**ГІДРОБІОЛОГІЯ**

**2. МЕТОДИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ ДО ВИВЧЕННЯ ОКРЕМИХ МОДУЛІВ ТА ТЕМ ДИСЦИПЛІНИ**

**Блок 2. Екологічні основи життєдіяльності гідробіонтів**

**Тема 2. Газообмін гідробіонтів**

***Оксиген і нітроген*** - ***основні гази***, що містяться у воді прісноводних і морських водойм. В значно менших кількостях розчинена вуглекислота. Крім цих газів, у водоймах можуть бути присутні сірководень, метан, аміак, вільний водень. Проте, високий вміст цих отруйних для переважної більшості організмів газів спостерігається рідко.

Водне середовище на відміну від суші містить лише невелику кількість повітря. В1 л води навіть при достатній її аерації міститься не більше 20-25 см3 повітря. ***Основних джерел газів*** у водоймах два:

- інвазія з атмосфери;

- утворення в самій водоймі в результаті життєдіяльності організмів, а також при чисто хімічних процесах.

У районах інтенсивної вулканічної діяльності, де мають місце підводні виверження, такі гази як вуглекислий, надходять у водойми із земної кори.

Розчинення газів із атмосфери - процес в більшості випадків фізичний, що залежить від ряду причин. Велике значення мають властивості самих газів: розчинність різних газів неоднакова. Так, оксиген розчиняється значно краще, ніж N Тому кількісні співвідношення між оксигеном і нітрогеном у водоймах інші, ніж між цими ж газами в атмосфері. У повітрі співвідношення О2 до N =21:78, тобто приблизно 1:4, а у воді це співвідношення складає 34:66, тобто приблизно 1:2. Таким чином, у воді оксигену відносно більше, а нітрогену менше, ніж в атмосферному повітрі.

Ступінь розчинності газів залежить також від температури, солоності, атмосферного тиску. Чим нижче тиск, температура та солоність, тим кількість розчиненого газу більша. Розчинення фізичним шляхом відбувається у всіх газів, за виключенням СО2. Розчинення СО2 уявляє собою фізичне явище тільки в тих випадках, коли вода має кислу реакцію. Якщо ж реакція води лужна, що має місце в більшості водойм, то частина СО2 по мірі розчинення і утворення Н2СОз вступає в реакцію з різними солями, які містяться у воді, і переходить у зв'язаний стан.

Гази, розчинені в поверхневих шарах води, розповсюджуються вглиб водойми двома шляхами: завдяки різним формам перемішування води; завдяки дифузії.

Проте процес дифузії газів здійснюється дуже повільно, тому істотної ролі в аерації водойм не відіграє.

Величезний вплив на газовий режим водойм має життєдіяльність організмів.  Особливо важливу роль відіграють організми в утворенні вільного оксигену. Завдяки високій розчинності оксиген у великих кількостях надходить у водойми з атмосфери. Але поряд з цим існує і друге дуже потужне його джерело -фотосинтез. Процеси фотосинтезу відбуваються, як відомо, тільки в умовах достатньої освітленості. Тому виділення О2 рослинами здійснюється не безперервно - воно припиняється у нічні години. У процесах збагачення водойм оксигеном особливо значна роль фітопланктону. В періоди максимального розвитку - так званого "цвітіння", планктонні водорості перенасичують поверхневі шари водойми оксигеном. Вміст його стає в 3-4 рази більшим, ніж могло б надійти за тих же умов з атмосфери.

Явище перенасичення води киснем буває особливо значним в прісноводних водоймах. В морях і океанах максимальний вміст кисню звичайно не перевищує 110-120 %. Найбільше перенасичення спостерігається в штиль; але достатньо перемішування вітром, щоб перенасичення зникло. Зниження вмісту кисню у водоймах відбувається в результаті:

- хімічних процесів (окислення органічних і мінеральних речовин);

- біологічних явищ (поглинання О2 гідробіонтами в процесі дихання).

Найістотніше значення в процесах, які викликають зменшення вмісту оксигену у водоймах, має життєдіяльність бактерій. Поглинання оксигену бактеріями в процесах дихання нерідко досягає 90-95% від усієї його кількості, що споживається водними організмами. Значний дефіцит оксигену спостерігається в періоди масового відмирання населення водойм. При розкладі органічних решток у водоймі зростає вміст розчинених органічних речовин, а це сприяє посиленому розвитку бактерій.

Нітроген надходить з атмосфери і утворюється внаслідок різних біологічних процесів, в яких важливу роль відіграють мікроорганізми. Вільний нітроген утворюється при відновленні сполук нітрогену денітрифікуючими бактеріями, а також при розкладі різних органічних залишків. Проте надходження N з атмосфери має значно більше значення, ніж накопичення нітрогену у водоймі в результаті біологічних процесів.

СО2 в значних кількостях виділяється в процесі дихання усіма водними організмами. Велика кількість СО2 виділяється при розкладі органічних залишків під впливом деяких груп мікроорганізмів.

Крім оксигену, нітрогену і СО2 у водоймах іноді є такі отруйні для більшості гідробіонтів гази як сірководень, метан, аміак. Найважливіше джерело цих газів - різні біологічні процеси. Найсприятливіші фактори для накопичення цих газів - погана аерація і утворення застійних областей в глибинах водойми.

Необхідною умовою нормального існування переважної більшості гідробіонтів є присутність у воді достатньої кількості вільного оксигену, з котрим пов'язані процеси дихання тварин і рослин. Лише деякі мікроорганізми не потребують для своєї життєдіяльності оксигену. Це бактерії та найпростіші.

В широкому розумінні дихання гідробіонтів - це біологічне окислення, що вивільнює енергію. В якості окислювача, тобто акцептора електронів, може використовуватися молекулярний оксиген або інші субстрати. У зв'язку з цим, усі організми, як водні, так і наземні в залежності від їх потреби в оксигені поділяються на аеробів та анаеробів. Дихання аеробних організмів можливе в результаті окислення жирів, білків та вуглеводів, що входять до складу їх тіла. У анаеробів розщеплення вуглеводів відбувається в результаті бродіння (при бродінні має місце гліколіз - поступове розщеплення гексоз до 2 молекулпіровиноградної кислоти). Використання білків і в особливості жирів здійснюється анаеробами в дуже незначній степені. Енергетичний ефект процесів анаеробного розщеплення в десятки разів нижче, ніж при окислювальних процесах.

***Розрізняють 2 групи аеробів***:

- евриоксидні (карась, лин, сазан, в'юн)

- стенооксидні (форель)

**Евриоксидними** є, наприклад, більшість прісноводних веслоногих ракоподібних, личинки комара і хірономід та деяких інших двокрилих. Усі вони мешкають як у водоймах, збагачених оксигеном, так і при дуже значному його дефіциті. Уевриоксидних організмів нерідко має місце частковий перехід від аеробного обміну речовин до анаеробного. Так, деякі мешканці припливно-відпливної зони, що закопуються в ґрунт або ведуть прикріплений спосіб життя (двостулкові молюски,вусоногі ракоподібні) під час відпливу переходять до анаеробного існування.

До **стенооксидних** належать гідробіонти або дуже чистих вод, які потребують значної кількості оксигену, або ті, хто мешкають в забруднених водах при вмісті оксигену в декілька десятих мг/л.

Вміст оксигену при низьких температурах, як відомо, вищий, тому умови дихання в водоймах помірних та приполярних зон більш сприятливі, ніж в тропічній зоні.  Можливо, що цей факт є однією з причин того, що населення холодних вод за чисельністю особин значно багатше, ніж населення тропіків.

***Дихання у водних тварин здійснюється двома основними шляхами***:

- усією поверхнею тіла через зовнішні покрови (так зване дифузне дихання);

- за допомогою спеціальних органів - зябер.

Нерідко ці два способи дихання комбінуються (наприклад, у амфібій, риб, деяких личинок комах). Спостерігається і проміжний між цими двома способами тип дихання - через кишечник (у малощетинкових червів, деяких ракоподібних і личинок комах).

*Дихання усією поверхнею тіла* - процес дуже повільний. Видатний гідробіолог Зернов порівнював таке дихання з вентиляцією домів тільки через стіни. Дифузне дихання можливе тільки у організмів, тіло котрих має велику питому поверхню: у всіх найпростіших, губок, багатьох червів, деяких молюсків, а також ряду членистоногих. Дихання усією поверхнею тіла широко розповсюджено у прикріплених тварин, обмін речовин котрих відбувається не так інтенсивно, як у організмів рухомих.

Спеціальні органи дихання - **зябра**. Вони розташовуються на передньому, задньому кінці, з боків, на спинній стороні, по всьому тілу. Часто зябра знаходяться на кінцівках, наприклад, у ракоподібних на грудних або черевних кінцівках. Щоб процеси дихання відбувалися нормально, необхідне постійне оновлення води, яка омиває усе тіло тварини. У більшості водних тварин дихання поєднується з активним рухом.

Значна частина комах - вторинноводні організми (перейшли жити із суші у воду), які пристосувалися до водного дихання. Трахейна система у цих тварин закінчується трахейними зябрами.

У ряду найпростіших, губок, кишковопорожнинних та нижчих червів в тканинах мешкають рослинні організми. І тварина, і рослина мають від цього симбіозу взаємну користь: рослини використовують для живлення продукти обміну речовин тварин, а тварини споживають кисень, що виділяється водоростями в процесі фотосинтезу. Експериментально було доведено, що ці тварини в темряві споживають значно більше кисню, ніж на світлі, де кисень виділяється симбіотичними рослинами.

Більшість вторинноводних тварин (личинки комах, легеневі молюски, ссавці) дихають атмосферним повітрям. Періодично вони піднімаються до поверхні водойми і захоплюють повітря, необхідне для дихання. У комах, які дихають атмосферним повітрям, трахейна система відкрита і сполучається з оточуючим середовищем через спеціальні отвори - дихальця або стигми. Стигми часто розташовані на кінці довгих дихальних трубок, наприклад, у личинок комара Culex та мулової мухи. Зазвичай стигми оточені не змочуваними волосками, щетинками, виростами. Коли комаха піднімається до поверхні води, ці щетинки і волоски підхоплюються поверхневою плівкою, котра не дає комасі можливості випірнути і в той же час тримає стигми широко відкритими.

Одна частина комах, які мають відкриту трахейну систему, дихають безпосередньо атмосферним киснем (личинки двокрилих), інша частина (жуки, клопи), а також водяні павуки уносять із собою певний запас повітря, котрий потім поступово витрачається під водою.

У водних ссавців легені у порівнянні з наземними тваринами більш об'ємні, носові отвори, як правило, зсунуті далеко назад і вверх. Це дає можливість тваринам спокійно вбирати атмосферне повітря, не висовуючи з води голову. Водні ссавці можуть залишатися досить довго над водою, наприклад, кашалот - до 1 год.20 хвилин, а беззубі кити - 20-50 хвилин.

У наземних рослин газообмін здійснюється листками через отвори — продихи, число котрих досягає 700 на 1 мм2 листкової поверхні. У занурених водних рослин (елодея, кушир, рдест) листки позбавлені продихів, але епідерміс дуже тоненький і є проникним для газів. Успішному газообміну цих рослин сприяє також збільшення листкової поверхні.

Рослини з плаваючим листям (латаття, глечики, ряска, стрілолист) звичайно мають продихи на верхньому боці листкової пластинки. Кількість продихів у цих рослин дуже значна і іноді досягає 1300 на 1 мм2 поверхні.

Ефективність гідробіонтів до газообміну досягається: збільшенням площі і газопроникності дихальних поверхонь; аерацією дихальних поверхонь.

Гідробіонти, які позбавлені спеціальних органів дихання, звичайно мають тіло з великою питомою поверхнею. Один з найпростіших шляхів її збільшення - зменшення розмірів тіла. Невеликі розміри характерні для найпростіших, коловерток, копепод, кліщів тощо. Ікринки у риб в озерах з пониженим вмістом кисню часто дрібніші, ніж у риб в озерах з більш сприятливими умовами для дихання.

Збільшення поверхні тіла часто досягається його сплющенням, витягуванням, утворенням виростів тощо. З цим у великій степені пов'язаний гідроморфоз рослин, коли підводні листки розчленовані значно сильніше надводних, які знаходяться в більш сприятливих умовах для дихання.

Ступінь розвитку дихальних поверхонь часто залежить від респіраторних умов. Так, личинки одноденки Ваеtis, які мешкають у непроточних водоймах, мають відносно більшу поверхню зябер, ніж одноденки, які мешкають у річках і струмках, де кисневі умови значно кращі. Іноді тварини самі активно збільшують дихальну поверхню за рахунок зміни форми тіла.

Наприклад, олігохети в несприятливих умовах дихання сильно витягуються у довжину, витончуються і завдяки цьому поверхня їхнього тіла збільшується. Гідри і актинії при нестачі оксигену сильно витягують своє тіло і щупальця.

Ступінь розвитку дихальних поверхонь вище у більш активних форм. Наприклад, у активного плавця - оселедця Menchadden площа зябер на 1 кг маси =16 дм2; у менш рухомого оселедця Орsanus - 3-4 дм2 , у донної жаби- риби - всього 1,4 дм2.

Швидкість дифузії газів визначається не тільки величиною дихальної поверхні, але й товщиною покровів, через які відбувається газообмін. В силу цього витончення покровів дихальних поверхонь є однією з основних адаптацій до газообміну. Дуже тонкі покрови на зябрах, в легенях та інших спеціальних утвореннях, що функціонують як органи дихання. Якщо спеціальних органів дихання немає, то витончуються покрови всього тіла. Наприклад, у личинок комах ручейників, одноденок, хірономід та інших епікутикула, яка в найбільший степені загальмовує газообмін, або не виражена зовсім, або є тільки на деяких ділянках тіла.

***Аерація дихальних поверхонь досягається***:

• вибором місця існування, де вода достатньо насичена оксигеном;

• періодичним оновленням води поблизу тіла.

У випадку різкого погіршення респіраторного середовища багато організмів переміщуються навіть у непритаманні для них біотопи. Наприклад, інфузорія Vоrticellanеbulifera при дефіциті оксигену утворює заднє кільце війок, відокремлюється від стебла і веде планктонний спосіб життя до тих пір, доки респіраторна обстановка у дна не покращиться.

Черви Nereis, личинки комара Chironomus та ряд інших тварин виповзають на поверхню ґрунту, коли респіраторні умови в його товщі різко погіршуються. Вибір місця з більш сприятливими умовами дихання спостерігається і у пелагічних тварин, коли вони залишають ділянки водойми з недостатньою концентрацією оксигену.

Універсальна адаптація гідробіонтів до аерації дихальних поверхонь шляхом *оновлення контактуючої з ними води*. Це оновлення може забезпечуватися:

- природними токами води;

- переміщенням організмів в її товщі;

- завдяки спеціальним дихальним рухам.

**Існування в проточній воді** - найбільш економічний способі оновлення води навколо організму. Таким способом користуються мешканці річок - черві, личинки одноденок, веснянок та інші організми.

Оновлення води за рахунок поступальних рухів самого організму здійснюється рядом ракоподібних, найпростішими, черв'яками, личинками комах та багатьма іншими тваринами.

Зміна води біля поглинаючих оксиген поверхонь зустрічається у представників усіх типів тварин. Дихальні рухи, які здійснюються усім тілом, притаманні багатьом черв'якам, личинкам комах і деяким рибам. Із зменшенням вмісту оксигену у воді темп дихальних рухів зростає, що сприяє підтриманню необхідного рівня газообміну. Наприклад, личинки Tubifex не здійснюють дихальних рухів, коли концентрація оксигену становить 5 мг/л, коли ж концентрація падає до 3-1 мг/л, то личинка здійснює 40-48 коливань за 1 хвилину.

У ряді випадків спостерігається аерація дихальних поверхонь газоподібним оксигеном з його захопленням з атмосфери, підлідних скупчень, повітроносних тканин рослин, із пухирців, що утворюються в товщі води.

Захоплення оксигену із атмосфери здійснюється або шляхом періодичного спливання тварин до поверхні води, або висуванням у повітря спеціальних дихальних трубок. Спливання для захоплення оксигену зустрічається у ряду комах та їх личинок, у молюсків, риб та багатьох інших тварин.

Газоподібним оксигеном гідробіонти можуть дихати не тільки на поверхні води, але і в її товщі. Так, павуки будують над водою дзвін і заповнюють його повітрям, що приноситься з поверхні. Знаходячись в такому дзвоні, павук довгий час може не спливати для дихання.

Багато тварин, які мешкають на дні, дихають атмосферним оксигеном не спливаючи до поверхні. Наприклад, черв'як Alma emine, який мешкає в мулі, позбавленому оксигену, звичайно поглинає оксиген заднім кінцем тіла із атмосфери. Личинки мухи-криски, які мешкають в мілких, дуже забруднених водоймах, виставляють над водою дихальну трубку до 5 см довжиною при довжині тварини 2 см. Довга дихальна трубка, з одного боку, дозволяє личинкам існувати у воді, майже або повністю позбавленої оксигену, а з іншого - не витрачати час на здобуття оксигену спливанням.

Іноді тварини використовують оксиген, який безпосередньо виділяється рослинами. Так, німфи бабок можуть загортатися в килим із нитчастих водоростей і поглинати оксиген, що ними виділяється.

Багато гідробіонтів комбінують повітряне і водне дихання, що дозволяє їм мобільніше використовувати різні респіраторні ситуації. Наприклад, легеневі молюскиLimnaea оvаtа, які мешкають в умовах прибійного узбережжя, де вони не можуть спливати для забору повітря, наповнюють водою порожнину легень і переходять до водного дихання. Електричні вугри Нуророmus, захоплюючи в воді пухирці повітря, переміщують їх у зябра, таким чином додатково аеруючи зябра. В інших випадках пухирці повітря затримуються в ротовій порожнині і аерують її спеціалізовані ділянки з густою мережею капілярів. Багато сомів, в'юнів і деякі інші риби проштовхують повітря, що ковтнули, через кишечник, частина котрого спеціалізується для поглинання оксигену.

Переважна більшість гідробіонтів з комбінованим диханням мешкає в тропічній та субтропічній зонах, де висока вологість повітря полегшує можливість перебування поза водою і вміст оксигену дуже часто виявляється значно нижче нормального.

Енергійне споживання оксигену водними організмами в процесі дихання, а також поглинання його при гнитті і розкладі органічних речовин може спричинити значне зменшення цього газу у водоймі. Виникнення дефіциту оксигену нерідко спричиняє задуху. **ЗАДУХА** - це випадки масової загибелі населення водойм, спричинені нестачею або повною відсутністю оксигену у воді. Автоматично із зменшенням у воді вмісту оксигену збільшується вміст СО2, сірководню, метану - отруйних для гідробіонтів.

Задухи спостерігаються у водоймах різного типу: в морях, озерах, ставках, річках. В одних водоймах задуха регулярно повторюється із року в рік, в інших - зустрічається рідко. Іноді задуха охоплює значні акваторії і спричиняє значних збитків рибництву.

Під час задухи в першу чергу гинуть форми, менш стійки до дефіциту оксигену, потім більш витривалі і в решті решт найстійкіші, якщо катастрофічне погіршення умов дихання затягується на тривалий термін. Задуха буває літньою і зимовою. Літня задуха звичайно співпадає з максимальним розвитком фітопланктону, тобто з періодом "цвітіння" водойми. В невеликих озерах та ставках, що добре прогріваються, літні замори настають як правило вночі і раптово.  Вдень вода в таких водоймах буває перенасиченою оксигеном завдяки інтенсивному фотосинтезу рослин, а вночі вміст оксигену різко падає, внаслідок чого і має місце задуха. Основна причина нічних задух - споживання великих кількостей оксигену для дихання масою тварин, бактерій і водоростей.

***Літні замори*** також мають місце і в деяких солонуватих водоймах, наприклад, Азовському та Балтійському морях. В Азовському морі задухи спостерігаються як правило з травня по серпень під час тихої погоди, коли із-за відсутності циркуляції води вміст оксигену в товщі та особливо у дна падає до десятих часток мг в 1 літрі.  Зниження концентрації оксигену у дна спричиняється розкладом відмерлих тут водоростей.

Під час задух в масі гине риба та інші гідробіонти, зокрема молюски. У берегів Перу раз в 11-12 років має місце масова загибель зоопланктону і риб внаслідок нестачі оксигену, коли сюди починає підходити тепла екваторіальна течія Ель-Ніньйо.

***Зимові задухи*** на відміну від літніх наступають поступово. Основна їх причина — поглинання оксигену при окисленні донних відкладів, збагачених органічними речовинами. Зимові замори звичайні у водоймах, дно котрих вкрите потужним шаром мулу. В більшості випадків задухи мають місце наприкінці зими і цілий ряд ознак засвідчують про її наближення. Вже при відносно невеликій нестачі оксигену у воді до ополонок та інших джерел атмосферного кисню починають підходити водяні клопи: спочатку Соrіхіdае, потім Мера і через декілька днів клопи-гладиші. Значно пізніше у ополонок заявляється риба. Більш витривалі до нестачі оксигену водні жуки: вони підходять до джерел атмосферного оксигену вже при сильній задусі. Усі перелічені комахи дихають атмосферним повітрям. Безперечно, що під час задухи зникає оксигенне тільки розчинений у воді, але й знищуються і всі його підлідні скупчення.

Донні тварини більш пристосовані до існування в умовах дефіциту оксигену і тому страждають під час задухи менше, ніж пелагічні форми.

Зимові задухи також виникають при сильному забрудненні водойм промисловими і комунально-побутовими стоками.

Зимові замори спостерігаються не тільки в стоячих водоймах, але й в річках. Наприклад, грандіозні за своїми масштабами щорічні зимові задухи в р. Об. Ґрунтові води, котрими вона живиться, містять дуже мало оксигену і багато гумінових речовин із-за сильно заболоченої водозбірної площі. Коли після скресання річки атмосферна аерація води практично припиняється, невеликі кількості розчиненого оксигену швидко витрачаються на окислення гумінових речовин, і виникає задуха. Вміст оксигену під час задухи падає до 2-3% від нормального і багато гідробіонтів, особливо риби, гинуть від асфікції.

ПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ

1. Від чого залежить ступінь розчинності газів у воді?

2. Чи впливає на газовий режим водойм життєдіяльність організмів?

3. Що собою представляє процес дихання гідробіонтів? Які групи аеробів Ви знаєте?

4. Назвіть основні шляхи дихання водних тварин.

5. Які Ви знаєте органи дихання водних тварин?

6. Як здійснюється газообмін у макрофітів?

7. Яким чином досягається ефективність газообміну у гідробіонтів?

8. Чи здатні гідробіонти комбінувати повітряне і водне дихання?

9. Які чинники можуть спричинити явище задухи? Які види задух існують?