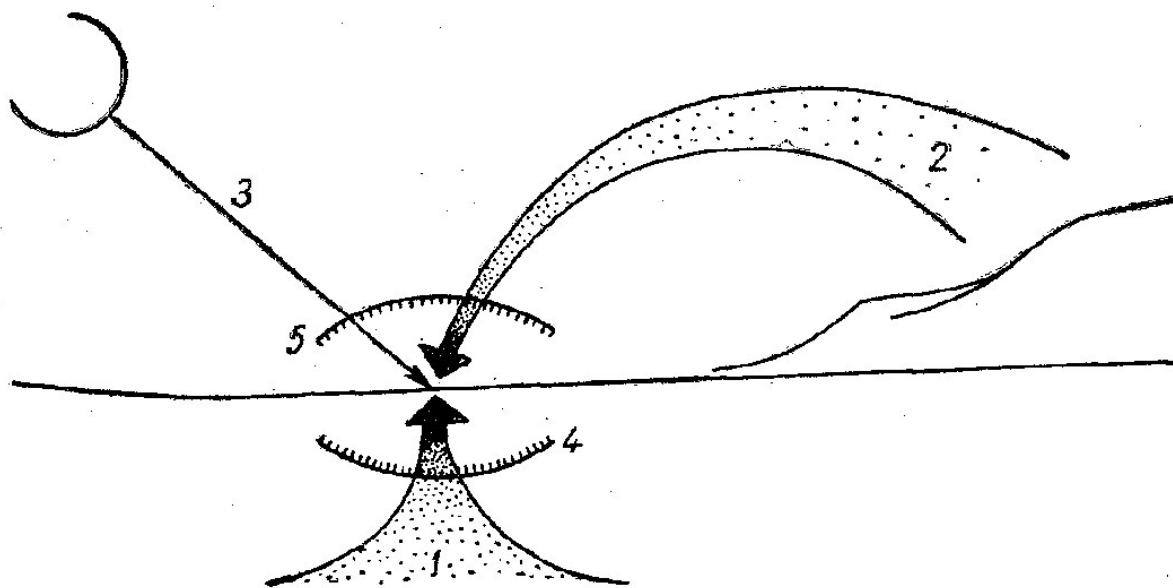


Рис. 9. Экологическая ситуация в приповерхностном биотопе пелагиали: 1 – подъем неживого органического вещества из толщи воды и дна; 2 – выпадение органического вещества в составе золотых наносов; 3 – солнечная радиация; 4 – «пресс) водных и 5 – воздушных хищников

Хотя фактических данных, характеризующих условия среды в верхнем микрогоризонте пелагиали (нейстали) еще недостаточно, его своеобразие как биотопа явствует вполне четко. От толщи воды наиболее существенно он отличается притоком и концентрацией неживого органического вещества, см. рис. 9, (пенообразование, «антидождь» мертвых планктеров – 1, 2, эоловые наносы и т. д.), биологически активными свойствами пены, наличием ультрафиолетовых и инфракрасных лучей солнечного спектра – 3 и двойным прессом хищников – 4 – 5.

Световой фактор

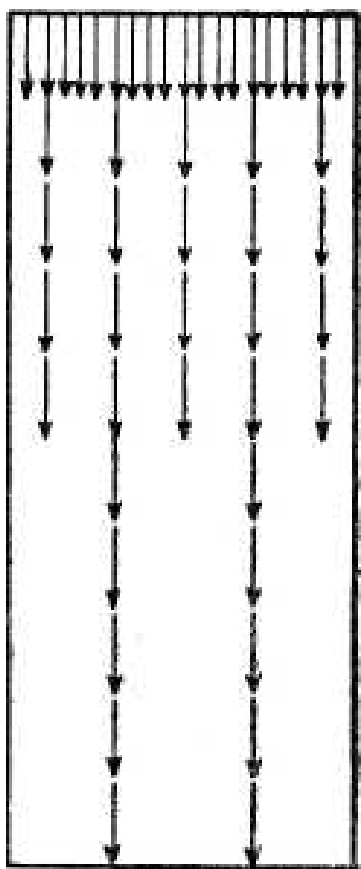


Рис. 10. Поглощение суммарной солнечной радиации в приповерхностном микрогоризонте (глубина в см) пелагиали Черного моря. Каждая стрелка соответствует 1%-ной поглощенной радиации (ориг., по данным Богуславского, 1956)

Измерения показали, что верхние 10 см морской пелагиали «перехватывают» около половины всего количества солнечного света, проникающего в море. Однако для изучения условий жизни нейстона эти сведения недостаточны. Важно выяснить, как распределяется солнечная радиация в пределах данного слоя. Согласно данным С.Г. Богуславского (1956), верхний 1-сантиметровый слой черноморской воды у южного побережья Крыма поглощает 20% суммарной радиации, 5-сантиметровый – 40%, а 10-сантиметровый – 50% всех проникших в воду солнечных лучей (рис. 10). Принимая во внимание роль света в жизни гидробионтов, биологическое значение этого обстоятельства трудно переоценить.

В то же время известно, что лучи различных участков солнечного спектра по-разному влияют на те или иные организмы и процессы, и поэтому вслед за констатацией факта интенсивности освещенно-

сти приповерхностного микрогоризонта пелагиали закономерно возникает вопрос о качественном составе проникающих сюда солнечных лучей. Литература по этому вопросу чрезвычайно бедна, но некоторые общие положения, существенные в рассматриваемом аспекте, установлены с достаточной надежностью.

Известно, что коротковолновая радиация (средние и дальние ультрафиолетовые лучи) поглощается водой так же быстро, как и инфракрасная. Особенно резко возрастает поглощение ультрафиолетовых лучей в пределах 300 – 200 мкм.

Температура

С освещенностью тесно связана температура воды, так как главным источником прогрева вод морей и океанов является солнечная радиация. Однако в связи с тем, что в пелагиали непрерывно происходят процессы перемешивания (особенно турбулентного), температурный режим приповерхностного слоя не может отличаться такой специфичностью и устойчивостью, как световой. Считается, что различия в температуре слоя воды 15 – 20 см не существенны и не принципиальны и менее важны, чем различия в спектральном составе света. То же наблюдается и в пресных водоемах. Выравнивание температуры происходит за счет испарения, ветрового и турбулентного перемешивания. Существенные суточные колебания температуры наблюдаются в верхнем 2 – 3 см слое водоемов умеренного климата и к этому должны быть адаптированы собственно гипонейстонные организмы.

Соленость

Как показали наблюдения, существенных различий в солености воды между отдельными микрогоризонтами не обнаружено. Вероятно, последствия указанного выше перемешивания проявляются и в случае солености.

Сравнительное изучение микроэлементарного состава воды Черного моря на горизонтах 0 – 10 см и 10 м (Виноградова и Коган, 1966; Коган, 1976) показало, что в большинстве случаев количество микроэлементов (Fe, Си, Мп, V, Со, Ni, Ti, Al, Мо, Sn, Рb, Ag) в поверхностном слое выше, чем на глубине 10 м. Повидимому, это одно из проявлений специфичности химического и

микроэлементарного состава воды приповерхностного микрогоризонта моря.

Наряду с этим приповерхностный микрогоризонт пелагиали может испытывать не только увеличение концентрации солей, но и уменьшение в результате выпадения атмосферных метеорологических осадков. Это особенно характерно для тех случаев, когда большое количество дождевой воды выпадает на спокойную поверхность моря в районах с нормальной и повышенной соленостью. Этот экологический фактор, вероятно, может иметь значение для жизни обитателей поверхности раздела море – атмосфера, особенно в случае длительного опреснения.

Неживое органическое вещество (НОВ)

Наряду с живыми организмами в толще морей и океанов находится неживое, косное (РОВ) и мертвое органическое вещество (детрит), которое намного превышает биомассу живых существ. В.Г. Богоров (1967) называет внушительную цифру: неживого органического вещества в океане в 500 раз больше, чем его находится в живых существах. Соотношение живого и неживого органического вещества заметно изменяется в пространстве и во времени, но факт явного преобладания последнего над первым твердо установлен.

Большинство исследователей считает, что НОВ является важнейшим экологическим фактором, играющим большую роль в питании, росте, развитии гидробионтов, обмене веществ между организмами, регулировании экологических процессов, протекающих в водоемах.

Естественные источники косного органического вещества в морской воде различны: с одной стороны, сами растения и животные, населяющие море, продукты их жизнедеятельности и особенно посмертные выделения, с другой – поступления с речным стоком, метеорологическими осадками и эоловыми наносами. Эти вещества находятся во взвешенном, коллоидном и растворенном состоянии и прослеживаются от поверхности моря до дна.

Рассмотрим, насколько позволяют имеющиеся материалы, как проявляется этот важнейший экологический фактор в приповерхностном слое пелагиали.

Если говорить о самых крупных частицах неживого органического вещества в морской воде, нужно начинать с насекомых. Известно, что ветры оказывают существенное влияние на расселение наземных насекомых, причем это относится не только к летающим, но и ко многим бескрылым формам, обладающим достаточной парусностью. На всех высотах, включая максимальную, были обнаружены представители отрядов равнокрылых, перепончатокрылых и двукрылых. Среди перепончатокрылых (в воздухе встречены представители 250 родов) преобладают крылатые муравьи, а среди двукрылых – представители семейств Chloropidae, Chironomidae, Culicidae. На высоте до 3355 м встречаются жесткокрылые в количестве до 4420 видов, относящиеся к 191 роду. Чешуекрылые обнаружены на высоте до 1525 м.

Все эти данные показывают, что многие насекомые могут оказаться во власти воздушных течений и быть унесенными на большие расстояния от места их взлета. Таким путем они заносятся и в море на десятки и сотни километров от берегов. В 1964 г. после ураганных ветров в Европе волнами на берег Черного моря в районе Одессы и Феодосии были выброшены огромные массы колорадского жука, клопов, долгоносиков, жужелиц и др.

После выпадения на поверхность воды насекомые, как правило, вскоре погибают, но не тонут. Их тело, пронизанное трахеями, а часто и воздушными мешками, обладает высокой плавучестью, благодаря чему насекомые в течение многих дней и даже недель могут находиться на поверхности моря. Только пропитавшись водой (к этому времени тело, как правило, уже распадается на части), насекомые тонут и оседают на дно. Таким образом, наземные насекомые, занесенные в море, представляют собой источник неживого органического вещества, сосредоточенного в приповерхностном слое воды. Непрерывно выпадают и сразу же поедаются новые партии «дождя» насекомых. Они содержат большое количество органических веществ, используемых рыбами и беспозвоночными приповерхностного слоя пелагиали как пластический и энергетический материал.

«Дождь» и «антидождь» трупов гидробионтов

Существовавшее мнение о том, что мертвые планктеры выпадают в виде «дождя» трупов на дно, не совсем точно. В действи-

тельности часть трупов, особенно ракообразных, при разложении с бактериями и грибами приобретает положительную плавучесть и поднимается вверх. К этому приводит и процесс флотации, непрерывно протекающий в море. Указанное явление, для которого предложен термин «антидождь» трупов (Зайцев, 1967), достигает значительных масштабов и играет важную роль в водоеме. «Антидождь» трупов приводит к тому, что в воде постоянно и совместно находятся как живые, так и мертвые организмы. Во-вторых, в результате «антидождя» трупов, непосредственно затрагивающего приповерхностный микрогоризонт моря, значительная часть мертвых гидробионтов и фрагментов их тел сосредотачивается у пленки поверхностного натяжения воды и в пене.

Вертикальное распределение трупов наиболее массовых видов веслоногих (учитывались науплиальные, копеподитные стадии и взрослые особи *Acartia clausi*, *Centropages ponticus* и др. в том же районе летом 1966 г., по Л.М. Зелезинской) приведено в табл. 1.

Таблица 1

**Вертикальное распределение трупов *Sorceroda*
в районе Черноморки летом 1966 г.
(по материалам Л.М. Зелезинской)**

| Горизонт, см | Количество, экз/м ³ | Биомасса, Мг/м ³ | % по весу |
|--------------|--------------------------------|-----------------------------|-----------|
| 0 – 5 | 16261 | 75,42 | 33,9 |
| 5 – 25 | 6723 | 64,92 | 29,2 |
| 25 – 45 | 5566 | 40,49 | 18,2 |
| 480 – 500 | 3833 | 18,39 | 8,5 |
| 1280 – 1300 | 5400 | 22,71 | 10,2 |

Интересно, что аналогичную картину вертикального распределения трупов веслоногих наблюдала М.А. Кастальская-Карзинкина и в озере Глубоком (табл. 2).

Только мертвые ракообразные образуют в Черном море тысячи центнеров НОВ, разлагаемого микроорганизмами, создающие РОВ и детрит, образуя пелагическую детритную цепь питания многих планктонных организмов. Пока неучтенным, но считающимся значительным является аллохтонное органическое вещество, выпадающее на поверхность водоемов из атмосферы, – это

пыльца, растительные и животные остатки, сдуваемые ветрами в море и континентальные водоемы. Все это органическое вещество, мертвое и в определенной стадии разложения, является пищей для нейстонных, особенно гипонейстонных организмов – простейших, кладоцер (р. *Scapholeberis*), фильтратов, тонких и грубых, коловраток, циклопов, каляноид и кладоцер, личинок рыб, например, кефали, камбалы, хамсы.

Таблица 2

***Вертикальное распределение живых особей
и трупов Copepoda в оз. Глубоком 16.IX.1932 г.
(Кастальская-Карзинкина, 1935)***

| Горизонт | Общее кол-во в пробе | Живые особи | Трупы |
|----------|----------------------|-------------|-------|
| 0 | 57 | 37 | 20 |
| 3 | 46 | 29 | 17 |
| 6 | 16 | 7 | 9 |
| 8 | 1 | - | 1 |
| 10 | 5 | 1 | 4 |
| 20 | 1 | - | 1 |
| 30 | - | - | - |

Однако мертвые животные организмы не единственный источник детрита в море и лимнических системах. Не меньшую, а по мнению многих авторов, даже большую роль в этом играют растения – водоросли и макрофиты.

Таким образом, изучение микрораспределения мертвых животных и растительных организмов вскрыло их повышенную плотность под пленкой поверхностного натяжения воды. Здесь они продолжают разлагаться, распадаются на отдельные фрагменты и обогащают биотоп «молодым», по выражению Й. Крея (Кгеу, 1967), детритом – наиболее ценным в пищевом отношении. Образовавшиеся частицы детрита поедаются животными приповерхностного слоя пелагиали.

В то же время **организмы нейстона** служат пищей для водных и воздушных хищников. Так птицы водорезы питаются личинками, мальками рыбы, глупыши – помимо личинок и мальков, икрой рыбы, пелагическими моллюсками (крылоногие, голожаберные), молодью кальмаров и крупными ракообразными. Прямо-

хвостая и большая качурки схватывают с поверхности ракообразных и моллюсков.

Интересные наблюдения приводит Л.О. Белопольский (1957), изучавший колониальных птиц Баренцева моря. Глупыш, как отмечает Белопольский, берет пищу только с поверхности воды. Моевка (*Rissa tridactyla tridactyla*) способна нырять до 0,5 – 1 м, но, как правило, берет пищу с поверхности. «Калянусов она добывает совершенно так же, как глупыш, т.е., присев на воду на месте массового скопления этих мелких рачков, она начинает часто-часто клевать. В желудке одной моевки, добытой в 1947 г. на Новой Земле, мы насчитали около 800 рачков, принадлежавших в основном к виду *Calanus finmarchicus* и единично – к *C. arcticus*».

По данным В.М. Гудкова (1962), у птиц открытой части Берингова моря была обнаружена пища: у буревестников – *Calanoida* и молодь головоногих, у качурок северной и сизой – *Calanus plumchrus*, *Metridia pacifica*, *Parathemisto japonica*, *Gonatus fabricius*, *G. magister*, у топорков – *Parathemisto japonica*, *Gonatus fabricius* – мелкая рыба, у конюг – *Calanoida*. Характерно, что в местах скопления кормящихся птиц встречались и усатые киты.

По подсчетам С.М. Успенского (1959), колониально гнездящиеся птицы побережья дальневосточных морей России поедают более 500 000 т беспозвоночных и 567 000 т рыбы в год, а на Баренцовом море – около 100 000 т беспозвоночных и столько же рыбы. Основную роль среди беспозвоночных играют, как было показано, организмы, добываемые в приповерхностном слое пелагиали.

Специфическую группу воздушных хищников составляют летучие мыши сем. *Noctilionidae*, которые встречаются в Центральной Америке. Эти животные (представитель – *Noctilio leporinus*), как и все летучие мыши, очень активны ночью, но охотятся над поверхностью моря и приморских водоемов. С помощью особых приспособлений (локаторов) летучие мыши посылают вниз ультразвуковые импульсы, которые, отражаясь от находящихся на поверхности воды животных, ориентируют хищника на добычу. Пища *N. leporinus* состоит из мальков рыб, ракообразных и насекомых.

Методы изучения нейстона

Для сбора нейстона были разработаны специальные модели сетей с прямоугольным входным отверстием, в конструкции которых были учтены не только масштабы изучаемого микрогоризонта, но и другие условия, связанные с жизнью в слое 0 – 5 см (рис. 11). Чаще других применяется сеть с рамой 60x20 см и длиной 250 см. Рама имеет поплавки.

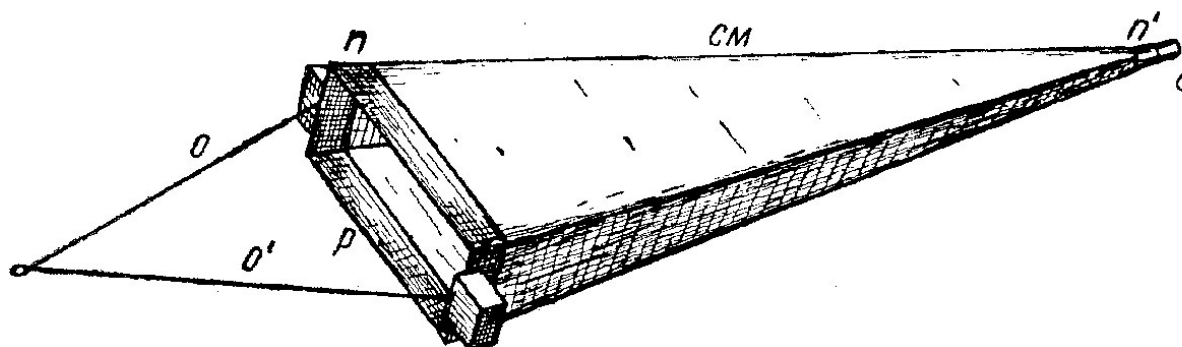


Рис. 11. Нейстонная сеть (НС) Зайцева:
o, o' – оттяжки, n, n' – пояски, p – рама, c – стакан,
cm – сетной мешок

Для одновременного сбора организмов из нижележащего слоя воды применяют многоярусные планктонно-нейстонные сети (ПНС) Зайцева (рис. 12).

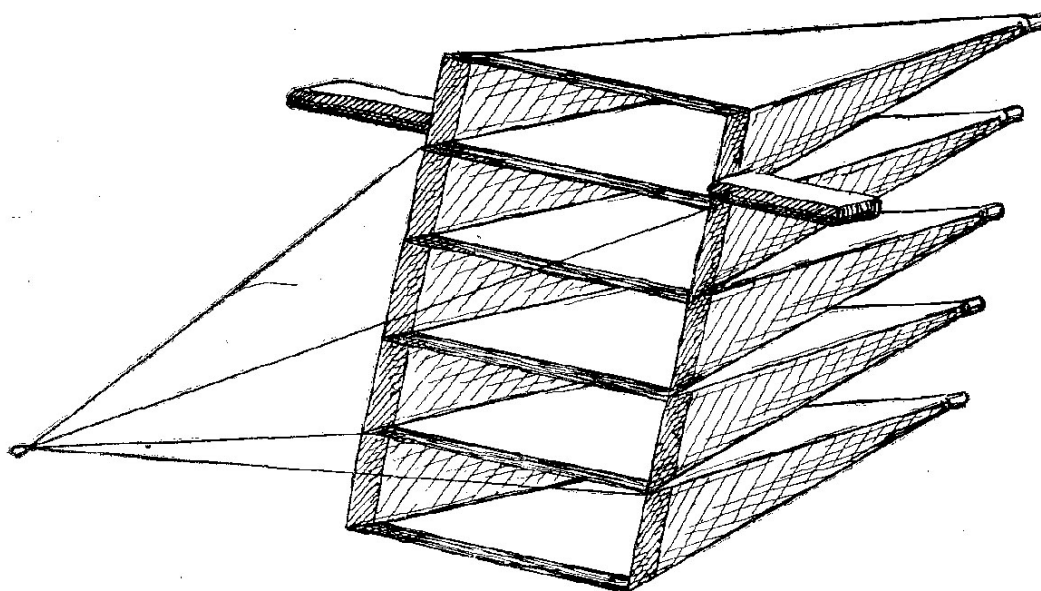


Рис. 12. Общий вид пятиярусной планктонно-нейстонной сети (ПНС)
Зайцева

Такая сеть позволяет улавливать мигрирующих организмов вглубь и поднимающихся к поверхности из толщи воды и со дна. Осуществляется синхронный облов горизонтов: 0 – 5, 5 – 25, 25 – 45, 45 – 65, 65 – 85 см. Сопоставление проб, полученных каждой из сетей, позволяет изучить вертикальное микрораспределение жизни у поверхности моря и дать сравнительную характеристику нейстона и планктона.

С помощью НС и ПНС можно изучить структуру нейстона и его суточную динамику (вертикальные миграции).

Плейстон

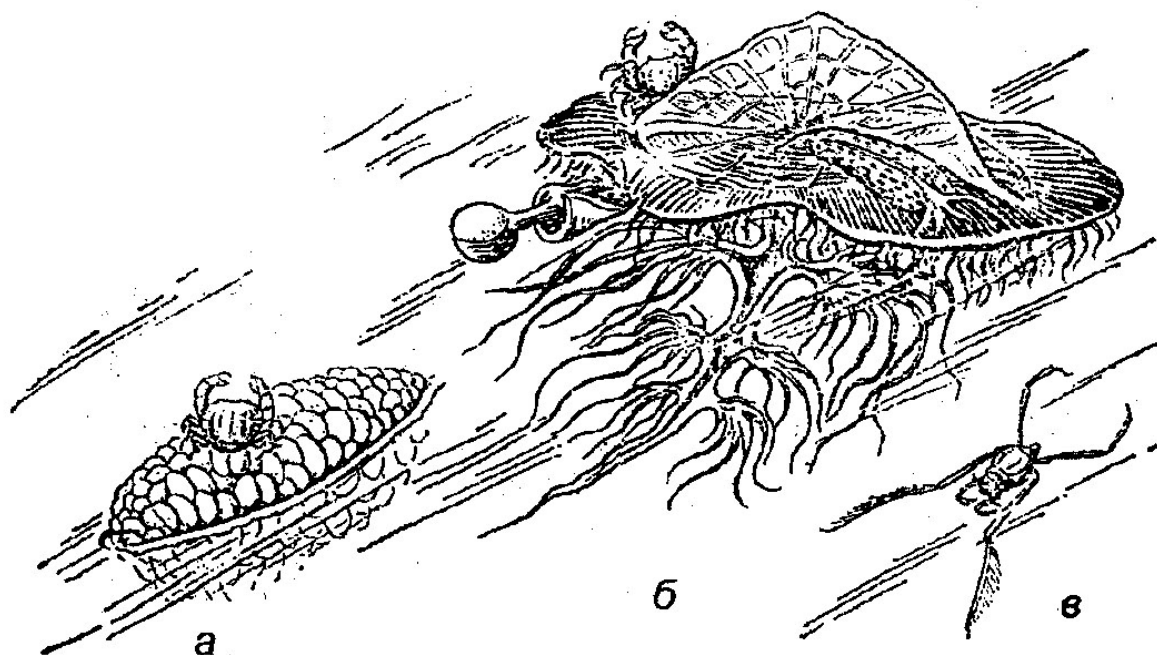
Плейстон пресноводный и морской несравненно беднее нейстона. К пресноводному плейстону относятся ряски (*Lemna*), корни которых свисают в поверхностный слой воды, и виктория (*Victoria regia*).

В составе морского плейстона наиболее известны сифонофоры-физалии (*Physalia*) – португальский кораблик (рис. 13) и хондрофоровая медуза – *Velella* – парусник. Физалия имеет крупный кожистый пневматофор, выступающий над водой, способствуя перемещению медузы под действием ветра. Пневматофор зеркально асимметричный у медуз северного и южного полушарий. В северном полушарии ветер сносит медуз к югу, к экватору, в южном – к северу, к экватору.

Велелла имеет кожистую пластинку – парус, который носит парусника под действием ветра по морю. Интересно, что эти организмы служат средствами перемещения для многих организмов, крабиков, голожаберных моллюсков и морских уток, причем некоторые из них попутно и питаются телом парусника. Двойственную природу имеет моллюск-янтина, который строит пенные плотки, выступающие над водой и ветром переносится по морю.

Для представителей плейстона наиболее характерна двойственность адаптаций, поскольку часть их тела находится в воде, а часть – в воздухе. У плейстонных растений, например, дыхание происходит как за счет поглощения кислорода из атмосферного воздуха, так и растворенного в воде. Характерно, что устьица образуются только на верхней стороне листовой пластинки, контактирующей с атмосферой, причем в очень большом количестве (в десятки раз больше,

чем на листьях наземных растений). Заливание устьиц водой предупреждают соответствующая изогнутость листовой пластинки и восковой налет, обеспечивающий ее несмачиваемость.



*Рис. 13. Представители океанических поверхностных слоёв:
а – голубой крабик на брошенном поплавке янтини;
б – плейстонный парусник (велелла), на пневматофоре которой сверху сидят голубой крабик и эолис (голожаберный моллюск), снизу диска прицепились морская уточка и глаукус (голожаберный моллюск),
в – эпинейстонная океаническая водомерка.*

Лекция 6 Планктология. Зоопланктон

Краткий очерк истории понятий

Сегодня мы будем рассматривать жизненные формы гидробионтов, обитающих в толще воды вне связи с субстратом как опорным элементом, в том числе и пленкой поверхностного натяжения, в течение всей активной жизни или на определенных стадиях жизненного цикла.

Как обычно, проследим краткую историю возникновения понятия и термина «планктон» и области исследований сообществ организмов, парящих в толще воды.

Еще в 1843 г. на о-ве Гельголанд И. Мюллер изучал «чудесный пелагический мир» Северного моря, пользуясь **планктонной сетью**. Позднее датский натуралист **П.Э. Мюллер (1870)** обнаружил, что прозрачные воды швейцарских озер не безжизненны, а населены характерным и специфическим пелагическим сообществом.

Термин «планктон» введен в науку впервые немецким физиологом В. Гензеном в 1887 г. (Hensen, 1887) и произведен от греческого слова «*planktos*», что означает «блуждающий вокруг». Новый термин вскоре был принят Эрнстом Геккелем (Haeckel, 1890), который от него произвел прилагательное «планктонный» («*planktonisch*»), а для научной дисциплины, которая занимается этой областью биологии, предложил наименование «**планктология**» («*Planktologie*»).

Планктология и гидробиология долгое время существовали параллельно: старейший гидробиологический журнал в первые годы (1906 – 1922) носил название «Архив гидробиологии и планктоноведения» («*Archiv fur Hydrobiologie und Planktonkunde*»). Выход в свет первого научного журнала ряд ученых считают также годом основания гидробиологии.

В 1906 г. была опубликована книга С. Апштейна «Планктон пресных вод». Примененная Апштейном удобная для пресных вод модель планктонной сети используется и по сей день под названием «сеть Апштейна».

Состав зоопланктона и экологические группы

В 1903 г. методом **центрифугирования** воды Г. Ломан открыл мельчайших представителей планктона, названных в 1909 г. **нанопланктоном**, или (**наннопланктоном**) - **карликовым**.

В 1910 году С. Везенберг-Лунд детально проследил *цикломорфоз*, свойственный многим представителям пресноводного планктона, особенно некоторым ракообразным (дафнии, босмины) и коловраткам (см. Лекция 6), обнаруживающих закономерные сезонные изменения формы тела. Буркхардт (Burckhardt, 1920) предложил термины «планктический» (нем. «*planktisch*» и «планктер» («*Plankter*», «*planktor*»)).

Виктор Гензен под планктоном понимал «все, что в воде носимо, наверху или в глубине, мертвое или живое. Решающим при

этом является то, носимо ли животное пассивно с водой или оно сохраняет некоторую степень самостоятельности против этой силы дрейфа? Поэтому рыбы принадлежат к планктону самое большее в стадии икры и молоди, но не взрослого животного (*нектон*); копеподы хотя и плавают энергично, однако пассивно увлекаются водой и поэтому должны быть причислены к планктону» (Hensen, 1887; цит. по: Винберг ГГ, 1975, см. лекцию 7).

В.М. Рылов (1922) под планктоном предлагает понимать «совокупность организмов, обитающих в толще воды вне связи с субстратом как точкой опоры и не способных противостоять даже слабому течению вследствие отсутствия или слишком малой силы их активных движений».

Для обозначения совокупности всех взвешенных в воде элементов, независимо от их происхождения, как живых, так и неживых, Р. Колквитц (R. Kolkwitz 1912) предложил термин «сестон». К нему принадлежат как живые (биосестон), так и неживые элементы (абиосестон). Планктон представляет собою, следовательно, часть биосестона.

Биосестон включает в себя четыре сообщества организмов: нейстон и плейстон, планктон и нектон. Что касается абиосестона, то входящие в его состав нерастворимые в воде мертвые взвеси обычно именуется терминами «детрит» и «триптон». Последний термин был предложен Вильгельми (Wilhelmi, 1916).

В составе планктона можно встретить представителей всех царств и систематических групп: бактерии (бактериопланктон), растения – водоросли (фитопланктон), животные (зоопланктон). Зоопланктон составляют обычно три систематические группы беспозвоночных: коловратки (*Rotatoria*, класс), ветвистоусые раки (*Cladocera*, отряд), веслоногие раки (*Copepoda*, отряд). Большинство каланоид (*Calanoida*, *Copepoda*) в течение всей жизни, кроме стадии покоящихся яиц, ведет планктонный образ жизни; циклопы (*Cyclopida*, *Copepoda*) населяют и водную толщу, и являются компонентом микрозообентоса; гарпактициды (*Harpacticoida*, *Copepoda*) считаются исключительно бентическими животными, но достаточно часто встречаются в планктоне.

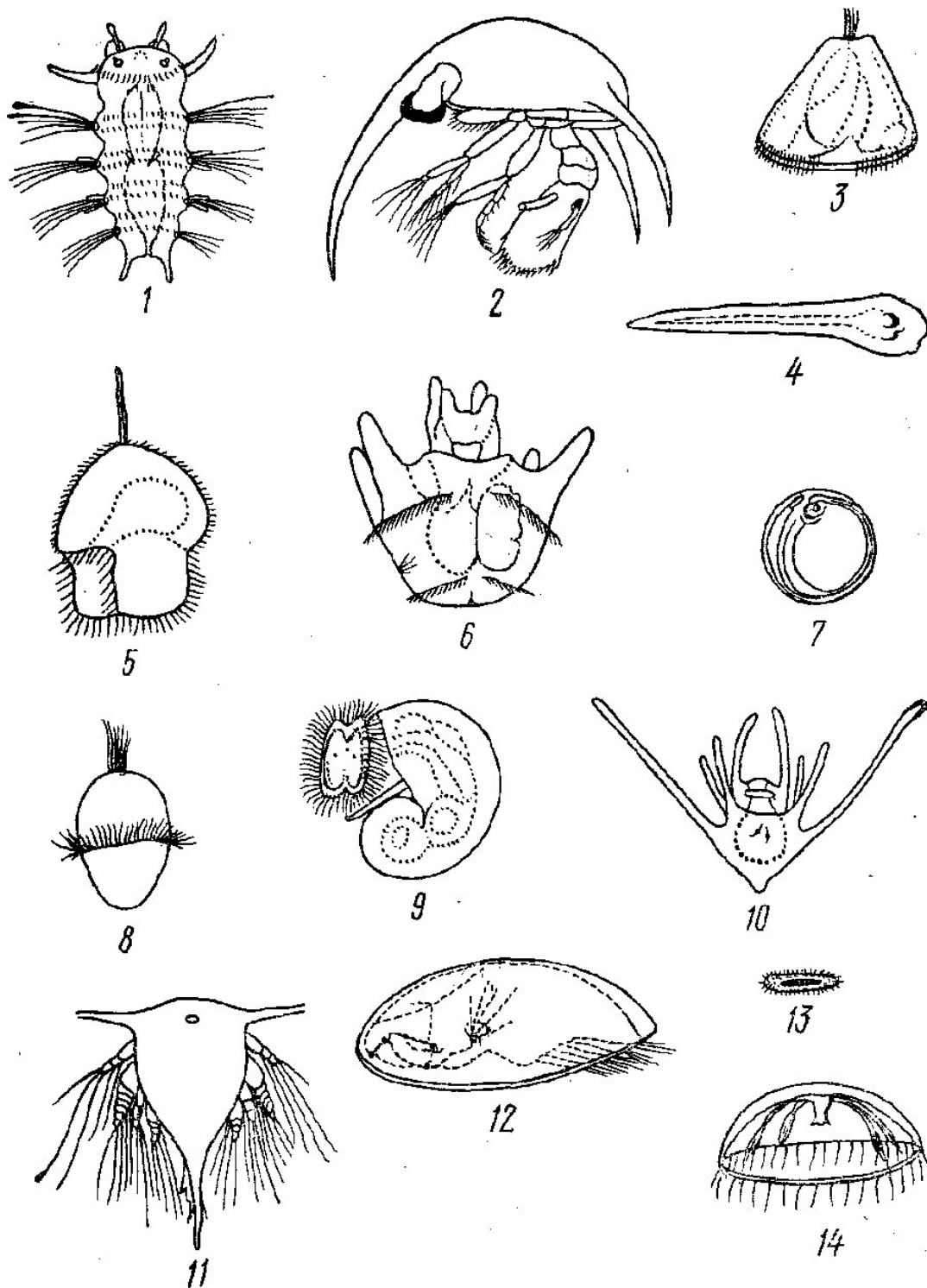


Рис. 1. Представители морского меропланктона (по Одуму, 1975):
 1 – личинка червя *Platynereis*, 2 – зоеа краба *Emerita*, 3 – личинка мианки, 4 – личинка сессильных оболочников, 5 – пилидий немертин, 6 – плутеус морского ежа, 7 – икринка рыбы, 8 – трохофора полихет, 9 – велигер моллюсков, 10 – плутеус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

По размерному признаку различают *мегало-, макро-, мезо-, микро-, нанно-* и *пикопланктон*, к которым соответственно относятся организмы крупнее 5 см (медузы, до 100 см), около 5 мм (крупные рачки), 0,5 мм (коловратки, мелкие рачки), 50 мкм (простейшие – растительные жгутиконосцы, мелкие коловратки), 5 мкм (водоросли, бесцветные жгутиконосцы) и менее 5 мкм (мелкие водоросли, бактерии). По степени привязанности организмов к водной толще различают *голо-* и *меропланктон*. К первому принадлежат организмы, которые всю активную жизнь проводят в толще воды, и только покоящиеся стадии (почки, яйца и др.) могут находиться на дне. К меропланктону (рис. 1) относятся формы, обитающие в толще воды только на каком-то отрезке своего активного существования, а остальную часть жизни ведущие иной образ жизни (пелагические личинки донных животных, икра и личинки рыб, личинки плейстонта – физалии). Есть организмы, которые чередуют свободное плавание в толще воды с моментами прикрепления к твердому субстрату, как это имеет место у некоторых коловраток, снабженных ногой (*Brachionus* и др.), у эвгленовых (*Colacium cyclopicola*), инфузорий (*Trichodina pediculus*, *Stentor*) и некоторых рачков сем. Chydoridae и др. Эти организмы могут быть названы бенто-планктическими, или факультативно-планктическими.

В состоянии свободного плавания или парения протекает вся активная жизнь голопланктона. Только их стадии покоя (например, покоящиеся яйца планктонных коловраток и ракообразных) опускаются на дно водоема, где и пребывают некоторое время в покоящемся, неактивном состоянии (рис. 2 – 4).

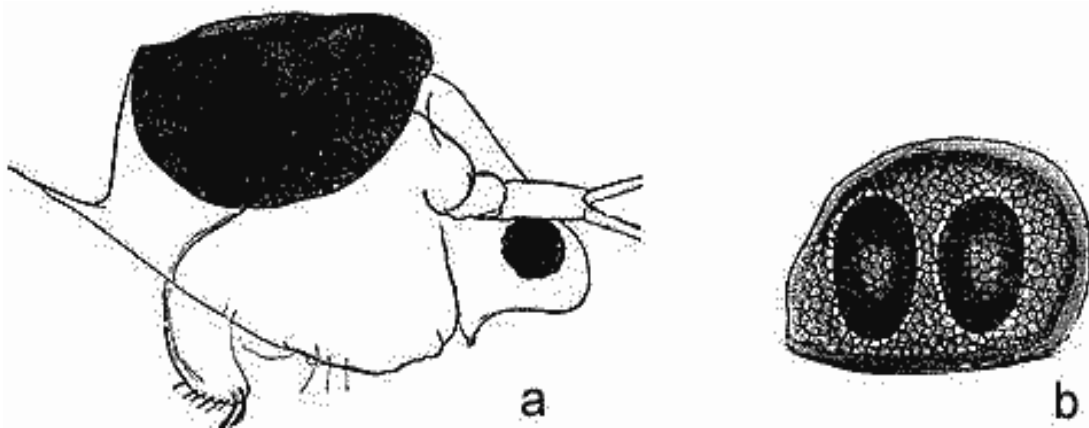


Рис. 2. а. Седлышко гипонейстонного рачка *Scapholeberis mucronata* в мертвой раковине. б. Седлышко *Moina rectirostris*



Рис. 3. Зимние яйца. *a. Sida cristallina*, *b. Diafanosoma brachyura*, *c. Polyphemus pediculus*

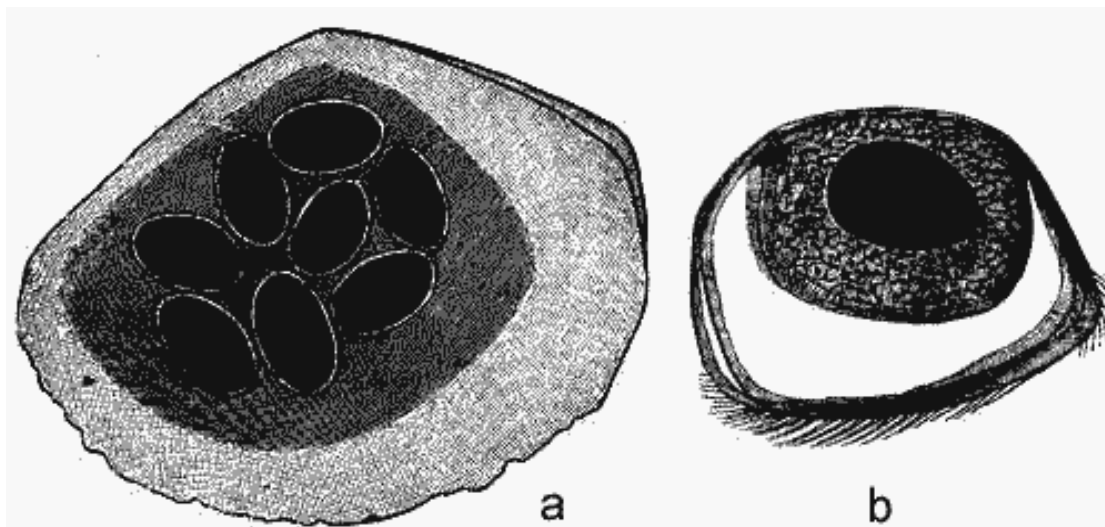


Рис. 4. *a. Раковинка Eurycercus lamellatus*. *b. Зимнее яйцо Alona quadrangularis*

Образованию таких стадий в огромном большинстве случаев предшествует половой процесс (оплодотворение). Однако размножение очень многих планктонтов происходит или путем простого деления, или партеногенетически, – партеногенез свойствен планктону в широкой степени. В том и другом случае размножение и развитие имеет место в самом планктоне.

Размножение простейших животных (*Protozoa*) и водорослей планктона посредством деления происходит в состоянии плавания или парения, причем те и другие продолжают свое планктонное существование.

Некоторые организмы (ветвистоусые ракообразные *Cladocera*) вынашивают партеногенетические яйца в своем теле – в особой выводковой камере, где и протекает их развитие, причем рачок продолжает вести планктонный образ жизни.

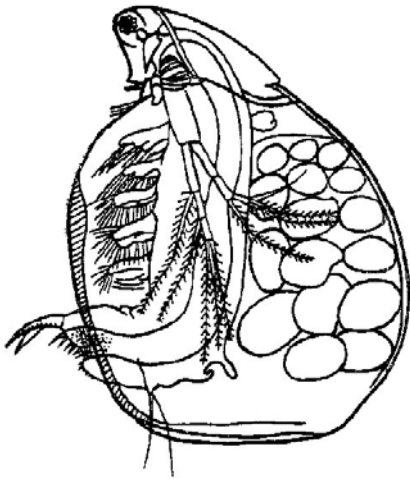


Рис. 5. *Simocephalus vetulus* с яйцами в выводковой камере

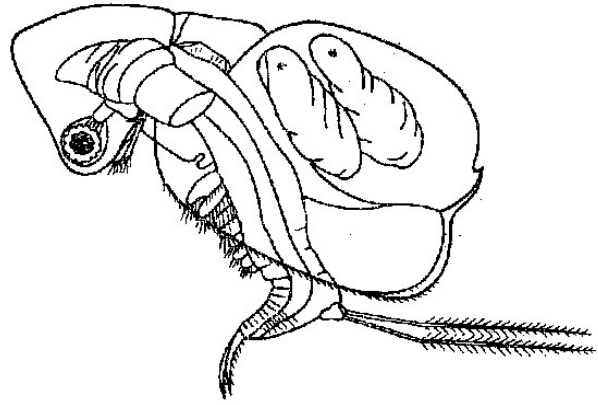


Рис. 6. *Limnosida frontosa* с зародышами в выводковой камере

Это же следует сказать и о планктонных коловратках (*Rotatoria*), прикрепляющих такие яйца к заднему концу тела и таскающих их за собой, пока из них не вылупится молодое животное, есть также коловратки, откладывающие партеногенетические яйца прямо в воду, и развитие последних протекает во взвешенном в воде состоянии, без опускания яйца на дно водоема, а также коловратки, прикрепляющие яйца к планктонным водорослям.

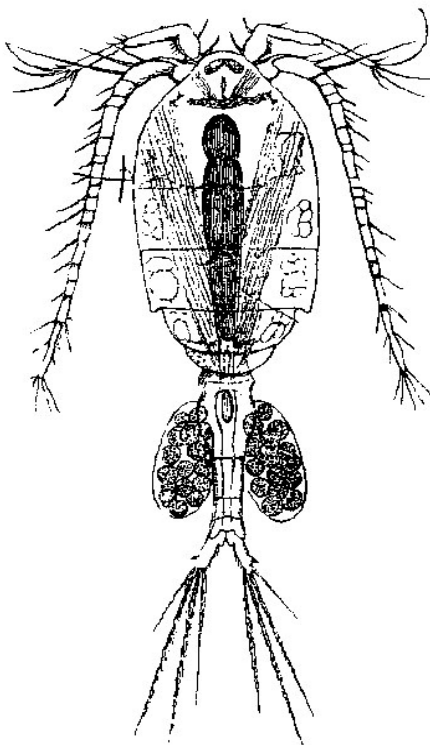


Рис. 7. *Cyclops fuscus* с яйцевыми мешками

В состав планктона входят также организмы, размножающиеся исключительно половым путем. В пресноводном планктоне очень крупную роль играют веслоногие ракообразные (*Copepoda* (рис. 7)), у которых партеногенез вообще отсутствует. Эти рачки образуют яйца двоякого рода – покоящиеся и непокоящиеся. Последние развиваются быстро, тогда как первые некоторое, довольно продолжительное время остаются в стадии покоя, как бы застывая на ранних стадиях своего развития. При этом только покоящиеся яйца опускают-

ся на дно, где и лежат, пока из них не выйдет личинка (науплиус), сразу же приступающая к планктонной жизни.

Напротив, все развитие непокоящихся яиц протекает в связи с рачком, к которому эти яйца прикрепляются в одном или двух яйцевых мешках, причем вынашивающий яйца рачок продолжает вести планктонный образ жизни. Из этих яиц вскоре вылупляется личинка, науплиус, дальнейшее развитие которой протекает в состоянии свободного плавания.

В таком же состоянии происходит и питание планктонных организмов. Они находят себе пищу в достаточном количестве в толще воды или в виде других планктонтов, или в виде взвешенных в воде мельчайших частичек органического происхождения, или, наконец, в виде растворенных в воде минеральных и органических веществ.

Таким образом, важнейшие жизненные функции планктонных организмов, как питание, развитие и размножение, протекают в плавающем или парящем в толще воды состоянии, независимо от какого-либо иного опорного элемента, кроме самой водной среды. Планктонный образ жизни определяет организацию планктонтов и все их жизненные проявления, тесно связанные со специфическими условиями местообитания.

Теория парения

Первым, кто пытался объяснить сезонные и локальные изменения формы у планктических организмов, был Везенберг-Лунд (Wesenberg-Lund, 1900). Парение планктонтов тесно связано с плотностью и вязкостью воды. В холодной плотной воде парение обеспечивается минимальными отношениями объема и поверхности тел. С уменьшением плотности при повышении температуры воды парение должно обеспечиваться увеличением удельной поверхности тела. При этом организмы становятся длиннее, тоньше, уплощаются и приобретают или увеличивают выросты тела. При этом изменяется архитектура тела. Организмы так сильно могут менять форму тела, что долгое время специалисты описывали новые для науки виды в зимнее и летнее время. Позже, после наблюдений Везенберг-Лунда, это явление назвали *цикломорфозом*. Но не только изменением формы обеспечивается парение, но и

физиологическими характеристиками: увеличение содержания жира, газовых камер в цитоплазме, уменьшающих удельный вес организмов относительно удельного веса воды.

Оствальд (Ostwald, 1902) в результате своих экспериментальных исследований показал, что гораздо большее значение, чем изменение удельного веса воды, должно иметь изменение в связи с изменением температуры и вязкости, или внутреннего трения воды.

Оствальд предложил формулу, в которой установлена зависимость скорости погружения (флотация) (a) от удельного веса организмов относительно воды (b – остаточная масса – разница между массами организма и вытесненной им воды), вязкости воды (c) и сопротивление формы (d):

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

Снижение остаточной массы (b)

Плотность воды заметно возрастает с понижением температуры, а также с повышением солености и давления, в связи с чем условия плавучести организмов заметно меняются. В соответствии с этим плотность планктонтов регулируется так, что она приближается к плотности воды. Как правило, плотность пресноводных планктонных организмов не превышает $1,01 - 1,02 \text{ г/см}^3$, морских – $1,03 - 1,06 \text{ г/см}^3$, и их плавучесть близка к нейтральной. Если гидробионты совершают вертикальные миграции или перемещаются в участки с иной плотностью воды, они обычно изменяют свою плотность, модулируя состав тела. Плотность его отдельных компонентов выражается следующими средними величинами (при 20°C): сквален – $0,86 \text{ г/см}^3$; восковые эфиры – $0,90$, диацилглицериновый эфир – $0,91$; триацил-глицерин – $0,92$, белок – $1,33$, скелетная ткань – $2 - 3 \text{ г/см}^3$.

Снижение остаточной массы может достигаться уменьшением количества костной ткани, белка в тканях, заменой тяжелых солей более легкими, отложением большого количества жира, заменой более плотного жира менее плотным, образованием полостей, наполненных воздухом. Редукция тяжелых скелетных образований хорошо прослеживается у пелагических моллюсков. Так голожаберные и крылоногие моллюски в морском планктоне вовсе не

имеют скелета-раковины. Крупная кладосера *Leptodora kindtii* утратила раковину и парит в воде, скачкообразно передвигаясь за счет сильных антенн. Рачки сем. Polyphemidae практически не имеют раковины. Карапакс Сорерода представлен тонкой кутикулой.

Некоторые планктонные организмы выделяют стекловидно-прозрачную студенистую массу, облегающую тело снаружи. Это наблюдается, например, у синезеленых водорослей *Anabaena* и *Microcystis*, у целого ряда зеленых водорослей, а также и у планктонных животных, например, у коловраток. Благодаря очень незначительному удельному весу таких богатых водою оболочек, облекаясь ими, организмы выигрывают в смысле повышения способности поддерживаться во взвешенном состоянии. Рассматриваемые образования имеют одновременно и другие назначения, в частности служат защитным приспособлением. Так, например, благодаря объемистой студенистой капсуле, облегающей тело *Holopedium*, этот ветвистоусый рачок не заглатывается рыбами (рис. 8).

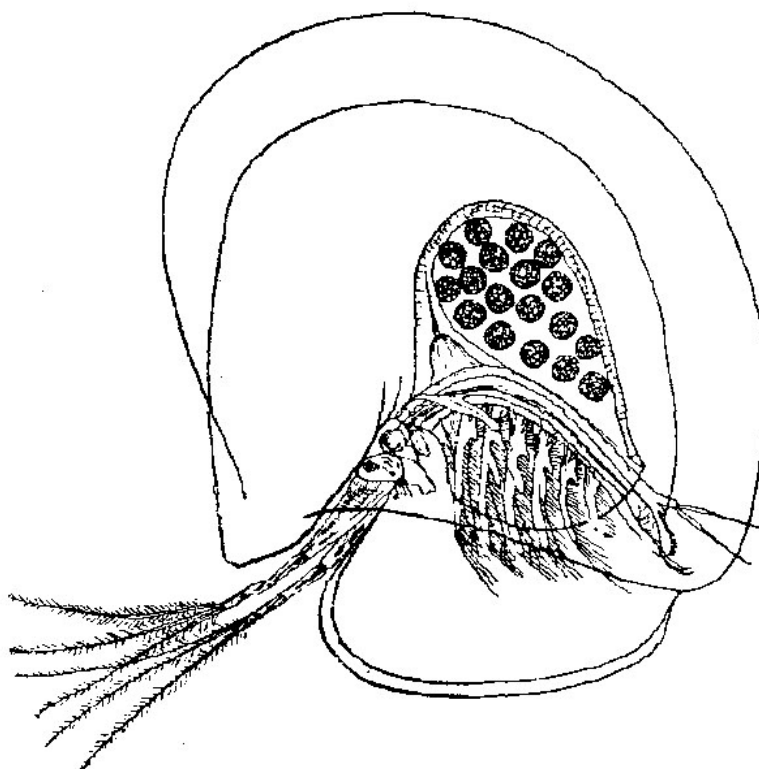


Рис. 8. *Holopedium gibberum* Zadd. (По Лиллиеборгу)

Один из самых распространенных способов снижения остаточной массы – повышение содержания воды в теле. Ее количест-

во у некоторых сальп, гидромедуз, гребневиков *Cestus veneris*, сцифоидных медуз (*Aurelia aurita*) и трахимедуз *Caumarina* достигает 99%. При таком содержании воды остаточная масса организма приближается к 0, и способность к пассивному флотированию становится практически безграничной.

Наиболее обычный способ снижения плотности у гидробионтов – накопление жира. Богаты им ночесветки *Noctiluca*, радиоларии *Spumellaria*, ветвистоусые и веслоногие рачки. Жировые капли имеются в пелагической икре ряда рыб (кефалевые, камбалы, скумбрия). Жир вместо тяжелого крахмала в качестве запасного питательного вещества отлагается у планктонных, диатомовых и зеленых водорослей.

Эффективное средство повышения плавучести – газовые включения в цитоплазме или специальные воздушные полости. Газовые вакуоли есть у многих планктонных водорослей. В процессе эволюции накопление газовых пузырей на талломах *Sargassum natans* и *S. fluitans* превратило эти бурые водоросли из донных в гипонейстонные формы. Так, в протоплазме планктонных корненожек образуются содержащие углекислоту вакуоли. Благодаря их присутствию вес животного понижается. Особенно замечательна в этом отношении личинка *Corethra*, ведущая планктонный образ жизни. Внутри полости ее тела находится две пары воздушных пузырей, представляющих видоизменение трахейной системы, которая у этой личинки вполне замкнута. Пузыри наполнены газом, выделяемым самой личинкой. Передняя пара пузырей лежит около головы, задняя – у хвостового плавника. Пузыри служат личинке в качестве прекрасного гидростатического аппарата; благодаря их попарному расположению спереди и сзади, животное держится в воде горизонтально.

Газовый пузырек имеют в своей цитоплазме раковинные амебы *Diffugia hydrostatica* и *Arcella*. Аналогичные плавательные приспособления особенно характерны у некоторых морских планктонных животных (плавательный пузырь у сифонофор).

Соппротивление формы (d)

В этом направлении у планктонных организмов также наблюдается ряд приспособлений. Тенденция к возможно большему увеличению поверхности тела при его возможно наименьшем

объеме – явление в общем очень характерное для планктонных организмов.

Целому ряду планктонтов свойственно удлинение морфологической продольной оси организма. Так, например, туловище и брюшко *Leptodora kindtii* имеет вид весьма удлиненного цилиндра; равным образом удлинены и передний, головной отдел этого рачка.

Нужно заметить, что образование игловидных придатков – явление очень частое среди планктонных животных. Так, ветвистоусый рачок *Bythotrephes* сзади несет весьма длинную тонкую иглу (придаток постабдомена). При плавании животного эта игла направлена горизонтально – обстоятельство весьма существенное, так как только при таком положении она может иметь назначение в качестве приспособления для повышения сопротивления формы. У *Bythotrephes* рассматриваемая игла одновременно служит рулем и органом, сохраняющим устойчивость тела при плавании. Аналогичные придатки мы находим у планктонной коловратки *Notholca longispina*.

Вязкость воды (с)

При 25°C вязкость воды уменьшается вдвое по сравнению с тем, что имеет место в воде при 0°C, это означает, что организм, для того чтобы замедлить свое погружение и держаться во взвешенном состоянии в том же слое воды в летней воде, он должен увеличить удельную поверхность своего тела и увеличить тем самым сопротивление формы или уменьшить размеры тела.

Так как все изменения формы направлены к тому, чтобы увеличить летним животным их относительную поверхность (d) путем уменьшения их размеров, путем удлинения их продольной оси или образования разнообразных выростов, понижающих скорость их погружения, то, естественно, сезонные вариации должны рассматриваться как приспособления к меняющейся вязкости воды – *цикломорфоз* (рис. 9).

При отсутствии температурных вариаций в водоемах теплых и северных регионов и альпийских озерах не наблюдается цикломорфных явлений. Наиболее отчетливо они наблюдаются у круглогодичных видов, переживающих относительно низкие зимние и высокие летние температуры, например, *Daphnia cucullata*, *Bosmina coregoni*, коловратки *Keratella quadrata* и др.

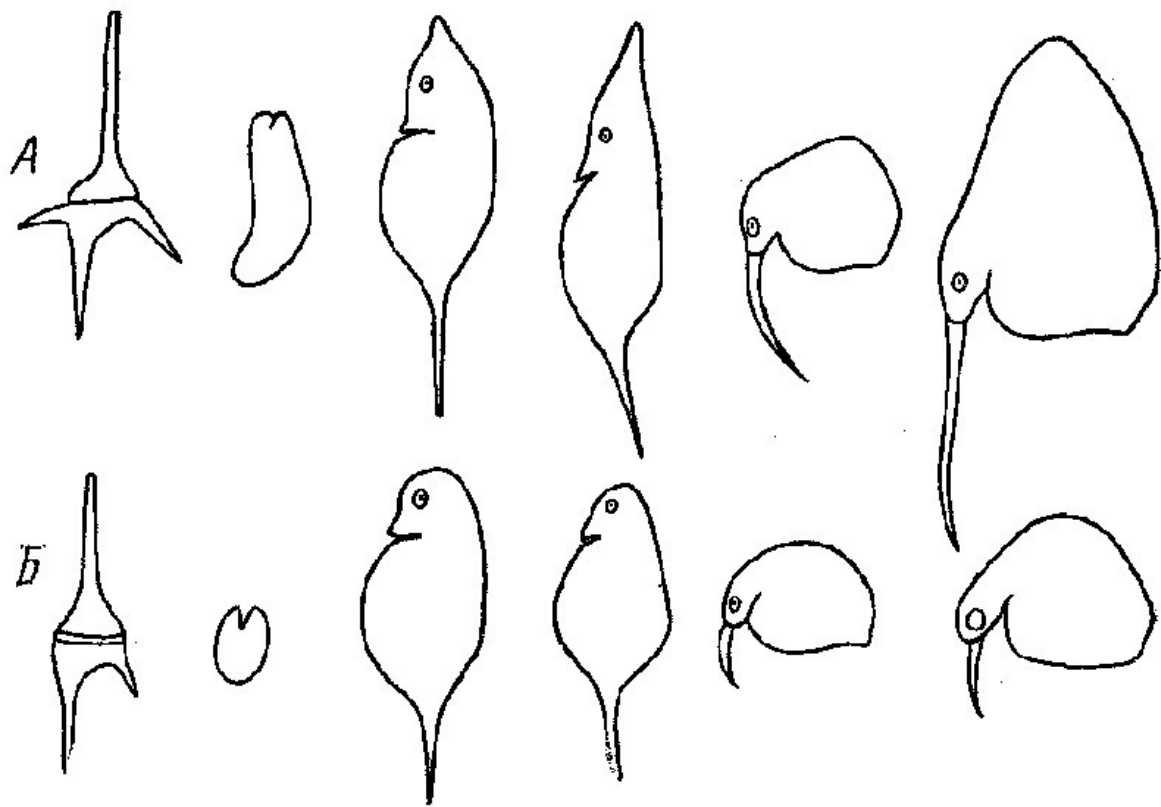


Рис. 9. Цикломорфоз планктонных организмов (по Зернову, 1949): А – летние формы (слева направо): *Cratium hirundinella*, *Asplancha priodonta*, *Daphnia hyaline*, *Hyalodaphnia cuculata*, две расы *Bosmina coregoni*; Б – зимние формы тех же видов

В широтном плане явления цикломорфоза просматриваются на экологических эквивалентах из северных и южных морей.

Изложенная выше теория парения Везенберг-Лунда и Оствальда и толкование с ее позиций сезонных вариаций развились в одно из центральных знаний классической планктологии. В дальнейшем явление сезонных вариаций продолжало привлекать внимание исследователей и правильность этой теории была подтверждена на разных объектах (*Ceratium*, *Phyliopoda*, *Keratella*).

Однако отмеченные явления цикломорфоза не носят абсолютного характера. Есть масса примеров, противоречащих теории парения Везенберг-Лунда и Оствальда. Их связывают с периодом размножения, питанием, способом размножения, полом и номером партеногенетических поколений, гидродинамикой (в прибрежье крупнее, чем в открытых участках водоема, подверженных частому ветровому перемешиванию) и т.д.

Вертикальные миграции зоопланктона

Организмы зоопланктона не могут противостоять сносу, но в толще воды, даже по ходу сноса слабым течением они постоянно перемещаются (мигрируют) по вертикали, находя свое место в температурном градиенте, уходят вглубь от яркого света, находят пищу растительную, микробную или, хищничая, одновременно спасаясь от врагов, выбирают условия для размножения, зимовки и т.д. Исследуя вертикальное распределение зоопланктона или отдельных систематических групп в течение суток в разные сезоны года, ученые видят определенные закономерности в этом распределении, отражающие биологические особенности отдельных видов (питание, размножение, онтогенез), популяционные отношения видов, общую экологическую ситуацию в водоеме и изменение ее под влиянием хозяйственной деятельности человека: загрязнения, подогрев или изменения гидрологического режима. Мы рассмотрим ряд миграций зоопланктеров, отражающих сезонные и суточные изменения сред обитания и биологические особенности видов.

Сезонные миграции

Сезонные изменения вертикального распределения планктона изучаются по биологическим сезонам: зима, весна, лето и осень. Наиболее отчетливо они выражены в высоких и умеренных широтах, а также в глубоких водоемах.

Различают зимние, летние и круглогодичные виды зоопланктона. Весенний и осенний зоопланктон обычно составляют онтогенетические стадии первых, вторых и третьих.

Сезонные явления в распределении зоопланктона можно проследить на примере оз. Плещеево (Столбунова, 2006).

Горизонтальное распределение зоопланктеров в озере далеко неравномерно и определяется комплексом факторов: глубиной, динамикой водных масс, температурой. Важную роль играет пищевой фактор и даже грунты, на поверхности которых зимуют некоторые виды циклопид, покоящиеся яйца кладоцер, коловраток.

В зимний период, когда влияние гидродинамических факторов на водную массу ослабляется, зоопланктон распределен особенно неравномерно. Его максимальное развитие наблюдается в

марте. Наиболее богата центральная часть озера и участки с глубинами до 7 м, где летом располагается эпилимнион (до 1,05–1,57 г/м³). Основу зоопланктона составляют холодолюбивые коловратки и *Eudiaptomus graciloides*.

После вскрытия водоема прогрев мелководий от 7,5°С до 13,4°С вызывал массовое развитие коловраток до 70 тыс. экз./м³. В глубоководных, менее прогретых участках с температурой воды у поверхности 6,8 – 8,1°С развивался в основном холодолюбивый *Cyclops kolensis* (до 135 тыс. экз./м³ и 2,51 г/м³).

С наступлением лета, когда температура воды у поверхности достигает 21 – 24°С, возрастает роль клadoцер и летних веслоногих. В поверхностном слое (0 – 2 м) в центре озера *Daphnia cucullata* достигала 2,22 г/м³, *Bosmina coregoni* – до 1,95 г/м³, *Mesocyclops leuckarti* – до 0,50 г/м³. В глубоководной зоне озера, а также на свале глубин образуются наиболее плотные скопления зоопланктона (биомасса до 5 г/м³ и более). При любом из преобладающих направлений ветра наблюдается тенденция к увеличению биомассы зоопланктона в двух вихревых зонах циркуляции вод в озере и разрежения плотности между ними (рис. 10).

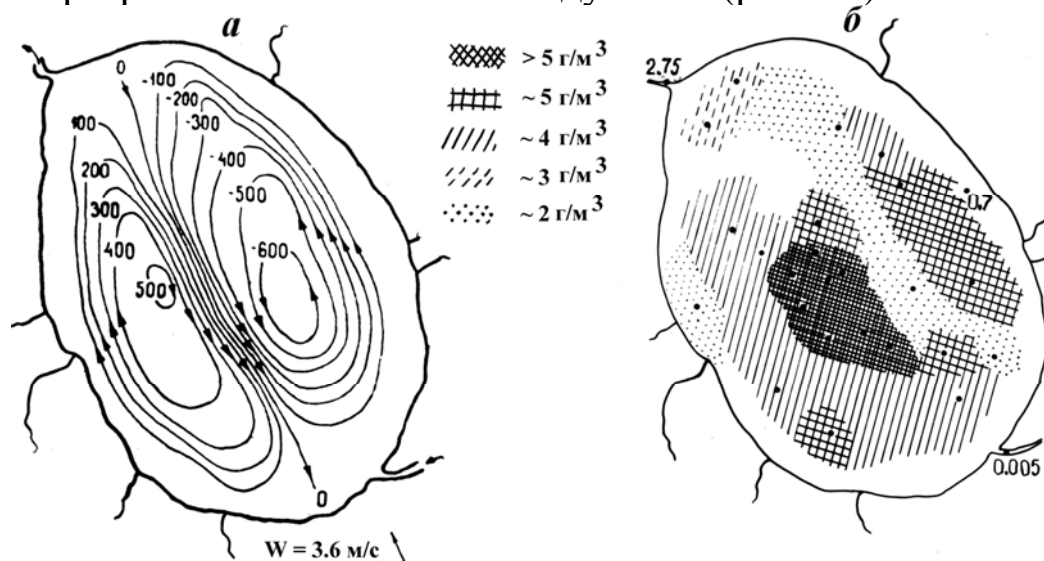


Рис. 10. Схема интегральной циркуляции вод (а, по: Поддубный, Литвинов, 1983) и горизонтальное распределение зоопланктона (б) в слое 0–2 м в летнее время (из: В.Н. Столбунова, 2006)

В осенний период с понижением температуры воды до 11 – 13°С в планктоне еще присутствуют летние *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Conochilus unicornis*, из ракообразных многочисленна

Bosmina coregoni, встречаются *Daphnia cucullata* и *Eudiaptomus graciloides*. Распределение зоопланктона в поверхностном слое определяется погодными условиями, и при ветровом перемешивании воды оно более равномерно.

Межгодовые колебания общей численности зоопланктона в поверхностном слое пелагиали озера за вегетационный период мало отражались на величине биомассы, так как основу последней составляли ракообразные, за исключением 1989 г., когда преобладала крупная *Asplanchna priodonta* (табл. 1).

Таблица 1

**Средние количественные показатели зоопланктона
в поверхностном слое 0 – 2 м профундали оз. Плещеево
за вегетационный период в разные годы**

| Показатель | 1980 г. | 1983 г. | 1984 г. | 1985 г. | 1989 г. | 1990 г. | 1991 г. | 1996 г. |
|--|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| Численность, тыс. экз./м ³ | 753 | 310 | 308 | 416 | 219 | 522 | 277 | 216 |
| Биомасса, г/м ³ | 3.06 | 4.74 | 5.18 | 3.92 | 6.91 | 3.16 | 3.16 | 3.57 |

Вертикальное распределение зоопланктона в озере изменяется в зависимости от условий сезона года, прежде всего от термического режима и связанной с ним стратификации водной массы, а также от немаловажного пищевого фактора.

В зимний период при устойчивой стратификации водной толщи и температуре воды 0 – 2,9°C, в поверхностном слое наиболее многочисленны коловратки родов *Keratella*, *Polyarthra*, *Synchaeta*; **здесь максимальное содержание кислорода, минимальная температура, присутствуют бактерии и водоросли.** Придонные скопления образуют *Filinia maior* и *Conochiloides natans*, хорошо переносящие дефицит кислорода, а также *Asplanchna priodonta*. В некоторые годы придонные скопления образовывал эвритермный *Conochilus unicornis*. *Eudiaptomus graciloides* заселяет всю толщу пелагиали озера с тенденцией возрастания численности к поверхности. Его количество значительно больше, чем *Cyclops kolensis*, который образует небольшие скопления в придонных слоях. Ветвистоусые *Bosmina coregoni*, *Daphnia longispina* и *D. cristata* сосредоточены в металимнионе и придонных слоях.

Весной, в период гомотермии, при температуре 5–6°C коловратки и ракообразные распределяются по вертикали относительно равномерно. В конце мая, когда температура воды повышается до 17,0 – 17,5°C, начинает формироваться слой температурного скачка. В период летней стратификации водной толщи вертикальное распределение популяций зоопланктона позволяет выделить два основных комплекса: тепловодный многокомпонентный (*Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Pompholyx sulcata*, *Conochilus unicolornis*, *Daphnia cucullata*, *Bosmina coregoni*, *Eudiaptomus graciloides* и др.) и холодноводный малокомпонентный (*Keratella hiemalis*, *Filinia maior*, *Daphnia cristata*).

Наибольшей плотности зоопланктон достигает в эпилимнионе, где располагается оксиклин и интенсивно идут первичные продукционные процессы. По мере охлаждения озера, ускорения циркуляции вод и значительном ветровом перемешивании водной толщи наступает осенняя гомотермия. Распределение коловраток и ракообразных по вертикали становится более равномерным.

Суточные миграции

Суточные миграции зоопланктеров – интереснейшая научная и практическая тема исследований. Ни одна серьезная работа по зоопланктону, например диссертация, не обходит эту тему. Здесь изучаются разные стороны биологии и экологии видов, трофические связи и отношения популяций. Суточные миграции происходят во всем Мировом океане и практически во всех озерах и водохранилищах. Трудно себе представить, но это происходит, что триллионы тонн планктонных организмов каждые сутки поднимаются из глубин к поверхности, питаются там, размножаются и опускаются обратно. Суточные миграции могут быть горизонтальными и вертикальными.

Примерами горизонтальных миграций могут быть суточные перемещения *Polyphemus pediculus* из разрозненных групп в ночное время в локальные плотные скопления по мере увеличения освещенности с восходом солнца. К вечеру скопления рассредотачиваются. Подобные скопления можно наблюдать у *Daphnia magna*, но в затененных водоемах в дневное время. При ярком дневном освещении дафнии уходят на глубину.

Изучение вертикальных миграций зоопланктона предполагает экологическую оценку этого грандиозного явления, вероятно действующего со времени зарождения жизни в толще вод океана. Задачи изучения в основном сводятся к установлению причин, времени и глубины нахождения видов, групп (Cladocera, Copepoda, Rotatoria) и их представителей на определенных стадиях развития и размножения. Наблюдения (отбор проб) проводятся круглосуточно, через 2 – 3 часа, на глубинах от поверхности до дна, обычно через 2 м. Наиболее полные исследования в этом плане проводятся во все 4 биологических сезона и обычно в открытой, глубоководной части озера или водохранилища. В морях это обычно специальные эпизодические исследования из-за их трудоемкости и дороговизны.

Существует целая история изучения вертикальных миграций.

Первые исследования суточных вертикальных миграций ракообразных были проведены на оз. Леман в 1874 г. (Forel, 1874, 1879) и на оз. Боденском (Weismann, 1877), где наблюдались суточные миграции *Leptodora hyalina* (*L. kindtii*).

Уже к началу XX в. были установлены некоторые закономерности суточных вертикальных миграций зоопланктона. Эти закономерности касались интенсивности и размаха (амплитуды) миграций у разных видов, неодинакового поведения одних и тех же видов в разных водоемах, изменения характера миграций в связи с возрастом (стадией), с полом, в зависимости от сезона года, изменения времени подъема к поверхности и ухода вглубь у разных видов. Делались тогда же и первые попытки истолковать это явление, установить факторы, управляющие им.

Кушинг (Gushing, 1951) изучал миграции ракообразных в световом градиенте, когда рачки находили свой световой оптимум, где они могут успешно питаться.

Величина светового оптимума неодинакова у разных видов. В связи с этим время появления зоопланктеров у поверхности и опускания их на глубину у разных видов может быть весьма неодинаковым. Различают мигрантов сумеречных и ночных. Первые концентрируются у поверхности в большом количестве вечером и на рассвете, вторые – ночью, количество первых у поверхности падает днем и ночью, а у вторых – днем.

Оказалось, мелководные виды ведут себя как послеполуденные мигранты, более глубинные – как вечерние, а еще более глу-

боководные – как ночные мигранты. При этом чем глубже вид живет в озере, тем сильнее варьирует его средняя дневная глубина от случая к случаю и тем больше вертикальная протяженность его популяции. Световой оптимум различен у разных стадий, полов и даже генераций одного вида, может зависеть от физиологического состояния организма.

Отсутствие вертикальных суточных миграций отмечено в олиготрофных гумифицированных озерах с коричневой водой и незначительной прозрачностью из-за довольно однородных условий во всей толще воды в течение суток.

Хатчинсон (Hutchinson, 1967) различает три типа ночных миграций:

1. Подъем начинается перед или вскоре после захода солнца, и животные достигают поверхности незадолго до полуночи, спуск начинается рано утром, как только небо начинает светлеть (ювенильные *Daphnia longispina* в оз. Лох-Дерг, копеподы в оз. Люцерн, *Diaphanosoma* в оз. Титизее).

2. Подъем продолжается всю ночь, и максимум у поверхности отмечается перед рассветом или в умеренных широтах летом – около 4 ч утра *Eudiaptomus gracilis* и *Eurytemora velox* в оз. Люцерн).

3. Нет хорошо выраженного ночного подъема, скорее, имеет место ночное опускание, длящееся всю ночь (*Cyclops strenuus* в оз. Нозири и *Macrohectopus branickii* в оз. Байкал).

При обзоре поведения родов, видов или одного и того же вида в различные периоды его жизни, в разные сезоны у разных стадий и даже генераций или в разных водоемах обнаруживается удивительное разнообразие суточного цикла с уклонением от общей схемы и даже аномалии в поведении.

Наблюдения показали, что наиболее активно мигрируют взрослые рачки. Молодь (науплии) мигрируют мало и в основном находятся в слое воды, содержащем больше растительного детрита и разлагающих его микроорганизмов, которые составляют основную пищу науплий и копеподитов. Этим слоем часто оказывается слой температурного скачка.

Онтогенетические миграции

Большая часть пелагических животных, особенно населяющих промежуточные и глубинные воды океана, меняют глубину своего обитания на разных стадиях развития. Принципиальная схема возрастных миграций у всех планктонных животных, за немногими исключениями, однотипна. Половозрелые формы, или во всяком случае половозрелые самки, преобладают обычно на наибольших глубинах обитания вида и там размножаются. Личинки (или яйца) поднимаются на наименьшие доступные виду глубины. Реже для икрометания поднимаются самки. В обоих случаях личинки откармливаются в богатых пищей верхних слоях и лишь по мере роста опускаются на большие, бедные пищей, но зато менее населенные глубины. Амплитуда возрастных миграций определяет степень эврибатности вида и может колебаться от нескольких десятков и сотен до нескольких тысяч метров.

Естественно, указанным образом распределяется не вся популяция, так как у многих глубоководных животных эврибатная молодь встречается по всей глубине обитания вида и лишь преобладает в верхних горизонтах; также и половозрелые особи многих видов поднимаются значительно выше глубины своего основного обитания (Бирштейн, 1951; Виноградов, 1955, 1959).

У видов, поднимающихся в поверхностную зону, каждая фаза онтогенетических миграций (во всяком случае в средних и высоких широтах) приурочена к определенному времени года, и они в равной степени могут быть названы сезонными миграциями.

Различные генерации одного и того же вида могут мигрировать по-разному и в разное время.

Среди интерзональных видов, диапазон обитания которых достаточно широк, в зависимости от того, где происходит икрометание (в поверхностной зоне или в глубже лежащих водах), можно выделить два типа онтогенетических миграций. В одном случае в поверхностные слои для икрометания поднимаются взрослые формы, в другом – молодь, вылупившаяся в глубинных слоях.

В морях Северной Атлантики первым типом миграции обладают наиболее многочисленные верхне-, интерзональные виды копепод *Calanus finmarchicus* (Мантейфель, 1941).

Причины миграций

Более чем столетние исследования миграций зоопланктеров показали несколько разных причин, неодинаковых для водоемов разного типа, широтного расположения, разного светового режима и особенно температурного. Объединяющей причиной может быть нахождение организмами лучших условий для парения и питания. Организмы с менее активным движением, могут перемещаться с вертикальными токами воды в течение суток, при смене дневных и ночных температур. Ракообразные с более активным движением могут самостоятельно стремиться в слои воды, верхние, где они находят себе пищу и одновременно становятся невидимыми для врагов, например, миграции морской каляниды *Kalanus finmarchicus* в Баренцевом море на сотни метров ночью к поверхности моря и уход вглубь утром. То же известно для рачка-эпишуры в оз. Байкал в летний период.

Известны барические миграции планктона в морях: при понижении атмосферного давления перед штормами, организмы – медузы, гребневики, крылоногие и голожаберные моллюски и даже нектонные головоногие моллюски – уходят на глубину. В озерах наблюдается то же. При волнении рачки и коловратки уходят из поверхностного, более гидродинамичного слоя. Здесь может быть и другая причина: даже при ряби на поверхности усиливается освещенность верхнего слоя воды, и организмы уходят глубже в зону светового оптимума.

Поскольку вертикальные миграции следует считать адаптивными явлениями, то они имеют определенную, эволюционно закрепленную пользу для организмов.

Биологические выгоды, которые животные получают от вертикальных миграций, следующие (Виноградов, 1968):

1. Защита от «зрительных» планктофагов (Кожов, 1947; Николаев, 1952; Мантейфель, 1960, 1961).

2. Сохранение и расширение ареала благодаря попаданию в слои с течениями разной скорости и направления (Mackintosh, 1937; Hardy, 1953).

3. Уход от коротковолновых (ультрафиолетовых) лучей.

4. Избегание неблагоприятных условий в поверхностных слоях, особенно зимой, когда эти слои лишены пищи, и уход на глубины, где эти виды не питаются и живут за счет запасов собственного жи-

ра и спасаются от выедания поверхностными планктофагами (Conover, 1962, 1964).

5. Обмен генетическим материалом при перемешивании различных частей популяций, приобретающих благодаря пространственной изоляции (разобщению) некоторые генетические различия (David, 1961).

6. В нормально слоистой воде вертикальные миграции не только не приводят к дополнительной трате энергии, но и дают энергетическую выгоду мигрантам (McLaren, 1963). Именно энергетический выигрыш, получаемый при вертикальных миграциях, служит адаптивной основой их существования и широкого распространения.

Приходится признать (Грезе, 1969), что применять универсальный принцип объяснения всего многообразия вертикальных миграций не представляется возможным; в разных случаях различные причины могут иметь решающую роль в определении биологической целесообразности миграций. Вертикальные миграции пелагических организмов полифункциональны по своему значению, представляют собой интегральные реакции, определяющиеся очень многими биологическими слагаемыми, и выработаны исторически в качестве одной из адаптации видов к условиям своего существования.

Изучение вертикальных миграций может быть самостоятельным или вторичным при изучении вертикального распределения зоопланктона в разные сезоны, сутки и в связи с рядом факторов: гидродинамики, температурной стратификации (прямой, обратной и гомотермии), послойной освещенности воды, газового режима др.

Горизонтальное распределение зоопланктона

Распределение планктона по акватории водоема зависит от многих факторов: площади водоема и удаленности центральной части (плеса) от берегов, морфологии озера (изрезанности береговой линии, а с ней и образование заливов, пойменных водоемов, эстуариев), глубины, зарастаемости прибрежной зоны, ветрового и глубинного переноса водных масс и др. Наиболее выражено горизонтальное распределение планктона по сезонам года (биологическим сезонам).

Наиболее разнообразен зоопланктон в заливах и в прибрежных зонах с развитой водной растительностью. Разнообразие убывает от периферии к центру. Размерный состав зоопланктона увеличивается от центра к периферии. Одни и те же виды крупнее в прибрежной зоне, особенно в зарослях. Это связано скорее всего с гидродинамикой и лучшими условиями питания, например, кладоцер.

Горизонтальные перемещения планктона в массовом масштабе обычно связаны с ветровым волнением, создающим сгонно-нагонные явления. От весны к лету планктон распространяется к центру озера или водохранилища, к осени наблюдается обратная картина. Откладка зимующих яиц у *Cladocera* происходит на малых глубинах.

Из горизонтальных миграций хорошо известны и наблюдаются у *Polypheus pediculus*. С увеличением освещенности воды рачки начинают смещаться к берегу, образуя на малых глубинах большие скопления. Чем ярче солнце, тем крупнее и плотнее стая. Образование стаи способствует защите от хищников и создает лучшие условия питания – каннибализма взрослых рачков. Такие явления скопления рачков известны и для дафний. *Daphnia pulex* может образовывать крупные скопления у поверхности воды, но в более пасмурные дни и в затененных водоемах (лесных). В реках горизонтальные перемещения планктонных организмов, голопланктона и меропланктона вместе с донными мелкими организмами, чаще личинками насекомых, происходит в дрефте по течению.

Лекция 7 Бентос

Понятия и определения

В этой лекции мы будем рассматривать примеры жизненных форм гидробионтов, местом обитания которых по сумме адаптаций является дно водоемов, а именно грунты как донные осадки и отложения. Это следует подчеркнуть, т.к. те же организмы или большинство из них, обитающих непосредственно на дне, может оказаться в составе сообщества организмов, поселяющихся на

крупных камнях, скалах и других естественных (коряги) и искусственных субстратах (сваи, трубы, затонувшие корабли и пр.), высоко выступающих над дном и даже плавающих (днище кораблей). Но в этом случае такое сообщество правильнее будет называть обрастанием или перифитоном. Такие сообщества мы будем исследовать в следующей лекции.

Термин «**бентос**» имеет морские корни: греч. *benthos* – глубина, дно водоемов – бенталь, отсюда и сообщество организмов на дне – бентос. Бентос – совокупность организмов, обитающих на дне и в грунте морских и материковых водоёмов. Различают Б. животный (зообентос) и растительный (фитобентос). Зообентос будет предметом этой лекции.

Состав и размерные группы

Бентосные организмы обитают на поверхности грунта и в его толще, в соответствии с чем население дна подразделяют на *эпи-* и *эндобентос*. По такому же принципу применительно к донным животным выделяют представителей *эпи-* и *инфауны*. По размерному признаку различают *микро-*, *мейо(мезо)-* и *макробентос*. К первому относят организмы мельче 0,1 мм, к последнему – крупнее 2 мм.

К наиболее массовым группам микробентоса относятся бактерии, актиномицеты, водоросли и грибы, простейшие (особенно корненожки и инфузории). Для животных микробентоса, имеющих предельные размеры до 0,1 мм (эвмикробентоса), характерны представители простейших (в основном инфузории). К микробентосу относят покоящиеся стадии (яйца, цисты) и зародышей многих гидробионтов мезо- и макробентоса – клещей, губок, мшанок, нематод, некоторых олигохет и ракообразных (псевдомикробентос). В составе микробентоса в пределах освещенности, даже очень слабой, может быть обильным микрофитобентос – одноклеточные водоросли.

К мезобентосу (мейобентосу) чаще всего относят остракод (ракушковые рачки – Ostracoda), макротрицид (донные кладосеры), мелкие нематоды, мелкие олигохеты сем. Naididae. Это *эв(эу)мезо(мейо)бентос*. В размерных пределах эумезобентоса могут оказаться многие представители нематод, олигохет, хиромид и даже моллюсков сем. Pisidiidae. Это *псевдомезобентос*.

Микро- и мезобентос обычно выбирается из проб под микроскопом (бинокуляром).

Мезобентос ритрали рек представлен организмами с предельными дефинитивными размерами не более 2 мм (*эвмезобентос*), из которых обычны мелкие формы личинок насекомых, олигохет, свободно живущих нематод, низших ракообразных (особенно копепод), а также ювенильными особями макробентоса (*псевдомезобентос*). Наибольшее значение в бентосе рек имеют *лито* (камни)-, *псаммо* (пески)- и *пело* (ил) реофильные формы.

Распределение по грунтам

К литореофилам в наших реках относятся многие водоросли, мох *Fontinalis*, губки и мшанки, ресничные черви, олигохеты и пиявки, личинки симулиид (мошки), ручейников, поденок, веснянок, хирономид и других насекомых, моллюски *Dreissena polymorpha*. Псаммореофилы представлены обычно мелкими, реже среднего размера организмами – бактериями, водорослями, простейшими, коловратками, нематодами, олигохетами, личинками хирономид, высшими ракообразными, некоторыми моллюсками. Из пелореофилов наиболее обычны бактерии, диатомовые и зеленые водоросли, простейшие, олигохеты, личинки хирономид, многие двустворчатые и брюхоногие моллюски. В зарослях водных растений образуются фитореофильные группировки, биомасса и видовое разнообразие которых отличаются высокими показателями.

В макробентосе обычны моллюски, личинки насекомых, черви, ракообразные, все организмы размерами больше 2 (3) мм. Макробентос обычно выбирается без оптики. Организмы размерами в несколько см и более относятся к мегалобентосу. Больше всего их в морском бентосе. Такие организмы в пробах бентоса считаются, но биомасса их обычно не рассчитывается, особенно имеющих раковину. Это могут быть губки, кораллы, кольчатые черви, ракообразные, моллюски, иглокожие.

По степени подвижности различают формы вагильные (бродячие), седентарные (лежащие на грунте без перемещений), sessильные (прикрепленные), закапывающиеся и сверлящие.

По мнению Ф.Д. Мордухая-Болтовского (Методика..., 1975), зообентос, в противоположность планктону, в пределах одной зо-

ны обнаруживает значительную неоднородность, образуя несколько, иногда много биоценозов. Состав и обилие бентоса зависят от многих факторов, из которых наибольшее значение имеют глубина, подвижность воды, колебания уровня, характер грунта, зарастаемость. Биотопами для биоценозов бентоса считают обычно участки с однородными на всем протяжении грунтами, лежащие в пределах одной вертикальной (глубинной) зоны. В прибрежье возможно выделение верхних горизонтов, осыхающих (или промерзающих) при понижениях уровня, население которых вследствие этого беднее (состоит только из видов, выносящих временное осыхание дна). В таких водоемах зону обнажения дна (непостоянного затопления) целесообразно подразделять еще на горизонты верхний (собственно осыхающий, обнажающийся еще летом) и нижний (покрываемый льдом, но с непромерзающими грунтами). Каждый из них может считаться особым биотопом и отличается от другого характером бентоса. В реках и речных водохранилищах выделяются те же зоны, но с другими наименованиями: литораль называют рипалью, сублитораль или склон – субрипалью, ложе – медиалью.

Сублитораль (субрипаль) и профундаль по условиям обитания для бентоса отличаются не так сильно, как литораль, от глубже лежащих частей. Обе зоны лишены подводной растительности, в естественных водоемах не подвергаются обнажению дна, и здесь биотопы определяются в основном характером грунта. Механический состав грунта зависит преимущественно от гидродинамических условий, в основном течения, размывающего илистые отложения (на отмелях, лежащих вдали от берегов, возможен также размыв волнением). Состав и количество бентоса сильно изменяется вместе с изменением характера грунта, причем при переходе к грунтам совершенно иного типа, например от мягких илистых к каменистым или плотным искусственным субстратам, может произойти почти полная смена всего состава населения беспозвоночных. Эта зависимость бентоса от грунта привела к особой терминологии биоценоза и отдельные бентические виды делятся по предпочитаемому ими грунту на литофильные (обитатели камней и других твердых субстратов), гипнофильные (обитающие на торфянистых грунтах), фитофильные (живущие на макрофитах), псаммофильные (обитатели песков), пелофильные (обитатели

илов) и промежуточные между ними псаммопелофильные (Митропольский, Мордухай-Болтовской, 1975).

Донное население различных грунтов в разных зонах водоема часто считают биоценозами. Возможно, однако, что такие системы не следует приравнять к настоящим биогидроценозам, а считать более мелкими подразделениями. Массу воды, находящуюся над данным типом грунта, не следует относить к тому же биогидроценозу: во всяком случае границы биотопов в ней не соответствуют границам грунтов. Некоторые авторы для разных грунтов одной зоны пользуются выражением «станции» как подразделения биотопа. Поскольку понятие «биоценоз» (=сообщество) предполагает взаимосвязь между организмами и между ними и неживой средой, то существование этой связи обычно трудно доказать, многие авторы предпочитают говорить о «группировках» или «комплексах» бентоса (как и планктона) (Зенкевич, 1963).

Дно водоемов может быть каменистым, песчаным, глинистым и илистым и в различных сочетаниях этих субстратов. Население этих грунтов соответственно называют литофильным, псаммофильным, аргиллофильным и пелофильным. Для биоценозов рек В.И. Жадин (1950) применяет приставку «рео» – псаммореофильный, литореофильный и т. д. Поскольку камни и песок обычны в прибрежной зоне и в стоячих водоемах и аналогичные биоценозы обитают в условиях подвижной воды, то лучше этими терминами не пользоваться и целесообразно отличать только пелореофильный биоценоз от пелофильного.

Для литофильного биоценоза характерно преобладание организмов с твердой раковиной (моллюски) и способных прикрепляться (присасываться) к камням (моллюски, черви, гидры, мшанки, мошки), удерживаться с помощью зацепок, крючков (веснянки, поденки). Присасывание к субстрату – *тигмотаксис* – характерно для планарий, пиявок и некоторых брюхоногих моллюсков. Для личинок насекомых – веснянок, поденок, ручейников – характерно расположение на субстрате головой вперед – это *реотаксис*.

В Средней Волге, на чистых камнях (щебне и плитах), не покрытых песком или илом, обитает характерный и очень богатый комплекс реофильных видов, в который входят моллюски *Viviparus*, *Dreissena*, ручейники *Hydropsyche*, пиявки *Erpobdella*, поден-

ки *Heptagenia*, некоторые литофильные формы хирономид, особенно *Cricotopus*, *Limnochironomus* гр. *nervosus*. В Нижней Волге также каспийские амфиподы *Dikerogammarus haemobaphes*, *Corophium curvispinum*, *Pontogammarus obesus*, *Chaetogammarus ischnus*, изопода *Jaera sarsi*. Первые два вида встречались и в Средней Волге. Обилие видов в этом биоценозе весьма велико, но их точный количественный учет дночерпателем затруднен.

Псаммофильный биоценоз

Песчаные биотопы в равнинных реках и озерах преобладают. Псаммофильные биоценозы в Волге наиболее распространены. Различия в составе и показателях обилия определяются характером песчаных биотопов. Биоценозы чистых мелкозернистых песков, без ила, состоят из более крупных форм псаммофильных личинок хирономид (*Cryptochironomus demejeri*, *Cr. macropodus*, *Cr. zabolotzki*, *Cr. rolli*) и некоторых других форм: олигохеты – в основном энхитреиды *Propappus volki*, тубифициды *Isochaetides (Tubifex) newaensis*, *I. Michaelseni*. Крупнозернистые пески населены не менее разнообразной фауной, но более мелких организмов.

Численность фауны в этом биоценозе может достигать десятков тысяч и даже превосходить 100 тыс. экз./м², но в основном за счет мейобентических форм, к которым по существу относится *Propappus*, а также ряд нематод (*Enoploides* и др.). Биомасса же вообще очень низка, в большинстве случаев не выше, а часто ниже 1 – 2 г/м² (по данным разных авторов, между 0,15 и 4,5 г/м²). Биомасса в этом биоценозе повышается главным образом при примеси гравия, когда в фауне появляются литофилы-ручейники *Hydropsyche*, моллюски *Dreissena*, или при примеси ила, когда увеличивается количество лимнодрилов и появляются пелофильные олигохеты и хирономиды.

Пески могут быть заиленными в той или иной степени, что существенно сказывается на составе и обилии бентоса в них. Так, слабо заиленные пески (пески с наилком) наиболее обильно населены двустворчатыми моллюсками – сферидами и унионидами, олигохетами и хирономидами.

На глинистых грунтах, встречающихся обычно отдельными пятнами в местах размыва, под крутым берегом при скорости не

менее 1 м/с обитает своеобразный «аргиллофильный» биоценоз, для которого наиболее характерны крупные роющие личинки поденок *Polymitarcis* и *Palingenia*. К ним часто присоединялись литофильные элементы: ручейники *Hydropsyche*, хирономиды *Cricotopus algarum*, *Polypedilum*, местами вивипары и дрейссена и, главным образом в Нижней Волге, каспийские амфиподы *Dikergammarus haemobaphes*, *Corophium curvispinum*. Биомасса фауны в этом биоценозе была не очень велика (по Жадину, 6,4 – 23,3 г/м²), но при наличии моллюсков значительно выше. На глинистых грунтах в нижнем течении Северной Двины помимо личинок хирономид значительную долю в биоценозе составляют моллюски сем. Pisidiidae.

Пелофильный биоценоз появляется при отсутствии течений и сильно развитом илистом покрове. В нем преобладают хирономиды р. *Chironomus* и более мелкие формы *Procladius*, *Cryptochironomus* gr. *defectus* и другие, а также тубифициды (*Oligochaeta*), среди которых более многочисленны *Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. claparedeanus*, *Ilyodrilus hammoniensis*, *Tubifex tubifex* (типичные полисапробы). На плотных серых и песчанистых илах, например, в р. Которосль, из моллюсков к пелофильным формам относятся сферииды *Sphaerium corneum* и некоторые другие, вивипары и униониды, главным образом *Anodonta piscinalis*, *Unio tumidus*, *U. pictorum*. Местами на включениях плотных субстратов, в частности на раковинах унионид, встречались еще сrostки (друзы) дрейссен. Биомасса в таких биоценозах может составлять около 20 – 40 г/м² без крупных моллюсков, несколько сотен граммов на 1 м² с моллюсками. Пелофильный, или мотылево-лимнодрильный, биоценоз развивается в основном в заиляющихся староречьях, заливах и затонах и на углублениях (ямах) русла рек.

В прибрежной полосе реки (рипали) на глубине не более 1,5 – 2 м преимущественно в заливах, затонах или старицах, а также в пойменных водоемах среди зарослей высшей водной растительности развивался фитофильный биоценоз. Этот, богатый видами и биомассой, биоценоз, тесно связанный с водной растительностью, собственно уже не относится к бентосу и рассматривается ниже при описании жизни в прибрежной зоне. Грунт под растениями, как правило, заселяется пелофильным биоценозом с большей или меньшей примесью фитофильных форм.

Бентос рек (рис. 1) преимущественно представлен животными; донные растения обильны только в рипали. Наибольшее значение в бентосе рек имеют лито-, псаммо- и пелореофильные формы.

К литореофилам в наших реках относятся многие водоросли, мох *Fontinalis*, губки и мшанки, ресничные черви, олигохеты и пиявки, личинки симулиид, ручейников, поденок, веснянок, хиромид и других насекомых, моллюски *Dreissena polymorpha*. Псаммореофилы представлены обычно мелкими, реже среднего размера организмами – бактериями, водорослями, простейшими, коловратками, нематодами, олигохетами, личинками хиромид, высшими ракообразными, некоторыми моллюсками. Из пелореофилов наиболее обычны бактерии, диатомовые и зеленые водоросли, простейшие, олигохеты, личинки хиромид, многие двусторчатые и брюхоногие моллюски. В зарослях водных растений образуются фитореофильные группировки, биомасса и видовое разнообразие которых отличаются высокими показателями.

Распределение бентоса в реках отличается закономерным изменением его видового состава и биомассы от истока к устью и с продвижением от берегов к стрежню. Характер этих изменений в реках разного типа и их различных участках неодинаков.

По отношению к продольному распределению организмов все население рек условно делится на *ритрон* и *потамон*, что соответствует делению водотоков на зоны ритрали и потамали. Ритрон обычно представлен фито- и зообентосными организмами, занимающими в речных системах донные биогоризонты, а также сообществом рыб, большинство из которых лососевые. Фитобентос в зоне ритрали состоит в основном из водорослевых обрастаний камней (мох *Fontinalis*), а зообентос – преимущественно из организмов эпифауны, среди которых важную роль играют личинки амфибиотических насекомых отрядов поденки (Ephemeroptera), ручейники (Trichoptera), веснянки (Plecoptera) и двукрылые (Diptera). Из последних наибольшего количественного развития могут достигать личинки хиромид (Chironomidae), мошек или симулиид (Simuliidae). В отдельных реках доминируют также амфиподы рода *Gammarus*, некоторые высшие раки и крупные моллюски. Из организмов инфауны к макробентосу в первую очередь относятся олигохеты, ряд видов личинок поденок, мух, хиромид и другие беспозвоночные.

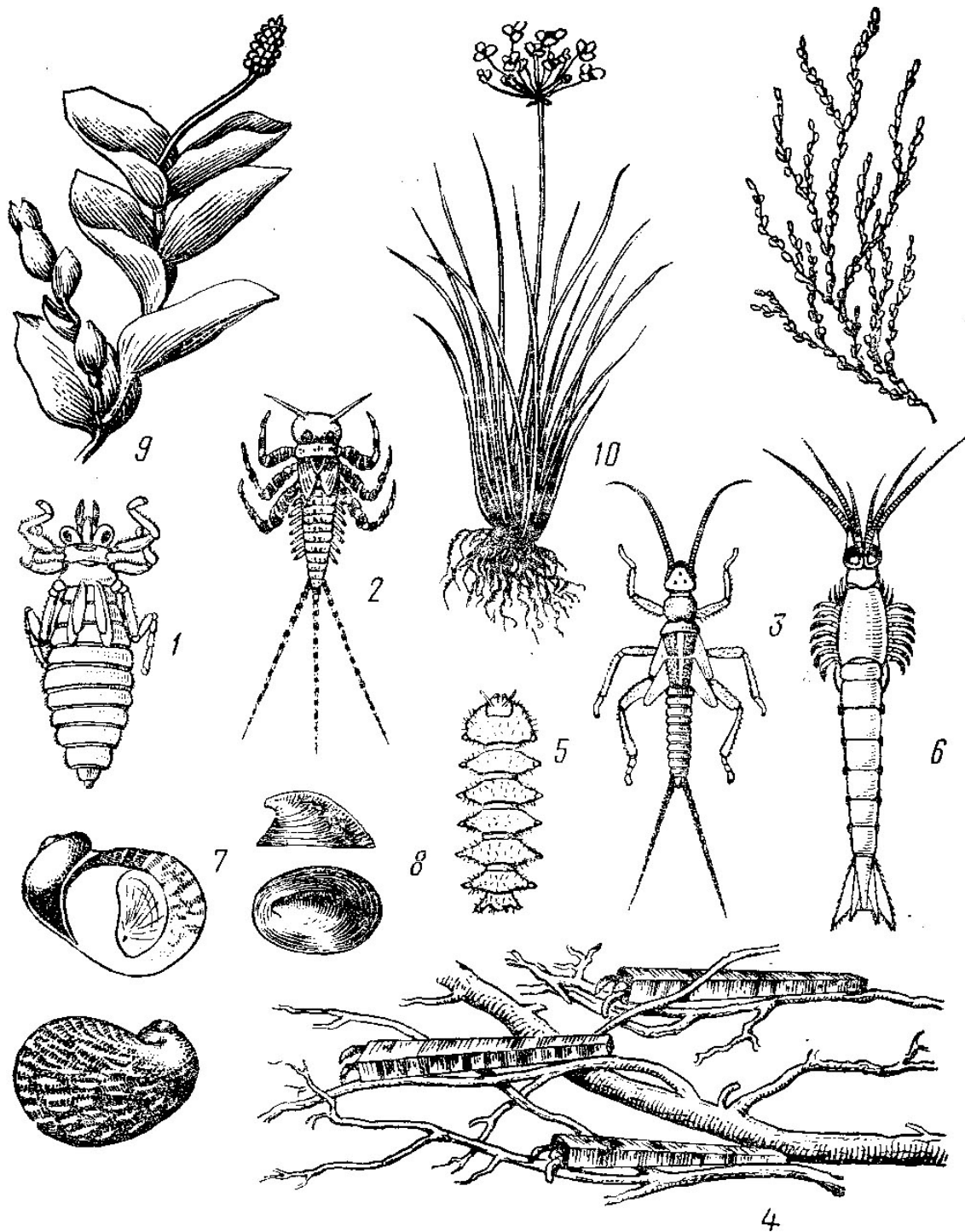


Рис. 1. Животные и растения, обитающие в текущих водах (по Жадину и Герду, 1961): 1 – личинка стрекозы *Gomphus*, 2 – личинка поденки *Heptagenia*, 3 – личинка веснянки *Nemura*, 4 – личинка ручейника *Vgachycentrus*, 5 – личинка двукрылого *Vlepharocerus*, 6 – мизида Ульокого, 7 – речная лунка, 8 – речная чашечка, 9 – рдест пронзеннолистный, 10 – сусак, 11 – мох фонтиналис

Мезобентос ритрали рек представлен организмами с предельными дефинитивными размерами не более 2 мм (эвмезобентосом), из которых обычны мелкие формы личинок насекомых, олигохет, свободно живущих нематод, низших ракообразных (особенно копепод), а также ювенильными особями макробентоса (псевдомезобентосом).

В горных реках, где преобладают литореофильные организмы, бентос поперек русла распределяется довольно равномерно как по видовому составу, так и в количественном отношении.

Среди бентосных животных потамали ведущее значение могут иметь крупные двустворчатые и брюхоногие моллюски. В реках Европейской части СНГ из двустворчатых моллюсков преобладают перловицы рода *Unio* и беззубки рода *Anodonta*; из брюхоногих – живородки рода *Viviparus*. На отдельных участках высокой численности достигает моллюск-обрастатель *Dreissena polymorpha*. Из других бентосных животных потамаль населяют те же группы беспозвоночных, что и ритраль. Это олигохеты, личинки поденок, ручейников, веснянок, хирономид. Однако по видовому составу фауна беспозвоночных равнинных рек значительно отличается от таковой горных и предгорных водотоков. Помимо перечисленных групп заметного развития в потамали могут достигать личинки стрекоз (Odonata) и некоторые мелкие двустворчатые моллюски семейства Pisidiidae.

Заиление плотных каменистых, глинистых, а также песчаных грунтов приводило к образованию пелофильных биоценозов. По мнению В.И. Жадина (1940), можно различать среди них пелореофильный биоценоз на русле реки и собственно пелофильный, развивающийся в затонах, староречьях и пойменных водоемах.

В равнинном течении по направлению к середине русла (медиали) биомасса организмов бентоса обычно падает, но их численность часто возрастает. Это объясняется тем, что в прибрежье (рипали) грунты богаче органическим веществом, течение медленнее, и здесь могут существовать сравнительно крупные организмы, поскольку им не грозит снос и пищи достаточно. Ближе к стрежню реки удерживаться на течении могут только мелкие формы, прикрепляющиеся к песчинкам, и немногие крупные формы, зарывающиеся в песок. В низовьях равнинных рек в связи с однообразием встречающихся здесь грунтов распределение бен-

тоса поперек русла снова становится более равномерным как в видовом, так и в количественном отношении.

Пелореофильный (или псаммопелофильный) **биоценоз** развивается вообще на илисто-песчаном грунте, точнее при небольшом слое ила на песке. Он появляется уже при незначительном заилении песка, начинающемся во многих местах русла в межень. В маловодные годы с низким половодьем падение скоростей и заиление начинались уже в конце июня – начале июля, ему сопутствовало вселение пелофильных элементов (тубифицид и хирономид-мотылей). Лучше выражен этот биоценоз в глубоких плесах и ямах русла, за косами у берегов и в русле промываемых воложек (рукавов). Руководящая форма – невский лимнодрил (*Tubifex newaensis*). Ему сопутствуют другие тубифициды (*Isochaetides michaelsoni*, *Limnodrilus hoffmeisteri* и др.) и мотыли-личинки разных форм р. *Chironomus*. Вместе с ними здесь всегда присутствуют в большом количестве пелофильные личинки *Procladius* и других хирономид (*Polypedilum*, *Cryptochironomus* gr. *defectus* и др.), из моллюсков сферииды, местами вивипары, дрейссена и *Unionidae*. Численность в общем увеличивается с заилением. Биомасса составляет в среднем при применении обычных дночерпателей около 7 г/м², а при использовании трубчатых дночерпателей, захватывающих более глубокие слои грунта, по мнению В.И. Жадина (1948), сильно возрастает (до нескольких десятков грамм). Вместе с крупными моллюсками биомасса может составлять сотни граммов на 1 м².

Бентос рек резко обедняется в паводковое время, когда при высокой скорости течения воды из грунта вымываются и сносятся вниз по течению высшие раки, олигохеты, ручейники, поденки, личинки двукрылых и многие другие организмы. В наибольшей степени обедняется после паводка население заиленных грунтов, да и сами эти грунты смываются почти нацело. После прохождения паводка по мере падения скорости течения, стабилизации грунтов и их заиления бентос постепенно обогащается.

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

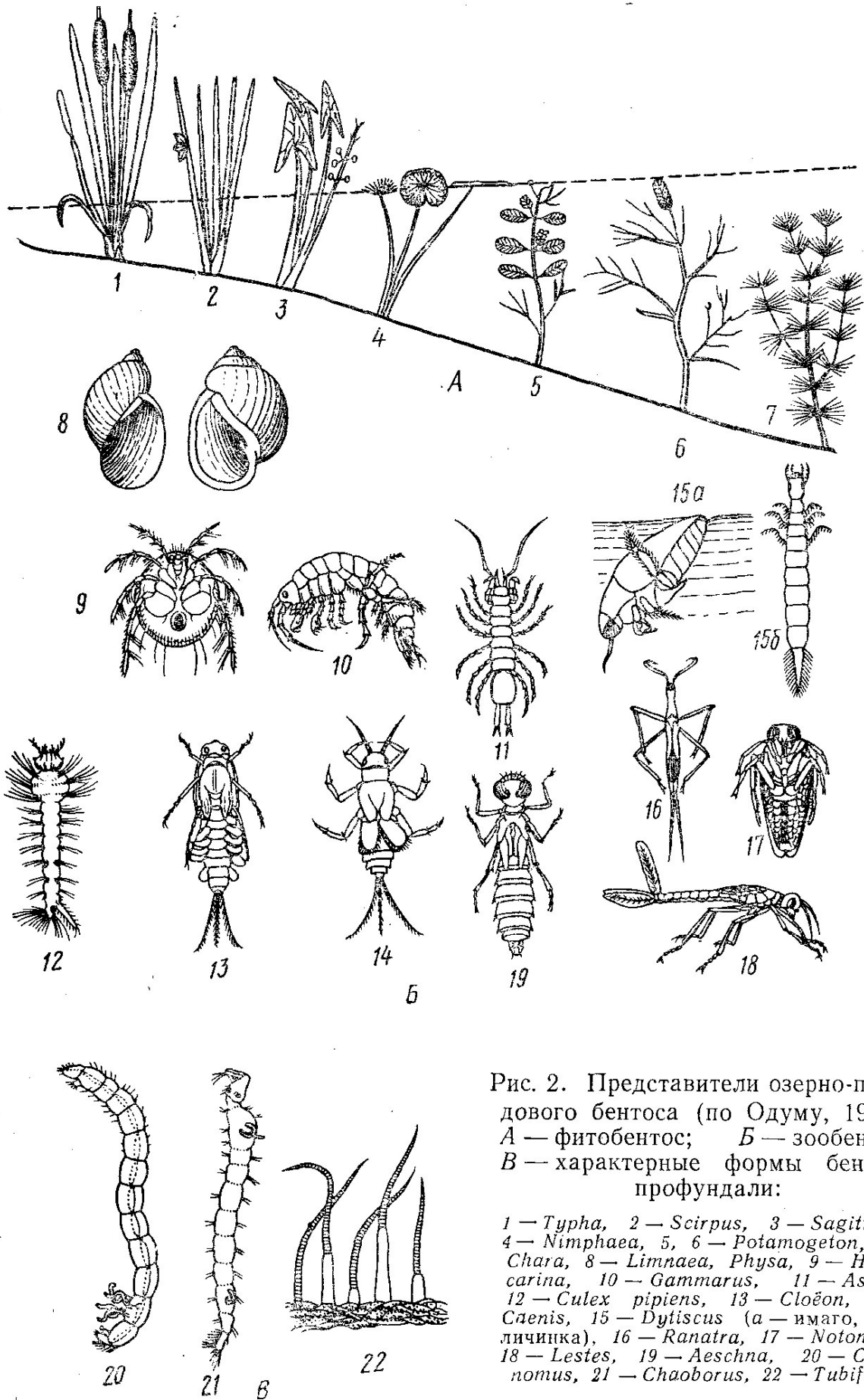


Рис. 2. Представители озерно-прудового бентоса (по Одуму, 1975).
 А — фитобентос; Б — зообентос;
 В — характерные формы бентоса профундали:

- 1 — *Typha*, 2 — *Scirpus*, 3 — *Sagittaria*,
 4 — *Nymphaea*, 5, 6 — *Potamogeton*, 7 —
Chara, 8 — *Limnaea*, *Physa*, 9 — *Hydracarina*,
 10 — *Gammarus*, 11 — *Asellus*,
 12 — *Culex pipiens*, 13 — *Cloëon*, 14 —
Caenis, 15 — *Dytiscus* (а — имаго, б —
 личинка), 16 — *Ranatra*, 17 — *Notonecta*,
 18 — *Lestes*, 19 — *Aeschna*, 20 — *Chironomus*,
 21 — *Chaoborus*, 22 — *Tubifex*

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

Бактериобентос наиболее обилен на заиленных грунтах, в 1 г которых может быть несколько миллиардов бактерий, меньше их на песчанистых и каменистых грунтах. Из грибов в бентосе наиболее часты *Nematosporangium*, *Apodia*, *Fusarium*; особенно много их в загрязненных участках озер. Численность актиномицетов, в частности *Micromonospora*, *Streptomyces* и *Nocardia*, достигает на илах 0,1 – 0,2 млн/мл грунта и коррелирует со степенью трофности озер (Johnston, Cross, 1976).

Зообентос озер, подобно фитобентосу, наиболее богат в литорали и наименее – в профундали (см. рис. 2). В озерах на камнях прибойного побережья, покрытых водорослями, встречаются многие виды личинок насекомых, в частности хирономид *Cricotopus*, *Psectrocladius* и *Trichocladius*, ручейников *Apatelia*, *Apatania* и *Leptocerus*, поденок *Heptagenia* и веснянок *Perlodes*, а также моллюски *Radix ovata*, многие веслоногие рачки, водяные клещи, губки *Spongilla*, гидры *Pelmatohydra*, пиявки *Glossosiphonia* и *Piscicola*. Прибойная песчаная литораль заселена менее обильно и более однообразно, поскольку условия жизни здесь малоблагоприятны из-за отсутствия растений и подвижности грунта. Для этого био-

топа наиболее характерны олигохеты *Propappus volki*, личинки комаров *Bezzia* и *Culicoides*, круглые черви. В местах с более слабым прибоем к перечисленным животным добавляются личинки комара *Stictochironomus*, стрекозы *Onychogomphus*, ручейников *Molanna* и *Anabolina*, а также моллюски *Anodonta*.

Там, где прибой нет или почти нет, грунт стабилизируется, происходит его заиление, и зообентос становится гораздо обильнее. В большом количестве здесь встречаются олигохеты *Tubifex* и *Peloscoclex*, личинки комаров *Chironomus*, *Glyptotendipes* и *Cryptochironomus*, поденок *Ephemera*, моллюски *Pisidium*. В сублиторали и профундали озер все большее место в донных осадках занимают илы, и соответственно возрастающему однообразию грунтов качественно обедняется донная фауна. Наиболее обычны здесь личинки комаров *Chironomus*, олигохеты *Tubifex*, *Limnodrilus*, *Ilyodrilus*, *Spirosperma ferox* и *Lumbriculus variegatus*, моллюски *Pisidium*. Обильны в грунте инфузории и другие представители микрозообентоса (веслоногие и ракушковые рачки, нематоды и др.). Биомасса и численность бентоса в сублиторали и профундали сравнительно невелики. На глубине 4 – 5 м, где волнение практически не ощущается, создаются условия накопления ила со значительным содержанием растительного детрита, сносимого сюда из прибрежной зоны. Здесь наиболее разнообразный и обильный зообентос.

Зообентос водохранилищ в отличие от речного характеризуется значительно большей ролью вторичноводных организмов (гетеротопов), представленных главным образом личинками насекомых, в частности хирономид. Преобладают пелофилы, менее требовательные к кислороду, и только в верховьях водохранилищ встречаются настоящие реофильные формы. Соответственно этому с продвижением из верховьев к приплотинному участку видовое разнообразие донного населения снижается вследствие выпадения реофильных форм, однако в связи с возрастающим заилением грунтов биомасса бентоса не только не уменьшается, но даже заметно повышается. Например, в верховье Волгоградского водохранилища биомасса донных животных в 2 – 3 раза ниже, чем в районе Саратова, а здесь она меньше, чем в приплотинном участке. На существовании зообентоса в прибрежной зоне

водохранилищ неблагоприятно сказывается ее периодическое обсыхание и промерзание.

Состав донного населения водохранилищ сильно «зависит от того, каким он был» в исходном водоеме. Как правило, наибольшее значение в бентосе имеют инфузории и другие представители микрозообентоса, личинки комаров *Chironomus*, *Glyptotendipes* и *Cryptochironomus*, олигохеты *Limnodrilus* и *Tubifex*, моллюски *Anodonta*, *Unio* и *Viviparus*. Наиболее обычные представители зообентоса водохранилищ наших южных рек – бокоплав, мизиды и особенно моллюск *Dreissena polymorpha*, поскольку при заселении твердых субстратов он не встречает значительной конкуренции со стороны других лито- и фитореофильных форм, исчезающих после зарегулирования стока рек.

Показатели численности и биомассы зообентоса в прибрежной зоне водохранилища невысокие (численность не превышает 1,5 тыс. экз./м², биомасса – 3 г/м²). В целом слабое количественное развитие донной фауны в литорали водохранилища во многом обусловлено рядом обстоятельств, главные из которых – значительные колебания уровня воды в течение года и интенсивная штормовая деятельность в весеннее и осеннее время. В зимний период имеют место чрезмерная сработка уровня, что ведет к полному осушению и промерзанию в это время всей прибрежной зоны водоема. Шторма, господствующие в весеннее время (часто и летом), приводят к смыву поверхностных горизонтов грунта из прибрежной зоны в открытую часть водохранилища. В таких условиях невозможно ожидать большого разнообразия и высоких количественных показателей зообентоса в литоральной зоне. Наиболее высокие величины численности и биомассы донного населения наблюдаются в открытой зоне водоема, и обусловлены они главным образом присутствием здесь таких крупных форм бентоса, как личинки хирономуса, сфериумы и др. Средняя численность зообентоса в водохранилище за вегетационный период по годам колебалась от 0,38 до 1,5 тыс. экз./м², биомасса – от 2,8 до 5,4 г/м². Как по численности, так и по биомассе, преобладают личинки хирономид. Они во многом определяют динамику количественных показателей зообентоса, основные черты которой, как показали исследования, повторяются ежегодно. Как правило, к концу весны (конец мая – начало июня) количественные показа-

тели хирономид бывают высокими, так как среди них преобладают старшие возрастные группы личинок хирономид. К середине июня наблюдается тенденция к общему понижению биомассы. Обычно роение и вылет имаго хирономид происходит в конце июня и начале июля.

Морской зообентос. Морской зообентос представлен, главным образом, фораминиферами, губками, коралловыми полипами, многощетинковыми червями, сипункулидами, моллюсками, ракообразными, мшанками, иглокожими, асцидиями и рыбами. Особенно многочисленны обитатели мелководий; их количество может достигать до десятков килограммов на 1 м^2 поверхности. Состав и обилие морского зообентоса, как и внутренних водоемов, определяют глубина, гидродинамический режим и грунты.

Грунты. Дно океанов и морей имеет сложный рельеф, в котором переходы от возвышений к понижениям обычно выражены значительно резче, чем на суше. Как правило, оно покрыто более или менее толстым слоем осадков, который достигает, например, в Средиземном море 3 км, а в Тихом океане – 8 км.

Грунты океанов подразделяют на *терригенные* и *пелагические*. Первые – различные материалы, приносимые с суши, являющиеся продуктами ее разрушения. Пелагические осадки образуются главным образом из трупов обитателей пелагиали и отчасти за счет тонких неорганических частиц. Терригенные, или материковые, отложения занимают площадь 90 млн км^2 , т. е. около $1/4$ всей поверхности дна океана. Пелагические, или *океанические*, осадки покрывают более $3/4$ всей поверхности океанического дна. Среди них особенно широко распространен *глобигериновый ил*, в основном формирующийся из опускающихся на дно известковых скелетов корненожек *Globigerina*. Иногда к их скелетам в заметных количествах примешиваются створки диатомовых и остатки известковых жгутиковых *Coccolithophoridae*. Глобигериновый ил залегает на глубинах до 5 тыс. м, занимая площадь 130 млн км^2 . По-видимому, с глобигериновым илом связано и происхождение *красной глины* – грунта, имеющего площадь 102 млн км^2 и залегающего на глубинах свыше 5 тыс. м. Заметную роль в образовании океанских грунтов играют диатомовые водоросли и радиолярии. Площадь *диатомового ила* составляет около 26,5 млн км^2 , радиоляриевого – 10,4 млн км^2 . Как правило, глубоководные грунты бедны органическим

веществом, больше его в осадках неглубоких морей, особенно внутренних (до 1 – 2% и более от сухой массы грунта). Пелагические грунты на глубинах до 4 – 5 км содержат CaCO₃, который глубже из-за высокой растворимости извести отсутствует, и глубоководные осадки состоят из кремнезема.

Вы уже знакомы с экологическим строением бентали морей, поэтому сразу приступим к рассмотрению распределения зообентоса в основных экологических зонах бентали. Для всех морей и океанов, особенно имеющих приливно-отливную зону, типичны сходные адаптации к временному обнажению дна и характеру донных отложений. Различия в основном касаются состава морских биоценозов дна для морей разных широт.

Литораль. Наиболее многочисленными по числу видов на литорали и верхней сублиторали дальневосточной части Тихого океана (залив Петра Великого) являются *брюхоногие* и *двустворчатые моллюски*, *многощетинковые черви* и *разноногие раки* (Amphipoda). Вместе с тем здесь встречаются представители большинства других групп беспозвоночных (рис. 3). На каменистой литорали, особенно в ее верхней части резко преобладают *брюхоногие моллюски*: литорины и морские блюдечки. Здесь также многочисленны поселения *усоногих раков* (*Balanus*), прикрепленных к скалам. Среди подвижных ракообразных как на каменистых, так и на песчаных грунтах, массовыми являются амфиподы, образующие иногда скопления до 100 тыс. особей на 1 м² и *равноногие раки* (Isopoda). В нижней части литорали отмечаются также *морские звезды*, *морские ежи*, *полихеты*, *актинии*, более характерные, однако, для следующей зоны. На водорослях живут *амфиподы*, *мелкие гастроподы*, *сидячие черви спирорбис ячеистый*, образующий спирально закрученные трубки, прикрепленные к листьям и слоевищам. На дне ползают небольшие *водорослевые крабы*, *раки-отшельники*, *морские звезды*, встречаются шаровидные морские ежи.

Некоторые участки самой верхней сублиторали лишены густых зарослей растений. Обычно это имеет место на скалах и крупных валунах у открытых прибойных берегов. На камнях прикрепляются *морские желуди*, *актинии*, встречаются многочисленные иглокожие: *морские ежи* и *морские звезды*. Между валунами прикрепляются *друзы крупной мидии Грея*. Здесь встречаются

также дальневосточные трепанги, а в щелях, заполненных песком, актинии. На более глубоких каменистых участках дна селятся песчаные осьминоги. Возле подводных скал отмечаются большие скопления молодежи ценнейшего промыслового вида — камчатского крабоида.

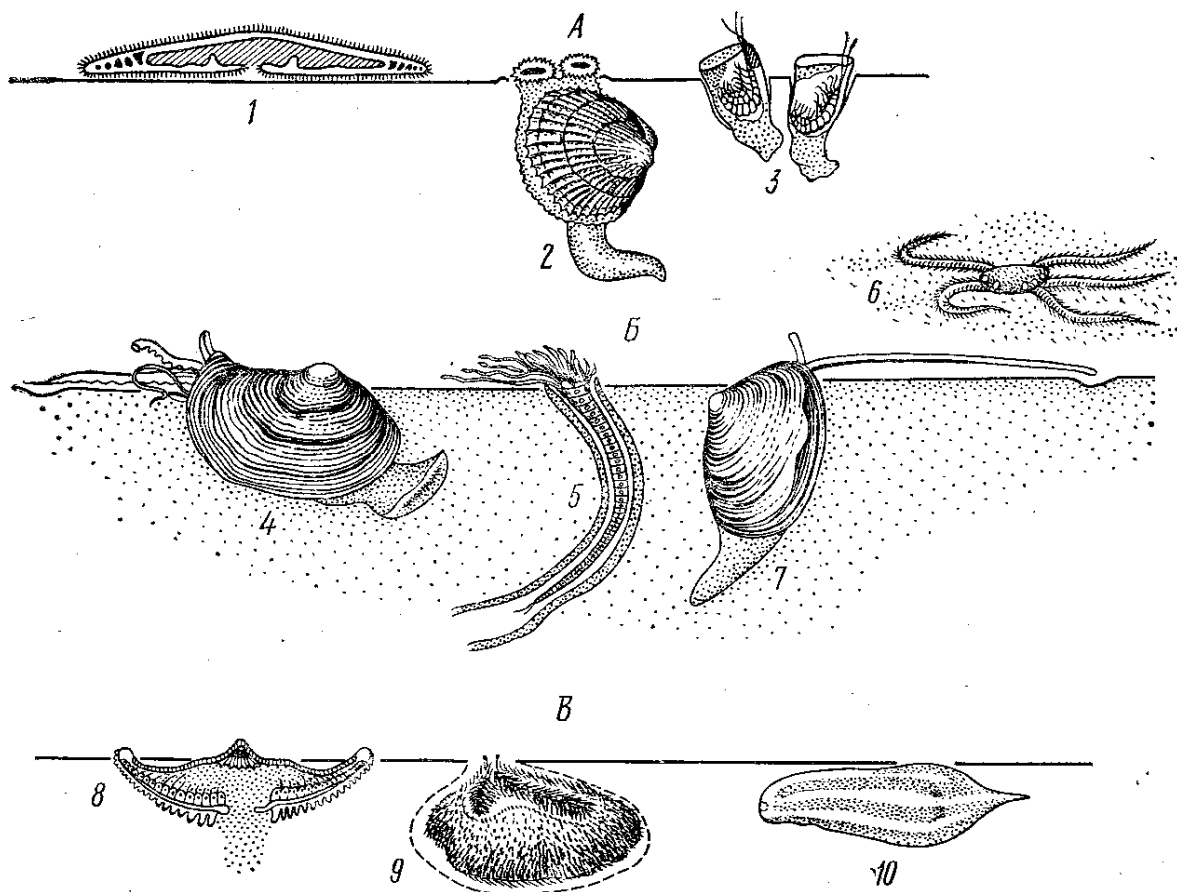


Рис. 3. Обитатели морского дна (по Савилову, 1961):
 А — подвижные формы, питающиеся сестоном; Б — формы, собирающие детрит; В — формы, заглатывающие грунт:
 1 — *Echinarachnius parma*, 2 — *Cardium ciliatum*, 3 — *Ampheliscidae*,
 4 — *Yoldia thracialisformis*, 5 — *Terebellidae*, 6 — *Ophiura*, 7 — *Macoma calcarea*, 8 — *Ctenodiscus crispatus*, 9 — *Brisaster latifrons*,
 10 — *Malpadiidae*

Особый интерес представляют большие агрегации (банки) мидий Грея, образующих наиболее богатые по биомассе и набору сопутствующих видов сообщества. Мидии Грея образуют такие агрегации на глубинах от 4 — 5 до 20 м и глубже — при наличии твердого субстрата. Биомасса самих мидий достигает при этом 40 кг на 1 м². В составе агрегаций встречаются особи, имеющие

возраст до 100 и более лет. Наружный слой состоит из взрослых особей, молодые находятся в биссусных нитях взрослых. На мидиях живут мшанки, губки, строят свои домики сидячие черви, к раковинам мидий прикрепляются водоросли, гидроиды и многие другие животные. Однако суммарная биомасса этих сопутствующих организмов обычно в несколько раз меньше биомассы самих мидий Грея. В настоящее время численность мидии Грея в зал. Петра Великого подорвана промыслом и браконьерством, этот вид должен находиться под повсеместным контролем и охраной, так как промыслового размера (более 10 см) особи этого вида обычно достигают за 15 лет, и без специальных мероприятий по воспроизводству запасы их будут продолжать сокращаться.

На мягких субстратах в открытых частях залива на глубине 15 – 20 м эпифауна (т.е. организмы, связанные с поверхностью дна) довольно бедна. На песчаных и илисто-песчаных грунтах встречаются *приморские гребешки*, выпуклая створка которых погружается в специально образованную ямку так, что при закрытой верхней створке она не выступает над поверхностью дна. Здесь живут также морские звезды – *патирия гребенчатая*, *амурская звезда* и другие, *шаровидные морские ежи*, *дальневосточный трепанг*. Для инфауны (т.е. закапывающихся организмов) характерны многощетинковые черви – полихеты, составляющие до 40% общей биомассы, *двустворчатые моллюски*, *сердцевидный морской еж*.

В самой верхней сублиторали открытых песчаных пляжей встречаются немногочисленные *раки-отшельники*, *амфиподы*, *гастроподы*. Значительно богаче здесь зарывающиеся формы: крупные двустворчатые моллюски *спизула сахалинская*, *мактра полосатая*, *перонидия жилковатая*, *сердцевидка калифорнийская*, *мерценария Стимпсона* и другие. Глубже (3 – 5 м) обычно отмечается морская трава *зостера*, с которой связаны многочисленные виды *амфипод*, *изопод*, *полихет*, *гастропод* и молоди *двустворчатых моллюсков*. В эпифауне появляется *хищный брюхоногий моллюск тектонатика янтостома*, который высверливает отверстия в раковинах двустворчатых моллюсков и затем поедает их. В песчаном грунте обитают также три вида *плоских морских ежей*, самый крупный из которых темно-фиолетовый *скафехинус необыкновенный*.

Беспозвоночные полузакрытых и закрытых бухт, некоторые из которых подвергаются к тому же опреснению, существенно отличаются по составу сообществ. Среди массовых видов здесь обитают *гигантские устрицы*, создающие иногда банки и особые сообщества. Мидия Грея замещается модиолусом длиннощетинистым, также образующим агрегации. Для бухт характерны крупные двустворчатые моллюски *анадара*.

Зообентос (рис. 4) больших глубин в наибольшей степени представлен кораллами, полихетами, брюхоногими и двустворчатыми моллюсками, высшими ракообразными и иглокожими. Меньшую роль в нем играют губки, гидроидные полипы, различные червеобразные, боконервные и лопатоногие моллюски, погонофоры, оболочники и некоторые другие группы.

Сезонная динамика

Сезонную динамику зообентоса, как и зоопланктона, можно рассматривать по биологическим сезонам.

В морском зообентосе сезонные явления наблюдаются в основном на литорали и частично в сублиторали. Видовой состав донных животных почти не меняется, но показатели обилия – численность и биомасса – существенно изменяются весной и летом за счет размножения червей – полихет, немертин и брюхоногих моллюсков. При этом значительная часть взрослых особей отмирает, и биомасса уменьшается, но возрастает численность за счет появившейся молодежи.

В лимнических экосистемах зообентос закономерно изменяется от весны к зиме по составу, структуре и продуктивности. Температура в придонном слое воды более устойчивая по сезонам, особенно в глубинной зоне и более динамична в прибрежной зоне с затуханием с увеличением глубины. Закономерно изменяется и физиология организмов. У гетеротопов наблюдается низкотемпературная диапауза. В связи с этим мы наблюдаем вылеты насекомых от весны к осени. В умеренной зоне, в том числе и нашем регионе, наблюдается массовый вылет хирономид рода *Chironomus*, самых крупных представителей *Chironomidae*. В первой половине мая резко снижается биомасса зообентоса, за счет вылетевших хирономусов.

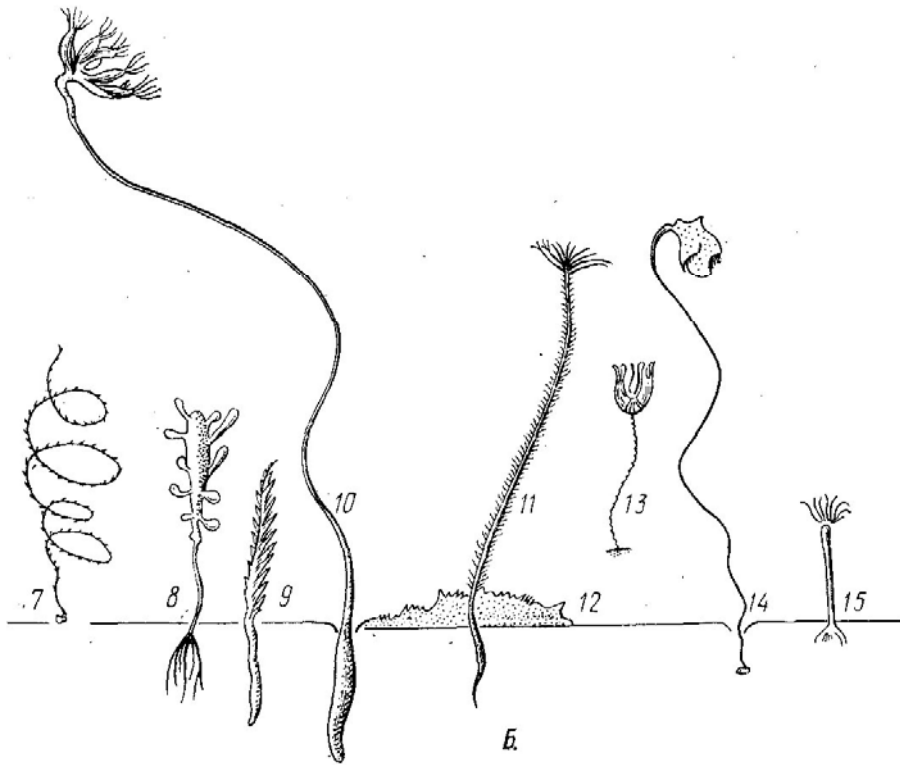
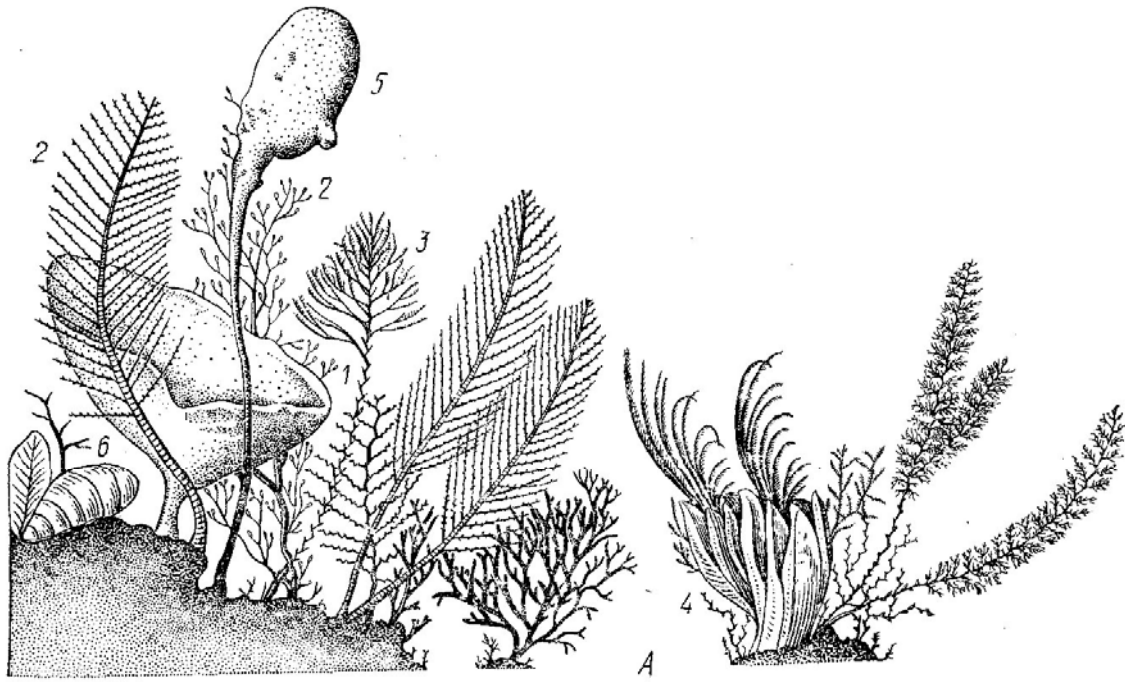


Рис. 4. Обитатели морского дна (по Савилову, 1961). Прикрепленные формы, питающиеся сестоном на жестких (А) и рыхлых (Б) грунтах: 1 – губки, 2 – гидроиды, 3 – мишанки, 4 – *Balanus evermani*, 5 – *Balteria ovifera*, 6 – *Mytilus edulis*, 7 – *Radiceps verrillii*, 8 – *Chondrocladia gigantea*, 9 – *Povanaria*, 10 – *Umbelluta*, 11 – *Potamilla simbiotica*, 12 – *Cryptospongia enigmatica*, 13 – *Crinoidea*, 14 – *Culeolus*, 15 – *Kinetoskias*

В июне – июле происходит половое созревание олигохет-тубифицид родов *Isochaetides*, *Tubifex*, *Limnodrilus*, в конце июля – размножение (откладка коконов). В начале августа наблюдается популяционная перестройка размерно-возрастного состава – соотношение численности и биомассы: старые, отнерестовавшие особи отмирают, биомасса уменьшается, но возрастает численность за счет молодежи.

С моллюсками происходит то же самое: у дрейссены в июне – августе бывает 2 – 3 вымета велигеров, которые после непродолжительной планктонной жизни опускаются на грунт и подводные предметы.

Мезо(мейо)бентос, представленный в основном донными ракообразными *Ostracoda* и *Macrothricidae* с прогревом воды весной дают вспышку численности за счет выхода молодых особей из зимующих, латентных яиц и вскоре приступающих к бесполому размножению (*Macrothricidae*).

Лекция 8

Перифитон. Обрастания

В прошлой лекции мы определились в понимании и разделении понятий бентоса и перифитона (обрастаний). В этой лекции мы будем рассматривать собственно перифитон, или обрастания, как сообщество организмов, поселяющихся на твердом субстрате благодаря своей способности к прикреплению. Эти организмы могут выступать в роли ценозообразователей, и тогда вместе со свободно перемещающимися организмами можно говорить об обросте как биоценозе, например, биоценоз устричной банки по К. Мёбиусу.

Материал данной лекции основан на работах Г.Б. Зевинной (1972) по морским обрастаниям и И.А. Скальской (2002) по пресноводному перифитону.

История развития понятия «перифитон» и «обрастания»

В 1924 г. А.Л. Бенинг ввел термин «перифитон» (кругом обрастать, приращивать). Перифитон, в понятии А.Л. Бенинга, – это организмы, «обрастающие» введенные в воду человеком предметы.

Уточняя это определение, А.Л. Бенинг (1924) добавляет, что экологическим признаком перифитона является жизнь на субстрате в условиях более подвижной, чем на дне, воды, часто вдали от берегов. Термин «перифитон» употреблял и С.Н. Дуплаков (1928), который понимал под этим названием сообщество, обитающее на твердом субстрате **на некотором расстоянии от дна** (см. лекцию 7).

Большинство авторов, имеющих дело с сообществами организмов, поселяющихся на подводных частях кораблей и гидротехнических сооружений, предпочитают термин «обрастание» (Тарасов, 1952, 1954).

Н.И. Тарасов (1952) пишет: «Под термином «обрастание» мы понимаем совокупность бактериального, растительного и животного населения, более или менее прочно прикрепленного к данной искусственной поверхности в воде». В другом случае этот же автор (1954) определяет обрастание как поселение водных организмов так называемых *обрастателей* на природных и искусственных твердых поверхностях, в том числе на камнях, на подводной поверхности судов, портовых и других сооружений, на внутренней поверхности промышленных водопроводных труб, в конденсаторах тепловых электростанций и т.д. Как мы видим, в первой статье Н.И. Тарасов подчеркивает, как и А.Л. Бенинг, что обрастание – это поселение на искусственной поверхности, а во второй – относит к обрастанию также и поселения на природных твердых поверхностях.

Г.Б. Зевина (1972) считает, что нет существенной разницы в обрастаниях между естественными и искусственными предметами: «под **обрастанием** мы понимаем **сообщество водных организмов на твердом субстрате**, состоящее в основном из прикрепленных организмов. Эти сообщества могут отличаться как по составу организмов, так и по биомассе в зависимости от глубины, субстрата, характера движения воды, солености, содержания в воде кислорода, органических веществ и от многих других факторов».

В научных гидробиологических исследованиях наиболее часто употребляется термин «перифитон» (бактерио-, фито- и зооперифитон) (Золотарев, 1984; Скальская, 2002). Организмы перифитона (сидячие простейшие и коловратки) часто или обычно поселяются и на подводных частях стеблей водных растений, и в этих случаях пользуются термином «перифитон».

Н.И. Тарасов (1952, 1954) ввел термин «*обрастатели*», т. е. организмы, входящие в состав обрастания. В составе обрастаний в настоящее время зарегистрировано около 2000 видов животных и растений, но число их, конечно, значительно больше, если учитывать и микроскопические организмы: сидячие простейшие, коловратки и др.

Основными компонентами обрастания являются усонogie раки, двустворчатые моллюски (мидии, дрейссены, устрицы), гидроиды, мшанки, губки, оболочники и сидячие полихеты, а также водоросли. Эти сидячие организмы выступают в роли ценозообразующих видов: на них самих и между ними, особенно в друзах дрейссены и мидий поселяется масса других организмов. Такое сообщество организмов К. Мёбиус в 1877 г. назвал биоценозом.

По сравнению с бентосом масса обрастания может достигать 100 кг/м^2 и более (на обшивке кораблей и в трубах-водоходах), а бентоса – десятки и сотни г/м^2 .

Пресноводный перифитон, заселяющий макрофиты носит сезонный или однолетний характер: при отмирании водных растений практически весь перифитон переходит в бентос, где молодые дрейссены могут найти грунтовый субстрат для прикрепления.

Вред, приносимый обрастателями. С явлением морского обрастания человек столкнулся со времени постройки первых судов и примитивных подводных сооружений. Общеизвестна негативная роль морского обрастания в хозяйственной деятельности человека.

Обрастание приносит большой вред, прежде всего судам. Обросшее судно снижает скорость хода до 50%. Известно, что увеличение шероховатости подводной части судна всего на 25 мкм повышает сопротивление его движению на 2,5%, а сплошное обрастание баланусами с диаметром домика 25 – 30 мм вызывает потери скорости хода до 4 узлов, что составляет 30% от номинала. Кроме того, обрастание увеличивает расход горючего, ускоряет износ машин, ухудшение маневренности судна; повышение расхода топлива в связи с необходимостью поддерживать коммерчески оправданную скорость перевозки грузов; увеличивает и учащает сроки стоянок судов в доках.

Заращение водоводов, подающих морскую воду на предприятия и опреснительные установки и пресную в водопроводную систему и на охлаждение агрегатов ТЭС и АЭС, также причиняет большой

вред, так как снижает ток воды в водоводах, и охлаждающие устройства перестают выполнять свою роль, что иногда приводит к серьезным авариям на электростанциях, заводах и т. п. Очистка водоводов от обрастания стоит дорого. Обрастание гидроакустических приборов (эхолотов, локаторов, устройств связи) вызывает снижение их чувствительности вплоть до выхода прибора из строя.

Обрастание свай эстакад и причалов увеличивает волновую нагрузку на них, потому что возрастает диаметр сваи и поверхность ее становится шероховатой. Увеличение давления волны на обросшую сваю может достигать 40%. Особенно актуальна проблема обрастания опор нефтедобывающих платформ в связи с интенсификацией добычи нефти и газа на континентальном шельфе. Массовое развитие обрастания создает следующие непредвиденные биопомехи эксплуатации платформ:

1. Возникновение дополнительной нагрузки на опоры от постепенно возрастающей массы обрастания. При средней биомассе обрастания 20 кг/м^2 общая биомасса обрастания одной опоры на глубине от поверхности до 50 м составляет не менее 3 т. На платформе со сроком эксплуатации более 2-х лет степень обрастания является очень сильной, и сопротивление опор волновым нагрузкам возрастает не менее чем на 50%.

2. Невозможность обнаружения дефектов элементов конструкции опор, скрытых под сплошным слоем обрастания при проведении операций по контролю за их техническим состоянием с использованием подводно-технических средств.

Влияние обрастания на коррозию металла может быть различным по своему характеру. Обрастание может: 1) механически разрушать антикоррозийные покрытия и тем самым содействовать процессу коррозии (рис. 1); 2) вызывать изменения химических и физических свойств пристеночного слоя воды, усиливающие коррозию; 3) при разреженном поселении организмов обрастания образуется разница потенциалов между местами, занятыми организмами и свободными от них, что ведет к местной коррозии; 4) сплошное обрастание в некоторых случаях может изолировать поверхность металла от воды и защитить его от коррозии.

Балянусы разрушают антикоррозийное покрытие, прорезая его острыми краями своих домиков до металла и открывая тем самым доступ воде к металлу, что способствует коррозии. Под

домиками белянусов часто встречаются коррозионные разрушения. По данным А. Фархадова, В. Негреева и др. (1958), на Каспии под слоем обрастания белянусами глубина местной коррозии достигает 0,5 мм/год, т.е. в 4 – 6 раз больше средней величины общей скорости коррозии в море.

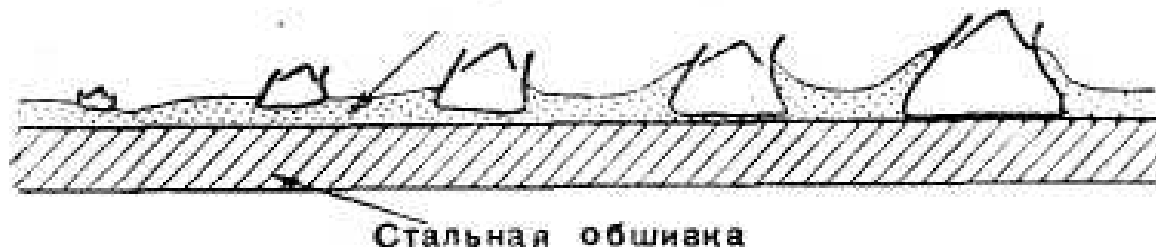


Рис. 1. Постепенное вращание морского желудя в каменноугольный лак

Обрастание ставных неводов и установок марикультуры увеличивает их вес, зачастую делая непригодными для эксплуатации. Кроме того, организмы-обрастатели могут быть пищевыми конкурентами объектов культивирования.

Обрастают минрепы (минные тросы, идущие от якорей к плавающим минам), и под тяжестью обрастаний мины погружаются глубже осадки кораблей.

Роль обрастаний в водной экосистеме. Перифитон-обрастание по видовому составу в значительной мере сходен с бентосом, связан с ним и играет не менее важную роль в функционировании водной экосистемы, во всяком случае в литорали и сублиторали. Практически вся фитомасса бурых (*Fucus*, *Ascophyllum*, *Laminaria*) и красных (*Anfelcia*) водорослей, а в пресных водах – мох *Fontinalis* принадлежит перифитону. В оз. Глубоком величина годовой продукции обрастаний на отдельных растительных группировках составляла более 34% от продукции водных макрофитов. Колебания продукции фитоперифитона в литоральной зоне оз. Севан в летнее-осенний период находились в пределах от 70 до 220% от продукции фитопланктона.

Через личиночные стадии (меропланктон) перифитон связан с планктонными сообществами.

Обрастателями питаются рыбы: дрейссенами питается плотва, густера, лещ, сазан; мидиями – зубатки; подвижными организмами, живущими в обростах, питаются многие рыбы и хищные беспозвоночные.

Двустворчатые моллюски – дрейссены, мидии, митилястеры, а также губки активно фильтруют воду, участвуя в самоочищении и осветлении воды, пропуская через себя литры, десятки литров воды, извлекая из нее органическое вещество как пищу и агглютинируя минеральную взвесь и переводя ее в грунт.

На развитие обрастаний оказывают влияние многие факторы. Одни и те же факторы (температура, скорость движения или обтекания водой субстрата, соленость) могут иметь как положительное, так и отрицательное значение, что может использоваться в борьбе с обрастаниями.

Факторы, определяющие развитие обрастаний-перифитона

Освещенность и цвет субстрата. Достаточная освещенность субстрата способствует развитию фитообрастаний. Вместе с водорослями лучшую освещенность предпочитают мидии и гидроиды. Это используется в марикультуре мидии. Дрейссены наоборот образуют друзы на нижней границе освещенности и за пределами ее.

Цвет поверхности, как показали исследования разных авторов, существенного значения не имеет.

Глубина. Обрастаниям подвержены все субстраты и на всех глубинах, но состав и представительность систематических групп обрастателей существенно различаются. Наиболее разнообразны обрастания в пределах освещенности в пресных и морских водоемах.

Биомасса обрастания с глубиной меняется не только из-за изменения размеров и количества организмов, но и из-за того, что меняется состав обрастателей. Так, у берегов Америки наиболее обильное мидиевое обрастание не идет глубже 30 м. Ниже встречается в основном обрастание гидроидами, которые не дают такой большой биомассы. Состав усконогих раков в обрастаниях с глубиной также резко меняется. Если в зоне заплеска в основном обитают такие роды, как *Chthamalus* и *Tetraclita*, на литорали и в сублиторали виды *Balanus*, а в открытых частях *Lepas*, то на глубинах встречаются некоторые виды родов *Scalpellum*, *Verruca*, *Oxynaspis* и *Megalasma*.

На малых глубинах, где обрастание имеет наибольшее практическое значение, оно меняется в зависимости от освещения и близости дна.

Таким образом, мы видим, что до глубины 12 м в обрастании существует явная зональность – здесь можно выделить три зоны, величина которых варьирует в зависимости от условий: 1) освещенная зона, где обрастания состоят преимущественно из водорослей; 2) зона, где обрастания состоят преимущественно из животных: двустворчатых моллюсков, гидроидов, корофиид, мшанок, балянусов и др.; 3) придонная зона. Основу обрастания в тех местах, где освещение недостаточное, составляют животные, а там, где освещение хорошее, – водоросли. Но некоторые организмы, обычные в первой и во второй зонах, здесь отсутствуют или встречаются в виде сростков, как, например, митилиастеры. Для третьей зоны характерно появление в больших количествах подвижных организмов бентоса.

Следовательно, практически на любых глубинах мы можем встретиться с обрастанием. Но прибрежная зона, наиболее доступная человеку, заселена обрастателями значительно больше. Это в первую очередь связано с наличием твердого субстрата, а также с обилием пищи и освещенностью.

В озерах, водохранилищах и реках глубина, грунты и наличие зарослей определяют состав и обилие перифитона. Наиболее разнообразен перифитон в прибрежной зоне в пределах освещенности. Его могут образовывать организмы практически всех систематических групп животных. В массе могут быть губка-бодяга, гидры, мшанки и личинки насекомых-гетеротопов в домиках. В прибрежной зоне из-за сезонных колебаний глубины не могут формироваться многолетние сообщества перифитона.

Удаленность от берега. На видовой состав и биомассу обрастания оказывает влияние удаленность от берега. Чем дальше от берега, тем они меньше. Еще большее влияние оказывает глубина. Чем меньше глубина, тем обрастания полнее и обильнее. На малых глубинах более обилен и разнообразен бентос, личиночные стадии многих видов которого и дают начало и пополняют обрастания.

По данным С.А. Милейковского (1965), большинство личинок донных беспозвоночных встречается в узкой полосе у берега. В мелководных районах и над банками личинок может быть много, но

над абиссалью, даже близко от берега, личинки встречаются крайне редко. К личинкам, переносимым на большое расстояние, С.А. Милейковский относит циприсовидных личинок усоногих раков, цифонаутесов некоторых мшанок и великонхов двустворчатых моллюсков. Все это группы наиболее важные в обрастании. Личинки усоногих раков балянусов и мшанок встречались в Норвежском море на расстоянии 400 миль от берега, а двустворчатых моллюсков даже до 720, но их мало и они не дают больших обростов. Суда, ходящие длительное время в океане, почти не несут берегового обрастания. Буи, стоящие в океанах, также его не имеют.

Кроме прибрежного имеется также специфическое океаническое обрастание. Оно встречается во всех океанах, кроме Ледовитого. Видовой состав океанического обрастания немногочислен и специфичен. В основном это морские уточки родов *Lepas*, *Conchoderma*, *Alepas* и некоторые другие организмы. Эти животные обитают только в открытых частях океана, где они дрейфуют, прикрепившись к различным плавающим предметам, таким, как куски дерева, пемза, кокосовые орехи и т. д. Обитают они и на некоторых водных животных – черепахах, котиках, китах. Развивается это обрастание необыкновенно быстро, особенно в тропических водах. Это свойство иногда оказывается полезным человеку. Бывали случаи, когда при кораблекрушениях люди питались морскими уточками, быстро покрывавшими днище шлюпок или плотов.

Пресноводный зооперифитон по мере удаления от берега обедняется. Гидродинамика открытой воды также обедняет перифитон. С удалением от берега и увеличением глубин на разных естественных и искусственных субстратах в массе может оседать дрейссена. В ее друзах может поселиться множество олигохет, личинок хирономид и др. организмов.

Соленость и загрязнение воды. Видовой состав обрастаний-перифитона, как и зообентоса, определяется соленостью воды. Различают морской, пресноводный и, можно сказать, эстуарный перифитон. Морские обрастания самые разнообразные и объемные, представленные такими крупными организмами, как двустворчатые моллюски – устрицы и мидии, морскими уточками и балянусами. В пресных водах обрастание обычно сравнительно небольшое, так как сидячих организмов здесь мало, но в некоторых случаях оно бывает значительным. Основные формы обрастания –

дрейссена, кордилофора, некоторые виды мшанок и губок. В солоноватых водах эстуариев и некоторых внутренних морей встречаются свои виды обрастателей, как правило, широко распространенные. Например, в наших южных морях это баянусы *Balanus improvisus* и *B. eburneus*, мшанка *Victorella*. Морские обрастания довольно быстро разрушаются в пресной воде. Это используется в борьбе с обрастаниями морских судов.

Загрязнение, как правило, отрицательно сказывается как на составе обрастания, так и на его биомассе. Обычно в местах с сильным загрязнением остается буквально считанное число видов, иногда всего один – два. Именно таково обрастание в настоящее время в Бакинской бухте, где из всех обрастателей остались только мшанки *Victorella pavida* и *Bowerbankia imbricata* и некоторые водоросли. В Батумской гавани в загрязненных местах обрастание образовано одним только видом – мшанкой мембранипорой. В некоторых случаях (не сильное загрязнение) эти организмы могут образовать обильные обросты.

Температура. Температурный фактор имеет решающее значение в распространении обрастателей в долготном направлении. Многие виды требуют определенных температурных условий для размножения и оседания личинок. Температурная сезонность и широтность развития обрастаний также используется в борьбе с обрастаниями: после длительного плавания судов в южных широтах и заходе в холодные воды высоких широт из их обрастаний выпадают многие теплолюбивые формы, например, морские уточки.

Способность живых организмов существовать в определенных температурных границах используется для защиты от зарастания водоводов. Трубы промываются подогретым обратным током воды. Для уничтожения обрастателей обычно требуется сравнительно небольшое повышение температуры – иногда всего на 10 – 15°C, чаще на 20 – 30°C.

Скорость течения. Скорость течения оказывает большое влияние на обрастание. Особенно важен этот фактор для обрастания днищ судов и водоводов.

Кюль (Kuhl, 1962) различает следующие типы обрастания судов в зависимости от их скорости и длительности стоянок: 1) обрастания судов, долго стоявших в порту. Такие обрастания возникают быстро и дают типичную картину обрастания в этом порту;

2) обрастания судов, ходящих внутри гавани, напоминают обрастание неподвижных предметов в гавани, но заметно редуцировано; 3) обрастания судов каботажного плавания не сильно отличаются от обрастания судов, ходящих в гавани, так как гидрологические условия меняются не сильно; 4) обрастания судов дальнего плавания однородны, потому что только немногие эврибионтные организмы могут выживать при быстрой смене условий; 5) обрастания военных судов сильно варьируют в зависимости от типа корабля, что определяет режим плавания.

Большинство обрастателей смывается во время хода судна, но далеко не все. Опыты с *Balanus balanoides* показали, что уже через 3 часа после оседания личинки он практически не смывается даже током воды в 7 узлов. Поэтому даже на быстро вращающихся винтах судов всегда имеются обрастатели. Прочность прикрепления баянусов, а также, вероятно, и других животных, зависит от степени шероховатости субстрата. С гладкого стекла даже баянусы удаляются довольно легко.

Экспериментальное изучение влияния течения на оседание личинок показало, что личинки выбирают для оседания течение наиболее благоприятное для взрослых особей этого вида (McDougal, 1943). Так, личинки *Tubularia*, *Hydroides* и *Sabellaria* предпочитают быстрое течение, личинки *Reniera*, *Ostrea* и *Phallusia* более медленное, а личинки *Bugula neritina* и *Balanus eburneus* оседали в спокойной воде.

Действие эксплуатационных факторов на обрастание стационарных сооружений и судов. Все экологические факторы в большей или меньшей степени оказывают влияние на обрастание судов, зарастание водоводов, обрастание свай, буев и т. д. Имеются общие закономерности расселения обрастания на днищах судов и на гидротехнических сооружениях. На днище судна обрастание распределяется следующим образом. У ватерлинии и ниже ее тянется кайма водорослей. Обычно она шире в средней части судна и уже у носа и кормы. Ширина каймы зависит от освещения, на которое влияют как прозрачность воды, так и конфигурация судна. Поэтому ширина водорослевого обрастания будет меньше в загрязненных водах, чем в чистых, и у судов с яйцевидным днищем меньше, чем у судов с почти прямыми бортами. Ниже водорослей расположены животные. Как правило, величина животного обрастания увеличи-

вается от носа к корме, иногда изменяется и состав обрастания. Это относится и к водорослям, но в меньшей степени, так как водоросли лучше переносят высокие скорости течения. Рули часто имеют значительное обрастание. Винты покрыты им меньше, но и на них встречаются балянусы и полихеты. Бортовые кили снаружи обычно покрыты водорослями, а изнутри животными.

Для закрытых водоводов характерно только животное обрастание, кроме самых наружных входных частей, которые освещены и поэтому обрастают водорослями.

Интенсивность эксплуатации судна и водовода сильно влияет на обрастание. Судно, много ходящее, имеет другой состав и количество обрастания, чем судно, большую часть времени проводящее на стоянке. Имеет значение также и скорость хода судна. Суда, развивающие высокие скорости хода, обрастают меньше, и обрастание состоит лишь из немногих видов, преимущественно усоногих раков. На мало и медленно ходящих судах бывает мощное обрастание, при длительной эксплуатации оно состоит в основном из двустворчатых моллюсков.

На обрастание в водоводах влияет скорость тока воды, на которую оказывает воздействие диаметр труб. Для обрастания важен также микрорельеф водовода или днища судна, так как любая неровность, слегка выступающий шов, болт, зазубрина создают условия, благоприятные для оседания личинок, а появление первых обрастателей, нарушающих гладкость поверхности, влечет поселение все новых и новых организмов.

Обрастания буев, мин, приборов зависит как от глубины их установки, гидрологических условий, так и от формы и режима их использования.

Для всех объектов в первое время их эксплуатации на обрастание влияет материал, из которого они сделаны, однако с течением времени этот фактор имеет все меньшее и меньшее значение.

Можно сделать следующие выводы:

1. Воздействие прибоа и волнения сильно сказывается на некоторых организмах обрастания.

2. Влияние характера поверхности субстрата на обрастания особенно явно заметно в условиях волнения, тогда как на глубине роль этого фактора значительно уменьшается.

3. Организмы, прикрепляющиеся не особенно прочно (митилястеры, корофииды), страдают от сильного волнения и предпочитают шероховатый субстрат, тогда как крепко прикрепляющиеся (гидроиды, мшанки, водоросли) легко переносят волнение и хорошо себя чувствуют на гладких поверхностях.

4. На оседание обрастателей редко оказывает влияние только один какой-нибудь фактор. Гораздо чаще воздействуют несколько факторов, из которых при одних условиях существенно влияют одни, а при изменении условий – другие.

5. Хотя все перечисленные выше факторы среды – глубина, температура, соленость, течение и т. д. – сильно влияют на организмы обрастания, но в тех пределах, в которых они встречаются в природе, они крайне редко бывают способны полностью уничтожить любое обрастание. Редким примером полного отсутствия обрастания служит Кара-Богаз-Гол, где соленость около 300‰, т.е. почти в 8 раз выше нормальной океанической. В обычных же природных условиях всегда имеется обрастание. Поэтому тщетны были все попытки борьбы с обрастаниями такими способами, как создание гладкой поверхности, окрашивание ее в различные цвета или помещение ее в вертикальное положение. Эти меры могли в лучшем случае вызвать лишь некоторое уменьшение обрастания или замену одних видов обрастателей другими.

6. Знание влияния различных факторов среды на организмы обрастания необходимо, так как, владея ими, мы легко можем предсказать, какие животные или водоросли встретятся в том или ином районе и какую биомассу они дадут, а в зависимости от этого – предписать необходимые меры защиты. Кроме того, это дает нам возможность уничтожить обрастание искусственно, создавая экстремальные условия, например повышая температуру до нужных пределов.

Несмотря на то что факторы, влияющие на обрастание искусственных сооружений, те же, что влияют и на обрастание природных объектов, но специфичность первых заключается в определенном режиме работы, а также в их форме и материале.

Развитие и условия существования биоценозов обрастания

Развитие биоценозов начинается обычно с оседания личинок обрастателей. Как выяснилось за последнее десятилетие, огромное значение в оседании сидячих форм, таких как усоногие раки, серпулиды, асцидны, устрицы, играет стайность их личинок в период оседания.

Развитие биоценозов обрастания происходит довольно однотипно, по крайней мере в умеренных водах.

I фаза развития – бактериальная. Она длится обычно недолго, иногда только несколько часов, но в арктических и, вероятно, в антарктических водах может растягиваться на несколько месяцев. Бактериальная фаза характеризуется преобладанием бактерий и низших водорослей; хотя в это же время могут встречаться и личинки крупных обрастателей, но они не играют руководящей роли. Эта фаза весьма существенна для дальнейшего развития обрастания, хотя иногда она частично или полностью выпадает. Это наблюдается, например, в Белом и Баренцевом морях в те немногие дни, когда происходит массовое оседание личинок *Balanus balanoides*. Тогда прибрежные камни буквально за один прилив могут одеться покровом из баянусов.

II фаза – развитие крупных быстро растущих животных, таких как баянусы, мшанки, гидроиды (рис. 3). Двустворчатые моллюски в этой фазе не имеют большого значения. Длится она от нескольких месяцев до двух – трех лет. В теплых морях и в теплые сезоны она проходит быстро, в холодных морях и холодные сезоны – медленно. На искусственных сооружениях, находящихся в воде сравнительно недолго – днищах судов, буях – встречается обычно эта фаза.

III фаза – преобладание двустворчатых моллюсков. Остальные макрообрастатели встречаются в это время в сравнительно небольшом количестве. Это фаза устойчивого сообщества – климакс.

Защита от обрастаний

Существует много способов защиты от обрастания для судов и морских водоводов, начиная от самых примитивных, вроде промывания пресной или горячей водой, и кончая сложными дорогими химическими или физическими. Борьба с обрастаниями обходится дорого, защита не всегда бывает надежной. Поэтому и сейчас многие лаборатории разрабатывают и испытывают все новые и новые средства борьбы.

В таких лабораториях химики и физики работают в тесном содружестве с биологами. Невозможно перечислить все испытания, которые проводятся в этих лабораториях, можно указать лишь общие принципы работы.

Защита судов и стационарных сооружений от обрастания

Защита судов от обрастания имеет многовековую историю. Еще 3000 лет назад финикияне обшивали днища судов медью. Однако с появлением стальных судов медная обшивка перестала быть годной, так как при контакте меди со сталью последняя сильно корродирует. Поэтому стали использовать противообрастающие краски. Наиболее древними средствами против обрастания были смола, воск и асфальт. В 412 г. до н. э. применяли мышьяк и серу, смешанные с маслом. В настоящее время употребляют в основном ядовитые краски, содержащие соединения меди, ртути, цинка, олова и мышьяка. В последние годы применяют также органические препараты, например, производные бензойной, дихлор- или трихлоруксусной кислоты.

Смесь некоторых ядов, например меди и ртути, действует сильнее, чем должно было бы быть, если просто сложить два воздействия. Объясняется это тем, что ртуть нарушает функции выделительной системы, и медь не выводится из организма. Медь, связывающая дыхательные пигменты, накапливается и тем самым оказывает более сильное действие.

Испытания, проведенные на Черном море М.А. Долгопольской и Е.С. Гуревичем (1960), показали, что наиболее эффективными являются следующие сочетания ядов:

1) закись меди, окись ртути, окись цинка и мышьяксодержащие яды;

2) закись меди, окись ртути, окись цинка и п-нитрофенол;

3) закись меди, окись цинка и мышьяксодержащие яды.

Опыты, проведенные в Индии, также показали, что комбинация меди и мышьяка дает более продолжительный эффект, чем окислы меди.

Иногда даже очень сильные яды, такие как, например, цианистый калий, оказываются непригодными в противообрастающих красках, так как ионы его отталкиваются от твердой поверхности и быстро рассеиваются в воде. Таким образом, поверхность оказывается безвредной для личинок обрастателей (Гуревич, 1967).

Некоторые радиоактивные краски, не предотвращающие полностью обрастание, оказывают сильное влияние на форму обрастателей. Баянусы, выросшие на таких красках, принимали плоскую форму.

Не все организмы одинаково относятся к ядам. Наиболее устойчивы к меди и ртути гидроид *Tubularia*, некоторые диатомовые водоросли и мшанка *Watersipora cuculata*, за ними идут усонogie раки, из которых наиболее устойчивыми являются *Balanus amphitrite niveus*, а затем *B. improvisus* и *B. eburneus*.

Фенолы, нитропроизводные и ароматические кислоты ядовиты для бактерий, но не для макрообрастателей. Отношение к ядовитым веществам меняется в течение жизненного цикла. Наименьшая устойчивость к ядам у личинок *Balanus improvisus* и *B. eburneus* наблюдается на ранних стадиях развития.

Действие меди на баянусов особенно сильно сказывается в период метаморфоза личинок и на молодых особях. Для большинства диатомовых водорослей медь является сильным ядом, однако имеются исключения, так, *Achnanthes longipes*, имеющий слизистую ножку, которая частично изолирует остальную часть клетки от яда.

За границей во многих странах довольно широко применяется ультразвуковая защита.

Температурный барьер можно использовать и в каналах, где иногда суда выдерживаются около месяца в пресной воде, чтобы не занести в свободное от них море некоторых древоточцев и обрастателей. Конечно, введение судна в резервуар, наполненный

горячей водой, обойдется дорого, но все же дешевле, чем стоянка в течение 30, а иногда и более дней в канале.

Защита водоводов от обрастания

Для защиты морских водоводов применяют регулярную промывку их горячей водой, хлорирование, бромирование, пропускание раствора медного купороса, пентахлорфенолята натрия.

Наиболее часто употребляются для борьбы с зарастанием хлорирование, а также обработка воды медным купоросом.

Хлорирование дает хорошие результаты. Так, Н.И. Тарасов (1949) пишет: «Применение хлора в теплый сезон всего на несколько рублей в сутки избавляет станцию мощностью в 20 – 25 тыс. киловатт от обрастания ее водоподающих трубопроводов». В обычных условиях достаточно 6 – 10 мг/л хлора, что дает 2,0 – 5,0 мг/л активного хлора. Положительные результаты были получены при хлорировании на электростанции «Десна» в Советской Гавани.

Дозировка хлора и режим хлорирования зависят от химического состава воды, который меняется в разные сезоны, а еще больше от состава обрастания. Бактерии и грибы требуют коротких сроков подачи яда (15 – 25 мин) и недлительные интервалы между ними (1 – 2 час) (Разумов, 1969). Больших сроков и больших интервалов требуют мшанки, гидроида и другие организмы, которые могут частично изолироваться от среды, и еще большие сроки хлорирования нужны таким животным, как усоногие раки и двустворчатые моллюски, которые могут изолироваться на несколько суток.

При продолжительном хлорировании морской воды достаточна остаточная концентрация хлора 0,25 мг/л. Но даже такие концентрации хлора вызывают значительную коррозию стальных труб (Turner, Reynold and Redfield, 1948).

Так как хлор неудобен тем, что при его употреблении резко увеличивается коррозия трубопроводов, лучше пользоваться пентахлорфенатом натрия в концентрации 1 мг/л, который также предотвращает зарастание, но не усиливает коррозию. Для предотвращения обрастания в трубопроводах с помощью пентахлорфенола требуется концентрация 0,63 мг/л.

Относительно медного купороса Г.Е. Крушель (1950, 1955) сообщает, что достаточно обрабатывать трубы раствором, эквивалентным концентрации Cu в 6 мг/л в течение 1 часа с интервалом

в двое суток; если трубы уже частично обросли, то дозу следует увеличить до 10 – 15 мг/л.

Положительные результаты при борьбе с дрейссеной в системе охлаждения Волжской ГЭС дало применение ионов меди (Дудников, 1965). При концентрации ионов меди 2 мг/л дрейссена гибла в течение двух суток, а при 4 – 5 мг/л в течение суток. Для производственных целей применялась система медных электродов с силой тока 20 а и напряжением 12 в. В.Ф. Дудников считает, что такая установка может включаться 3 – 4 раза в период роста моллюсков на несколько дней, если водовод работает. Если же его можно остановить, то установку можно включить всего на 2 – 3 часа.

Химический способ предотвращения зарастания водоводов дает очень неприятный побочный эффект – отравление фауны всего прилежащего района. Кроме того, накопление некоторых ядов, таких как ртуть, в осадках и в съедобных животных – рыбах, моллюсках, раках – опасно для человека. Некоторые реки и озера в США отравлены сейчас настолько, что в них запрещено ловить рыбу и купаться, не говоря уже о питье воды из этих водоемов. Скопление отравляющих веществ в закрытых бухтах морей также может привести к болезни или даже гибели людей, купающихся там или поевших рыбу, выловленную в таких загрязненных местах. Поэтому использование большинства сильнодействующих отравляющих веществ должно быть запрещено, даже если они вполне оправдывают себя как способ борьбы с обрастанием. Применение всех новых ядов для этой цели возможно только после всесторонней длительной проверки.

Мы привыкли считать обрастание злейшим врагом. Однако, как всякое природное явление, оно имеет и положительные для нас свойства. К настоящему моменту обрастание в биологическом аспекте – это естественный процесс, составляющий неотъемлемую часть жизни гидросферы. Самостоятельных видов, живущих исключительно на антропогенных субстратах, не существует – это те же виды из бентоса твердых грунтов, приспособившихся к специфическим условиям жизни на искусственном субстрате. Биоповреждения, прямо или косвенно связанные с окружающей средой, имеют в ней свои аналоги – экологические прототипы. Так, обрастание судна имеет природные экологические прототипы: обросшие

теми же видами водорослей и животных предметы естественного происхождения – упавшие в воду деревья, скатившиеся с берега валуны и т.п. В результате таких стихийных процессов, как воздействие волн, тектонические перемещения и извержения вулканов на побережьях, в морскую среду поступает огромное количество твердого обломочного материала, на котором в зависимости от времени пребывания в морской среде формируются те или иные сообщества эпибентоса. Своеобразные природные аналоги обрастания представляют собой эпибионтные поселения организмов на живом субстрате – талломах водорослей, карапаксах крабов, створках моллюсков. Реакция потенциальных обрастателей на попавший в водную среду предмет искусственного происхождения обычно такая же, как и на экологически им хорошо знакомый.

Любое нарушение сложившегося равновесия экосистем обрастания, так же, как и бентоса, может вызвать непредвиденные, в том числе и крайне нежелательные сдвиги этого равновесия. Так, в составе обрастания обитает множество двустворчатых моллюсков: в дальневосточных морях – мидии, устрицы, в тропиках – жемчужницы. Они являются перспективными объектами марикультуры, а из обрастания постоянно воспроизводится огромное количество личинок этих видов. Кроме того, двустворчатые моллюски активно фильтруют загрязненную воду портов, пропуская через себя сотни тонн воды за сутки. Обросшие сваи гидротехнических сооружений представляют собой «искусственный риф», привлекающий скопления рыб ценных пород. Большинство обрастателей являются высокочувствительными индикаторами состояния водных экосистем на наличие в воде тяжелых металлов. Это дает возможность оперативно проводить оценку степени загрязнения и относительно легко интерпретировать полученные результаты.

В сложившейся ситуации существует один разумный выход: не бороться с обрастанием, а защищаться от него, и, как это не покажется парадоксальным, иногда и защищать его от человека. Единственный способ реализации такой защиты – использование биологически активных веществ (репеллентов), которые не убивают, а лишь отпугивают личинок обрастателей. Репелленты действуют не на весь организм, а только на органы чувств, что исключает гибель подплывающих к объекту животных, которые

могут и не быть обрастателями. Кроме большой практической значимости, изучение обрастания вызывает и чисто академический интерес. Сообщества обрастания представляют собой упрощенную модель бентосных сообществ, поскольку они содержат на порядок (а иногда на 2 порядка) меньшее число видов. На основании анализа сравнительно просто организованных сообществ обрастания можно лучше понять многие процессы, происходящие в морских экосистемах, и решить ряд частных и общих вопросов синэкологии, не проводя при этом специальных экспериментов. Действующие суда представляют собой гигантские экспериментальные «пластины», на которых ежегодно независимо от воли человека осуществляется колоссального масштаба опыт над бентосными организмами. Исследователю остается только собрать и должным образом обработать богатейший материал, выбирая при этом судно определенного режима, района и срока эксплуатации. Несомненно, изучение формирования обрастания непосредственно на корпусе судна более достоверно и имеет большую практическую значимость, чем подобная работа с экспериментальными пластинами в стационарных условиях.

Лекция 9

Питание и пищевые взаимоотношения водных организмов.

Классификация водных организмов в зависимости от характера питания

Питание гидробионтов

Эта лекция составлена в основном по учебникам «Гидробиология» (Березина, 1984) и «Общая гидробиология» (Константинов, 1986).

Питание гидробионтов может быть *автотрофным*, *гетеротрофным* и *миксотрофным*. К автотрофному типу питания относятся растения, содержащие хлорофилл, называемые также продуцентами (производители). Для образования органических

веществ своего тела они используют солнечную энергию и минеральные соединения. Эффективность использования солнечной энергии зависит от многих факторов, например от вида и возраста растения, условий минерального питания, освещенности, температуры и др. Так, при одних и тех же условиях фотосинтез у диатомовых протекает в 2,3 раза энергичнее, чем у синезеленых. В водной среде автотрофные процессы осуществляются главным образом в результате деятельности фитопланктона. Значение донных растений существенно только в некоторых континентальных мелководных водоемах. Около половины всего органического вещества, продуцируемого ежегодно на земном шаре, создается фитопланктоном, прежде всего диатомовыми водорослями.

Гетеротрофные организмы, или консументы (потребители), питаются живыми организмами, их остатками, продуктами распада и жизнедеятельности растений и животных. К гетеротрофам относятся все животные, а из растительных организмов многие бактерии, некоторые жгутиковые, грибы. Среди гетеротрофных растений выделяют *сапротрофов* и *паразитов*. Первые – подавляющее большинство водных бактерий. В процессах питания они в огромных масштабах осуществляют минерализацию разнообразных органических соединений и тем самым способствуют накоплению в водоемах биогенных элементов.

У ряда зеленых, синезеленых, диатомовых водорослей имеет место миксотрофное питание. Некоторые же из них способны на время полностью переключаться с автотрофного на гетеротрофное питание (эвглена). Миксотрофное питание свойственно и некоторым высшим водным растениям (росянка).

В зависимости от распределения растительности толщу водоемов делят на две области: трофогенную, или продуцирующую, и трофолитическую, или потребляющую. В морских бассейнах нижняя граница первой области проходит в среднем на глубине около 200 м, т.е. там, где располагается постоянный слой скачка плотности и имеется свет для фотосинтеза. Объем продуцирующего слоя в морях составляет менее 2 – 3% всей их массы. В трофолитической зоне происходит потребление живого и мертвого органического вещества, образованного в трофогенном слое, а также минерализация органического вещества и продуктов жизнедеятельности организмов.

Пища гидробионтов

Растительная. Может быть живая, мертвая (оформленная и разложившаяся) и продукты жизнедеятельности растений. Очень велика кормовая роль фитопланктона. Особенно большой ценностью отличаются диатомовые и зеленые водоросли. Диатомовые содержат до 16% жира от массы сухого вещества против 1 – 10% у других водорослей, в состав их белков входят все незаменимые аминокислоты. Микроскопические водоросли чрезвычайно репродуктивны и поэтому быстро восстанавливают свою численность, несмотря на то что ежедневно фитофаги выедают до 50 – 60% всей их массы. Годовой урожай фитопланктона в Мировом океане более чем в 10 раз превосходит таковой зоопланктона и почти в 200 раз урожай бентоса.

Донная растительность сравнительно с фитопланктоном имеет меньшее значение. В материковых водоемах она используется рядом насекомых и их личинок, брюхоногими моллюсками, некоторыми рыбами. В морях потребителями крупных растений являются немногие литоральные животные (гаммариды, рыбы).

Бактерии. Распределяются бактерии в водоемах очень неравномерно. Наибольшая их концентрация возникает в тех зонах, где происходит накопление органических веществ (слой скачка температуры и плотности) и в поверхностном слое донных отложений. Здесь скопления бактерий нередко образуют пленку толщиной в несколько миллиметров. В грунтах масса бактерий колеблется от 10 до 100 г/м². Основным источником энергии для бактерий служат растворенные органические вещества, а также минеральный фосфор. Бактерии – важный компонент пищи практически всех водных беспозвоночных. У простейших, губок, коралловых полипов, кладоцер и др. бактериопланктон при концентрации его 0,2 – 1 г/м³ полностью удовлетворяет пищевые потребности. Для многих из них бактерии служат более важным источником питания, чем фитопланктон. Копеподы, эвфаузииды, двустворчатые моллюски используют агрегаты бактерий, которые составляют 30 – 50% их рациона.

Максимумы численности и массы бактерий приходятся на периоды распада и отмирания массы фитопланктона, которая накапливается в водоемах за время его «цветения». Затем следуют мак-

симумы численности простейших и зоопланктона (рис. 1). Бактерии представляют собой наиболее существенный источник питания донных илоядных животных.

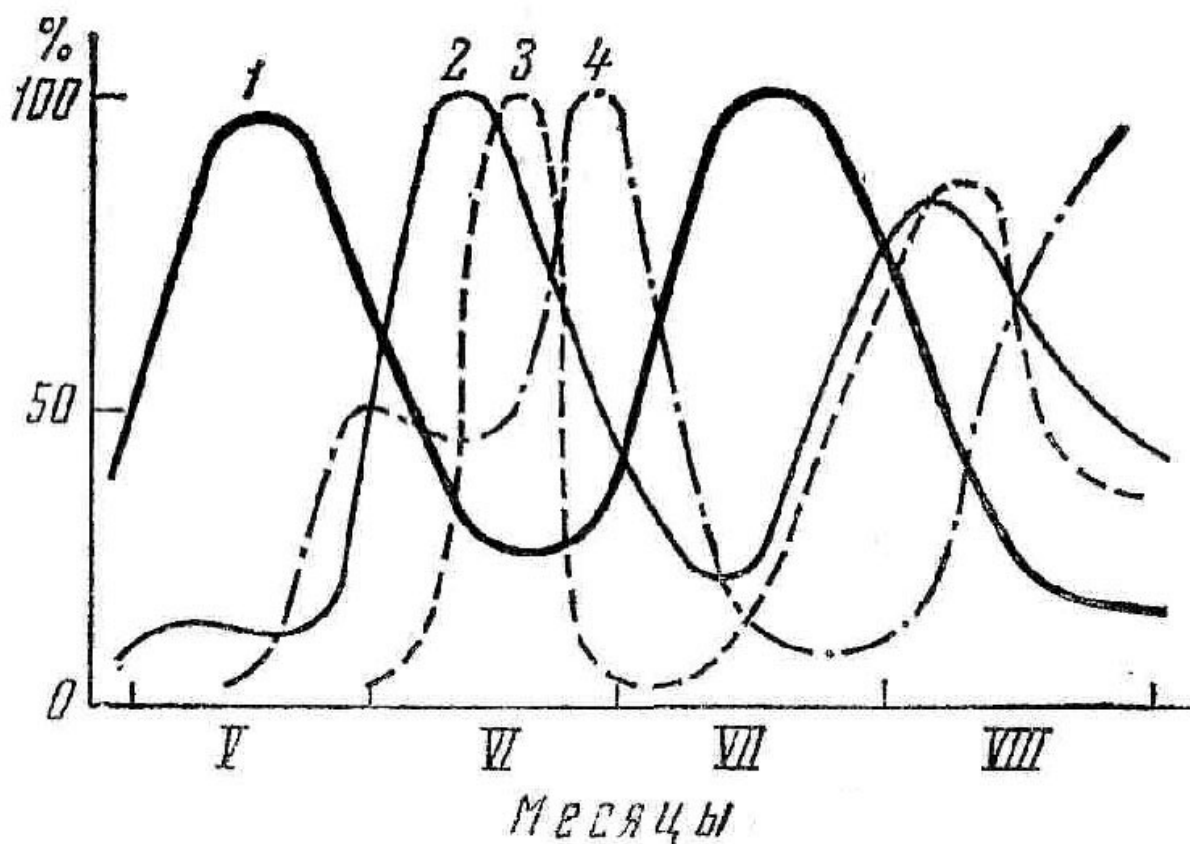


Рис. 1. Сезонные изменения количества фитопланктона (1), бактерий (2), инфузорий (3) и зоопланктона (4) в Волжском плесе Рыбинского водохранилища (в % от их максимальных величин)

Детрит (detritus – измельченный). Он представляет собой не полностью минерализованные остатки различных растительных и животных организмов. Частицы детрита обычно насыщены бактериями, вследствие способности адсорбировать растворенные органические вещества. Размеры детрита различны, наименьшая величина 0,1 мкм. Мельчайшие частицы детрита обычно находятся во взвеси в толще воды. Более крупный детрит концентрируется в донных отложениях. В Мировом океане на долю детрита приходится 8 – 10% всего органического вещества, взвешенного в воде. Детрит, взвешенный в воде, служит пищей многим беспозвоночным и личинкам ряда рыб. В донных отложениях детрит состав-

ляет основу питания большинства закапывающихся животных и обитателей поверхности дна. Основным питательным компонентом детрита – бактерии. Благодаря насыщенности бактериями детрит обладает большей пищевой ценностью, чем водоросли.

Растворенные органические вещества (РОВ). Основная масса растворенного органического вещества представлена относительно стойкой фракцией водного гумуса. В океанической воде на его долю приходится около 60%. В меньшем количестве встречаются аминокислоты, углеводы, витамины. Источники РОВ в водоемах различны. Некоторое их количество поступает с суши (аллохтонное органическое вещество). Часть их переходит в раствор при разложении отмерших гидробионтов, особенно планктонных. Однако большая их доля подвергается минерализации, а остающееся количество представлено гумусом. Большое значение в накоплении в водоемах РОВ имеют прижизненные выделения фитопланктона и высших водных растений. У водорослей они составляют 20 – 30% всех синтезируемых в течение суток органических веществ. Основным продуктом выделения – гликолевая кислота, легко усваиваемая микрофлорой. **РОВ** составляет значительную часть пищи многих организмов.

Животная пища. Представлена живыми организмами, трупами, детритом и разложившейся в виде коллоидно-дисперсной взвеси.

Беспозвоночные. Далеко не все группы беспозвоночных равноценны по своей пищевой значимости для рыб и других животных. В пелагиали пресных водоемов наибольшее кормовое значение имеют простейшие, коловратки, низшие ракообразные, а в бентали – личинки хирономид, олигохеты, мелкие моллюски. В пелагиали морских бассейнов важное кормовое значение имеют веслоногие ракообразные, некоторые высшие ракообразные (эвфаузиевые, амфиподы и др.). Среди донных беспозвоночных наибольшую кормовую ценность для рыб представляют полихеты, мелкие двустворчатые моллюски и высшие ракообразные.

В фауне водоемов весьма многочисленны организмы, которые имеют мало потребителей или совсем не поедаются, например, в пресных водах это крупные двустворчатые моллюски, имаго и личинки многих насекомых. В морских бассейнах мало потребляют-

ся губки, кишечнополостные, крупные брюхоногие, двустворчатые моллюски и многие иглокожие.

Нередко организм до определенного возраста имеет большую пищевую ценность, а затем с увеличением размеров утрачивает свое кормовое значение. Например, молодь морских звезд охотно поедается некоторыми рыбами, а взрослые особи становятся их серьезными конкурентами в питании. Малоподвижные личинки многих пресноводных рыб на первых этапах развития нередко поедаются хищными Calanoida, а подрастая, молодь рыб начинает интенсивно поедать этих веслоногих ракообразных.

Трупы животных и детрит, насыщенные бактериями, – любимая пища практически всех донных беспозвоночных и рыб – илофагов.

Аллохтонный материал (allos – другой, chthon – земля). В материковых водоемах и в неритической (прибрежной) области морей немаловажным источником питания служит различный органический материал, приносимый с суши: детрит, опавшие древесные листья (удельный вес их в водоеме может достигать сотен и тысяч граммов на 1 м²), пыльца растений, – который служит пищей различным беспозвоночным и рыбам. Так, листья деревьев составляют около 90% всей пищи *Asellus aquaticus*, играют существенную роль в питании некоторых гаммарид и личинок ручейников. Пыльцой питаются многие коловратки и ветвистоусые ракообразные. В горных реках, где планктон очень беден, а бентос малодоступен, организмы аллохтонного происхождения нередко составляют основную пищу рыб.

Кормовая база и кормность водоемов

Кормовая база – это та часть кормовых ресурсов данного водоема, которая может быть использована его обитателями. Часть кормовой базы, которая в действительности используется гидробионтами, называется кормностью водоема.

Количество пищи, которую получают гидробионты, зависит от объема кормовой базы, степени доступности отдельных ее компонентов (размеры, панцири, раковины, ядовитые выделения, защитная окраска, избегания от выедания: закапывание в грунт, убежища), наличия конкурентов.

Нередко на количество планктона и бентоса в водоеме оказывают большое влияние хищные беспозвоночные. Например, в прудовых осетровых хозяйствах хищные личинки хирономид из рода *Procladius* уничтожают почти такое же количество мирных личинок хирономид, что и мальки осетра. В Рыбинском водохранилище циклопы на площади в 1 м² летом потребляют в три раза больше беспозвоночных, чем молодь рыб. Очень велико воздействие хищных беспозвоночных на планктон и бентос в морских бассейнах. Например, в Северном море более 90% бентоса поедают хищные и всеядные беспозвоночные (крабы, иглокожие, брюхоногие моллюски).

Способы добывания пищи

Среди водных животных, как и среди обитателей суши, различают всеядные, растительноядные и хищные виды. В зависимости от области водоема, в которой добывается пища, С.А. Зернов выделяет бентофагов и сестонофагов. Первые питаются донными организмами, или грунтом, вторые поедают взвешенный в воде материал: планктон, нектон, детрит (рис. 2).

Животных, питающихся донными отложениями, можно разделить на две группы. К первой относятся глотающие – те, что заглатывают грунт безвыборочно, не отделяя органических частиц от минеральных. Таковы многие черви, некоторые морские ежи, голотурии, морские звезды. Большая часть организмов-глотальщиков ведет закапывающийся образ жизни. Ко второй группе относятся формы, собирающие частицы детрита с поверхности грунта с помощью сифонов (некоторые *Bivalvia*), пальп (ряд полихет), амбулокральных ножек (большинство офиур).

Хищные бентофаги делятся на: всеядные формы, которые питаются различными остатками, прикрепленными животными, растительностью (многие высшие ракообразные, ежи и др.); охотников – животных, питающихся главным образом подвижными формами. Они активно отыскивают и преследуют свою добычу (многие высшие ракообразные и морские звезды); засадчиков (например, личинки стрекоз), подстерегающих добычу.

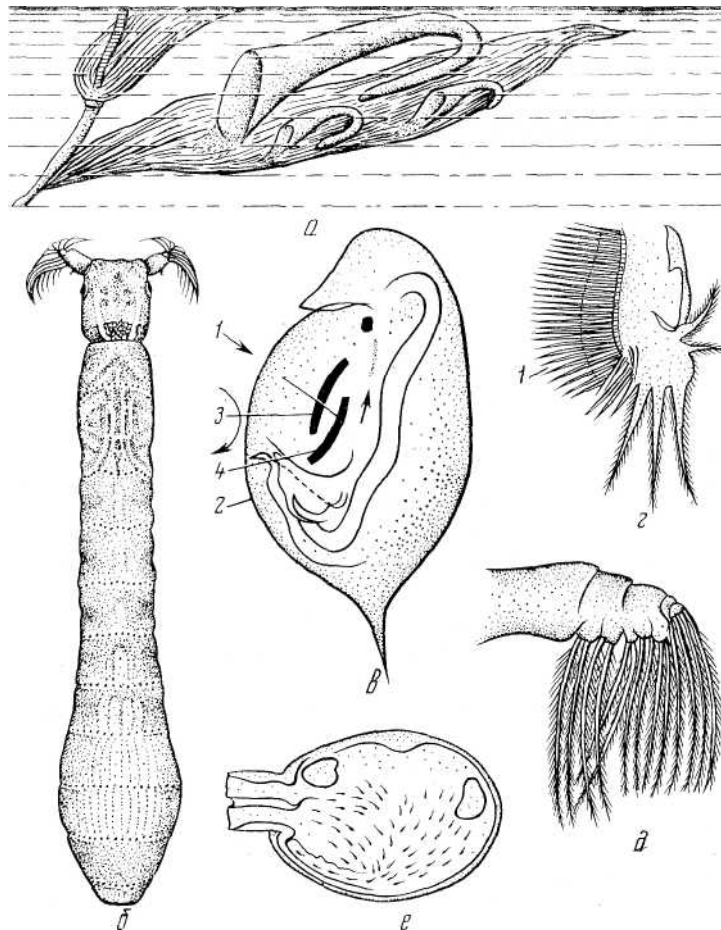


Рис. 2. Способы лова пищи водными беспозвоночными:
 а – ловчие сети личинки ручейника *Neuroclipsis bimaclata*;
 б – личинка мошки *Simulium*; в – дафния (стрелки – токи воды, вызываемые движением конечностей); 1 – входящий ток воды; 2 – выходящий ток воды; 3 – фильтрационная камера; 4 – брюшной желобок; г – нога третьей пары у дафний; 1 – гребень щетинок эндоподита; 2 – вторые максиллы каланид-фильтраторов; е – вид тела двустворчатого моллюска (схема)

Сестонофагами являются очень многие как донные, так и пелагические животные. Некоторые донные сестонофаги добывают пищу из придонного слоя воды (двустворчатые моллюски с коротким сифоном – *Pecten*, *Cerastoderma*, некоторые голотурии), другие облавливают более высокие горизонты (губки, мидии, асцидии). В пелагиали большая часть гидробионтов относится к сестонофагам. Одни из них питаются преимущественно фитопланктоном (многие веслоногие и ветвистоусые ракообразные), для других большое значение имеют бактерии, простейшие, взве-

шенный детрит. К хищникам относятся многие кишечноротовые, гребневики, щетинкочелюстные, ряд веслоногих ракообразных. Большинство из них – активные хвататели.

Животные-сестонофаги выработали специфические способы добывания пищи путем фильтрации и седиментации.

Фильтраторы. Добывание пищи фильтрацией распространено очень широко как среди донных, так и пелагических животных. Различают активных и пассивных, «тонких» и «грубых» фильтраторов.

Активные фильтраторы путем постоянной работы придатков тела создают движение воды и из проносящегося потока отфильтровывают сестон. К ним относятся подвижные, главным образом пелагические, животные и прикрепленные формы (коловратки, двустворчатые моллюски, высшие и низшие ракообразные, некоторые личинки насекомых, оболочники, рыбы-планктофаги и усатые киты). У ветвистоусых ракообразных из семейств *Daphnidae*, *Bosminidae*, *Chydoridae*, *Macrothricidae* и некоторых других фильтрующим аппаратом служат грудные ножки, работающие подобно насосу. Эндоподиты 3 – 4 пар конечностей превращены в гребни тонких щетинок, на которых, как на сите, остается содержащийся в воде сестон. Отфильтрованная таким образом взвесь попадет в брюшной желобок и направляется передней парой конечностей в ротовое отверстие. Веслоногие ракообразные создают ток воды работой второй пары антенн и других придатков головы, а фильтрами у них являются щетинки вторых максилл.

У высших ракообразных – мизид и бокоплавов – фильтрация также осуществляется придатками головы, а у *Bivalvia*, *Ascidia* – жабрами. У рыб-планктофагов фильтрующим аппаратом служат жаберные тычинки.

У многих фильтраторов процесс питания тесно связан с дыханием. Большинство фильтраторов захватывает пищевые частицы лишь определенного размера и качества. Веслоногие и ветвистоусые ракообразные хорошо отличают живые клетки от мертвых и несъедобных частиц, которые они отбрасывают. Различают «тонких» и «грубых» фильтраторов. К первым относятся большинство ветвистоусых ракообразных. У них расстояние между волосками на щетинках эндоподитов ножек составляет 0,3 – 0,4 мкм, и поэтому они способны отфильтровывать единичные

клетки бактерий. К этой же группе относятся аппендикулярии, личинки иглокожих и др. Ко второй группе относятся большинство морских и некоторые пресноводные беспозвоночные, например копеподы, высшие ракообразные, двустворчатые моллюски, асцидии и др. У веслоногих ракообразных основным отсеживающим аппаратом являются вторые максиллы со щетинками, густо опушенными волосками, расстояние между которыми колеблется от 1,5 до 9 мкм. Поэтому они могут потреблять лишь более крупную взвесь и бактерий, которые входят в состав агрегатов.

Некоторые животные способны отфильтровывать пищевые частицы различной величины. Например, усоногие ракообразные питаются сестоном размером от 2 мкм до 1 мм, а некоторые офиуры улавливают сестон размером от 0,5 до 11 мм.

В процессе питания фильтраторы пропускают через полости своего тела значительные объемы воды. Например, *C. finmarchicus* фильтрует до 3 л воды в сутки. Дрейссены, обитающие в Учинском водохранилище, отфильтровывают с мая по октябрь 302 млн м³ воды, что в 2 раза превышает объем водохранилища.

Скорость фильтрации зависит от ряда факторов. Было установлено, что существует прямая связь между температурой и скоростью фильтрации. Например, у веслоногих ракообразных при 20°C скорость фильтрации в 2 раза выше, чем при 10°C. Существенное значение имеет концентрация корма. Установлено, что с ростом концентрации пищи скорость фильтрации резко снижается. По-видимому, большинство фильтраторов способно регулировать интенсивность фильтрации в зависимости от концентрации корма и при его обилии уменьшать затраты энергии.

Пассивные фильтраторы добывают пищу из протекающей мимо них воды. Обитают эти гидробионты в текучих водах или в зоне сильных приливо-отливных течений. К пассивным фильтраторам относятся подвижные и прикрепленные формы. Некоторые личинки ручейников строят специальные сети, обращенные открытым концом навстречу течению. Сестон, оседающий на сетях, по мере накопления поедается ручейниками. Личинки симулид ведут прикрепленный образ жизни, обитая в небольших речках и ручьях. Фильтрующим аппаратом у них служат веерообразно измененные усики (рис. 2), направленные навстречу течению. Пищевые частицы, приносимые водой, остаются на усиках, как на фильтре.

Переоценить роль пластинчатожаберных моллюсков – дрейссены, унионид, мидий, устриц и др. – в жизни морских и континентальных водоемов и их оздоровлении (самоочищении) вряд ли возможно. Дело в том, что по характеру питания мидии – фильтраторы, и за сутки одна лишь пяти-, шестисантиметровая особь пропускает сквозь себя 70 – 80 литров загрязненной воды и возвращает ее морю чистой и осветленной, изъев на пропитание себе всю органику (бактерий, растительный планктон, детрит). Работают мидии круглогодично, и сейчас, в связи со все более остро назревающими проблемами очищения загрязненных человеком водоемов, работа эта приобретает глобальное значение.

Седиментаторы, или **осаждальщики**. Добычу пищи путем осаждения взвеси осуществляют многие гидробионты: от простейших до иглокожих. У большинства седиментаторов на переднем конце тела находится ловчая воронка, окруженная ресничками или щупальцами. Их движения создают в воде круговорот, и взвесь осаждается на дне воронки. У губок осаждение сестона происходит иначе. По многочисленным каналам, пронизывающим их тело, вода поступает в жгутиковые камеры. Взвесь осаждается на их стенках и затем поглощается воротничковыми клетками. У кораллов седиментацию осуществляют хорошо развитый ресничный эпителий щупалец и обильная слизь на них. Многие личинки хирономид, ряд полихет осуществляют седиментацию пищевого материала в своих домиках-трубках путем волнообразных движений тела. Эти организмы создают ток воды через домики, а затем собирают пищевые частицы, прилипшие к клейким стенкам домика.

У многих животных (ряд двустворчатых моллюсков, червей, ракообразных, личинок насекомых) при добыче пищи сочетается фильтрация с седиментацией. У двустворчатых моллюсков (мидии, устрицы, униониды) ток воды создается работой ресничного эпителия жабр и мантии. Вода входит через нижний сифон, омывает жабры и выводится через верхний сифон. Взвесь осаждается на поверхности жабр и других частях тела. Осаждению способствует выделяемая моллюсками в большом количестве слизь, коагулирующая частицы сестона. Наряду с осаждением происходит фильтрация сестона через поры жабр.

Пастьба. Пастьба на скоплениях растительной пищи наблюдается главным образом у некоторых моллюсков, иглокожих, рыб

и черепаха. Морской заяц *Aplysia* грызет водоросли *Ulva*, прибрежные моллюски *Patella*, *Fisurella*, *Acmaea* пасутся на крупных красных и бурых водорослях, *Limnaea* и *Planorbis* питаются высшими растениями. Бокоплавы *Gammarus* и *Orchestia* часто пасутся на морской траве *Zostera* и ульве. Среди насекомых жуки *Hydrous piceus* охотно поедают такие цветковые растения, как манник, роголистник, частуха и валлиснерия. Пасется на водных макрофитах и придонных мхах белый амур.

Пастыба за счет выедания прикрепленных или малоподвижных животных обычна у ряда моллюсков, иглокожих, ракообразных, червей и рыб. Например, сверлящий моллюск *Nucella lapillus*, не имея совершенных дистантных рецепторов, ползает наугад, пока не нападет на скопление мидий, литторин или баянусов.

Охота. Осуществляется либо активным преследованием добычи, либо ее подкарауливанием, в соответствии с чем среди хищников различают *охотников* и *засадчиков*. Представители охотников – кашалоты, акулы, кальмары, хищные ракообразные, личинки многих насекомых. Подкарауливают добычу многие прикрепленные кишечнополостные, зарывающиеся в грунт рыбы, сидящие на скалах осьминоги. Некоторые засадчики подманивают к себе добычу. У морского черта *Lophius piscatorivip* первый луч спинного плавника преобразован в «удочку». Он расположен впереди на голове, удлиннен и несет на конце плоский придаток. Колебания этого придатка привлекают мелких рыб, и они, приближаясь, чтобы схватить его, оказываются схваченными сами.

В одних случаях хищники поедают предварительно обездвиженную жертву, убивая или оглушая ее, в других – добыча поедается без предварительного подавления ее активности. Солнечники и радиолярии обездвиживают добычу прикосновением аксоподий, сосущие инфузории – воздействием сосательных трубочек, кишечнополостные – стрекательными клетками. Вводят яд в жертву, подавляя ее сопротивление, личинки жука *Dytiscus marginalis*, многие клопы.

Явление биофильтра. Многие животные – фильтраторы и седиментаторы морские и пресноводные, донные и пелагические (губки, двустворчатые моллюски, ракообразные и др.) – в процессе питания пропускают через полости тела (парагастральная, мантий-

ная, жаберная) или вдоль тела огромные массы воды. Например, дрейссена в Волгоградском водохранилище за лето профильтровывает 840 км^3 воды, что превосходит сток Волги до ее зарегулирования в 3 раза. Огромные биофильтры представляет собой население коралловых рифов, прежде всего сами мадрепоровые кораллы. Отфильтровывая и седиментируя взвесь, животные способствуют повышению прозрачности воды. Например, в Волгоградском водохранилище моллюски извлекают до 36 млн т взвесей. Вместе с тем деятельность животных-биофильтратов способствует формированию илистых отложений, особенно у побережий, где поселения двустворчатых моллюсков и других прикрепленных животных образуют мощные барьеры. Велика роль фильтраторов и седиментаторов в процессах самоочищения водоемов.

Спектры питания и пищевая элективность

Под спектром питания понимается компонентный состав пищи, который, с одной стороны, характеризуется определенным ассортиментом потребляемых кормов, а с другой – той пропорцией, в какой они представлены количественно. Спектры питания животных весьма изменчивы, определяясь сменой пищевых потребностей растущих организмов, а также вариабельностью кормовой базы во времени и пространстве. В соответствии с этим различают возрастные, локальные, сезонные и другие изменения спектров питания. Во всех случаях животные проявляют пищевую элективность, или выборочность, в отношении кормовых объектов, которые оказываются представленными в пище в иной пропорции, чем в кормовой базе. С одной стороны, элективность определяется пищевой ценностью кормовых объектов, с другой – степенью их доступности и пищевой активностью потребителя.

Спектры питания

По степени разнообразия потребляемой пищи среди гидробионтов различают *эврифагов* (*полифагов*), питающихся многими объектами, и *стенофагов*, живущих за счет небольшого ассортимента кормов. При стенофагии питание более специализированно и поэтому более экономично в смысле усвоения кормов и энергозатрат на их добывание. С расширением спектра питания за счет по-

требления экологически разных пищевых объектов КПД их утилизации снижается. Вместе с тем стенофагия может вырабатываться только в условиях высокой стабильности кормовой базы и потому характернее для животных с коротким жизненным циклом, питание которых не зависит от сезонных изменений трофических ситуаций. Среди животных с длительным жизненным циклом стенофагия чаще встречается в водоемах низких широт, где кормовая база устойчивее. Такая картина, в частности, наблюдается у ряда рыб.

В зависимости от значимости пищи для гидробионтов среди них различают *грунтоедов*, *детритофагов*, *зоофагов* и *фитозоофагов*. По значению в питании различают пищу *основную*, которой преимущественно наполнен кишечник, *второстепенную*, встречающуюся постоянно, но в небольшом количестве, *случайную*, поедаемую редко и в малых количествах. Для более точной характеристики спектра питания устанавливается состав корма и количественное значение отдельных объектов, выраженное частотой их встречаемости, численностью или массой. Последний показатель дает наилучшее представление о значении тех или иных объектов в пище и потому используется наиболее часто.

Спектр питания в онтогенезе не остается постоянным. Например, пелагические личинки донных животных в основном питаются фитопланктоном, а взрослые организмы, как правило, — детритом и представителями бентоса. Личинки белого толстолоба первое время живут за счет зоопланктона, а потом переходят на фитопланктон, которым питаются и взрослые рыбы.

Как правило, ассортимент кормов, потребляемых взрослыми особями, шире, чем у молодежи, и расширение спектра питания — одна из распространенных адаптаций к повышению обеспеченности пищей особей вида. В некоторых случаях спектр питания с возрастом сужается, когда организм переходит с потребления многих объектов на питание одним, но имеющимся в больших количествах, так что обеспеченность вида пищей с возрастом опять-таки повышается. Например, молодь рыбы *Xenocypris microlepis* потребляет смешанную растительную и животную пищу, а взрослые особи питаются детритом, которого в водоемах много.

Весьма существенны локальные различия в спектрах питания. Рачки *Calanus finmarchicus* в высоких широтах питаются почти

исключительно диатомовыми, а с продвижением к экватору все большее значение в их пище приобретают перидиниевые водоросли.

С колебаниями состояния кормовой базы и условиями добывания пищи связаны суточные и сезонные изменения спектров питания. Например, по наблюдениям в Черном море, пища рачка *Centropages kroyeri* днем на 38% состояла из *Prorocentrum micans* и по 15–17% приходилось на долю *Exuviaella cordata*, *E. comprcssu* и *Thalassiosira nana*. В 4 ч ночи содержание в пище *P. micans* повышалось до 88%, а значение *E. cordata* и *E. comprcssa* соответственно снижалось до 2,5 и 9,5%.

Сезонные изменения спектров питания определяются главным образом переменами в кормовой базе: сменой видового состава водорослей, периодичностью в развитии различных групп зоопланктона, вылетами насекомых и др. Обычно они сложно сопрягаются с онтогенетическими перестройками в питании и зависят от сезонных явлений в водоеме (наступление периодов штормов, дождей и др.). Иногда с изменением кормовой базы становится другим тип питания. Например, в аквариумах с разным соотношением водорослей и науплиев рачки *Calanus pacificus* потребляли преимущественно более обильный корм. Такое переключение стабилизирует трофическую обстановку, способствуя повышению устойчивости планктонного сообщества.

Пищевая элективность

Выборочность питания хорошо прослеживается у гидробионтов, начиная с простейших и кончая млекопитающими, причем наблюдается у животных, захватывающих пищевые объекты как дифференцированно, так и недифференцированно. Среди простейших в отношении элективности наиболее изучены инфузории. При седиментации они используют три формы селекции пищи: выбор мест с ее оптимальным составом, отбор пищевых частиц от непригодных при фагоцитозе и удаление последних из цитоплазмы до окончания пищеварительного акта.

У губок поры обычно окружены клетками, способными сокращаться и закрывать отверстия, когда ток воды приносит нежелательные вещества. У кишечнорастворимых щупальцы после прикосновения к пище могут различать ее вкус. Если *Actinia* дать

фильтровальную бумагу, то сначала животные схватывают и проглатывают ее, а при повторных дачах бумага схватывается, но затем отбрасывается.

У червей, питающихся грунтом, пищевая избирательность проявляется в его захвате из более поверхностного слоя, где концентрация органического вещества выше. Черви, отцеживающие сестон, изгоняют из фильтрационной системы воду с непригодными по величине или качеству частицами, после чего прекращают фильтрацию, пока пищевая ситуация не изменится к лучшему.

Пищевая элективность прослежена у всех гидробионтов. Таким образом, элективность питания в одних случаях обеспечивается способностью животных к оценке и дифференцированному захвату различных объектов, в других – выбором места и времени, при которых возможность потребления нужного корма при недифференцированном захвате пищи оказывается наибольшей. Что касается причин избирания, то оно обуславливается пищевыми качествами объектов, их доступностью, обилием (концентрацией), величиной энерготрат на добывание и др.

Количественная оценка выборочности питания

Представление о степени пищевой элективности может быть получено сравнением относительного значения данного объекта в пище исследуемого животного и в его кормовой базе. В 1940 г. Л.Л. Шорыгин предложил в качестве показателя элективности *индекс избирания* (I) как соотношение относительного значения масс компонентов в содержимом кишечника (a) и в кормовой базе (b): $I = a:b$, причем a и b берутся в процентном выражении. Предложенные индексы наглядно показывают степень избираемости данного объекта и позволяют установить, во сколько раз он отличается по избирательности от другого (деление I одного объекта на I другого). Вместе с тем они не аддитивны (набирание выражается величинами от 1 до ∞ , а избегание – от 1 до 0, т. е. разномасштабно), поэтому нельзя находить их среднее значение.

Трофические группировки и трофические зоны в бентали водоемов

Характерной чертой донных сообществ бентали открытых частей водоемов является слабое развитие или полное отсутствие продуцентов. Источником пищи для подавляющего большинства обитающих здесь беспозвоночных служит детрит, взвешенный в придонном слое воды, осажженный на поверхности грунта или находящийся в толще осадков. Хищные беспозвоночные имеют в бентали открытых районов сравнительно небольшое значение.

В морских бассейнах для донных беспозвоночных-детритоедов выделяют четыре области питания:

1) толща грунта, служащая источником пищи для глотальщиков, которые ведут закапывающийся образ жизни;

2) поверхность грунта, являющаяся источником пищи для животных – собирателей детрита, обитающих на поверхности дна или ведущих полузакапывающийся образ жизни;

3) самые придонные слои воды – слои, из которых добывают пищу подвижные сестонофаги;

4) более высокие слои воды, облавливаемые прикрепленными сестонофагами.

Трофические группировки донных животных в своем распределении четко связаны с режимом осадконакопления, от которого зависит, будет ли основная масса детрита взвешена, осажжена или погребена. На характер распределения детрита в первую очередь влияет рельеф дна. В районах поднятия дна возрастает циркуляция вод, которая препятствует осаджению детрита. Во впадинах и на ровном дне происходит накопление детрита в осадках. Концентрация органического вещества в грунте зависит от качества грунта. В грунтах, состоящих из крупных фракций, уменьшается количество захороненного и осажженного детрита. В этих районах возрастает количество взвешенных в придонном слое органических частиц. В грунтах, состоящих из мелких фракций, наоборот, содержание осажженного и погребенного детрита возрастает. Например, глинистые илы содержат его в 4 раза больше, чем пески. Для бентали водоемов характерна неравномерность в накоплении детрита. В связи с этим и в распределении пищевых группировок животных отмечается определенная зональность. Участок дна, занятый биоценозами той

или другой трофической группировки, был назван **трофической зоной**. На всем своем протяжении трофическая зона характеризуется сходными условиями питания. Трофическая зона сестонофагов располагается обычно в районах интенсивного движения водных масс. Трофическая зона безвыборочных детритоедов-глотальщиков находится в местах с пониженными скоростями осадконакопления, например в глубоководных впадинах. В бентосе этих районов безвыборочные глотальщики составляют 50 – 99% всех животных. Зона преобладания отсортировывающих детритоедов расположена чаще всего на сравнительно небольших глубинах в районах с интенсивным осаждением детрита.

Особенности питания водных животных

Питание водных животных характеризуется рядом особенностей, не наблюдающихся или редко встречающихся у обитателей суши.

Переваривание пищи вне организма

Многие беспозвоночные обладают способностью переваривать пищу вне своего организма. Таким способом могут питаться, например, некоторые морские звезды. Основную их пищу составляют двустворчатые моллюски. Если добыча оказывается очень крупной, звезда прикрепляется амбулокральными ножками к створкам раковины и непрерывными растягивающими движениями их заставляет моллюска в конце концов раскрыть раковину. Затем звезда выворачивает свой желудок через рот, обволакивает им мягкое тело моллюска и переваривает его. Другие звезды таким путем поедают мадрепоровые кораллы. Так, звезда *Acanthaster planci* (терновый венец) наползает на участок колонии кораллов, выворачивает свой объемистый желудок, накрывает им поверхность кораллов и переваривает все мягкие части колонии. Переваривание пищи вне организма наблюдается и у погонофор. У этих животных нет ни ротового, ни анального отверстия, ни кишечника. Предполагают, что питание погонофор происходит с помощью особых крупных клеток, расположенных на щупальцах. Они захватывают взвесь, улавливаемую щупальцами путем фильтрации воды. Переваривание пищи вне организма характерно

для личинок жуков-плавунцов. У них хорошо развиты верхние челюсти, превращенные в колюще-сосущий орган. Они имеют серпообразную форму и внутри снабжены каналом (рис.3). Ротовое отверстие замкнуто по всей длине, за исключением боковых участков, где находится основание челюстей. Добыча захватывается с помощью челюстей. Через их каналы в жертву изливается желудочный сок. Он растворяет все мягкие части, и переваренная таким образом пища всасывается через те же каналы личинкой. От добычи остается лишь тонкая наружная оболочка. Личинки плавунцов поедают различных беспозвоночных и молодь рыб, значительно превосходящих их по своим размерам. Подобным же образом питаются клещи.

Среди обитателей суши переваривание пищи вне организма встречается редко. Оно известно у личинок муравьиного льва (отряд сетчатокрылых насекомых), некоторых личинок насекомых, обитающих в тканях растений (личинки жуков-долгоносиков, мух).

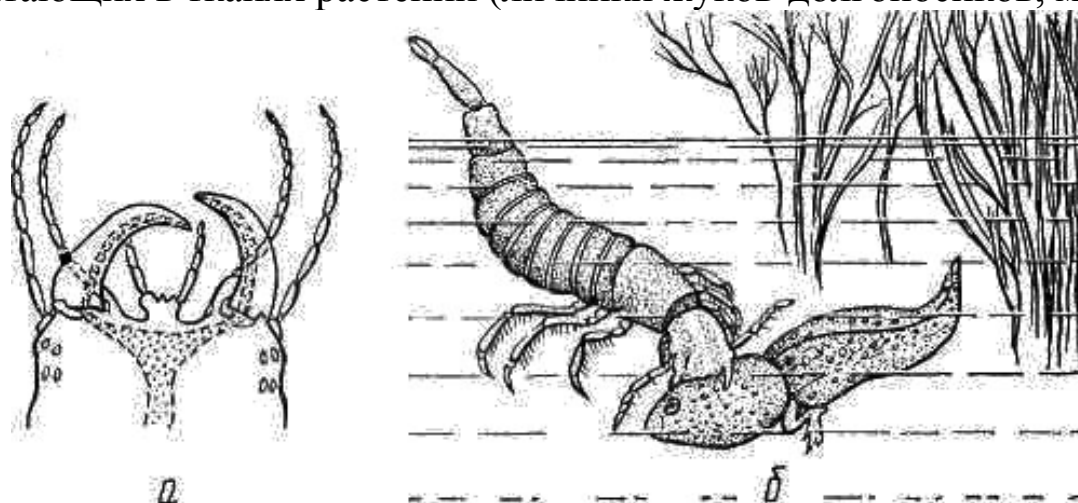


Рис. 3. Переваривание пищи вне организма личинкой плавунца:

*а – передняя часть головы личинки;
б – личинка, поедающая головастика*

Питание растворенными органическими веществами (РОВ). Осмос

Недавно морскими биологами были обнаружены новые элементы некоторых пищевых цепей. Например, когда многоклеточные животные и растения умирают, их тела разлагаются бактериями до простых составляющих, включая простые сахара (углеводы) и аминокислоты. Некоторые морские животные, в частности черви,

способны поглощать эти питательные вещества из воды через кожу, хотя обладают ртом и пищеварительным трактом и обычно заглатывают целые живые организмы. Бактерии, разлагающие остатки организмов в толще воды, тоже обогащают ее растворимыми сахарами и аминокислотами. Море можно сравнить с питательным бульоном. У морских животных осмотическое питание распространено довольно широко. Способность к усвоению аминокислот и других РОВ обнаружена у представителей 11 типов (простейшие, полихеты, моллюски, погонофоры и др.).

Питание за счет водорослей-симбионтов

Гидробионты питаются в основном экзогенно, т. е. пища находится вне их организма. Но нередко наблюдается эндогенное питание. Оно происходит при внутриклеточном симбиозе с водорослями, обнаруженными у многих пресноводных и морских животных: простейших, губок, кишечнополостных, червей, двустворчатых моллюсков. Водоросли-симбионты так густо заселяют ткани животного, что придают им зеленую или коричневую окраску. Формы симбиоза водорослей с животными различны. Например, мадрепоровым кораллам зооксантеллы обеспечивают возможность питаться автотрофно. Установлено, что энергетические затраты кораллов могут полностью компенсироваться за счет фотосинтеза. Зооксантеллы заменяют кораллам органы выделения, аккумулируя в себе продукты обмена. Наконец, деятельность водорослей-симбионтов является основой процесса кальцификации (накопления кальцита) при постройке скелета кораллов.

У одних беспозвоночных деятельность водорослей-симбионтов служит дополнительным источником пищи (моллюски – *Tridacna*, *Hyporopus*; многие гидры, актинии), у других пищевые потребности полностью удовлетворяются водорослями (мягкие кораллы, плоский червь *Convoluta roscoffensis*). Вследствие этого у животных полностью или частично редуцируются пищеварительные органы.

В заключение процитируем А.В. Монакова (1998): «Таким образом, зная механизм питания гидробионта, можно перейти к анализу его пищи в природе и тем самым установить принадлежность того или иного вида к определенному трофическому уровню. Важно помнить при этом о возможных возрастных и сезон-

ных изменениях питания животного, в результате которых один и тот же вид в разное время может быть отнесен к различным трофическим уровням.

Количественные данные об интенсивности питания и эффективности утилизации пищи позволяют оценить роль популяции того или иного вида в продукционных процессах водоема.

Такова в общих чертах схема трофологических исследований. Знание особенностей питания и пищевых потребностей животных необходимо для понимания сложных вопросов конкуренции, сосуществования близких видов, обеспеченности их пищей и т.п., что также входит в круг трофологических исследований».

Рекомендуемая литература

1. Алимов, А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем / А.Ф. Алимов. – СПб., 2000. – 147 с.
2. Березина, Н.А. Гидробиология / Н.А. Березина. – М., 1984. – 360 с.
3. Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги: Монография Волжской биол. станции / А.Л. Бенинг. – Саратов, 1924. – 398 с
4. Богатов, В.В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока / В.В. Богатов. – Владивосток: Дальнаука, 1994. – 218 с.
5. Винберг, Г.Г. Гидробиология. Гл. 9 / Г.Г. Винберг. // История биологии (с начала XX века до наших дней). – М.: Наука, 1975. – С. 231–248.
6. Винберг, Г.Г. Общие основы изучения водных экосистем / Г.Г. Винберг. – Л., 1979. – 273 с.
7. Виноградов, М.Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона / М.Е. Виноградов. – М., 1968.
8. Галковская, Г.А. Основы популяционной экологии / Г.А. Галковская. – Минск, 2001. – 191 с.
9. Дуплаков, С.Н. Материалы к изучению перифитона / С.Н. Дуплаков // Тр. Лимнол. станции в Косине. – 1928. – Т. 16. – С. 5–160.

10. Жадин, В.И. Фауна рек и водохранилищ / В.И. Жадин. – М.; Л.: Изд-во АН СССР. – 1940. – 992 с. (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 5, вып. 3–4).
11. Зайцев, Ю.П. Морская нейстонология / Ю.П. Зайцев. – Киев: Наукова думка, 1970. – 264 с.
12. Зайцев Ю.П. Жизнь морской поверхности / Ю.П. Зайцев. – Киев: Наукова думка, 1974. – 109 с.
13. Зевина, Г.Б. Обрастания в морях СССР. – М.: Изд-во МГУ. – 1972. – 214 с.
14. Константинов, А.С. Общая гидробиология / А.С. Константинов. – М., 1986. – 472 с.
15. Львович, М.И. Мировые водные ресурсы и их будущее / М.И. Львович. – М.: Мысль, 1974. – 448 с.
16. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. – М.: Наука, 1975. – 240 с.
17. Монаков, А.В. Питание пресноводных беспозвоночных / А.В. Монаков. – М. 1998. – 320 с.
18. Мордухай-Болтовской, Ф.Д. Особенности водных биогеоценозов. Методика изучения водных биогеоценозов внутренних водоемов / Ф.Д. Мордухай-Болтовской. – М., 1975. – 240 с.
19. Рылов, В.М. Что понимать под «планктонным» организмом? / В.М. Рылов // Русск. гидробиол. журн. – 1922. – Т. 1, № 8. – С. 241–247.
20. Семерной, В.П. Санитарная гидробиология: учебное пособие / В.П. Семерной. – Ярославль: ЯрГУ, 2005. – 202 с.
21. Скальская И.А. Зооперифитон водоемов бассейна Верхней Волги / И.А. Скальская. – Рыбинск. 2002. – 256 с.
22. Столбунова, В.Н. Зоопланктон озера Плещеево / В.Н. Столбунова / Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. – М.: Наука, 2006. – 152 с.
23. Тарасов, Н.И. Отехнической биологии моря / Н.И. Тарасов // Успехи современной биологии. – 1952. – Т. 34, вып. 3/6. – С. 408–422.
24. Тарасов, Н.И. О морском обрастании / Н.И. Тарасов // Зоол. журн. – 1961. – Т. 40, № 4. – С. 477–489.
25. Экосистема озера Плещеево. – Л.: Наука, 1989. – 264 с.
26. Ресурсы Интернет.

Оглавление

| | |
|--|-----------|
| Введение | 3 |
| Лекция 1. Общие вопросы гидробиологии | 5 |
| <i>Гидробиология как наука, определение</i> | 5 |
| <i>Предмет, объем, методы гидробиологии</i> | 6 |
| <i>Связь гидробиологии с другими науками, прикладные направления</i> | 8 |
| <i>Задачи гидробиологии</i> | 11 |
| Лекция 2. Краткий очерк истории гидробиологии | 11 |
| <i>Экспедиционные исследования</i> | 12 |
| <i>Стационарные исследования на биостанциях</i> | 14 |
| <i>Гидробиология пресных вод</i> | 17 |
| <i>Физиологический подход</i> | 18 |
| <i>Учение о типах озер</i> | 18 |
| <i>Продукционно-биологические исследования</i> | 19 |
| <i>Проблемы современной гидробиологии</i> | 21 |
| Лекция 3. Общие сведения о гидросфере | 22 |
| <i>Гидросфера: определение, объемы вод</i> | 22 |
| <i>Мировой океан: географическое и экологическое строение</i> .. | 25 |
| <i>Озера. Общие понятия, происхождение котловин, типы озер</i> | 29 |
| <i>Реки. Образование рек. Речные системы.</i> <i>Главные реки и притоки</i> | 34 |
| <i>Основные группы речных организмов</i> | 42 |

| | |
|---|------------|
| Лекция 4. Факторы водных экосистем | 50 |
| <i>Отличия водных экосистем и биогидроценозов.....</i> | <i>50</i> |
| <i>Водородный показатель (рН). Активная реакция среды</i> | <i>52</i> |
| <i>Окислительно-восстановительный потенциал (Eh)</i> | <i>54</i> |
| <i>Температура воды.....</i> | <i>56</i> |
| <i>Свет, освещенность.....</i> | <i>63</i> |
| <i>Газы.....</i> | <i>65</i> |
| <i>Мутность и прозрачность.....</i> | <i>72</i> |
| Лекция 5. Нейстон и плейстон..... | 74 |
| <i>История и определения нейстона и плейстона</i> | <i>74</i> |
| <i>Структура нейстона.....</i> | <i>78</i> |
| <i>Приспособления нейстонных организмов</i> <i>к гипонейстонному образу жизни.....</i> | <i>82</i> |
| <i>Условия существования организмов нейстона</i> | <i>87</i> |
| <i>Методы изучения нейстона</i> | <i>95</i> |
| <i>Плейстон</i> | <i>96</i> |
| Лекция 6. Планктология. Зоопланктон | 97 |
| <i>Краткий очерк истории понятий.....</i> | <i>97</i> |
| <i>Состав зоопланктона и экологические группы</i> | <i>98</i> |
| <i>Теория парения.....</i> | <i>104</i> |
| <i>Вертикальные миграции зоопланктона</i> | <i>110</i> |
| <i>Горизонтальное распределение зоопланктона.....</i> | <i>118</i> |
| Лекция 7. Бентос | 119 |
| <i>Понятия и определения.....</i> | <i>119</i> |
| <i>Состав и размерные группы.....</i> | <i>120</i> |
| <i>Распределение по грунтам</i> | <i>121</i> |
| <i>Псаммофильный биоценоз</i> | <i>124</i> |

| | |
|--|------------|
| Лекция 8. Перифитон. Обрастания | 140 |
| <i>История развития понятия «перифитон» и «обрастания».....</i> | <i>140</i> |
| <i>Факторы, определяющие развитие обрастаний-перифитона.....</i> | <i>145</i> |
| <i>Развитие и условия существования биоценозов обрастания.....</i> | <i>152</i> |
| <i>Защита от обрастаний.....</i> | <i>153</i> |
| Лекция 9. Питание и пищевые взаимоотношения водных организмов. Классификация водных организмов в зависимости от характера питания | 158 |
| <i>Питание гидробионтов.....</i> | <i>158</i> |
| <i>Пища гидробионтов</i> | <i>160</i> |
| <i>Кормовая база и кормность водоемов</i> | <i>163</i> |
| <i>Способы добывания пищи.....</i> | <i>164</i> |
| <i>Спектры питания и пищевая элективность</i> | <i>170</i> |
| <i>Трофические группировки и трофические зоны в бентали водоемов</i> | <i>174</i> |
| <i>Особенности питания водных животных.....</i> | <i>175</i> |
| Рекомендуемая литература | 178 |

Учебное издание

Семерной Виктор Петрович

Общая гидробиология

Текст лекций

Редактор, корректор М.В. Никулина
Компьютерная верстка И.Н. Ивановой

Подписано в печать 09.10.2008. Формат 60x84/16. Бумага тип.
Усл. печ. л. 10,93. Уч.-изд. л. 9,39. Тираж 150 экз. Заказ .

Оригинал-макет подготовлен
в редакционно-издательском отделе ЯрГУ
Ярославский государственный университет.
150000 Ярославль, ул. Советская, 14.

Отпечатано
ООО «Ремдер» ЛР ИД № 06151 от 26.10.2001.
г. Ярославль, пр. Октября, 94, оф. 37
тел. (4852) 73-35-03, 58-03-48, факс 58-03-49.

