

**Міністерство освіти і науки України
Державний університет «Житомирська політехніка»**

О. І. Увасва, І. Г. Коцюба, Т. О. Єльнікова

ГІДРОБІОЛОГІЯ

Навчальний посібник

Житомир 2020

УДК 574.5

У 18

Рекомендовано Вченою радою Державного університету «Житомирська політехніка» як навчальний посібник для здобувачів вищої освіти (*протокол № 4 від 26 червня 2020 р.*)

Рецензенти:

Волошина Н. О. – доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри екології Національного педагогічного університету імені М.П. Драгоманова;

Утєвський С. Ю. – доктор біологічних наук, професор кафедри зоології та екології тварин Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна;

Квач Ю. В. – доктор біологічних наук, старший науковий співробітник Інституту морської біології НАН України

Уваєва О.І., Коцюба І.Г., Єльнікова Т.О.

Гідробіологія: навчальний посібник. – Житомир: Державний університет «Житомирська політехніка», 2020. – 196 с.

ISBN

У навчальному посібнику висвітлено місце гідробіології у системі природничих наук, її предмет, завдання, основні напрямки, методи та історія гідробіологічних досліджень. Розглянуто умови проживання гідробіонтів, їх життєві форми і адаптація до умов середовища, екологічна зональність, газообмін і живлення гідробіонтів, їх популяції, продуктивність і біоіндикація якості водойм, наведено інформацію щодо інвазивних видів гідробіонтів, антропогенного впливу на водні екосистеми, охорони гідробіонтів і аквакультури.

Посібник відповідає програмі навчальної дисципліни «Гідробіологія».

Для студентів вищих навчальних закладів, викладачів.

УДК 574.5

© Уваєва О.І., 2020

© Коцюба І.Г., 2020

© Єльнікова Т.О., 2020

ISBN

© ©Житомирська політехніка, 2020

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

РОЗДІЛ 1. ВСТУП ДО ДИСЦИПЛІНИ

- 1.1. Гідробіологія як наука
- 1.2. Основні напрямки гідробіології
- 1.3. Історія гідробіологічних досліджень

РОЗДІЛ 2. МЕТОДИ ГІДРОБІОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

- 2.1. Загальні методи дослідження мешканців водойм
- 2.2. Мікроскопічні методи досліджень гідробіонтів

РОЗДІЛ 3. ФІЗИКО-ХІМІЧНІ УМОВИ ІСНУВАННЯ ГІДРОБІОНТІВ У ВОДОЙМАХ

- 3.1. Вода як середовище життя гідробіонтів
- 3.2. Донні відклади як середовище життя гідробіонтів
- 3.3. Вода як універсальний розчинник
 - 3.3.1. Розчинені гази
 - 3.3.2. Розчинені мінеральні речовини
 - 3.3.3. Розчинені і завислі органічні речовини
 - 3.3.4. рН середовища і окисно-відновний потенціал
- 3.4. Температура як чинник середовища водойм
- 3.5. Світло як чинник середовища водойм
- 3.6. Електромагнітні явища та іонізуюча радіація

РОЗДІЛ 4. ЕКОЛОГІЧНА ЗОНАЛЬНІСТЬ ВОДОЙМ

- 4.1. Екологічна зональність водойм. Основні екологічні зони Світового океану
- 4.2. Екологічні зони озер
- 4.3. Екологічні зони річок
- 4.4. Екологічні зони водосховищ

РОЗДІЛ 5. ЖИТТЄВІ ФОРМИ ПЕЛАГІАЛІ ТА ЇХ АДАПТАЦІЇ

- 5.1. Життєві форми гідросфери
- 5.2. Життєві форми пелагіалі
- 5.3. Пристосування планктону до життя у пелагіалі
- 5.4. Рухова активність гідробіонтів
 - 5.4.1. Активний і пасивний рух гідробіонтів
 - 5.4.2. Міграції гідробіонтів
- 5.5. Життєві форми нейстали

РОЗДІЛ 6. ЖИТТЄВІ ФОРМИ БЕНТАЛІ ТА ЇХ АДАПТАЦІЇ

- 6.1. Життєві форми бенталі
 - 6.1.1. Прикріплені організми
 - 6.1.2. Лежачі організми
 - 6.1.3. Мандрівні форми
 - 6.1.4. Нектобентос
 - 6.1.5. Свердлячі організми
 - 6.1.6. Організми, що закопуються у ґрунт
- 6.2. Пристосування організмів до життя у бенталі
- 6.3. Рухова активність бентичних організмів

РОЗДІЛ 7. ГАЗООБМІН ГІДРОБІОНТІВ

- 7.1. Колообіг кисню у водних екосистемах
- 7.2. Роль кисню у розкладанні органічних речовин і формуванні якості води
- 7.3. Роль кисню у життєдіяльності гідробіонтів
- 7.4. Особливості використання гідробіонтами кисню з води
- 7.5. Замори

РОЗДІЛ 8. ЖИВЛЕННЯ ГІДРОБІОНТІВ

- 8.1. Корм гідробіонтів
- 8.2. Кормова база і кормність водойм
- 8.3. Способи добування корму
- 8.4. Спектри живлення і кормова елективність
- 8.5. Трофічні угруповання і трофічні зони у бенталі водойм
- 8.6. Особливості живлення водяних тварин

РОЗДІЛ 9. ПРОДУКТИВНІСТЬ ВОДОЙМ

- 9.1. Біологічна продукція і потік енергії у водних екосистемах
- 9.2. Вплив гідрологічних, гідрохімічних і гідробіологічних чинників на утворення первинної продукції
- 9.3. Вторинна продукція
- 9.4. Вплив зарегулювання річкового стоку на біологічну продуктивність водойм

РОЗДІЛ 10. ПОПУЛЯЦІЇ ГІДРОБІОНТІВ

- 10.1. Загальне уявлення
- 10.2. Вікова і статева структура популяцій
- 10.3. Внутрішньопопуляційна різноякісність
- 10.4. Внутрішньопопуляційні взаємовідношення між гідробіонтами
- 10.5. Чисельність і біомаса популяцій гідробіонтів. Методи їх встановлення
- 10.6. Регуляція чисельності популяції
- 10.7. Функціональні та інформаційні зв'язки у популяціях гідробіонтів
- 10.8. Щільність популяції гідробіонтів

РОЗДІЛ 11. ГІДРОБІОЦЕНОЗИ ЯК БІОЛОГІЧНІ СИСТЕМИ ГІДРОСФЕРИ

- 11.1. Загальна характеристика
- 11.2. Видова різноманітність
- 11.3. Гідробіоценози перехідних екологічних зон (екотонів)
- 11.4. Структура гідробіоценозів
- 11.5. Взаємовідношення гідробіонтів в екосистемах
- 11.6. Роль вищих хребетних тварин у біологічних процесах водних екосистем

РОЗДІЛ 12. БІОЛОГІЧНА ІНДИКАЦІЯ ЯКОСТІ ВОДОЙМ

- 12.1. Якість води і методи її оцінки
- 12.2. Макрофіти – біоіндикатори
- 12.3. Визначення екологічного стану водойм і якості води за складом водяних макробезхребетних
- 12.4. Характеристика окремих видів гідробіонтів та їх індикаторна здатність

РОЗДІЛ 13. БІОЛОГІЧНЕ ЗАБРУДНЕННЯ ГІДРОЕКОСИСТЕМ

- 13.1. Спонтанне розселення гідробіонтів і біологічне забруднення водних екосистем
- 13.2. Роль антропогенних чинників щодо поширення чужорідних видів акваторіями водойм
- 13.3. Супутня акліматизація гідробіонтів
- 13.4. Оцінка впливу інтродукції риб і кормових безхребетних на фауну водойм

РОЗДІЛ 14. ВПЛИВ АНТРОПОГЕННОГО ЗАБРУДНЕННЯ НА ГІДРОБІОНТІВ

- 14.1. Сучасні класифікації токсичних речовин водного середовища
- 14.2. Типізація забруднень водойм
- 14.3. Особливості реагування на токсичне забруднення гідробіонтів
- 14.4. Самозабруднення і самоочищення водойм

РОЗДІЛ 15. ОХОРОНА ГІДРОБІОНТІВ І АКВАКУЛЬТУРА

- 15.1. Біологічні ресурси гідросфери та їх освоєння
- 15.2. Заходи щодо охорони природного відтворення промислових гідробіонтів
- 15.3. Аквакультура

ПОКАЖЧИК УКРАЇНСЬКИХ І ЛАТИНСЬКИХ НАЗВ ВИДІВ

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

ПЕРЕДМОВА

Навчальна дисципліна «Гідробіологія» входить до навчального плану підготовки студентів за спеціальністю «Екологія». Гідробіологія – наука про життя у воді організмів, популяцій, угруповань і біоценозів, взаємовідношень їх між собою і з абіотичними компонентами гідросфери. Запропонований навчальний посібник з гідробіології має на меті надати студентам загальні знання про склад, функціонування і закономірності існування гідробіоти як невід’ємної частини будь-якого водного об’єкта.

У сучасній гідробіології основними пріоритетними завданнями є дослідження популяцій гідробіонтів і біоценозів, як цілісних систем, встановлення наукових основ підвищення біологічної продуктивності водойм, вирішення задач забезпечення людей чистою водою, розробки біологічних основ боротьби з хижими і шкідливими гідробіонтами, що завдають шкоди рибному і сільському господарствам, промисловості та ін.

У сьогодення виникає потреба не лише у знанні всіх тих гідробіонтів, які населяють різні водойми, їх біологічних особливостей, закономірностей біологічних явищ та ін., але і у прогнозуванні можливих змін від інтенсивного впливу на них господарської діяльності та управління їх продуктивністю в інтересах людини.

Навчальний посібник містить розділи, де розглянуто гідробіологію як науку, основні напрямки і методи дослідження водного середовища, найважливіші чинники, зонування Світового океану, життєві форми гідробіонтів, їх дихання і живлення, продуктивність водойм, популяції гідробіонтів, гідробіозенози, біологічна індикація якості водойм, антропогенне забруднення водойм, охорона і аквакультура гідробіонтів.

У кінці кожного розділу наведено запитання для самоперевірки, а у заключенні посібника наведено покажчик українських і латинських назв видів і список рекомендованої літератури.

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

БСК₅ – біохімічне споживання кисню протягом 5 діб.

ГДК – гранично допустима концентрація хімічних речовин у водоймах, які використовуються для питних, господарсько-побутових та інших потреб населення.

ГДК_{рг} – гранично допустима концентрація хімічних речовин у водоймах, що мають рибогосподарське значення.

ГІС – географічні інформаційні системи.

ДДТ – дихлордифенілтрихлоретан.

ЗОР – завислі органічні речовини.

КК – кормовий коефіцієнт.

ПАВ – поліциклічні ароматичні вуглеводні.

ПАР – поверхнево-активні речовини.

ПП – проективне покриття.

РАС – рециркуляційна аквакультурна система.

РОР – розчинені органічні речовини.

СМЗ – синтетичні миючі засоби.

СПАР – синтетичні поверхнево-активні речовини.

УЗВ – установка замкнутого водопостачання.

ФОС – фосфорорганічні пестициди.

РОЗДІЛ 1. ВСТУП ДО ДИСЦИПЛІНИ

1. Гідробіологія як наука

Гідробіологія (*hydro* – вода, *bios* – життя, *logos* – наука) – наука про життя у воді. Гідробіологія вивчає склад і структуру населення водойм, їх функціональну роль і взаємодію між собою і абіотичними чинниками середовища.

Дослідження складу населення водойм передбачає встановлення видового складу організмів (аутекологічні дослідження) і їх біологічних особливостей (ріст, розвиток, живлення). З'ясування структури населення передбачає дослідження популяцій (демекологічні) і біоценозів (синекологічні) гідробіонтів як надорганізованих форм життя, що мають певну структуру, функції і особливості взаємодії з довкіллям.

Функціональна роль населення визначається їх специфічною трофічною функцією, здатністю підтримувати загальну продуктивність і участю у загальній трансформації речовин і енергії.

Предмет дослідження **гідробіології** – організми, популяції, біоценози, їх функціонування і взаємозв'язки між собою і абіотичними компонентами середовища.

Мета гідробіології – розуміння біологічних явищ і процесів у водних екосистемах і управління ними.

Основні **завдання** гідробіології як науки:

- дослідження біологічних явищ і процесів, які визначають колообіг речовин і потік енергії у водних екосистемах;
- встановлення екологічних процесів у гідросфері з метою її освоєння і винахід таких форм ставлення людей до водних екосистем, при яких користь від екосистем була б найбільшою, а шкода – найменшою;
- збільшення біологічної продуктивності водойм, отримання з них найбільшої кількості біологічної сировини;
- розробка біологічних основ забезпечення людей чистою водою, оскільки потреба у ній з ростом цивілізації постійно збільшується;
- експертна оцінка екологічних наслідків перерозподілу і перекидання стоку річок, антропогенної зміни гідрологічного режиму водойм;
- гідробіологічна експертиза впливу існуючих і новостворюваних промислових, сільськогосподарських та інших підприємств на водні екосистеми з метою їх охорони.

Міжпредметний зв'язок.

Гідробіологія опирається на комплекс біологічних наук, використовує відомості про життєдіяльність флори і фауни водойм і тісно пов'язана з **екологією** (взаємовідношення організмів з середовищем проживання), **ботанікою** і **зоологією** (біологічні особливості і систематика рослин і тварин), **гідрохімією** (хімічний склад вод, їх властивості за різного складу розчинених речовин), **гідрофізикою** (густина, в'язкість, теплопровідність, течія, збурювання, нагрівання і охолодження води та ін.), **гідрологією** (колообіг води у природі), **фізіологією** (обмін речовин, ріст, розмноження, дихання, живлення), **етологією** (поведінка гідробіонтів), **мікробіологією** (мікробіологічні процеси водойм), **біохімією** (біохімічні процеси гідробіонтів), **екотоксикологією** (токсичні здатності середовища і вплив на біоту) та ін.

1.2. Основні напрямки гідробіології

Гідробіологія як наука поділяється на загальну, спеціальну і прикладну (Хижняк, Євтушенко, 2018).

Загальна гідробіологія вивчає основні закономірності біологічних явищ і процесів, що відбуваються у водоймах, умови існування і взаємовідношення організмів, екологічні основи життєдіяльності організмів (живлення, дихання, осморегуляція та ін.), популяцій і водних екосистем.

Спеціальна гідробіологія вивчає гідробіологічні процеси водойм різного типу:

- океанів – *океанобіологія*, *біологічна океанологія* – наука про життя організмів у Світовому океані;

- морів – *морська біологія* або *таласобіологія*;
- озер і непроточних (лентичних) водойм – *лімнобіологія*;
- річок або лотичних екосистем – *потамобіологія*;
- ставків і малих водойм – *гелеобіологія*.

Прикладні напрямки гідробіології пов'язані з вирішенням практичних завдань, зокрема це рибогосподарський, санітарний, технічний та ін.

Рибогосподарська гідробіологія – один із найважливіших напрямків, пов'язаний з вирішенням питань раціональної експлуатації біологічних ресурсів водойм. Вона вивчає кормову базу промислових риб, розробляє прогнози промислового використання морів, водосховищ, методи прогнозування продуктивності водойм і її підвищення, створення основ раціональної годівлі риб і теорії удобрення рибиницьких ставків, ведення мари- і аквакультури, роботи з акліматизації риб і безхребетних у внутрішніх водоймах, вивчає екологію і біологію і штучне розведення низки кормових гідробіонтів.

Санітарна гідробіологія вивчає процеси забруднення і самоочищення водойм і проблеми, пов'язані з охороною водойм від забруднення промисловими і побутовими стоками, біологічні процеси очищення питних і стічних вод, шляхи управління ними.

Технічна гідробіологія вивчає біологію і екологію організмів, які завдають шкоди гідротехнічним спорудам і флоту, та розробляє методи боротьби з ними. Різні організми, які ведуть прикріпленій спосіб життя, утворюють обростання на корпусах суден, гідротехнічних спорудах, водопостачальних пристроях, фатах турбін, підводних спорудах, так званні біоперешкоди. Ці організми забивають труби, руйнують бетонні споруди. Основне її завдання – розробка заходів по боротьбі з біоперешкодами, біобростаннями суден і гідроспоруд – водопроводів, каналів, промислових установок, об'єктів енергетики і методів боротьби з біологічною корозією металів, що знаходяться у воді.

Сільськогосподарська гідробіологія вивчає формування водного населення на затоплених ділянках обробітку напівводних культур і шляхи управління цими процесами в інтересах підвищення врожайності сільськогосподарських культур і риборозведення.

Навігаційна гідробіологія вивчає біологічні явища у воді, пов'язані з судноплавством, зокрема усуненням спотворених показників приладів, що викликаються гідробіонтами: біоперешкоди, біолюмінісценція, ехолокація.

Радіологічна гідробіологія вирішує питання, пов'язані з надходженням у водойми радіонуклідів, кінетику накопичення і вплив радіонуклідів та інших джерел іонізуючих випромінювань на водяні організми.

Токсикологічна гідробіологія визначає критерії токсичності і гранично допустимі для гідробіонтів концентрації окремих токсикантів, механізми їх дії і оформилась в окрему дисципліну – *водну токсикологію*.

Медицино-ветеринарна гідробіологія – вирішує проблеми зниження чисельності гідробіонтів, які мають патогенне або паразитологічне значення (личинок або дорослих особин, переносників збудників захворювань, проміжних хазяїв гельмінтів та ін.).

За актуальними науковими проблемами у сучасній гідробіології виділяють такі **напрямки**:

- **продукційний** (продукційна гідробіологія) – вивчає біологічні основи продуктивності водойм, формує уявлення про трофічні зв'язки і біотичний колообіг у водних екосистемах; основи напрямку закладені радянським гідробіологом Г.Г. Вінбергом;

- **трофологічний** – досліджує формування трофічних зв'язків гідробіонтів, їх живлення і кормові взаємовідношення, причинні зв'язки і механізми продукційного процесу в їх динаміці; основи напрямку закладені радянським гідробіологом Н.С. Гаєвською;

- **енергетичний** – вивчає енергетичні потоки у водоймах; біологічну трансформацію енергії;

- **етологічний** – досліджує закономірності поведінки гідробіонтів і їх популяцій;

- **палеогідробіологічний** – вивчає історичні зміни у біотичних і абіотичних компонентах водних екосистем;
- **екологічної фізіології і біохімії гідробіонтів** – вивчає вплив чинників довкілля на особливості їх дії на метаболізм гідробіонтів і колообіг речовин;
- **космічний** – розробляє проблеми забезпечення космонавтів киснем і їжею завдяки культивуванню водоростей у біологічних реакторах.

Відносно молодими напрямками загальної гідробіології є системний і моніторинговий:

- **системний** – визначає загальні проблеми організації біосистем у гідросфері, їх поведінку, самоорганізацію, самоуправління, моделювання біосистем, прогнозує їх стан при різних зовнішніх впливах;

- **моніторинговий** – впроваджує методи екологічного моніторингу і систем біоіндикації у гідросфері, моніторингові дослідження за станом водних екосистем і їх біоти; розробляє методи нормування антропогенного навантаження на гідроекосистеми, прогнозування їх стану під впливом комплексу екологічних чинників;

За біологічними об'єктами досліджень у гідробіології виділяють:

- **планктонологію** – вчення про планктон;
- **бентологію** – вчення про бентос;
- **нейстологію** – вчення про нейстон.

1.3. Історія гідробіологічних досліджень

Витоки гідробіології сягають древніх часів, зокрема за відомостями Аристотеля (332 р. до н.е.), Олександр Македонський під час осади фінікійського міста Тира опускався на дно у водозлазному дзвоні і спостерігав за мешканцями глибин; Ронделе Гийома у праці «Загальна історія риб» (1554 р.) описав поширення прісноводних і морських риб; А. ван Левенгук (1674 р.) вперше описав мікроскопічну водорість спірогіру; Стензл де Кронфелс (1680 р.) описав явище «цвітіння» води і дав йому оцінку.

Гідробіологія як самостійна наука виникла у другій половині XIX ст. Поштовхом до її розвитку були дві надзвичайно актуальні і на сьогодні проблеми: зниження вилову риби і забруднення водойм.

Кризу світової рибної промисловості на той час пов'язували передусім з неконтрольованим промислом цінних видів риб – осетрових, лососевих, оселедцевих, а також молюсків (устриць, мідій) і китів.

Загроза забруднення водойм і джерел питного водозабезпечення реально насувалася разом із стрімким розвитком промисловості, сільського господарства, транспорту, ростом великих міст і скидом промислових і комунальних стічних вод від їх діяльності здебільшого у річки. Ці проблеми вимагали наукового дослідження впливу забруднень на життєдіяльність водяних організмів, видового складу населення, оцінки запасів об'єктів промислу, особливостей їх відтворення і механізми самоочищення природних вод. Раніше вважали, що очищення водойм відбувається завдяки фізико-хімічним процесам. Та ще у 1869–1870 рр. німецькі вчені Мюллер і Кон звернули увагу на величезну роль водяних організмів для самоочищення води від речовин, які забруднюють довкілля. У подальшому німецькі вчені Кольквітц і Марссон уточнили роль окремих організмів у біологічному самоочищенні водойм і розробили принцип індикації їх забруднення за наявністю у них гідробіонтів з різною чутливістю до якості води.

Становлення гідробіології як науки відбулося на основі 3-х складових: організації морських і океанічних наукових експедицій для збору гідробіологічних та іхтіологічних матеріалів, створення спеціальних установ для дослідження морських і прісноводних організмів – біологічних станцій і розробка спеціальних приладів для відбирання зразків води і ґрунту з наявними там організмами.

Наукові експедиції. Найбільш визначними є такі експедиції:

- навколосвітня подорож Ч. Дарвіна на кораблі «Бігль» у 1831–1836 рр., де була зібрана велика колекція організмів;

- водами Атлантичного, Індійського і Тихого океанів корвета «Челленджер» (1872–1876 рр. під керівництвом С.В. Томпсона), вперше описані пелагічні і донні організми, виявлені на глибині 5770 м, що заперечило твердження щодо «нежиттєвості» морських глибин;

- Атлантичним океаном судна "Національ" (1889 р.), де німецький фізіолог В. Гензен вперше застосував кількісні методи дослідження планктону;

- на Каспійське море (1853–1856 і 1874–1876 рр.) під керівництвом К.М. Бера і О.А. Гримма – обґрунтували зв'язок чисельності риб з їх кормовою базою, встановили причини зменшення улову і запропонували шляхи регулювання промислу і охорони рибних запасів;

- на Чорне море (1890–1892 рр.) за участю М.І. Андрусова, О.О. Лебединського, які встановили двошаровість Чорного моря і факт насичення глибинних шарів (150–200 м) сірководнем;

- на Баренцове море (1899–1906 рр.) під керівництвом М.М. Книповича – встановлено великі скупчення промислових видів риб.

Біологічні станції. Це створення наукових установ для стаціонарного дослідження морської і прісноводної фауни і флори:

1834 р. – морська біологічна станція у Марселі (Франція);

1859 р. – морська біологічна станція у Конкарно (Франція);

1869 р. (1871–1872) Севастопольська біологічна станція у Росії (з 1963 р. – Інститут біології південних морів НАН України), де працювали видатні вчені І.М. Сеченов, І.І. Мечніков, А.О. Ковалевський;

1872 р. – морські біологічні станції Росков (Франція) і Неаполь (Італія);

1875 р. – Вудс-Хол (штат Массачусетс, США – морська біологічна лабораторія), з 1930 р. – Вудс-Холський океанографічний інститут;

1882 р. – морська біологічна станція Вільфранш (Англія);

1886 р. – Вільфранш-сюр-Мер (Ніца, Середземне море), організував професор Київського університету О.О. Коротнев, існує як біостанція Паризького університету, а пізніше – CNRS (французький аналог Академії наук);

1889 р. – біологічна станція у Ньюпорті (Данія);

1890 р. – прісноводна біологічна станція оз. Плен (Німеччина), на сьогодні Макс-Планк Інститут Лімнології;

1891 р. – прісноводна біологічна станція оз. Глибоке (Росія);

1894 р. – річкова біологічна станція на р. Іллінойс (США);

1900 р. – річкова біологічна станція на р. Волга (Саратов, Росія);

1909 р. – Дніпровська біологічна станція на Трухановому острові у Києві, з 1939 р. – Гідробіологічний інститут, на сьогодні Інститут Гідробіології НАН України.

На сьогодні більшість створених гідробіологічних станцій стали науковими центрами (інститутами) з дослідження біології морських і прісноводних екосистем.

Спеціальні гідробіологічні прилади. Дослідження населення водойм вимагало розробки спеціальних знарядь і обладнання для відбирання зразків води і ґрунту. У 1887 р. німецький вчений В. Гензен вперше сконструював спеціальну конічну сітку з дрібновічкового млинарського сита і запропонував термін «планктон». У подальшому ця сітка у різних модифікаціях отримала широке застосування для відбирання найдрібніших мешканців товщі води – планктону.

У 1890 р. німецький вчений Геккель ввів поняття «бентос» – населення дна водойм. У 1909 р. датський вчений Петерсен сконструював прилад для відбирання кількісних проб донного населення морів – дночерпак, англійський вчений Екман – для прісних водойм (1911). Обидва прилади використовуються і у наш час.

Наукові праці. Першими узагальнюючими фундаментальними дослідженнями у гідробіології були праці:

- К. Мьобіуса «Устриці і устричне господарство» (1887), у якій вперше був запропонований термін «біоценоз»;

- Ф.А Фореля «Женевское озеро» (1892) і «Руководство по озероведению» (1901);
- С.А. Форбса "Озеро как микрокосм" (1887);
- О. Захаріаса «Тваринний і рослинний світ прісних вод» (1891);
- С. Апштейна «Планктон пресных вод» (1906);
- К. Кнауते «Прісні води» (1907);
- Р. Кольквітца, М. Марссона «Шкала оцінки забруднення водойм» (1908).

Радянський гідробіолог С.О. Зернов у 1912 р. описав донні біоценози Чорного моря і виявив скупчення червоної водорості філофори, названі на його честь – філофорні поля Зернова.

На початку ХХ ст. відбулося впровадження кількісних методів дослідження планктону і бентосу, подальший розвиток рибогосподарських і санітарно-біологічних досліджень, початок підготовки кадрів в області гідробіології, збільшення гідробіологічних установ. Зокрема в Україні розпочинає свою роботу Дніпровська гідробіологічна станція Української академії наук, де працювали відомі вчені (А.Н. Кеппен, Д.Е. Белінг, Я.В. Ролл), Донецька станція (В.М. Арнольд, М.М. Фадеєв, Л.А. Шкорбатов), створено Дніпропетровський гідробіологічний інститут (Д.О. Свіренко), розширюється сітка рибогосподарських станцій.

На сучасні уявлення про життя водяних організмів велике значення мали наукові праці:

- американського вченого Е.А. Берджа про добові міграції зоопланктону в оз. Мендота (1894–1897), газовий режим озер залежно від абіотичних і біотичних чинників (1911), склад органічних речовин озер (1930–1941); він ввів у гідробіологію терміни «термоклин», «епілімніон», «гіполімніон»;

- німецького вченого А. Тіннемана і шведського альголога Е. Наумана, які розробили основи типології водойм і вперше застосували терміни «оліготрофний» і «евтрофний» до озер;

- ***російські гідробіологи:***

- С.М. Садовський довів залежність розподілу гідробіонтів у водоймах від рН середовища;

- С.І. Кузнецов визначив провідну роль мікроорганізмів води і мулу у колообігу речовин в озері;

- Е.С. Боруцький розробив методи визначення продукції фіто- і зообентосу;

- Г.Г. Вінберг вперше (1931) розробив метод визначення первинної продукції за швидкістю новоутворення органічної речовини фітопланктоном під час фотосинтезу (метод склянок).

- датський вчений Е. Стеман-Нільсен вперше для визначення первинної продукції фітопланктону застосував радіовуглецевий метод, а радянські гідробіологи Ю.І. Сорокін і О.І. Кобленц-Мішке, використавши цей метод, виявили, що середня первинна продукція великих ділянок океану нижча за середню продукцію рослинності суходолу;

- ***гідробіологи Ньюпортської біологічної станції***

- ✓ Й. Петерсен (1909) запропонував розрахунки співвідношень при передачі органічної речовини трофічним ланцюгом і довів, що на кожному трофічному рівні одиниця маси споживача створюється завдяки 10-м одиницям жертви (кормовим об'єктам);

- ✓ П. Бойсен-Йенсен (1919) вперше розробив методи розрахунку річної продукції організмів бентосу;

- німецький іхтіолог Р. Демоль у 1927 р. ввів у біологію термін «біомаса», а відношення продукції до біомаси він виразив у вигляді коефіцієнту P/B , який до цього часу використовується у розрахунках річної продукції різних гідробіонтів;

- американський вчений Дж. Хатчинсон висунув концепцію про трофічні рівні, а його учень, зоолог Р. Ліндеман у праці «Трофіко-динамічний аспект екології» (1942), використавши метод Ч. Джудея, власні відомості і дані С.В. Бруевича і В.С. Івлева,

запропонував її застосувати для кількісної оцінки перетворення речовини і енергії, які відбуваються під час переходу з одного рівня на інші;

- англійський вчений Х. Харвей із Плімутської морської біологічної асоціації вперше надав розрахунок «балансу життя» під квадратним метром моря (1950), використавши дані про біомасу бактеріо-, фіто-, зоопланктону, риб, засвоєння корму, інтенсивність обміну, швидкість росту, показники продукції і смертності;

- наукові праці російських гідробіологів С.І. Кузнецова, А.С. Разумова, А.Г. Родіної з біотичної трансформації речовини і енергії у водоймах сприяли подальшому дослідженню балансу речовини і енергії у водних екосистемах.

Важливим етапом у розвитку гідробіології стали дослідження ролі гідробіонтів у самоочищенні водойм і формуванні якості природних вод. Німецькі вчені Кольквітц і Марссон створили основу вчення про «сапробність» вод і визначили списки індикаторних організмів. Детальні списки цих організмів були опубліковані у працях чеського вченого В. Сладчека (1973). Забруднення природних вод і його дослідження сприяло формуванню нової дисципліни – *водної токсикології*, яка визначає механізми дії різних токсикантів, критерії токсичності і гранично допустимі для гідробіонтів концентрації окремих токсикантів. Подальший розвиток щодо контролю якості природних вод пов'язаний з розробкою радянськими вченими В.Д. Федоровим і Ю.А. Израелем (1974) концепцій біологічного і екологічного моніторингу довкілля.

Велике значення для розвитку будь-якої науки мають друковані праці. Перший спеціалізований гідробіологічний часопис «Праці Пленської станції» виходить у 1893–1905 рр. (Німеччина), з 1906 р. – міжнародний журнал «Архів гідробіології», з 1908 р. – часопис «Международное обозрение общей гидробиологии и гидрологии», з 1926 р. видається органом Міжнародної Ради з дослідження гідробіонтів часопис «Журнал Совета». У наш час з друку виходить низка часописів, серед яких «Гидробиологический журнал» (Інститут гідробіології НАН України).

Сучасні гідробіологічні дослідження в Україні проводяться державними науковими і навчально-науковими установами:

- Національна академія наук України – Інститут біології південних морів (м. Одеса) та Інститут гідробіології (м. Київ);
- Національна академія аграрних наук України – Інститут рибного господарства (м. Київ);
- Державне агентство рибного господарства України – Південний науково-дослідний інститут рибного господарства (м. Керч) і його Одеський центр;
- Міністерство захисту довкілля та природних ресурсів – Український науковий центр екології моря (м. Одеса);
- Державна інспекція з охорони Чорного моря (м. Одеса);
- Інститут екологічних проблем (м. Харків);
- кафедри державних університетів (Києва, Одеси, Дніпра, Львова, Тернополя, Ужгорода, Харкова, Чернівців).

На сьогодні особливої актуальності набувають гідробіологічні дослідження у зв'язку з інтенсивним антропогенним впливом на водні екосистеми: це якість води і раціональне використання водних біологічних ресурсів. Біологічно обґрунтована система раціонального природокористування стає у сучасних умовах основою розвитку суспільства.

ЗАПИТАННЯ ДЛЯ САМОПЕРЕВІРКИ

1. Що є предметом науки гідробіології?
2. Назвіть основні завдання гідробіології.
3. Які напрямки виділяють у сучасній гідробіології за актуальними науковими проблемами?
4. Яке походження має гідробіологія як наука?
5. Назвіть передумови становлення гідробіології як науки.

РОЗДІЛ 2. МЕТОДИ ГІДРОБІОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1. Загальні методи дослідження населення водойм

Основними методами дослідження водойм є описовий, порівняльний і експериментальний. *Описовий метод* – це збирання і описування фактичного матеріалу для з'ясування суті явищ, тобто дослідження видового складу живого населення водойм і кількісних показників розвитку окремих видів. Збирання і описування фактичного матеріалу були основними засобами дослідження на ранніх стадіях розвитку гідробіології, які не втратили свого значення і сьогодні. Для збирання матеріалу використовують спеціальні прилади і обладнання: планктонні сітки, батометри, дночерпаки, волоки, драги та ін. (Хижняк, Євтушенко, 2014).

Порівняльний метод дозволяє за допомогою зіставлення вивчати подібність чи відмінність організмів, популяцій, гідробіоценозів різних водойм.

Експериментальний метод досліджень пов'язаний з активним впливом дослідника на окремі популяції, біоценози і екосистеми у природних чи лабораторних умовах у необхідному для нього напрямку. При цьому точно вимірюють потрібні умови і враховують зміни перебігу процесів. Метод дозволяє вивчати явища ізольовано і досягати повторення їх при відтворенні ідентичних умов. Вищою формою експерименту є *моделювання* досліджуваних процесів у водних екосистемах.

Для вирішення низки завдань гідробіологія залучає багатий арсенал сучасних хімічних, фізіологічних, мікробіологічних, біохімічних, біофізичних, молекулярно-генетичних, токсикологічних методів. Окрім цього, у сучасних дослідженнях використовують дистанційні біофізичні прилади, підводне і надводне відеоспостереження (телебачення, фотографування), ехолокацію і методи візуального спостереження – акваланги, підводні човни, батискафи і космічні супутники. Дослідження населення водойм проводять за допомогою відбирання зразків (проб) води і донних відкладів з наявними там організмами при експедиційних виїздах на водойму. У морській експедиції судно виходить на заздалегідь визначену станцію і прив'язується у просторі за допомогою супутникової системи позиціонування (GPS). Ехолотом визначається глибина місця. Для визначення параметрів середовища (температури, вмісту розчиненого кисню, тиску, електропровідність, флуоресценція) використовують STD-зонд і касети з батометрами для відбирання проб води (рис. 2.1). Після цього проводять відбирання проб зоопланктону планктонною сіткою, проб зообентосу дночерпаками чи донним тралом. При роботі судна у прибережних районах проводять підводні водолазні дослідження.

Дослідження великомасштабних процесів і явищ, що відбуваються на земній поверхні, проводиться з використанням штучних супутників Землі. Найкращі результати досягаються при комплексному, синхронному використанні дистанційних і наземних вимірювань, коли результати останніх екстраполюються на картосхеми, отримані на основі космічних знімків. Космічні зйомки поверхні Землі виконують супутники Січ-1, Природа, Lendsat, Shot, NOAA, ERS IRS та ін. Вони мають спектральну скануючу апаратуру, що дозволяє отримати зображення земної поверхні у різних діапазонах спектра: у видимому (від 0,40 до 0,75 мкм), інфрачервоному (від 0,75 до 14 мкм) і радіоспектрі (від 3 до 100 см). При цьому забезпечується максимальна роздільна здатність на місцевості зі смугою огляду у декілька десятків кілометрів. Ці параметри апаратури забезпечують отримання різних карт, які при дослідженні водойм дають панораму водних систем (річок, озер, водосховищ, морів і океанів), використовуються для побудови мережі станцій, визначення координат мережі станцій (GPS) і екологічних карт водних об'єктів.

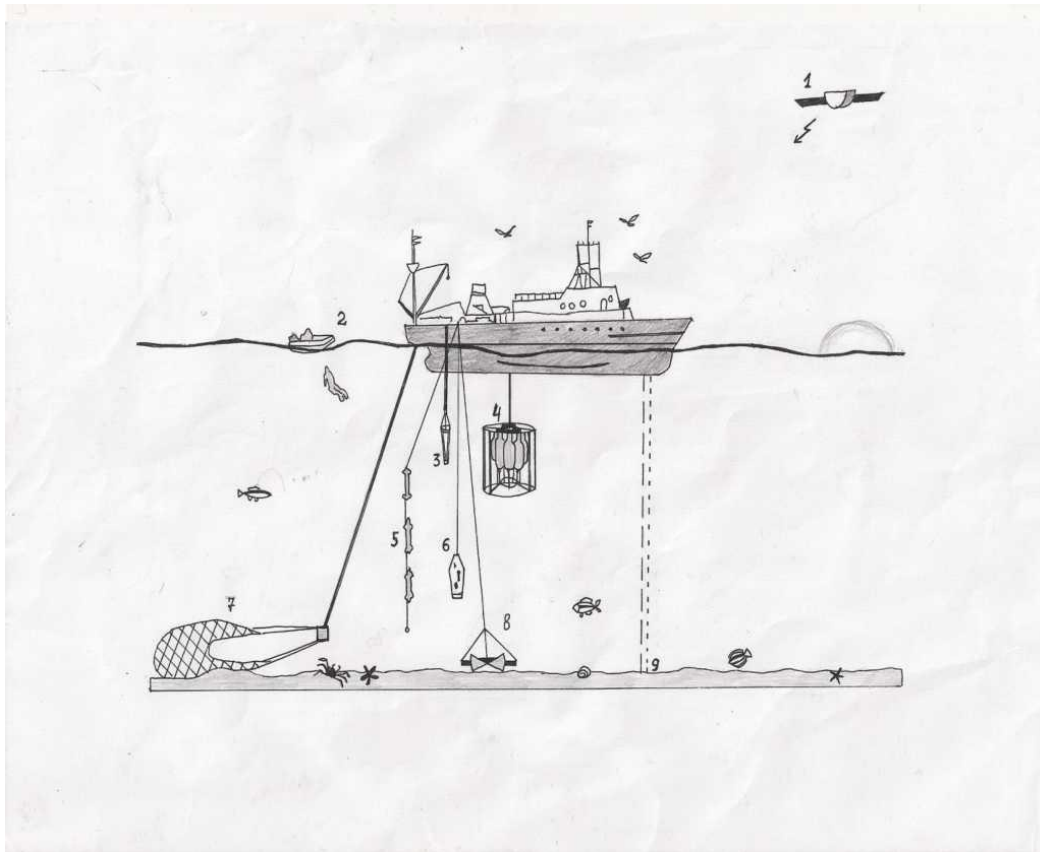


Рис. 2.1. Оснащення науково-дослідного судна у морській експедиції (Хижняк, Євтушенко, 2014):

1 – супутникова система позиціонування (GPS); 2 – підводні дослідження, висадка на берег; 3 – зоопланктонна сітка; 4 – СТД-зонд STD90 (Т, С, О, рН, ФАР, флуоресценція) у касеті MWWS12 з батометрами для відбирання проб води; 5 – серія батометрів Ніскіна або БМ-48; 6 – СТД-зонд SEACAT SBE19 (Т, С, D); 7 – донний трал або трал Сігсбі; 8 – дночерпак Ван-Віна; 9 – ехолот.

Сучасне дослідження біології морів проводять з використанням географічних інформаційних систем (ГІС). Це організований набір апаратних і програмних засобів, географічних даних, призначених для ефективного отримання, збереження, оновлення, опрацювання, аналізу і зображення усіх видів географічно прив'язаної інформації. Інформація у ГІС надходить з експедиційних досліджень, дистанційного зондування, архівних матеріалів і літературних джерел. Інформація про водні екосистеми для роботи у ГІС-системі складається з основних блоків:

- **середовище** (морфометричні характеристики водойми, рельєф дна, ґрунти, особливості берегів, клімат, гідрологічний режим, фізико-хімічні умови та ін.);
- **біота** (дані щодо планктону, бентосу, іхтіофауни, птахів і ссавців);
- **антропогенний вплив** (різні види забруднень – органічне, хімічне, теплове і радіаційне, а також рибництво, рибальство, розробка сировинних запасів та ін.).

Також у системі ГІС наводяться дані про експедиції, дистанційне зондування, фото- і відеоматеріали та ін. Впровадження у практику гідробіологічних досліджень сучасних технологій – GPS і ГІС дозволяє вирішувати питання визначення координат на новітньому рівні.

Одним із найбільш перспективних методів у гідробіології вважають застосування ізольованих екологічних систем або мікрокосм. Це експериментальні ємкості, виготовлені із поліетилену, поліхлорвінілу чи інших полімерних плівок, що поміщаються у природні водойми для систематичних спостережень за гідробіологічними процесами в контрольованих умовах, наближених до природних. Сучасний мікрокосм являє собою

складну інженерну споруду об'ємом до декількох сот кубічних метрів, що використовується у морських і океанічних умовах. Якщо дослідження проводять у природних умовах безпосередньо на водному об'єкті, то у цьому випадку екосистема наближена до природного середовища піддається впливу природних і антропогенних чинників. Переваги мікрокосмів є очевидними, і їх прийнято називати штучними басейнами для досліджень екологічного стану водойм. Однак такий експеримент вимагає постійного контролю, потребує великої кількості технічних засобів і фінансових витрат. Дослідження з мікрокосмом використовують у гідробіології і екології, вивчаючи дію токсиканта на організм, популяцію і гідробіоценоз. Дослідження з використанням мікрокосма широко використовують у США як невід'ємну частину екологічного моніторингу.

Останнім часом для визначення чисельності водоростей і бактерій використовують біохімічні методи (за концентрацією хлорофілу і концентрацією АТФ). Вміст хлорофілу, а відповідно і чисельність водоростей, визначають біофізичними методами (за спектральним складом світла, що виходить з води). Поширеними методами визначення інтенсивності фотосинтезу планктону є кисневий (хімічний) і радіовуглецевий (біофізичний) методи.

Надзвичайно перспективними є молекулярно-генетичні дослідження. Вони дають можливість за виділеними РНК і ДНК вивчати бактеріопланктон і досліджувати його різноманіття, визначати детекцію (якісні ознаки), характеристику, контроль поширення фітопланктону і залежність генетичної структури зоопланктону від екологічних чинників та ін.

Дослідження видового складу різних таксономічних груп водяних організмів неможливе без інформаційного забезпечення, яке включає 3 основних блоки:

1) визначники систематичної ієрархії флори та фауни – від виду (підвиду, форми, варієтету статусу) до таксонів найвищого рангу – тип, царство. У наш час робляться спроби щодо створення електронних атласів-визначників, які б поєднали багатий фактичний матеріал традиційних визначників з методами, що використовуються в штучному інтелекті (експертних системах) і розпізнаванні образів. Швидкість електронного визначення залежить від складності таксономічної групи, фізичного стану об'єкта і складності ознак. Система дає відповідь про вид даного об'єкта (чи варіанти відповіді) і розгорнуту довідку з морфології, екології, біогеографії, літературі та ін. Розроблено електронні атласи-визначники риб і деяких вищих ракоподібних – *Isopoda*, *Anisopoda*, *Cirripedia* Чорного моря, атласи-визначники безхребетних тварин прісних вод (річок, озер, ставків, водосховищ) середньої смуги Росії, які включають 130 видів (30 систематичних груп різного порядку) і атлас-визначник найбільш поширених водоростей (52 види, 49 таксонів на рівні відділів і родів).

2) основні монографічні роботи, за допомогою яких можна:

- обґрунтувати необхідність дослідження гідробіонтів даної систематичної, екологічної чи трофічної групи;
- вибрати необхідні найбільш інформативні структурно-функціональні характеристики;
- освоїти нові методи досліджень.

3) математичне забезпечення – на сьогодні ще розроблено у недостатній мірі, представлено здебільшого методами варіаційної статистики.

Майже відсутні програми системного забезпечення і аналізу емпіричних даних, методичних підходів до їх узагальнення. Доопрацювання вимагає математичне забезпечення короткочасних і, особливо, довгострокових прогнозів можливих загроз біорізноманіттю через антропогенні чинники. Більшість розроблених в екології математичних моделей дозволяє моделювати абіотичні складові водних екосистем, а біотичні (ті, що формують біорізноманіття), зазвичай, ігноруються. Необхідною складовою інформаційного забезпечення повинен бути пакет комп'ютерних програм для з'ясування біорізноманіття, структурних індексів, їх основних функціональних характеристик. Важливим моментом також є і те, що математичне забезпечення дозволяє більш чітко сформулювати мету, задачі

досліджень, логічно обґрунтувати отримані результати досліджень.

Визначення таксономічного складу планктонних і бентичних угруповань водяних організмів та їх кількісних показників неможливе без апаратного забезпечення оптичними і вимірвальними приладами: мікроскопами різних видів, фотоелектроколориметрами, цитофлуориметрами та ін. Сучасні світлові мікроскопи – це складні оптичні системи, які дають можливість отримувати збільшення у 2500–3000 разів. У ХХ ст. сконструйований цифровий мікроскоп, що збільшує предмети у сотні тисяч разів.

2.2. Мікроскопічні методи досліджень гідробіонтів

Мікроскоп – оптичний прилад для отримання збільшеного зображення мікрооб'єкта (або деталей його структури). За допомогою мікроскопа визначають різні характеристики мікрооб'єкта: його форму, розміри, будову та ін.

Історична довідка. Властивість системи з двох лінз давати збільшені зображення предметів була відома вже у ХХІ ст. у Нідерландах і Північній Італії майстрам, що виготовляли скло для окулярів. Є відомості, що близько 1590 р. прилад подібний на мікроскоп був виготовлений братами Янсенами (Нідерланди). Швидке поширення мікроскопа і його вдосконалення, здебільшого ремісниками-оптиками, розпочинається з 1609–1610 рр., коли Р. Галілей сконструйовав зорову трубу і використовував її як мікроскоп, змінюючи відстань між об'єктивом і окуляром. Перші блискучі успіхи використання мікроскопа у наукових дослідженнях пов'язані з іменами Р. Гука (близько 1665 р.; зокрема, він встановив, що тваринні і рослинні тканини мають клітинну будову) і особливо А. Левенгука, що відкрив за допомогою мікроскопа мікроорганізми (1673–1677 рр.). У 1827 р. Д. Б. Амічі вперше застосував у мікроскопі імерсійний об'єктив.

У навчальних лабораторіях використовують світлові мікроскопи, на яких мікропрепарати розглядаються за допомогою природного або штучного світла. Найбільш поширені світлові і стереоскопічні біологічні мікроскопи. Вони дають збільшення у межах від 56 до 1350 разів. Стереоскопічний мікроскоп забезпечує об'ємне сприйняття мікрооб'єкта зі збільшенням від 3,5 до 88 разів.

Головний принцип роботи світлового мікроскопа полягає у тому, що через прозорий або напівпрозорий об'єкт дослідження, розміщений на предметному столику, проходять промені світла і потрапляють на систему лінз об'єктиву, які збільшують зображення (рис. 2.2). Мікроскоп складається з 3-х функціональних елементів: освітлювального, відтворювального і візуалізованого. Освітлювальний елемент створює потік світла на об'єкт дослідження для збільшення його розмірів.

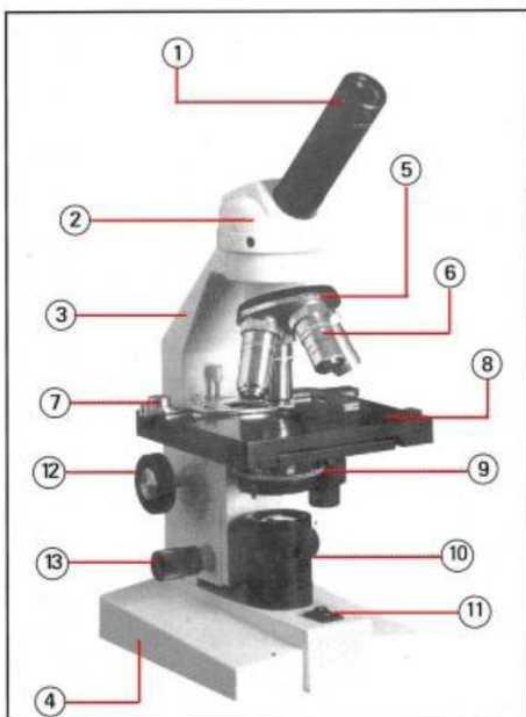


Рис. 2.2. Будова світлового мікроскопа:
 1 – окуляр; 2 – насадка; 3 – штатив; 4 – основа;
 5 – револьверна головка; 6 – об'єктив;
 7 – координатний столик; 8 – предметний
 столик; 9 – конденсор; 10 – освітлювальний
 пристрій;
 11 – перемикач; 12 – гвинт макрометричного
 (грубого) фокусування; 13 – гвинт
 мікрометричного (точного) фокусування.

В освітлювальну частину входять джерело світла і оптико-механічна система.

Відтворювальна частини мікроскопа – це відтворення зображення предмета у площині з необхідною якістю зображення і кратністю збільшення. Відтворюючий елемент – це об'єктив і проміжна оптична система.

Візуалізований елемент необхідний для отримання зображення предмета на сітківці ока, фотоплівці, екрані і додаткового збільшення. Він складається з монокулярної, бінокулярної чи триокулярної візуальної насадки із спостережною системою (окулярами), проекційної насадки, системи додаткового збільшення, системи аналізу і документування зображень. Наявність додаткових систем залежить від типу мікроскопа.

Оптична система мікроскопа складається з окуляра і об'єктива, з'єднаних між собою трубою – *тубусом*, який прикріплений до штатива.

Збільшення мікроскопа є його основною характеристикою і дорівнює добутку збільшень об'єктива і окуляра. З навчальною метою використовують об'єктиви $\times 8$, $\times 20$, $\times 40$, $\times 90$. Збільшення окулярів позначено на них цифрами: $\times 7$, $\times 10$, $\times 15$. Якість об'єктива визначає його роздільна здатність, тобто властивість зображувати найдрібніші деталі препарату. Роздільна здатність характеризується найменшою відстанню, при якій дві крапки розрізняють окремо – це близько 0,2 мкм. Наприклад, при використанні імерсійного об'єктива ($\times 90$) і окуляра ($\times 10$), зображення об'єкта буде збільшене у 900 разів.

Механічна система мікроскопа – це тубус, штатив, предметний столик, механізми фокусування, револьверна голівка. Механізми фокусування використовують для отримання чіткого зображення. Гвинт грубого (макрометричного) фокусування використовують при роботі з малим збільшенням, а тонкого (мікрометричного) фокусування – при роботі з великим збільшенням.

Препарат з об'єктом досліджень поміщають на предметному столику. Існує декілька видів предметних столиків: нерухомий (стаціонарний), рухомий, координатний та ін. Координатний столик дає можливість пересувати досліджуваний об'єкт у горизонтальній площині по осях X і Y.

На револьверній голівці розташовані об'єктиви. Повертаючи її, можна вибрати потрібний об'єктив і, отже, поміняти збільшення. Освітлювальна система мікроскопа складається з джерела світла, яке може бути вмонтованим і зовнішнім, конденсора і діафрагми. Біологічні мікроскопи мають нижню вмонтовану підсвітку. За допомогою діафрагми можна регулювати освітлення препарату. Конденсори бувають однолінзові, дволінзові, трьолінзові. Піднімаючи або опускаючи конденсор, можна конденсувати або ж розсіювати повітря, що падає на препарат. Діафрагма може бути з поступовою зміною діаметра отвору або ступінчатою з декількома отворами різного діаметру. При зменшенні чи збільшенні діаметру отвору можна обмежувати або збільшувати потік світла, що падає на об'єкт досліджень.

Мікроскоп біологічний стереоскопічний МБС-1 (рис. 2.3) дає пряме і об'ємне зображення об'єкта, що проходить у відбитому світлі. Він призначений для дослідження дрібних об'єктів і препарування їх, так як має велику робочу відстань – від накривного скельця до фронтальної лінзи. Основна частина мікроскопа – оптична голівка. У нижню частину її вмонтовано об'єктив, що складається з системи лінз, які можна перемикає за допомогою рукоятки і цим змінювати збільшення. Збільшення об'єктива позначені цифрами на рукоятці – $\times 0,6$, $\times 1$, $\times 2$, $\times 4$, $\times 7$. Для встановлення потрібного збільшення об'єктива необхідно цифру на рукоятці поєднати з точкою на корпусі голівки. На верхню частину голівки встановлена бінокулярна насадка. Окуляри мають збільшення $\times 6$; $\times 8$; $\times 12,5$; $\times 16$. Для встановлення зручної для очей відстані між окулярами треба розсунути або зрушити тубуси. До задньої стінки корпусу голівки прикріплений кронштейн з рейковим механізмом пересування. Підйом і опускання корпусу голівки здійснюється обертанням гвинта.

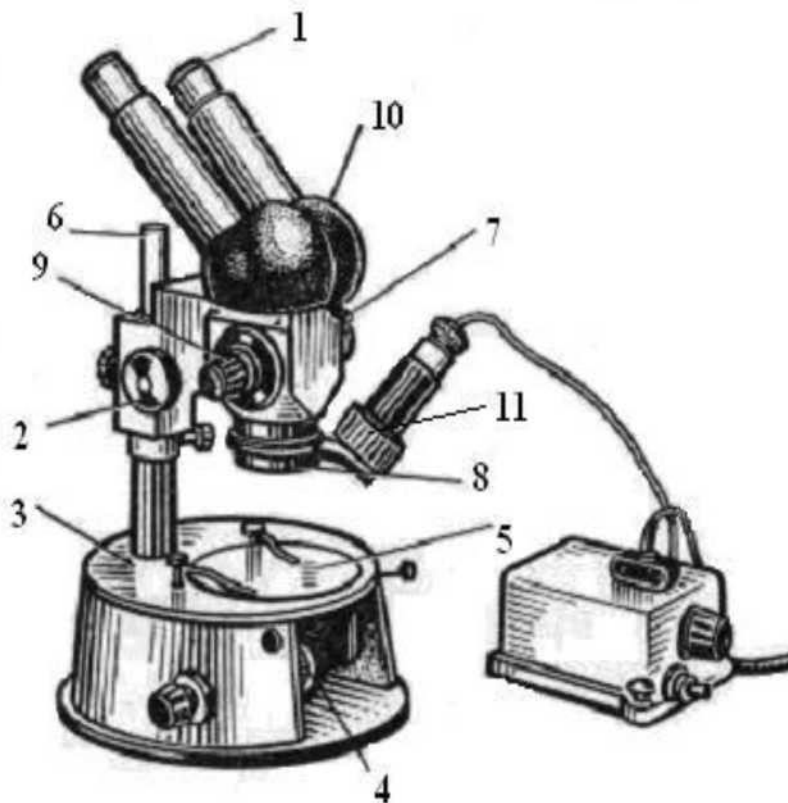


Рис. 2.3. Будова стереоскопічного мікроскопа МБС-1:

1 – окуляр; 2 – гвинт грубої наводки; 3 – підставка; 4 – дзеркало; 5 – предметний столик; 6 – стійка; 7 – оптична голівка; 8 – об'єктив; 9 – рукоятка перемикання збільшення; 10 – бінокулярна насадка; 11 – лампа.

Кронштейн кріпиться до стійки, яка прикріплена до підставки. Для роботи у прохідному світлі у корпус підставки вмонтований відбивач світла із дзеркальною і матовою поверхнями. З передньої сторони корпусу є вікно для доступу денного світла. Для штучного освітлення є лампа, яку вставляють або в отвір у задній частині корпусу (для прохідного світла), або у кронштейн, укріплений на об'єктиві (для відбитого світла). Столик встановлений у круглому вікні на верхній поверхні корпусу підставки. Він може бути або скляним (при світлі, що проходить), або металевим, з білою і чорною поверхнями (при відбитому світлі).

Мікроскопія. Структуру препарату можна розрізнити лише тоді, коли різні його частки по-різному поглинають або відбивають світло чи відрізняються одна від іншої (або від довкілля) показником заломлення. Ці властивості обумовлюють різницю амплітуд і фаз світлових хвиль, що пройшли через різні ділянки препарату, від чого залежить контрастність зображення. Тому методи спостереження при мікроскопічному дослідженні вибираються залежно від характеру і властивостей об'єктів, що вивчаються. Серед них виділяють метод світлого поля, метод темного поля, метод косого освітлення, метод імерсійної мікроскопії та ін.

Метод світлого поля у прохідному світлі (рис. 2.4) застосовується при дослідженні прозорих препаратів з включеними у них абсорбуючими (що поглинають світло) частками і деталями. Такими є, наприклад, тонкі забарвлені зрізи тваринних і рослинних тканин та ін.

Метод темного поля застосовують для отримання зображень непрозорих об'єктів, невидимих при освітленні за методом світлого поля. При цьому у полі зору на темному фоні видно світлі зображення елементів структури препарату, що відрізняються від середовища показником заломлення.

Метод косого освітлення є різновидом попереднього, але відрізняється тим, що світло на об'єкт направляють під великим кутом до напрямку спостереження. У деяких випадках це дозволяє виявити «рельєфність» об'єкту із-за утворення тіней.

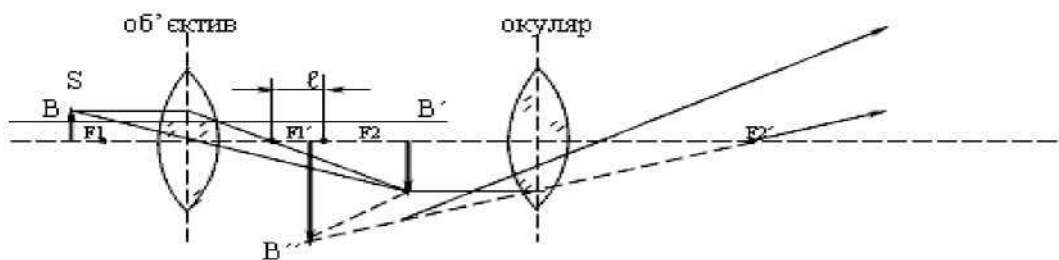


Рис. 2.4. Хід променів у світловому мікроскопі.

Метод імерсійної мікроскопії передбачає використання об'єтивів із великим збільшенням ($\times 90$) і кедрової олії для вирівнювання показників заломлення світла між фронтальною лінзою об'єктива і препаратом, що підвищує якість зображення. Світловий пучок, який проходить через олію, не розсіюється, не змінює свого напрямлення, а потрапляє до об'єктива, забезпечуючи добре освітлення поля зору (рис. 2.5). При відсутності олії промені на межі скло–повітря розсіюються, тоді освітлення буде недостатнім.

Крім світлового мікроскопа, який залишається основним інструментом при дослідженні клітин і тканин, для спеціальних цілей використовують фазовоконтрастний, інтерференційний, поляризаційний, люмінесцентний та інші мікроскопи.

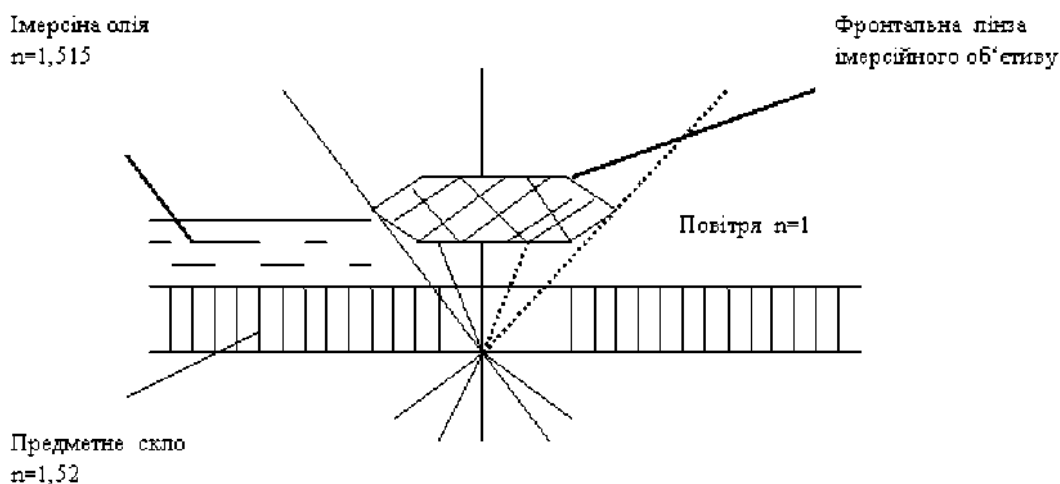


Рис. 2.5. Хід променів в імерсійній системі світлового мікроскопа

Флуоресцентна (люмінесцентна) мікроскопія використовує явище флуоресценції або світіння об'єкта, збуджене ультрафіолетовими променями. Розрізняють первинну, власну флуоресценцію (хлорофіл флуоризує яскраво-червоним кольором), і вторинну, або наведену, що збуджується флуорохромами (акридин оранжевий збуджує світіння ДНК яскраво-зеленим, а РНК – червоно-оранжевим світлом). У люмінесцентній мікроскопії використовують освітлення препаратів зверху (через об'єktiv, який у цьому випадку служить і конденсором) і знизу, через звичайний конденсор. Спостереження при освітленні зверху інколи називають «люмінесцентною мікроскопією у відбитому світлі» (цей термін умовний – збудження світіння препарату не є простим віддзеркаленням світла); його часто поєднують із спостереженням за фазово-контрастним методом у прохідному світлі. Препарати для дослідження у люмінесцентному мікроскопі обробляють речовинами, здатними флуорескувати – флуорохромами. Основними флуорохромами є акридин, корифосфін, ізотіоціанат.

Ультрафіолетова мікроскопія ґрунтується на принципі використання явища вибіркового поглинання ультрафіолетових променів речовинами. Різні речовини мають різні спектри

поглинання цих променів, що дає можливість виявляти певні сполуки, наприклад, диференціювати ДНК і РНК.

Фазовоконтрастна і інтерференційна мікроскопія. Метод фазовоконтрастної і інтерференційної мікроскопії передбачає дослідження живих нефарбованих препаратів. У фазовоконтрастному мікроскопі використовується явище дифракції. За допомогою кільцевої діафрагми “фазової пластинки” підвищується контрастність об’єкта, що дає можливість розрізняти структури, які мають різні показники заломлення.

Метод фазового контрасту використовують для отримання зображень прозорих і безбарвних об’єктів, невидимих при спостереженні за методом світлого поля. До таких об’єктів належать, наприклад, живі незабарвлені тварини тканини. Метод заснований на тому, що навіть при дуже малих відмінностях у показниках заломлення різних елементів препарату світлова хвиля, що проходить через них, зазнає різних змін по фазі (набуває фазового рельєфу). Ці фазові зміни, що не сприймаються безпосередньо ні оком, ні фотопластиною, за допомогою спеціального оптичного пристрою перетворюються у зміни амплітуди світлової хвилі, тобто у зміни яскравості («амплітудний рельєф»), які вже помітні оком або реєструються на фоточутливому шарі. Тобто у видимому зображенні відтворюється фазовий рельєф, який є фазово-контрастним.

Інтерференційний мікроскоп характеризується тим, що у ньому один пучок світла розділяється на два, які потім накладаються та інтерферують. Структури, різні за товщиною і показниками заломлення, у такому мікроскопі стають контрастними і добре розрізняються. Інтерференційний мікроскоп дозволяє визначати товщину об’єкту і вміст у ньому сухої маси речовини.

Відеокамери і технології обробки зображення значно збільшили можливості світлової мікроскопії. Це дозволило спостерігати клітини протягом тривалого часу при низькому освітленні, виключаючи тривалий вплив яскравого світла (або тепла). Оскільки зображення створюється відеокамерою у формі електронних сигналів, його можна відповідним чином перетворити у числові сигнали, направити у комп’ютер і потім піддати додатковій обробці для вилучення прихованої інформації. Ці і подібні методи обробки зображення дозволяють компенсувати оптичні недоліки мікроскопів і на практиці досягти межі дозволу.

Правила роботи зі світловим мікроскопом. При роботі з мікроскопом необхідно виконувати операції у такому порядку:

1. Працювати з мікроскопом слід сидячи.
2. Мікроскоп оглянути, витерти від пилу м’якою серветкою об’єктиви, окуляр, дзеркало або електроосвітлювач.
3. Мікроскоп встановити перед собою, дещо ліворуч на 2–3 см від краю столу, під час роботи не зрушувати.
4. Відкрити повністю діафрагму, підняти конденсор у крайнє верхнє положення.
5. Роботу з мікроскопом завжди починати з малого збільшення.
6. Опустити об’єктив у робоче положення, тобто на відстань 1 см від предметного скла.
7. Встановити освітлення у полі зору мікроскопа, використовуючи електроосвітлювач або дзеркало. Дивлячись одним оком в окуляр і користуючись дзеркалом з увігнутою стороною, направити світло від вікна в об’єктив, а потім максимально і рівномірно висвітлити поле зору. Якщо мікроскоп забезпечений освітлювачем, то під’єднати мікроскоп до джерела живлення, включити лампу і встановити необхідну яскравість горіння.
8. Покласти мікропрепарат на предметний столик так, щоб досліджуваний об’єкт знаходився під об’єктивом. Дивлячись збоку, опускати об’єктив за допомогою макрогвинта доти, поки відстань між нижньою лінзою об’єктива і мікропрепарата не стане на рівні 4–5 мм.
9. Дивитися одним оком в окуляр і обертати гвинт грубого фокусування на себе, плавно піднімаючи об’єктив до положення, при якому добре буде видно зображення об’єкта. Не можна дивитися в окуляр і опускати об’єктив. Фронтальна лінза може розчавити накривне скельце і на ній з’являться подряпини.

10. Пересуваючи препарат рукою, знайти потрібне місце, розташувати його у центрі поля зору мікроскопа.

11. Якщо зображення не з'явилося, то треба повторити всі операції пунктів 6, 7, 8, 9 спочатку.

12. Для дослідження об'єкта при великому збільшенні, спочатку потрібно поставити обрану ділянку в центр поля зору мікроскопа при малому збільшенні. Потім поміняти об'єктив на $\times 40$, повертаючи револьвер, так щоб він зайняв робоче положення. За допомогою мікрогвинта домогтися гарного зображення об'єкта.

13. Після закінчення роботи з великим збільшенням, встановити мале збільшення, підняти об'єктив, зняти з робочого столика препарат, протерти чистою серветкою всі частини мікроскопа, накрити його поліетиленовим пакетом і поставити в шафу.

Світлові мікроскопи, що відповідають сучасному науково-технічному рівню і міжнародному стандарту ISO 9000 – мають складні універсальні оптичні системи. Вони дають можливість отримувати збільшення у 2500–3000 разів і одночасно аналізувати зображення (рис. 2.6). Мікроскопія проходить у прохідному світлі (світле поле і дисперсійно-інтерференційний контраст) і у відбитому світлі (епіфлуоресценція). Освітлювальна система прохідного світла вмонтована в основі і забезпечує реалізацію принципу Келера з галогенним джерелом світла. Об'єктиви мають збільшення/числову апертуру: $5\times/0,15$, $10\times/0,30$, $20\times/0,50$, $40\times/0,75$ і $100\times/1,30$ масляної імерсії. Оптична корекція об'єктивів – апохроматична. Окуляри мають лінійне поле з можливістю роботи в окулярах і діоптрійну наводку на різкість для вирівнювання зображення у біокулярній насадці. Система аналізу зображення складається з програмного забезпечення Axio Vision 4 і кольорової цифрової камери Axio Cam MRc 5.



Рис. 2.6. Універсальний мікроскоп Axio Imager A1

Електронна мікроскопія. Електронний мікроскоп дозволяє розглянути будову дуже дрібних структур, невидимих у світловому мікроскопі. Його роздільна здатність у 400 разів більше, ніж у світлового мікроскопа. Це досягається завдяки потоку електронів, замість видимого світла. Розрізняють 2 типи електронних мікроскопів: трансмісійний (просвічує) і скануючий (дає об'ємне зображення мікропрепаратів).

Трансмісійний електронний мікроскоп дозволяє отримувати пряме зображення об'єкта за допомогою електронного променя (рис. 2.7). Техніка просвічення електронами (трансмисії) тонких об'єктів дозволяє отримувати розділення до 0,08 нм, а при використанні техніки електронного коректування аберації – до 0,05 нм.

Принцип роботи. Досліджуваний зразок в умовах високого вакууму просвічується пучком електронів, що виходить з джерела катода – електронної гармати і прискорюється високою напругою.

В управлінні пучком використовується система магнітоелектричних конденсорів-лінз таким чином, щоб він попадав паралельно на вибрану ділянку об'єкта.

У трансмісійному електронному мікроскопі електрони проходять через об'єкт, товщиною від декількох нанометрів до мікрметра. При попаданні на об'єкт частина електронів розсіюється. За допомогою діафрагми на екрані (фотоплівці або CCD сенсорі) отримується пряме зображення реальної структури у світлому або темному полі, яке залежить від режиму роботи мікроскопа.

Скануючий електронний мікроскоп (рис. 2.8) – прилад, що дозволяє одержувати зображення поверхні зразка з великою роздільною здатністю (менше 1 мкм). Зображення, одержані за допомогою електронного мікроскопа, є тривимірними і зручними для дослідження структури сканованої поверхні. Низка додаткових методів (EDX, WDX–методи) дозволяє отримувати інформацію про хімічний склад приповерхневих шарів.

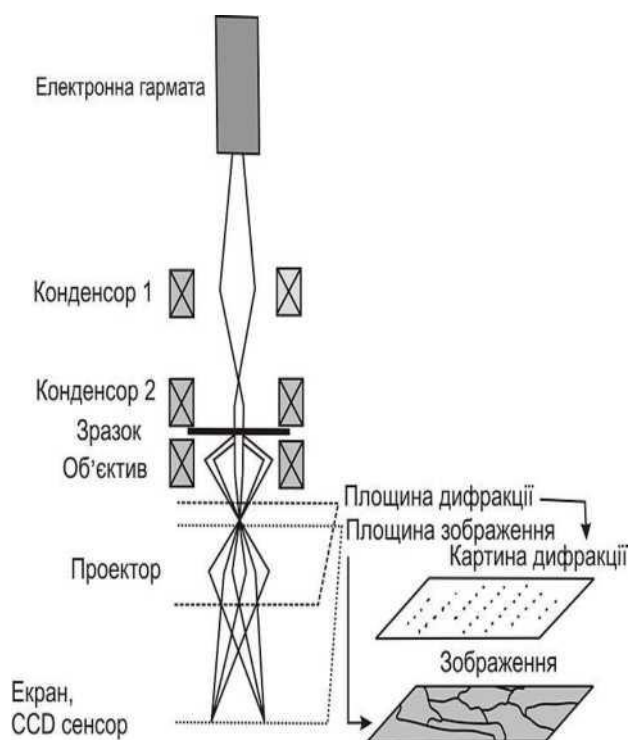


Рис. 2.7. Трансмісійний електронний мікроскоп і схематичне зображення потоку електронних променів

Принцип роботи. Досліджуваний зразок в умовах промислового вакууму сканується сфокусованим електронним пучком середніх енергій. Залежно від механізму реєстрації сигналу розрізняють декілька режимів роботи скануючого електронного мікроскопа: режим відбитих електронів, режим вторинних електронів, режим катодолюмінесценції та ін. Розроблені методики дозволяють досліджувати не лише властивості поверхні зразка, але також візуалізувати і отримувати інформацію про властивості підповерхневих структур, які знаходяться на глибині декілька мікрон від сканованої поверхні.

Просторова роздільна здатність скануючого електронного мікроскопа залежить від поперечного розміру електронного пучка, який у свою чергу залежить від характеристик

електронно-оптичної системи, що фокусує пучок. Роздільна здатність також обмежена розміром області взаємодії електронного зонда із зразком, тобто від матеріалу мішені. Розмір електронного зонда і розмір області взаємодії зонда із зразком набагато більші від відстані між атомами мішені. Отже, роздільна здатність скануючого електронного мікроскопа не є достатньо великою, щоб відображати атомарні масштаби, як це можливо, наприклад, в електронному мікроскопі, що працює за принципом просвічування. Однак скануючий електронний мікроскоп має свої переваги, включаючи здатність візуалізувати порівняно велику область зразка, здатність досліджувати масивні мішені (а не лише тонкі плівки), а також різноманітність аналітичних методів, що дозволяють досліджувати фундаментальні характеристики матеріалу мішені. Залежно від конкретного приладу і параметрів експерименту, можна досягнути значення роздільної здатності від десятків до одиниць нанометрів.

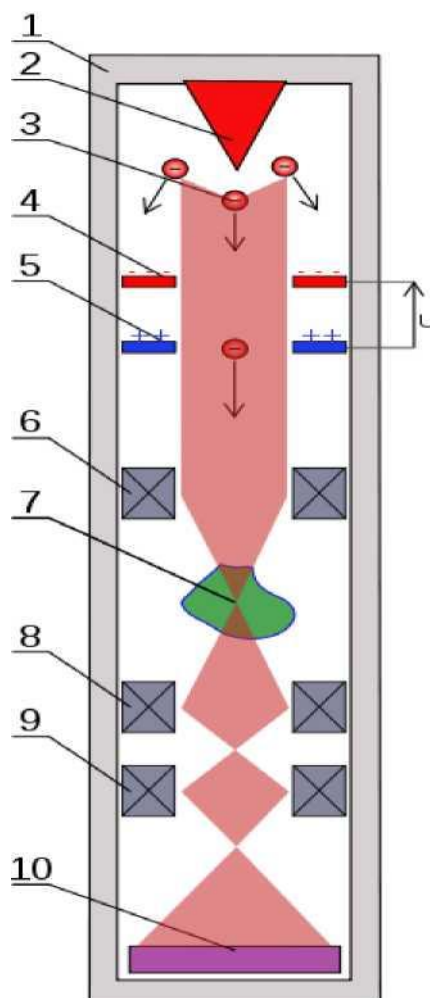


Рис. 2.8. Скануючий електронний мікроскоп і схематичне зображення потоку електронних променів: 1 – стійка; 2 – джерело електронів; 3 – електрони; 4 – катод; 5 – анод; 6 – оптична лінза; 7 – зразок; 8 – дифракційний об'єктив; 9 – проєкційний об'єктив; 10 – детектор

Методи проточної цитометрії. У сучасних наукових гідробіологічних дослідженнях використовують методи проточної цитометрії для оптичного вимірювання параметрів клітини, її органел і процесів, що відбуваються у клітині (рис. 2.9).



Рис. 2.9. Проточний цитофлуориметр серії CYTOMICS FC 500

Методика полягає у виявленні розсіювання світла лазерного променя при проходженні через нього клітини у струмені рідини, причому ступінь світлової дисперсії дозволяє отримати уявлення про розміри і структуру клітини. Крім того, під час аналізу враховується рівень флуоресценції хімічних сполук, що входять до складу клітини (аутофлуоресценція) або внесених у зразок перед проведенням досліджень.

Принцип роботи цитофлуориметра полягає у тому, що суспензія, попередньо мічена флуоресцентними барвниками, потрапляє у потік рідини, що проходить через проточну клітинку. Умови підібрані таким чином, що клітини шикуються одна за одною через так зване гідродинамічне фокусування струменя у струмені. У момент перетину клітиною лазерного променя детектори реєструють розсіювання світла під різними кутами та інтенсивність флуоресценції, що використовується для визначення розмірів клітин, співвідношення ядро/цитоплазма, неоднорідності і гранулярності клітин, субпопуляційного складу клітинної суспензії та ін.

Використання методу проточної цитометрії дозволяє визначити:

- чисельність, біомасу і розмірний спектр природних мікробних популяцій і угруповань (здебільшого піко- і нанопланктона), культивованих мікроорганізмів і клітин;
- ідентифікацію і кількість фотоавтотрофних мікроорганізмів за флуоресценцією пігментів з оцінкою ступеня флуоресценції кожної з клітин;
- якісний і кількісний аналіз популяції клітин або мікроорганізмів, специфічно забарвлених флуоресцентними маркерами;
- якісне і кількісне визначення життєздатності і фізіологічної активності клітин та ін.

ЗАПИТАННЯ ДЛЯ САМОПЕРЕВІРКИ

1. Назвіть традиційні методи дослідження водойм.
2. Назвіть сучасні методи дослідження водойм.
3. Які оптичні прилади використовують у гідробіологічних дослідженнях?
4. Назвіть правила роботи з світловим мікроскопом.
5. Назвіть принцип роботи цитофлуориметра.
6. У чому полягає суть використання методу проточної цитометрії?

РОЗДІЛ 3. ФІЗИКО-ХІМІЧНІ УМОВИ ІСНУВАННЯ ГІДРОБІОНТІВ У ВОДОЙМАХ

До головних абіотичних чинників середовища гідробіонтів відносяться фізико-хімічні властивості води і ґрунту, розчинені і завислі у воді речовини, температура, освітлення, електромагнітні явища, іонізуюча радіація та ін.

3.1. Вода як середовище життя гідробіонтів

Вода є середовищем життя усіх гідробіонтів. Своїми фізичними і хімічними властивостями вода задовольняє їх життєві потреби (дихання, живлення, розмноження), служить опорою і транспортом, впливає на будову, розвиток і фізіологічні особливості (Хижняк, Євтушенко, 2018).

Молекула води складається з двох атомів гідрогену і одного атома кисню і має 36 ізотопних форм завдяки 6 ізотопних форм кисню і 3 гідрогену. У природі трапляється лише 9 ізотопних форм, серед яких і важка вода з молекулярною масою більше 18, температурою замерзання – 3,3°C, кипіння – 101,4°C, може містити дейтерій, тритій і важкі ізотопи кисню.

Серед властивостей води найважливішими є густина, теплові властивості, поверхневий натяг, прозорість, перемішування водних мас. Унікальні властивості води і як розчинника.

Густина води визначається кількістю розчинених у ній речовин (може сягати 1,347 г/см³) і температурою. Густина чистої води за температури 4°C дорівнює 1 г/дм³, тобто питома маса води становить 1 (табл. 3.1).

Таблиця 3.1

Залежність густини води від температури води

Температура, °C	0	4	10	20	30
Густина, г/см ³	0,99986	1,00000	0,99972	0,99982	0,99567

Завдяки такій густині досягається завислий стан дрібних мікроскопічних тварин і рослин протягом життя. Це також надає особливу будову гідробіонтам з м'яким драглистим тілом без внутрішнього і зовнішнього скелетів. Із зниженням температури до 0°C і з підвищенням від 4°C і більше густина води зменшується. Зміни густини води у межах 3–4 знаків мають важливе значення у житті пелагічних організмів у зв'язку з різною опірністю середовища у водоймах з різним сольовим складом (прісні і солоні води).

Теплові властивості:

✓ *висока теплоємність* води (здатність вбирати і утримувати тепло) забезпечує поглинання великої кількості тепла і повільну його віддачу у довкілля. Це явище зумовлює значно менші варіації температури у її поверхневих шарах на відміну від атмосфери. Варіації температури у поверхневих шарах Світового океану протягом року не перевищують 10–15°C, на великих глибинах температура постійна –1,5–2,0°C. Підвищенню термостабільності води сприяє її вкрай висока теплота пароутворення (539 кал/г) і танення льоду (80 кал/г). Випаровування води затримує підвищення температури, а замерзання (супроводжується вивільненням тепла) – її різке зниження.

✓ *низька теплопровідність* води запобігає зниженню температури у глибину; це викликає розшарованість водної товщі або температурну стратифікацію, яка перешкоджає літнє прогріванню води до дна навіть у мілководних водойм і зимове промерзання води до дна.

✓ *розширення води* при замерзанні за температури 0°C сприяє утворенню льоду (під час замерзання кожна з молекул води з'єднується з 4 іншими, формуючи відносно пухку структуру, при цьому питома маса зменшується до 0,91). Лід – поганий провідник тепла, він захищає нижні шари водойми від промерзання.

Гідростатичний тиск води пов'язаний з густиною води і її тиском на організм – із зануренням на 10,3 м у прісну воду і на 10,0 м у морську воду за температури 4°C тиск зростає на 1 атм, в океанічних глибинах він може сягати понад 1000 атм. Гідробіонти пристосовані до існування на певних глибинах і лише окремі види здатні існувати на різних глибинах (деякі черви від 10 м до 7000 м, деякі голкошкірі – від 100 до 9000 м). Припускають, що із збільшенням тиску зростає щільність цитоплазми, що пояснює збільшення розмірів гідробіонтів з глибиною їх перебування.

Органами сприйняття гідростатичного тиску у гідробіонтів є статоцисти у риб і різноманітні газові камери – плавальні міхури, газові включення у цитоплазмі найпростіших, повітроносні порожнини у тілі медуз, у черепашках моллюсків та ін.

В'язкість – це властивість тіл протидіяти зсуву їх шарів відносно один одного. Одиницею вимірювання в'язкості води є *сантимуаз* (спз) – сота частка пуаза. В'язкість води невелика порівняно з іншими рідинами – 1,1–1,3 спз (при 10–20°C) (табл. 3.2).

Таблиця 3.2

Залежність в'язкості води від температури води

Температура, °C	10	20	30
В'язкість, спз	1,31	1,10	0,87

Така властивість води обумовлює її переміщення і сприяє плаванню водяних організмів, особливо дрібних. З підвищенням температури в'язкість знижується, а зі збільшенням солоності – зростає. Зміни в'язкості зі зміною температури і солоності води мають суттєве значення у житті гідробіонтів, особливо дрібних, суттєво впливаючи на швидкість їх руху. За відсутності тертя гідробіонти, які не мають локомоторної системи, втратили б здатність утримуватись у товщі води, а рухливим формам довелося б витратити багато додаткової енергії, щоб запобігти занурення на дно.

Поверхневий натяг води сприяє утворенню пружної плівки на межі фаз «вода–повітря» і є опорою для перебування і руху нейстону. Поверхневий натяг природних вод знижується при забрудненні водою органічними речовинами, «цвітінні» і на ділянках, зарослих макрофітами.

Прозорість води у водоймах надзвичайно важлива для гідробіонтів, особливо фітопланктону і безхребетних з фільтраційним типом живлення. Вона обумовлена:

- глибиною проникнення світла у водойму;
- вмістом завислих мінеральних і органічних речовин;
- кількісним розвитком планктонних організмів у водоймі.

Рухливість водних мас. Вода знаходиться у постійному русі через дію:

- гравітаційних сил (притягування Місяцем і Сонцем) – припливи і відпливи;
- сил земного тяжіння – спричиняють течію річок і вертикальне перемішування води;
- вітру – хвилі, шторми, наганні течії;
- живих організмів – рух гідробіонтів, фільтраційні потоки та ін.

Рух води проявляється у формі *течій* – перенесення водних мас у певному напрямі і *хвилювань* – відхилення часток води від вихідного положення з наступним поверненням до нього. Течії бувають горизонтальними і вертикальними, поверхневими і глибинними. У розподілі швидкості течії по глибині і ширині існують загальні закономірності: при відкритому руслі максимальна швидкість спостерігається біля поверхні води, а мінімальна – біля дна. Коли річка вкрита льодом, найбільша швидкість переміщується вниз від поверхні води.

Рухливість води для гідробіонтів має пряме значення:

- перенесення організмів у горизонтальному напрямі (зміна біотопів, міграції);
- переміщення організмів по вертикалі;

- вимивання бентичних форм з ґрунту.

Опосередковане значення рухливості водних мас проявляється через:

- принесення корму і кисню;
- винесення продуктів метаболізму;
- вирівнювання фізико-хімічних градієнтів: температури, розчинених газів та ін.

Рухливість водних мас обумовлює формування специфічних угруповань гідробіонтів, пристосованих до умов уповільненого стоку – *стагнофільних* чи до умов проточності – *реофільних*. Для сприйняття рухливості води у гідробіонтів існують різноманітні пристосування: рецептори бічної лінії у риб, рецептори на мантиї у молюсків, антени у ракоподібних, віброрецептори у безхребетних.

3.2. Донні відклади як середовище життя гідробіонтів

Донні відклади за гранулометричним складом поділяються на *м'які* (*дрібнозернисті*) і *жорсткі*.

М'які донні відклади це – глинисті (розміри часток менше 0,01 мм), мулисті (0,01–0,10 мм) і піщані (0,1–1,0 мм). М'які відклади залежно від вмісту тонких фракцій (менше 0,01 мм) поділяють на пісок, мулистий пісок, піщаний мул, мул, глинистий мул (відповідно до 5, 10, 30, 50 і більше 50%) і змішані (наявність кілька розмірних фракцій). Жорсткі відклади представлені гравієм (0,1–1,0 см), галькою (1–10 см), валунами (більше 1 м).

Для донного населення найбільше значення має механічний і гранулометричний склад відкладів, щільність прилягання часток, стабільність і ступінь змиву їх течіями, темп акумуляції завислих часток дном та ін.

Донні організми активно вибирають донні відклади для поселення. Залежно від вибірковості відкладів донні організми поділяють на *овриєдафічні* і *стеноєдафічні* форми. Серед стеноєдафічних форм розрізняють *літофілів* (обирають кам'янисті відклади), *псамофілів* (надають перевагу піскам), *пелофілів* (оселяються у мулах), *агрілофілів* (населюють глинисті відклади).

На жорстких відкладах домінують організми епіфауни, а зі зменшенням фракцій (гравій–пісок) їх середня маса зменшується. На м'яких відкладах домінують організми інфауни, а у їх поширенні щодо гранулометричного складу спостерігається зворотна залежність. М'які відклади у верхніх шарах рихлі, нижніх – ущільнені, що має значення при закопуванні організмів. Дуже м'які відклади мають недостатню опірність і несприятливі для донних організмів. Перебування гідробіонтів на невластивих для них відкладах призводить до пригнічення життєдіяльності і загибелі.

Важливе значення для донних організмів має:

- *стабільність* відкладів – процеси *седиментації* у водоймах проходять достатньо інтенсивно, що призводить до засипання донних організмів осадами;
- *інтенсивні течії* – вимивання і винесення донних організмів потоками води;
- *перемішування* донних відкладів – перетирання дрібних тварин, перешкоджання укорінення рослин.

Самі гідробіонти також впливають на стан відкладів за допомогою виділення фекалій і трупів самих організмів – *біоседиментація*, перекопування ґрунтів – *біодислокація* і укріплення відкладів корінням рослин і мікробне склеювання часточок ґрунту – *біостабілізація*.

Для донних ґрунтофагів важливе значення має вміст органічних речовин, які утворюються у результаті надходження у відклади залишків рослин і тварин на різних стадіях розкладу. Встановлена пряма залежність між вмістом легкодоступних органічних речовин (початкові стадії розкладу) і масою ґрунтофагів.

3.3. Вода як універсальний розчинник

Вода – універсальний розчинник, вона містить різноманітні хімічні елементи і їх сполуки. У складі природних вод виділяють основні групи хімічних сполук.

Головні іони: аніони (хлоридні, сульфатні, гідрокарбонатні, карбонатні) і катіони (натрію, калію, магнію та кальцію), які визначають значення мінералізації води.

Біогенні речовини – елементи живлення рослин і бактерій (засвоюються у вигляді сполук – нітратів, нітритів, амонію, фосфатів) і агенти забруднення води.

Розчинені гази (кисень, вуглекислий газ, сірководень, метан) важливі елементи дихання, продукти метаболізму і розкладання органічних сполук у водоймах.

Мікроелементи містяться у природних водах у мізерних концентраціях, однак життєво необхідні для організмів.

Органічні речовини є джерелом живлення бактерій, безхребетних і деяких риб, можуть викликати забруднення водойм за надмірної концентрації у воді. Серед них розрізняють **розчинені органічні речовини (РОР)** і **завислі органічні речовини (ЗОР)**. РОР є легкорозчинні (продукти метаболізму живих організмів, цукри, амінокислоти, органічні кислоти, вітаміни) і важкорозчинні (здебільшого стійкі гумінові і фульвокислоти або водний гумус).

3.3.1. Розчинені гази

Серед розчинених у воді газів найбільше значення для гідробіонтів мають *кисень, вуглекислий газ, сірководень і метан*. Гази, проникаючи у воду, не змішуються з нею, не утворюють нові хімічні сполуки, не руйнуються. Кількість газів, що проникають і розчиняються у воді, залежить від її температури, вмісту розчинених солей, парціального тиску, природи самого газу. Розчинність газу за таких умов називається *нормальною* і розраховується за формулою:

$$V = 1000 \times a \times p / 760$$

де V – кількість газу (мл/дм³),

a – коефіцієнт абсорбції,

p – тиск газу в атмосфері.

Кисень (O₂) – визначальний чинник середовища, його вміст у воді у 20–30 разів нижчий порівняно з суходолом. Джерела надходження – атмосфера (інвазія) і процеси фотосинтезу у водоймі. Однак дифузія кисню у воді відбувається у 320 разів повільніше, ніж у повітрі, а водні течії мають набагато меншу швидкість, ніж атмосферні потоки. При високому вмісті кисень виходить в атмосферу (евазія).

Вміст кисню виражають в абсолютних кількісних показниках (об'ємних і масових) і за ступенем насичення ним води (%).

Вміст кисню у поверхневих шарах водойми вищий, ніж глибинних. За рівномірного розподілу кисню говорять про *гомооксигенію*, за значних відмінностей – про *кисневу дихотомію*. У тропічних і помірних широтах Світового океану на глибинах 150–1000 м знаходиться зона мінімального вмісту кисню (*оксиклін*), де його концентрація часто зменшується до 10–15% від нормального. З підвищенням температури і солоності кількість нормального вмісту кисню у воді зменшується. У річках і струмках у результаті постійного перемішування води дефіцит кисню не спостерігається.

Усі організми щодо кисню поділяються на *еври-* і *стенооксидні* форми. До евриоксидних форм відносяться рачки *Cyclops strenuus*, черви *Tubifex tubifex*, молюски *Viviparus viviparus*, з риб – карась, сазан, плотва та ін.; стенобіонти – в'ійчасті черви *Planaria alpina*, рачки *Mysis relicta* і *Vythotrephes*, личинки мошок, з риб – форель, гольян, харіус. За нестачі кисню деякі личинки водяних комах, легеневі молюски час від часу піднімаються до поверхні і поглинають свіже повітря. Масова загибель гідробіонтів за умов дефіциту кисню називається *задухою*.

Останнім часом спостерігається погіршення кисневого режиму континентальних водойм, викликане збільшенням кількості органічних забруднень, деструкція яких вимагає великої кількості кисню.

Вуглекислий газ (CO₂) – у воді майже у 700 разів більше, ніж у повітрі. З підвищенням температури і солоності води вміст CO₂ у ній знижується.

Джерела надходження: дихання гідробіонтів, інвазія з атмосфери, виверження вулканів, виділення із солей вугільної кислоти при їх дисоціації.

Значення: необхідний для фотосинтезу і хемосинтезу і для формування вапняних скелетів тварин (черепашки моллюсків, покриви ракоподібних, каркаси радіолярій).

За високої концентрації CO_2 отруйний для гідробіонтів і з цієї причини вони часто відсутні у джерельних водах, перенасичених вугільною кислотою. Концентрація у прісній воді CO_2 від 50 мг/дм^3 і більше викликає функціональні порушення в організмі гідробіонтів і навіть їх загибель. Для рослин високі концентрації CO_2 безпечні.

Сірководень (H_2S) утворюється у водоймах при біохімічному окисленні органічних речовин природного походження і відновних процесах, що протікають у водах з незначним перемішуванням водних мас і спостерігається дефіцит кисню, тобто у результаті життєдіяльності бактерій. Отруйний для живих організмів навіть у найменшій кількості. У Чорному морі від сірководню вільний лише поверхневий шар води (верхня межа H_2S зони куполоподібна – від 120 м у центрі і до 250 м біля берегів), решта води (87%) насичена цим отруйним газом і позбавлена життя (окрім бактерій).

Метан або болотяний газ (CH_4). Утворюється здебільшого при розкладанні клітковини відмерлих макрофітів у донних відкладах і придонних шарах води стоячих водойм метанокислюючими бактеріями. У великій кількості – до 80–90% метан міститься у міхурцях газу, що піднімаються з дна багатьох стоячих водойм. Метан отруйний для організмів.

3.3.2. Розчинені мінеральні речовини

Більшість солей у водних розчинах існують у вигляді іонів. У природних водах домінують 3 аніони – гідрокарбонат HCO_3^- , хлорид Cl^- і сульфат SO_4^{2-} і 4 катіони – кальцій Ca^{2+} , магній Mg^{2+} , натрій Na^+ і калій K^+ . Це – головні іони. Хлорид-іон надає воді солоного смаку, сульфат-іон та іони кальцію і магнію – гіркуватий, гідрокарбонат-іони не мають смаку.

У морській воді вміст головних іонів становить:

- хлоридів – 88,8%;
- сульфатів – 10,8%;
- карбонатів – 0,4%.

У прісній воді сольовий склад води різко відрізняється:

- карбонатів – 79,9%;
- сульфатів – 13,2%;
- хлоридів – 6,9%.

Сумарна концентрація усіх солей у воді називається *солоністю*, виражається у проміле і позначається символом *S*. Солоність у 1‰ означає, що 1 дм^3 води містить 1 г солей. За ступенем солоності усі природні води поділяють на прісні, солонуваті, солоні (морські) і пересолені.

Відносно солоності організми поділяють на *еври-* і *стеногалінні*. Серед стеногалінних організмів виділяють *прісноводні*, *солонуватоводні* і *морські* види. Типово морські і типово прісноводні види організмів відносяться до стеногалінних форм – вони не переносять значних змін у солоності води. Евригалінних видів небагато. Вони звичайні у солонуватих водах – прісноводний судак, щука, лящ, кефаль, приморські лососі та ін.

Біогенні речовини. У житті живих організмів найважливіша роль належить біогенним елементам, таким як нітроген N, фосфор – P, калій – K, магній – Mg і сульфур – S, що засвоюються ними у вигляді сполук – нітратів, нітритів, амонію, фосфатів (NO_3^- , NO_2^- і NH_4^+ , PO_4^- та ін.). Не менш важлива роль належить і мікроелементам, що містяться у природних водах у дуже низькій концентрації (Li^+ , Pb^+ , Cs^+ , Be^{2+} , Sr^{2+} , Ba^{2+}), однак вони необхідні для нормальної життєдіяльності гідробіонтів.

Біогенні речовини необхідні рослинам для побудови тіла. Вони утворюються у самій водоймі у результаті амоніфікації – процес руйнування мікроорганізмами нітрогенвмісних

органічних сполук (білки, нуклеїнові кислоти, сечовина та ін.) до аміаку (NH_4^+) і нітрифікації – окиснення аміаку і утворення нітритів (NO_2^-) і нітратів (NO_3^-).

Біогенні речовини можуть надходити у водойму з різноманітними неочищеними стоками, їх вносять свідомо для стимулювання розвитку фітопланктону у технологічному процесі вирощування риби.

Процес засвоєння (асиміляція) морськими і прісноводними рослинами біогенів відбувається під час фотосинтезу на світлі. Фосфорні сполуки відіграють ключову роль в енергозабезпеченні мікроорганізмів, рослин і тварин (енергія фосфатних зв'язків в АТФ ініціює інші реакції синтезу органічних сполук). Накопичення фосфору є адаптивною реакцією водоростей, що сформувалася у процесі еволюції, на значні сезонні варіації його концентрації у воді.

Водорості можуть не лише споживати, але і виділяти фосфор. У місцях зосередження синьо-зелених водоростей рівень мінерального фосфору може підвищуватися у 5–10 разів. Фосфор стимулює розвиток безхребетних. При значному зниженні його концентрації у воді різко зростає смертність молоді дафній, а при внесенні у ставки фосфатних добрив одночасно зі збільшенням біомаси фітопланктону зростає чисельність і біомаса планктонних безхребетних – гіллястовусих і веслоногих рачків і коловерток. Надмірне надходження біогенних сполук у водойми є причиною їх евтрофування.

3.3.3. Розчинені і завислі органічні речовини

Органічні речовини природних водойм представлені розчиненими органічними речовинами (РОР) і завислими органічними речовинами (ЗОР).

РОР поділяються на легкокорозчинні і важкорозчинні. До легкокорозчинних відносяться органічні речовини, які виділяються під час життєдіяльності гідробіонтів і при їх відмиранні – цукри, амінокислоти, органічні кислоти, вітаміни, їх вміст у прісних водоймах становить від 4 до 20%, а у багатих на органічні речовини водоймах – більше 30% від загальної кількості РОР.

Сумарна концентрація РОР у водах Світового океану варіює у межах від 0,5 до 6 мг С/дм³. Відомо, що у морській воді частка розчинених органічних речовин становить 90–98% від загальної і лише 2–10% представлена у формі живих організмів і детриту, тобто у морських і океанічних водах розчинено у десятки і сотні разів більше органічних речовин, ніж у живих організмах. Близько 30–40% РОР синтезується фітопланктоном. Більшість РОР є поживними речовинами і використовується гідробіонтами в їжу.

Мірою вмісту у воді РОР є окисненість – кількість кисню, яка витрачається на окиснення органіки перманганатом (перманганатна окисненість) чи біхроматом (біхроматна окисненість). Вміст завислих і розчинених органічних речовин визначається також за кількістю спожитого кисню на біохімічне окиснення цих сполук при санітарно-біологічному аналізі води. Це – біохімічне споживання кисню (БСК), яке показує вміст розчинених і завислих речовин у воді. Воно виражається концентрацією кисню у мг/дм³ і визначається за 5 і 20 діб – відповідно відмічають БСК₅ і БСК₂₀.

За різницею значень перманганатної і біхроматної окиснюваності можна судити про якість органічних речовин. Більшість гідробіонтів, окрім бактерій, не може використовувати в їжу основну масу розчинених у воді органічних речовин через їх хімічну стійкість.

Важкорозчинна органіка представлена здебільшого водним гумусом, який складається з стійких гумінових і фульвокислот. Наявність цих органічних сполук надає воді специфічного забарвлення з бурим або чорним відтінком. Більша кількість важкорозчинної у воді органіки через хімічну стійкість не споживається гідробіонтами.

ЗОР представлені сестоном, що складається з:

- ✓ органічних і мінеральних решток – детриту;
- ✓ мінеральної суспензії у вигляді скаламученого ґрунту;
- ✓ мікроскопічних форм живих організмів – планктону.

Детрит складається з органічних і мінеральних часток, які густо заселені бактеріями з надзвичайно високою біологічною активністю. Кількість детриту у водах Світового океану становить близько 8–10% усіх органічних речовин, що знаходяться у воді. За розмірними ознаками детрит поділяють на ультра-, мікро-, мезо- і макродетрит (найменші розміри часточок детриту становлять 0,1 мкм), значення у 0,43 мкм – розмежовує POP і ЗОР.

Детрит – цінний кормовий ресурс. Він є основним кормом більшості планктонних фільтраторів – коловерток, ракоподібних, личинок і дорослих риб і багатьох бентофагів – моллюсків, голкошкірих, червів, риб.

Мінеральна суспензія і усі завислі часточки змінюють якість середовища і негативно впливають на гідробіонтів: зменшується прозорість і освітлення води, збільшується кількість біогенів у ній, суспензія скаламученого ґрунту порушує живлення організмів з фільтраційним типом живлення, а осідаючи на дно, засипає організми осадами.

Хімічний склад середовища водянні тварини сприймають завдяки надзвичайно чутливим хеморецепторам. З їх допомогою гідробіонти розшуковують корм, міграційні шляхи, нерестовища, виявляють хижаків і собі подібних. У тисячокілометрових міграціях, характерних для багатьох видів риб, вони орієнтуються здебільшого за запахами, з різкою точністю знаходячи місця нерестовищ або нагулу (експериментально доведено, що лососі, штучно позбавлені нюху, не знаходять гирла своєї річки, повертаючись на нерест, але ніколи не помиляються, якщо можуть сприймати запахи). Тонкість нюху надзвичайно велика у риб, що здійснюють особливо далекі міграції – вугрі, які відгодовуються в європейських річках, а нерестяться біля берегів Центральної Америки, реагували під час дослідів на етиловий спирт при концентрації його у воді 1 г на 6 тис. км³. Карасі розрізняють нітробензол у концентрації 1 г на 100 км³ води, деякі види моллюсків за допомогою хеморецепторів виявляють своїх хижаків; додавання до води ціломічної рідини зі статевими феромонами статевозрілого багатощетинкового черва *Platynereis dumerilii* викликає у особин іншої статі у період роїння шлюбну реакцію і виділення статевих продуктів.

3.3.4. рН середовища і окисно-відновний потенціал

рН середовища обумовлена наявністю у воді нестійкої вугільної кислоти, яка знаходиться у різних формах: вільна вуглекислота, бікарбонати, розчинні карбонати та іони Н⁺ і ОН⁻. Завдяки наявності карбонатів рН природних вод доволі стійка, оскільки являє собою буферну систему. За відсутності карбонатів рН води знижується. У морських водах рН знаходиться на рівні 8,1–8,4 і різких коливань не спостерігається через високу концентрацію солей, що робить її універсальним буфером. Природні води з рН від 3,40 до 6,95 – *кислі*; рН від 6,95 до 7,30 – *нейтральні*; рН від 7,30 і більше – *лужні*.

Такі показники характерні для прісних континентальних вод, причому в одній і тій же водоймі вони можуть змінюватись протягом доби на 2 і більше одиниць:

- у світлу пору доби рН підвищується під час фотосинтезу (рослини використовують вуглекислий газ);

- у темну пору доби – рН знижується у результаті підкислення води вуглекислим газом, що виділяється під час дихання.

Під час інтенсивного фотосинтезу рН може підвищуватись до 10 і більше через вичерпання з води вуглекислоти.

У сфагнових болотах низький вміст карбонатів і присутня сульфатна кислота, тому рН може знижуватись до мінімальних показників – 3,4.

Щодо рН гідробіонти поділяються на:

- **евріонні** форми (витримують варіації рН від 2 до 10 – *Chironomus sp.*, рачки *Cyclops longoidus* і *Chydorus ovalis*);

- **стеноіонні** форми (витримують варіації рН у декілька одиниць).

Серед стеноіонних форм є *ацидофільні* форми, які надають перевагу кислим водам і *алкалофільні* – мешканці лужних вод.

У кислих водах боліт ростуть сфагнові мохи, кореніжки, зрідка трапляються молюски. У лужному середовищі розвивається більшість гідробіонтів. Здебільшого прісноводні риби живуть у діапазоні рН від 5 до 9 і масово гинуть за межами цих значень. З віком стійкість гідробіонтів до змін рН підвищується. Так, молоді ракоподібні деяких видів гамарид гинуть у воді з рН 6,0–6,2 через 1,5–2 доби, а старші особини – через 5 діб.

Вплив рН на водні організми пов'язаний:

- зі зміною проникності зовнішніх мембран клітин;
- впливом на водно-сольовий обмін;
- впливом на поширення і видовий склад організмів;
- з особливостями життєдіяльності гідробіонтів.

Окисно-відновний потенціал (Eh), або редоксіпотенціал (rH) – обумовлений окисно-відновною реакцією між двома речовинами, у результаті якої одна з них віддає електрони і заряджається позитивно (окиснюється), а інша отримує електрони і заряджається негативно (відновлюється). Саме під час реакції виникає різниця електричних потенціалів, значення якої вимірюється мілівольтами, або логарифмом величини тиску молекулярного водню з оберненим знаком. Чим менше значення rH , тим вища відновна здатність даного середовища. Визначення цього показника дає уяву про окисно-відновну здатність середовища.

Вода морських і прісних водойм, яка містить значну кількість кисню, має позитивний Eh близько 300–350 мВ, тобто є окисненим середовищем, і величина rH у ній може сягати 35–40. У придонних шарах води, де вміст кисню різко зменшується, Eh стає негативним, rH знижується до 15–12, а у присутності сірководню ще нижче. При очищенні стічних вод за умов анаеробного окислення Eh середовища дорівнює 400–200 мВ, у мулі, що бродить, – від 295 до 200 мВ, у свіжому мулі – від 75 до 100 мВ, у сирій стічній воді – 0–400 мВ, в очищеній – до 1000 мВ.

Зі зміною Eh може змінюватися і поведінка гідробіонтів, наприклад личинки комара *Chironomus dorsalis* із пониженням Eh до негативних значень змінюють фототаксис з негативного на позитивний і спливають на поверхню води.

3.4. Температура як чинник середовища водойм

Температура води у водоймах залежить від інтенсивності сонячної радіації, випаровування, теплообміну з атмосферою, перенесення тепла течіями, турбулентного перемішування води і визначається географічним положенням водойми, глибиною і особливостями циркуляції водних мас. Прогрівання води відбувається зверху вниз. Річний і добовий хід температури води на поверхні і у глибинах визначається кількістю тепла, яке надходить на поверхню, а також інтенсивністю і глибиною перемішування. Добові коливання температури мають менший розмах варіації, порівняно з атмосферою, і становлять декілька градусів у поверхневих шарах води.

Температура води помірної зони у межах однієї водойми (озеро) протягом року зазнає розшарування на теплу і холодну, так звана **температурна стратифікація**, що пов'язано зі зміною густини води і виникненням конвекційних потоків при нагріванні і охолодженні води. Влітку вода тепліша на поверхні водойми, біля дна – холодна – це **пряма стратифікація**, а різниця між теплим і холодним шаром називається **температурною дихотомією**. Однак перехід від теплої води до холодної відбувається не поступово, а стрімко – це **температурний стрибок**, або **термоклин**. Восени спостерігаємо протилежне явище – вода на поверхні охолоджується, а біля дна вона стає теплішою – **обернена стратифікація**. Навесні і взимку відбувається повне перемішування води, температура усіх шарів вирівнюється і такий стан називається **гомотермією**.

Чітко виражені сезонні і добові варіації температури води мають сигнальне значення і визначають добову і сезонну активність водяних організмів.

Відносно температури гідробіонти поділяються на *еври-* і *стенотермні* види (водорість *Nitzschia putrida* витримує коливання температури від 11 до 30°C, молюск *Bithynella dunkeri*

– 2–35°C, коралові поліпи – 20,5–30,0°C, офіура *Ophiopleura* і голонтурія *Elpidia glacialis* – не вище 1°C). Деякі організми живуть у водах з негативною температурою – представники голкошкірих, молюсків, риб; деякі види синьо-зелених водоростей витримують її підвищення до 85°C, а деякі бактерії – до 95,5°C. Багато видів гідробіонтів набули здатності переживати високу або низьку температуру у стані заціпеніння (знерухомлення і припинення живлення тварин, уповільнення газообміну). У деяких комах, риб і земноводних заціпеніння настає при зниженні температури нижче +15°C, у інших – при +10°C, а у деяких – лише при температурі, близькій до 0°C. Низка тварин у стані заціпеніння (найпростіші, дафнії, циклопи, комахи) можуть вмерзати у лід, а при відтаюванні у них спостерігаються всі ознаки життя.

Однак будь-який вид організмів здатний існувати лише за певного діапазону температури, обмеженого нижньою і верхньою (пороговою) температурами. У помірних широтах цей діапазон становить 5–25°C. Температурний оптимум більшості організмів становить 20–25°C.

З підвищенням температури усі обмінні процеси у пойкилотермних організмів прискорюються. При цьому темп розвитку гідробіонтів залежить від їх видової приналежності, стадії розвитку і меж підвищення температури. Згідно коефіцієнта Вант-Гоффа (Q10), з підвищенням температури на 10°C швидкість хімічних реакцій зростає у 2–3 рази. Особливістю живих організмів є те, що значення Q10 змінюється у них на різних відрізках температурного інтервалу. У більшості гідробіонтів залежність інтенсивності обміну від температури виражається «нормальною кривою Круга», яка наближено передається значеннями коефіцієнта Q10.

Виявлений паралелізм між теплостійкістю клітин морських організмів і широтним поширенням видів, а також між їх термостабільністю і вертикальною зональністю. Доведено, що у низці випадків згубна дія температур пов'язана з погіршенням умов газообміну, а не з тепловим пошкодженням клітин.

Температура води регулює основні життєві функції організмів (ріст, живлення, розвиток, рівень метаболізму), забезпечує просторовий розподіл і географічне поширення організмів, має сигнальне значення – міграції, біохімічні перебудови в організмі (зміна концентрації та активності ферментів, зневоднення, зниження точки замерзання), життєві цикли організмів (у теплих водах життєві цикли прискорені, холодних – уповільнені).

3.5. Світло як чинник середовища водойм

Основне джерело світла у воді – сонячна радіація, серед інших – місячне сяйво, зірки і самі гідробіонти, які здатні випромінювати світло (явище біоломінісценції).

Сонячне світло, падаючи на поверхню води, частково *відбивається* назад в атмосферу, частково *розсіюється* частково проникає у воду і *поглинається* нею і різними завислими у ній частками. У чистій воді Світового океану лише 1% сонячних променів досягає глибини 150 м, прибережній воді 10 м, каламутній – 1 м.

У якості показника прозорості береться глибина, на якій ще розрізняється занурений у воду білий диск (*диск Секкі*). Коефіцієнт поглинання світла (*K*) зворотно пропорційний прозорості води (*I*), що вимірюється у метрах за диском Секкі:

$$K = 1,7 : I$$

Коефіцієнт поглинання світла неоднаковий для променів різної довжини і тому спектральний склад світла швидко змінюється з глибиною (найглибше проникають промені жовто-зеленої і червоної частин спектра).

За глибиною проникнення світла у водоймах розрізняють 3 зони:

- *еуфотичну* – верхня освітлена зона, де відбувається фотосинтез;
- *дисфотичну* – середня зона, сутінкова;
- *афотичну* – глибоководна зона, без світла.

Щодо освітлення гідробіонти поділяють на *еври-* і *стенофотні* форми. Серед останніх виділяють – *оліго-*, *мезо-* і *поліфотні форми* (тіневитривалі, середнього освітлення і

світлолюбиві). До поліфотних форм відносяться організми нейстону, а до олігофотних – бентосу.

Світло як чинник середовища має багатогранне значення для водяних організмів, зокрема, це:

✓ *фотобіологічні процеси* – фотосинтез у автотрофних організмів – перетворення автотрофами сонячної енергії у енергію органічних речовин у діапазоні хвиль 380–710 нм, який називається фотосинтетично активною радіацією (ФАР);

✓ *фотоперіодичні процеси* – річні цикли розвитку тварин і рослин, регулюються тривалістю світлового дня і у певній мірі температурним режимом;

✓ *фотодинамічні ефекти* проявляються через рухові реакції: позитивний фототропізм у планктонних організмів і негативний – у бентичних; в умовах інтенсивного освітлення і при низькій температурі знак фототропізму може змінюватися і має пристосувальне значення; сигнальне значення світла – орієнтація, розселення, поведінка, розпізнавання у гідробіонтів;

✓ *фоторецепція* – життя у постійних сутінках чи у темряві обмежує можливості зорової орієнтації гідробіонтів. У зв'язку зі швидким згасанням світлових променів у воді навіть ті, хто має добре розвинені органи зору, орієнтуються лише на близькій відстані. У більшості риб межа чіткого бачення лежить від 0,1 мм до 5 см, у безхребетних ще менша. Однак ця особливість обумовила здатність гідробіонтів розрізняти навіть погано освітлені предмети, сприймати поляризоване світло (блакитне небо), у глибоководних риб здатність до сприйняття світлових подразників ще більша, а деякі з них самі випромінюють світло – біололюмінесценція.

✓ *вертикальні і горизонтальні міграції* планктону, бентосу і нектону (нерестові, нагульні, зимувальні);

✓ *розвиток органів чуття, забарвлення гідробіонтів* (деякі ракоподібні, головоногі молюски, риби);

✓ *сигнальне значення* – збільшення світлового дня стимулює обмін речовин, діяльність статевих залоз і дозрівання *статевих продуктів*; зменшення світлового дня восени викликає пригнічення функції статевих залоз і є біологічним сигналом *підготовки до зими* (міграції, линяння, нагромадження жиру, формування стадій спокою).

Абіотичні і антропічні чинники піддаються кількісному вимірюванню і виражаються у відповідних стандартизованих одиницях виміру (табл. 3.3).

3.6. Електромагнітні явища та іонізуюча радіація

Звук, електрика і магнетизм виконують у житті гідробіонтів здебільшого сигнальну роль, зокрема – це засоби комунікації, орієнтації і оцінки середовища.

Звук у воді поширюється швидше, ніж у повітрі. Орієнтація на звук у гідробіонтів розвинена краще, ніж зорова. Низка видів уловлює навіть коливання дуже низької частоти (інфразвуки), що виникають під час зміни ритму хвиль, і завчасно опускаються перед штормом із поверхневих шарів у глибші (медузи). Цей принцип використаний у приладі, що називається «вухо медузи», який майже за 15 год попереджає про наближення шторму.

Більшість гідробіонтів здатні не лише чути, але і видавати звуки: ссавці, риби, молюски, ракоподібні. Останні здійснюють це тертям різних частин тіла, риби – за допомогою плавального міхура, глоткових зубів, щелеп, променів грудних плавців. Звукова сигналізація слугує найчастіше для внутрішньовидових взаємин, наприклад, для орієнтації у зграї, привертанні уваги особин іншої статі. Розвинута вона у організмів каламутних вод і великих глибин, що живуть у темряві. У китоподібних та інших гідробіонтів добре розвинена *ехолокація*, яка використовується для пошуку їжі, взаємної комунікації, прокладання курсу руху. Багато гідробіонтів сприймають відображені електричні імпульси і видають під час плавання розряди різної частоти. Відомо близько 300 видів риб, здатних генерувати електричний імпульс і використовувати його для орієнтації і сигналізації. Частота розрядів у деяких морських риб доходить до 2000 імп./с. Низка риб використовує електричні поля також для захисту і нападу (електричний скат, електричний вугор).

Таблиця 3.3

Одиниці вимірювання основних чинників середовища (Романенко, 2001)

Чинники	Одиниці вимірювання	Позначення одиниць
Інтенсивність сонячної радіації	Кілоджоуль на см ² площі за хвилину	КДж/см ² ·хв
Освітлення	Люкс	лк
Сила тяжіння	Ньютон	н
Поверхневий натяг	Ньютон на метр	н/м
В'язкість	Паскаль-секунда	Пас
Швидкість течії	Метр за секунду	м/с
Висота хвиль	Метр	м
Питома вага води	Грам на кубічний сантиметр	г/см ³
Магнітне поле землі	Ампер на метр	А/м
Електропровідність	Сименс	См
Атмосферний тиск	Паскаль	Па
Температура води	Градуси (за Цельсієм)	t°C
Теплопровідність	Ватт на (метр-Кельвін)	Вт/(м·К)
Прозорість води	Сантиметри (за білим диском)	см
Активна реакція середовища (рН)	Одиниці рН	рН
Окисно-відновний потенціал (Eh)	Мілівольт	мВ
Лужність	Моль на дециметр кубічний	моль/дм ³
Жорсткість	Моль на дециметр кубічний	моль/дм ³
Осмотичний тиск	Паскаль	Па
Вміст кисню	Міліграм на дециметр кубічний, сантиметр кубічний на дециметр кубічний, відсоток насичення	мг/дм ³ , см ³ /дм ³ , % нас.
Вміст вуглекислоти та інших розчинених газів (азот, метан, сірководень)	Міліграм на дециметр кубічний, сантиметр кубічний на дециметр кубічний, відсоток насичення	мг/дм ³ , см ³ /дм ³ , % нас.
Мінералізація загальна	Грам на дециметр кубічний	г/дм ³
Солоність	Грам на дециметр кубічний, проміле	г/дм ³ , ‰
Вміст мікроелементів	Мікрограм на дециметр кубічний	мкг/дм ³
Рівень органічного забруднення (окиснюваність)	Міліграм (мікрограм) атомарного кисню на дециметр кубічний	мг(мкг)О/дм ³
Біологічне споживання кисню (БСК)	Міліграм молекулярного кисню на дециметр кубічний	мгО ₂ /дм ³
Концентрація забрудників	Міліграм (мікрограм) на дециметр кубічний	мг(мкг)/дм ³

Електромагнітне поле генерується деякими рибами і безхребетними, яке вони використовують для інформації про інші тіла і орієнтації при взаємодії з ними чи уникнення зустрічі. Слабкий струм сприймають найпростіші, позитивний електротаксис демонструють морські риби, негативний – прісноводні риби.

Іонізуюча радіація. Водойми – це ефективні колектори радіонуклідів, особливо багато їх накопичується у поверхневих шарах води і донних відкладах. Рівень іонізуючої радіації у воді залежить від вмісту радіонуклідів, до яких належать найбільш поширені у водоймах радіоізотопи тритію, стронцію-90, цезію-134 і цезію-137, кобальту-58 і кобальту-60, хрому-

51, цинку-65, мангану-54, феруму-59, йоду-131. Іонізуюча радіація залежно від інтенсивності має стимулюючий, пригнічуючий чи летальний вплив на гідробіонтів. Її значення виражається у *радах* або *рентгенах*.

Більшість водяних організмів має високу здатність накопичувати у своїх тканинах радіоактивні ізотопи. *Коефіцієнт накопичення* (співвідношення концентрації ізотопу в організмі до його концентрації у воді) має широкі межі коливань і може виражатися величезними значеннями (від кількох тисяч до мільйонів). Внаслідок цього такі гідробіонти можуть самі ставати небезпечними для інших організмів і людини як джерела іонізуючої радіації.

ЗАПИТАННЯ ДЛЯ САМОПЕРЕВІРКИ

1. Перерахуйте фізико-хімічні властивості води.
2. Чим обумовлена прозорість води?
3. Чим обумовлена рухливість водних мас?
4. Які угруповання гідробіонтів формують рухливість водних мас?
5. Перерахуйте фізико-хімічні властивості ґрунту.
6. Охарактеризуйте воду як універсальний розчинник.
7. Перерахуйте значення розчинених у воді газів для гідробіонтів.
8. Наведіть класифікацію організмів щодо солоності.
9. Наведіть класифікацію органічних речовин водою і їх значення гідробіонтів.
10. Як поділяються організми залежно від рН середовища?
11. З чим пов'язана екологічна дія рН і rH на водні організми?
12. Як поділяються гідробіонти щодо температури?
13. Як змінюються обмінні процеси у пойкилотермних організмів з підвищенням температури?
14. Як поділяється водойма за проникненням світла?
15. Як поділяються гідробіонти по відношенню до світла?
16. Значення світла у житті гідробіонтів.
17. Значення електромагнітних явищ у житті гідробіонтів.
18. Значення іонізуючої радіації у житті гідробіонтів.

РОЗДІЛ 4. ЕКОЛОГІЧНА ЗОНАЛЬНІСТЬ ВОДОЙМ

4.1. Екологічна зональність водойм. Основні екологічні зони Світового океану

Екологічна зональність водойм – це існування у водоймі різних зон життя, населених організмами та їх угрупованнями. Вона обумовлена зміною умов існування організмів від поверхні в глибину водойми і від прибережжя до відкритих частин. В основі екологічної зональності водойм лежать зміни різних чинників довкілля (температура, освітлення, гідростатичний тиск, газовий режим, рельєф дна, віддаленість від берегів, трофічні умови та ін.), які зумовлюють можливість виділення таких зон (Хижняк, Євтушенко, 2018).

У Світовому океані чітко виражена вертикальна зональність пелагіалі і бенталі. Рельєф дна морів і океанів складний через великі улоговини, розділені океанічними хребтами і підняттями. У бенталі Світового океану виділяють основні області: *область материкової відмілини, материковий схил і океанічне ложе*.

Область материкової відмілини (материкове плато, континентальний шельф) – це прибережне мілководдя або підводне продовження материка, характеризується поступовим спуском дна завглибшки до 200 м, ширина досягає 70 км, іноді 1200 км. Площа цієї області становить 7,6% площі Світового океану з урахуванням усіх морів. На материковій відмілині умови існування дуже різноманітні й мінливі.

Область материкової відмілини поділяється на 3 основні іони: *супралітораль, літораль, сублітораль*.

Супралітораль – це зона на межі моря і суші, яка заливається водою під час припливів і хвилевих забризкань. Характеризується надзвичайно мінливими умовами проживання. Населення зони бідне як за видовим, так і за кількісним складом. Трапляються краби, бокоплавці, кліщі, комахи.

Літораль – приливно-відливна зона, характеризується проникненням світла до дна і непостійністю фізико-хімічних умов проживання. Систематичний і кількісний склад флори і фауни бідний, однак чисельність і біомаса окремих видів організмів може бути значною – мідії до 10–15 кг/м², бурі водорості – 25–30 кг/м².

Сублітораль – зона простягається до нижньої межі поширення рослин (у Баренцевому морі заглиблюється до 200 м, у Білому – 50 м). Зона з найсприятливішими умовами для життя і густо населена фауною і флорою. Флора утворює великі зарості. Після закінчення вегетації рослини відмирають, перетворюючись у детрит, який служить основною їжею для більшості донних тварин.

Материковий схил – батіаль (перехідна область від материкової відмілини до великих глибин) – займає область до глибини 200–600 м, іноді поширюється до глибини 2000 м. Материковий схил крутий, розчленований каньйонами, подекуди трапляються хребти і значні за протяжністю глибоководні жолоби. Умови життя обмежені: відсутнє світло, багато діоксиду карбону, велика рухливість водних мас, різноманітний рельєф (обриви, впадини). Зона бідна життям.

Океанічне ложе – абісаль (*abyssos* – безодня) – основна глибоководна частина дна океану – займає 77–82%, перетинається численними підводними гірськими хребтами, підняттями і улоговинами. На глибині 6000–7000 м переходить в ультраабісаль. У цій зоні спостерігається стрибкоподібна зміна фауни. Специфічна риса – монотонність умов існування – температура варіює у межах 1,2–3,6°C, кормові ресурси дуже обмежені, великий гідростатичний тиск. Скелети відмерлих пелагічних і донних організмів утворюють океанічні донні відклади, зокрема діатомові, радіолярієві, фораменіферові і птероподові мули.

Пелагіаль морів і океанів поділяють по горизонталі і вертикалі. Поширення організмів у товщі води пов'язане з різними умовами існування на різній глибині.

По **горизонталі** пелагіаль морів і океанів поділяють на:

- *прибережну* або *неретичну зону* – знаходиться над материковою відмілиною, достатньо освітлена, багата флорою і фауною;

- **океанічну зону** – знаходиться над зонами батіалі і абісали, кількість світла обмежена (сутінкова зона), бідна життям.

По **вертикалі** пелагіаль морів і океанів поділяється на:

- **епіпелагіаль** – поширюється завглибшки 200 м, освітлена, багата на рослинний і тваринний світ; саме тут відбувається утворення найбільшої кількості первинної продукції. Серед тварин домінують медузи, риби, дельфіни, акули;

- **батіпелагіаль** – простягається від глибини 200 м до кінця схилу або нижньої межі батіалі, сутінкова, несприятлива для розвитку флори і фауни; трапляються кальмари, голотурії, морські зірки, люмінісцентні організми;

- **абісопелагіаль** – простягається завглибшки 6000 м – це водна товща над океанічним ложем, темна, тваринний світ дуже бідний;

- **ультраабісопелагіаль** – займає максимальні глибини, зона вічних сутінків, населена специфічними видами.

4.2. Екологічні зони озер

Озера – це різного походження, розмірів і форми природні поглиблення суші (котловини), заповнені водою. Форма котловини (дно) залежить від рельєфу місцевості і особливостей її утворення.

У котловині озер розрізняють 3 частини:

- *підводну терасу* з характерним пологим, поступовим зниженням дна;
- *звал* з відносно крутим дном;
- *котел* або *ложе озера* займає найбільшу частину усієї площі дна озера.

Сформоване таким чином дно озера розглядається як бенталь, яка має 3 основні зони: **літораль, сублітораль і профундаль**.

Літораль – мілководна зона – прибережна частина озера, нижньою межею вважається межа проникнення світла й поширення рослин (близько 3–8 м). Зона заселена квітковими рослинами з різних екологічних груп (занурених, повітряно-водних та рослин з листками, що плавають на поверхні води) і багата різноманітною фауною.

Сублітораль – перехідна зона – опускається завглибшки 10–12 м, має крутий схил – *звал* і різноманітні біотопи. Зона недостатньо освітлена, тому поширення рослинності обмежене. Фауна бідна як за якісним, так і кількісним складом.

Профундаль – глибоководна зона – займає ложе озера, характеризується стабілізацією усіх чинників середовища і здебільшого мулистими ґрунтами. Рослинність відсутня, кисню мало, температура низька. Населення бідне якісно, але може досягати великої чисельності (олігохети). Профундаль можна знайти лише у дуже глибоких озерах.

По вертикалі пелагіаль озер поділяють на 3 зони: епілімніон, металімніон і гіполімніон.

Епілімніон у глибоких озерах сягає завглибшки 5–8 м, характеризується інтенсивним перемішуванням води під впливом вітру і конвекційних потоків. Найбільш сприятливі умови для розвитку флори і фауни: велика кількість сонячної енергії, мінеральних і органічних речовин, найвища насиченість киснем.

Металімніон – термоклин або зона температурного стрибка – поширюється до глибини 8–14 м, характеризується різким перепадом температур між епі- і гіполімніоном.

Гіполімніон – найглибший шар води, температура влітку ж піднімається вище 5–10°C.

По горизонталі пелагіаль озер поділяють на 2 екологічні зони: **прибережну** – розташовану над літораллю і **пелагічну** – розташовану над профундаллю.

4.3. Екологічні зони річок

Річка – це водний потік, водна маса пересувається від щипку до гирла під впливом сили тяжіння, живиться підземними водами, притоками і стоком атмосферних опадів з водозбірної площі (дощ, сніг). Річки поділяють на гірські швидкою течією і вузькими долинами і рівнинні з уповільненою течією і широкими долинами. Потік води є турбулентним, з рівномірним розподілом температури і кисню.

За класифікацією Дж. Ілліеса русло рівнинно-гірської річки поділяється на біотопи: **ритраль** і **потамаль**.

Ритраль – це біотоп швидкої течії, кам'янисто-галькового ґрунту з домішками гравію та піску, чистої холодної води з високим вмістом розчиненого кисню та низьким вмістом органічних речовин. Населяють його організми, що відносяться до **ритрону**. **Потамаль** – біотоп уповільненої дії з дещо вищими температурами води, донних наносів, із зниженим вмістом розчиненого кисню і підвищеним вмістом біогенних і органічних речовин. Організми цього біотопу називаються **потамон**.

У межах ритралі існує більш дрібний розподіл на біотопи, який базується на крутизні перепаду висот у руслі і наявності типової іхтіофауни, зокрема:

- **епіритраль** – верхня ділянка або «верхній рівень форелі»;
- **метаритраль** – середня ділянка або «рівень харіуса»;
- **гіпоритраль** – нижня ділянка або «рівень марени».

Окрім цього, біотопи ритралі відрізняються між собою і за іншими чинниками. **Епіритраль** – це швидкий гірський потік з кам'янистим дном та низькою температурою води (не більше 10°C), зона розмиву ґрунтів під час повені. Органічні речовини алохтонного походження – листовий опад і хвоя. Здебільшого населення дна представлено холодолюбними стенотермними видами безхребетних.

Для **мета-** і **гіпоритралі** характерні швидка течія, кам'янисте дно з піщаними наносами, звивисте русло з вирами (для гіпоритралі), більша кількість органічних речовин та первинної продукції, найвища чисельність та видове різноманіття безхребетних.

При переході річок на рівнинні ділянки ритральні біотопи змінюються на **потамальні** – зменшується швидкість течії, підвищується температура води, збільшується звивистість, підкладаються піщані наноси, що призводить до замулювання, з'являються стариці та заплавні водойми. Специфічними малими біотопами у середній і нижній течії є піщані обмілини **псамаль** і відклади баговиння і мулу з постійною зміною рівня води.

Під витоків до гирла рівнинна річка має повздовжню зональність – **верхня, середня і нижня течії**. Для верхньої ділянки характерна відносна маловодність, значна швидкість течії, домінування жорстких ґрунтів. З переходом до середньої і нижньої течій річка стає багатоводною завдячуючи притокам, швидкість течії зменшується, донні відклади різноманітні.

У поперечному перерізі річки виділяють наступні зони:

- **рипаль** – прибережні мілководні смуги з уповільненою течією;
- **медіаль** – глибоководніша середня ділянка з більшою течією;
- **стрижень** – ділянка з найбільшою течією.

Дуже своєрідними за своїм режимом є області, які утворюються при впадінні річки в озеро або у море – **дельти** і **естуарії (лимани)**. Дельти пронизані мережею річкових рукавів, які утворюються в результаті інтенсивних осідань зависей, що несе річка. Площа таких широких мілководь може і сягати сотень і навіть тисяч квадратних кілометрів. Естуарії – це вузькі затоки зі значною зміною солоності (зростає у напрямку моря), де відбувається інтенсивне перемішування водних мас і збагачення води поживними речовинами. Населення естуарійів представлене прісноводними, солонуватоводними і евригалінними морськими організмами, багате за кількісним складом.

4.4. Екологічні зони водосховищ

Водосховища – це штучно створені водойми, які будують на річках або озерах, призначені для комплексного використання водних ресурсів різними галузями народного господарства (електроенергія, зрошення, водопостачання, рибне господарство та ін.). Залежно від морфометрії розрізняють руслові водосховища, розташовані в межах долини річки з витягнутою формою і озерно-річкові або рівнинні водосховища великих річок для яких характерні широкі площі (500 тис. га і більше) і відносно невеликі глибини (6–15 м). За гідроморфодинамічними ознаками у водосховищах виділяють 3 зони:

- *глибоководна* пригреблева ділянка з уповільненими водообміном і течією – за режимом наближається до озер;
- *проміжна* ділянка середніх глибин з нестійкою термічною і газовою стратифікацією і прискореною течією;
- *мілководна* верхня ділянка з швидкою течією.

Основною ознакою водосховищ є коливання рівня води навесні, влітку (до закінчення поливних робіт) і взимку у період максимального використання води для турбін ГЕС. Внаслідок зниження рівня води, великі прибережні ділянки звільняються від води і висихають влітку і промерзають взимку, у результаті чого гине багато мешканців мілководних ділянок.

Серед численних чинників абіотичного середовища найбільш важливими для водойм різного типу є: тип ґрунтів, рухливість водних мас, гідростатичний тиск, температура, освітлення, розчинені у воді мінеральні і органічні речовини.

ЗАПИТАННЯ ДЛЯ САМОПЕРЕВІРКИ

1. Дайте визначення екологічної зональності водойм.
2. Що лежить в основі екологічної зональності водойм?
3. На які області і зони поділяється бенталь Світового океану?
4. Як поділяється пелагіаль Світового океану?
5. На які зони поділяється бенталь озер?
6. Як поділяється пелагіаль озер?
7. На які біотопи поділяється русло рівнинно-гірської річки?
8. Охарактеризуйте біотоп ритралі.
9. Охарактеризуйте біотоп потамалі.
10. Наведіть повздовжню зональність рівнинної річки.
11. Наведіть поперечну зональність рівнинної річки.
12. Які зони виділяють у водосховищах?
13. Наведіть найважливіші чинники абіотичного середовища для морів, озер і річок.

РОЗДІЛ 5. ЖИТТЄВІ ФОРМИ ПЕЛАГІАЛІ ТА ЇХ АДАПТАЦІЇ

5.1. Життєві форми гідросфери

Усі біотопи гідросфери – від найменших водойм суходолу до абісальних глибин океанів заселені організмами. Кожний біотоп характеризується певними умовами проживання і організми, що їх населяють, пристосовуються до них, утворюючи *життєві форми* (Хижняк, Євтушенко, 2018).

Життєві форми гідросфери – це організми різного систематичного положення, які мають різноманітні морфофізіологічні пристосування до життя у певних біотопах. Життєві форми пелагіалі представляють організми *пелагосу* – *планктон* і *нектон*, плівку поверхневого натягу води і поверхневий шар (нейсталь) населяють *нейстон* і *плейстон*, дно і тверді субстрати – *бентос* і *перифітон*, в зоні контакту бенталі і пелагіалі – *нектобентос*, або *планктобентос*. Своєрідними життєвими формами є *криопланктон* – організми талої води і снігу, *пагон* – організми, що вмерзають у лід (у стадії анабіозу) і організми піску – *псамон*.

Життєві форми різних біотопів не завжди можуть бути чітко розмежовані. Зокрема риби і краби в личинковий період життя входять до складу планктону, дорослі риби – до нектону, а краби – до бентосу. Деякі ракоподібні, наприклад, мізиди, кумові, бокоплави час від часу перебувають то на дні, то у нижніх шарах води, що прилягають до дна і часто масами піднімаються на поверхню води (особливо вночі).

5.2. Життєві форми пелагіалі

Усі мешканці пелагіалі називаються *пелагосом*, вони поділяються на дві життєві форми – *планктон* і *нектон*, які мають суттєві відмінності між собою. Через рухливість водних мас біотопу пелагіаль може у певний період змішуватись з іншими біотопами (останнім часом його об'єднують з нейстальною), а самі організми пелагосу можуть переноситися течією на достатньо велику відстань.

Планктон (*планктос* – блукаючий) – це угруповання водної товщі, який складається з мікроскопічних і дрібних організмів – бактерій, рослин і безхребетних тварин, що знаходяться у товщі води у завислому стані (пасивно плавають у товщі води), не здатні до активних рухів, не можуть опиратися течіям води. Однак у спокійній воді планктонні безхребетні можуть активно рухатись у певному напрямку, а течія нейтралізує результати плавальних зусиль цих організмів. Термін планктон вперше запропонував німецький океанолог В. Гензен (Хензен) у кінці 1887 р. Планктонні організми трапляються на будь-якій глибині, найбільше їх у приповерхневих, добре освітлених шарах води, де вони утворюють плавучі «кормові угіддя» для риб.

Бактерії у планктоні представлені поодинокими клітинами та об'єднаними у агрегати і утворюють угруповання – *бактеріопланктон*. Рослинні організми планктону представлені здебільшого одноклітинними і колоніальними мікроскопічними водоростями, це – *фітопланктон*. Безхребетні тварини планктону – *зоопланктон* – найпростіші, коловертки, веслоногі і гіллястовусі ракоподібні, а також личинки комах, риб і донних організмів.

За тривалістю перебування організмів планктону у товщі води виділяють *голопланктон* і *меропланктон*.

Голопланктон (*холос* – цілий) – організми, які весь життєвий цикл проводять у товщі води і лише на стадії спокою (яйця, бруньки) можуть знаходитись на дні. До цієї групи належить основна маса планктону.

Меропланктон (*мерос* – частина) – організми, які мешкають у товщі води тимчасово (планктонні личинки і дорослі особини донних організмів).

Планктонні організми класифікують за систематичним положенням (прокаріоти, еукаріоти), функціональною роллю в екосистемі (продуценти, редуценти, консументи), місцем перебування (літораль, пелагіаль), тривалістю перебування у товщі води

(голопланктон, меропланктон), розміром. Останнім часом для найдрібніших прокариот і вірусів була введена група фемтопланктон.

Кріопланктон – це здебільшого кріофільні водорості талої води і снігу, що утворюється у тріщинах льоду та пустотах снігу. Розвиваючись у масовій кількості у поверхневих шарах снігу чи льоду, можуть викликати зелене, червоне, коричневе, буре або чорне забарвлення снігу – «цвітіння». Вдень водорості ведуть активний спосіб життя, вночі – вмерзають у лід. Більшість з них позбавлені будь-яких спеціальних морфологічних пристосувань для переживання низьких температур, деякі мають стадії спокою, розмножуються за температури близько 0°C.

Нектон (*нектос* – той, що плаває) – сукупність рухливих організмів, у яких добре розвинені органи руху, що дозволяє їм долати навіть сильні течії і самостійно пересуватись. Відносяться риби (більше 20000 видів), головоногі молюски (кальмари), морські рептилії і ссавці (водні змії, черепахи, китоподібні, ластоногі, пінгвіни).

5.3. Пристосування планктону до життя у пелагіалі

Пристосування організмів до життя у пелагіалі зводяться до забезпечення:

– *плавучості* – пристосування, що уповільнюють занурення організмів (для планктону) і
– *активного пересування* у воді (для нектону). Планктонні організми утримуються в товщі води у завислому стані і не тонуть завдяки плавучості. *Плавучість або флотація* – це занурення з найменшою швидкістю. Плавучість планктону забезпечується низкою пристосувань, які перешкоджають (гальмують) зануренню, сприяють зависанню і виражається формулою (3.3), де швидкість занурення прямо пропорційна залишковій масі і обернено пропорційна опору форми і в'язкості води:

$$a = b / c \cdot d$$

де, a – швидкість занурення;

b – залишкова маса (різниця між масою організму і масою витісненої ним води);

c – в'язкість води;

d – опір форми.

З формули видно, що плавучість можна збільшити, підвищуючи опір організму під час тертя об воду і зниження залишкової маси. *Залишкова маса* – це різниця між масою організму та масою витісненої ним води. Її значення залежить від питомої поверхні тіла – це відношення абсолютної поверхні тіла до його об'єму. *Зменшення розмірів* тіла веде до збільшення питомої поверхні, звідси витікає найбільш характерна риса планктону – *дрібні і мікроскопічні розміри*. Саме через це полегшується тривалий завислий стан планктону у товщі води. Окрім цього, питома маса самих планктонних організмів наближається до густини води – це сприяє підвищенню плавучості.

Пристосування, що забезпечують плавучість планктонних організмів зводяться до:

- збільшення площі поверхні тіла завдяки зменшенню розмірів тіла і утворенню виростів, шипів, придатків, розчленування, сплюснення, видовження та ін.;
- редукції важких скелетних утворень (пелагічні молюски, кишковопорожнинні, найпростіші);
 - накопичення жиру у клітинах і тканинах;
 - утворення газових включень у цитоплазмі (водорості, найпростіші) або спеціальних повітряних камер (гідри, сифонофори, головоногі молюски, личинки комах, риби);
 - підвищення вмісту води у тілі – обводнення (медузи, сальпи, реброплави, молюски) і слизові утворення (водорості);
 - зниження білка і видалення з тіла важких продуктів метаболізму (сульфат-іону, важких металів) і накопиченням легких;
 - утворення слизу.

В'язкість води залежить від температури води та її сольового складу. Чим ближчі значення температури води до температури її найбільшої густини (+4°C для прісної води), тим буде більша в'язкість і вища плавучість. При підвищенні температури води від 0 до +30–

40°C на кожний градус в'язкість зменшується на 2–3%. Із збільшенням у воді вмісту розчинених солей в'язкість збільшується. У морях в'язкість збільшується і відповідно збільшується плавучість.

5.4. Рухова активність гідробіонтів

5.4.1. Активний і пасивний рух гідробіонтів

Рухова активність гідробіонтів проявляється через активний і пасивний рух. **Форми активного руху** – плавання, стрибання, ковзання, літання і вертикальне переміщення.

Плавання здійснюється за допомогою джгутиків і війок, вигинами тіла, загрибанням кінцівок і реактивним способом.

Рух за допомогою війок і джгутиків ефективний для дрібних організмів (до 200 мкм) – водорості, личинки губок, і кишковопорожнинні, черви. Війки працюють як весла і роблять від 10 до 30 помахів за хвилину. Джгутики здійснюють кругові рухи і деякі обертаються навколо свого тіла зі швидкістю 3–5 м/год.

Рух вигинанням тіла характерний для багатьох мешканців пелагіалі – від личинок комах до риб і ссавців. Одні тварини рухаються, вигинаючи тіло у вертикальній площині (п'явки, немурини), інші – у горизонтальній (личинки комах, риби, змії, ссавці), треті роблять гвинтоподібні рухи (деякі поліхети). Найбільша швидкість досягається у гідробіонтів у випадку вигинання заднього відділу в горизонтальній площині (меч-риба здатна розвивати швидкість до 130 км/год).

Реактивний спосіб властивий деяким джгутиковим, інфузоріям, медузам, головоногим молюскам, риbam. Найбільш досконалий цей рух у головоногих молюсків. Вони можуть розганятися до 40–50 км/год і вистрибувати з води, рятуючись від хижаків.

Стрибаючі рухи характерні для коловерток, ракоподібних, личинок комах, деяких риб і ссавців. Під час стрибка швидкість руху у багато разів вища, ніж при плаванні. Наприклад, коловертка *Scaridium eudactylosum* плаває зі швидкістю 0,25 мм/с, а під час стрибка – 6 мм/с. Рачки-евфаузіїди плавають зі швидкістю не більше 8 см/с, під час стрибка – у 10 разів швидше. Після швидкого кидка планктонні організми завмирають і таким способом дезорієнтують хижаків.

Літають над водою деякі головоногі молюски і риби: розганяються у воді, вистрибують з неї і летять у повітрі. Кальмар *Stenoteuthis bartrami* довжиною 30–40 см, розігнавшись у воді може пролетіти над нею більше 50 м зі швидкістю біля 50 км/год. Політ обумовлений втечею від переслідування хижаків. Риби, вискакуючи з води, летять на розвинутих грудних плавцях – у повітрі можуть знаходитись близько 10 с, пролітаючи до 100 м.

Ковзаючий рух характерний для діатомових водоростей, які пересуваються завдяки контакту рухливої цитоплазми з водою.

Для забезпечення швидкості руху у організмів нектону виробилася пристосування:

- *обтічна форма* тіла з мінімальним лобовим опором;
- *рулі* для керування під час плавання у горизонтальній (плавці) і вертикальній (хвіст-руль глибини) площинах;
- виділення *слизу*, що зменшує тертя (головоногі, риби);
- специфічна *будова шкірних покривів* деяких тварин (дельфіни).

Вертикальне переміщення характерне для планктонних організмів завдяки зміні щільності тіла:

- у водоростей – це міхурці кисню, які виступають «поплавками» і синтез важких і легких іонів самою клітиною;
- у безхребетних – утворення тимчасових газових камер (вакуолізація цитоплазми у найпростіших).

Водорості оточують себе мікроскопічними міхурцями кисню, як «поплавками», що виділяється під час фотосинтезу, і випливають наверх, а скинувши їх, рухаються донизу. Принципово подібний механізм вертикального руху завдяки накопиченню у клітинах важких

чи легких іонів. Регулюючи щільність, водорості утримуються у сприятливому для них горизонті води.

У дрібних безхребетних зміна щільності досягається утворенням тимчасових газових камер (вакуолізація цитоплазми у найпростіших). Більші форми мають постійні газові камери, регулюють їх об'єм і переміщаються вверх–вниз (сифонофори, личинки комах). Ракоподібні піднімаються вверх за допомогою локомоторних органів, вниз – під дією сили тяжіння.

Пасивний рух – це використання течії для переміщення планктону у воді – це сприяє розселенню, зміні біотопів, живленню, розмноженню.

5.4.2. Міграції гідробіонтів

Міграції гідробіонтів – це масові переміщення планктонних і нектонних організмів, що регулярно повторюються у просторі і часі. Вони забезпечують популяціям зміну біотопів зі сприятливими умовами і раціональне використання ресурсів водойм. Міграції гідробіонтів поділяють на вертикальні і горизонтальні

Вертикальні міграції – це переміщення мільярдів тон гідробіонтів на десятки і сотні метрів від поверхні у глибину і назад. У них беруть участь як планктонні, так і нектонні організми. Вони можуть бути пов'язані зі змінами освітлення, температури, газового режиму, сольового складу (опріснення) води, забрудненням, штормами та ін. Вертикальні міграції поділяються на **добові, сезонні і вікові (онтогенетичні)**.

Добові вертикальні міграції характерні здебільшого для планктонних організмів і пов'язують їх зі зміною освітлення і трофічними чинниками. У морській прозорій воді амплітуда міграцій планктону сягає кількохсот метрів, у прісній воді вона значно менша (кілька метрів) і залежить від глибини водойми і прозорості води. Швидкість руху по вертикалі морських планктонних безхребетних становить 9 см/хв, у дафній – 3–5 м/хв, у каланід, евфаузевих, креветок, мізид – більше 1,5–2,0 м/хв.

Швидкість опускання планктону більша у 1,5–2 рази від швидкості піднімання, при цьому припускають, що верхня і нижня межа добових міграцій більшості видів обумовлені певним діапазоном змін температури, освітлення, тиску та ін. Добові міграції планктону у сутінкову зону водойм мають здебільшого захисне значення, а спливання вверх – кормове.

З вертикальними міграціями мешканців пелагіалі пов'язані зміни у розміщенні *глибинних звукорозсіюючих шарів*. Ехолоти на глибинах 300–500 м реєструють подібність «дна» внаслідок розміщення тут скупчень організмів (ракоподібних, сифонофор, риб), що відбивають звук і створюють ілюзію існування «мілководдя».

Вертикальні міграції мають важливе господарське значення. Добові і сезонні міграції впливають на хід промислу і способи лову риб планктонофагів – оселедців, салаки, кільки.

Сезонні вертикальні міграції пов'язані з сезонними змінами різних гідрологічних показників і з фізіологічними змінами в організмі (періоди розмноження, зміна живлення, освітлення та ін.). Вони можуть досягати амплітуди у 2–3 тис. м.

Сезонні вертикальні міграції у товщі ґрунтів здійснюють організми бентосу – личинки хірономід і олігохети. До чинників, що визначають ці міграції, відносять газовий режим, умови живлення, захист від ворогів. Взимку основна маса личинок хірономід і олігохет зосереджена у верхньому шарі товщиною до 5 см. Такому розподілу сприяє нестача кисню у придонних шарах і відсутність ворогів. Влітку, не зважаючи на дефіцит кисню біля дна, основна їх кількість, переважно крупні форми, закопуються в фунт на глибину 35–40 см. Дрібніші особини тримаються здебільшого у верхніх шарах. Проживання крупних хірономід і олігохет у донних відкладах слугує захисною адаптацією від виїдання їх рибами-бентофагами.

Вікові або *онтогенетичні* міграції обумовлені різними фізіологічними вимогами організмів до умов проживання протягом життєвого циклу. Наприклад, дорослі форми головоногих моллюсків проживають на меншій глибині, ніж їх личинки і молодь. У іншому

випадку дорослі організми живуть і розмножуються на глибині, але їх ікра і личинки спливають у верхні шари води.

Горизонтальні міграції здійснюють здебільшого представники нектону, особливо риби і ссавці. Міграції, спрямовані з відкритого моря до його берегів і у річки, називаються *анадромними*, а з річок у моря – *катадромними* (*ana* – вгору, *kata* – вниз, *dromeion* – бігти). З моря у річки мігрують на нерест осетрові, лососеві риби, періодично наближаються до берега океанічний оселедець, тріска. З річок Північної Європи до Саргасового моря мігрують на нерест вугрі, долаючи відстань у 7–8 тис. км.

5.5. Життєві форми нейстали

Життєві форми нестали представлені *нейстоном* і *плейстоном*. Відмінності між представниками цих життєвих форм полягають у тому, що нейстон – мікроскопічні або дрібні форми, що живуть на поверхні плівки (епінейстон) або безпосередньо «підвішені» під нею (гіпонеїстон), а плейстон – організми дещо більших розмірів, частина тіла яких занурена у воду, а частина – виступає над водою.

Нейстон: *епінейстон (аеробіонт)*
 гіпонеїстон (гідробіонт)

Плейстон: *частини тіла у повітрі, частина у воді*

Нейстон (з гр. – плаваючий) – це угруповання морських і прісноводних організмів, здебільшого водоростей і дрібних безхребетних, які мешкають біля плівки поверхневого натягу. Нейстон утворює плівки у стоячих водоймах (озера, болота, калюжі, канали) і на порівняно малій площі спокійної води (без хвиль) великих водойм.

У річках нейстон трапляється лише у тихих заводях і старицях. Умови існування організмів на верхній і нижній стороні плівки поверхневого натягу води істотно відрізняються. Тому епінейстони – аеробіонти, а гіпонеїстони – гідробіонти, і по суті це різні життєві форми.

Епінейстон – організми, які живуть на плівці поверхневого натягу. У прісних водоймах це клопи-водоміри, жуки-вертячки, подури, мухи *Ephydra*. Плівка під ніжками комах прогинається, але не рветься. Цьому сприяє незмочуваність їх тіла.

Гіпонеїстон – сукупність організмів (бактерії, найпростіші, ракоподібні, моллюски, комахи, молодь риб, яйця, ікра і молодь багатьох гідробіонтів), що населяють верхній спокійний шар води товщиною 5 см. Для яєць гідробіонтів насичений киснем поверхневий шар води відіграє роль своєрідного «інкубатора». Умови життя напружені – підвищена сонячна радіація, різко виражений перепад температури на межі води і атмосфери, високий вміст кисню, коливання сольового режиму внаслідок випаровування.

Масовий розвиток водоростевого нейстону викликає характерне забарвлення поверхневої плівки води, наприклад: коричневе від залізобактерій *Chlamydothris*, пурпурно-фіолетове від пурпурних бактерій *Chromatium*, золотисто-жовте від хризомонад *Chromulina rosanoffi*, світло-зелене від хламідомонад, червоне від евгленід. До організмів зоонейстону належать, наприклад, з інфузорій – *Stentor polynorphus*, *Spirostomon ambiguum*, з гіллястовусих раків – *Scapholeberis mucronata*, з комах – личинки *Anopheles*.

Плейстон (з гр. – плавання, пливу) – сукупність водяних організмів, які тримаються на поверхні води або напівзанурені у неї (тобто мешкають одночасно у повітряному і водному середовищах – *аерогідробіонти*) великих або середніх розмірів, які знаходяться у напівзануреному стані – саргасові водорості, ряска, сифонофори, деякі моллюски, актинії.

Для представників плейстона найбільш характерна подвійність адаптацій, оскільки одна частина їх тіла знаходиться у воді, а інша – у повітрі. Для багатьох плейстонних організмів характерне утворення газових резервуарів (сифонофора *Physalia*) або виділення пінистих

плівок (актинія *Minyas*, молюск *Janthina*), інші прикріплюються до поверхневої плівки (голозябровий молюск *Glaucus*).

ЗАПИТАННЯ ДЛЯ САМОПЕРЕВІРКИ

1. Дайте визначення життєвим формам гідросфери.
2. Назвіть життєві форми гідросфери.
3. Дайте визначення плавучості.
4. Як класифікують організми планктону?
5. Які пристосування забезпечують плавучість планктону?
6. Як поділяються організми планктону за розмірними ознаками?
7. Назвіть найхарактернішу рису планктону.
8. Назвіть форми активного руху гідробіонтів.
9. Назвіть форми пасивного руху гідробіонтів.
10. Як відбувається вертикальне переміщення організмів?
11. Яке значення мають вертикальні міграції планктону?
12. Горизонтальні міграції і їх значення в житті планктону.
13. Міграції гідробіонтів і їх види.
14. У чому полягають відмінності нейстону і плейстону?
15. Охарактеризуйте умови життя нейстону і плейстону.

РОЗДІЛ 6. ЖИТТЄВІ ФОРМИ БЕНТАЛІ ТА ЇХ АДАПТАЦІЇ

6.1. Життєві форми бенталі

Бентос – сукупність організмів, що населяють дно морських і прісноводних водойм. Термін запропонував німецький вчений Геккель у 1890 р.

Перифітон (обростання) – це організми, які мешкають на поверхні занурених у воду субстратів – підводних частинах суден, гідротехнічних споруд, макрофітів та ін. Іноді чітку межу між бентосом і перифітоном провести важко (наприклад, організми, які обростають скелі, відкоси каналів, різні предмети на дні та ін.). До складу *перифітону* входять бактерії, найпростіші, гриби, водорості, черви, ракоподібні, двостулкові молюски та ін. Термін було запропоновано А.Л. Бенінгом у 1924 р.

Бентос і перифітон розділяють на бактеріальний – *бактеріобентос* і *бактеріоперифітон*, тваринний – *зообентос* і *зооперифітон* і рослинний – *фітобентос* і *фітоперифітон* (Хижняк, Євтушенко, 2018).

Фітобентос поділяється на *мікрофітобентос* (одноклітинні і колоніальні водорості) і *макрофітобентос* або *макрофіти* (зарості багатоклітинних водоростей і вищих водяних рослин).

За розмірними ознаками донні організми поділяються на:

- мікробентос (< 0,1 мм) – бактерії, водорості, безхребетні;
- мезобентос (0,1–2,0 мм) – найпростіші, черви;
- макробентос (> 2 мм) – молюски, черви, ракоподібні.

Зообентос. Залежно від рухливості організми зообентосу поділяють на 6 екологічних груп:

1. *перифітон* (прикріплені організми, обростання, епіфауна, сесильні форми);
2. *лежачі організми* (малорухомі форми, онфауна),
3. *організми, які вільно рухаються по дну* (вагільні або мандрівні форми);
4. *організми, що періодично піднімаються над поверхнею дна і переміщуються у придонному шарі* (пелагобентос або нектобентос);
5. *свердлячі організми* (свердлуни);
6. тварини, що закопуються у ґрунт (інфауна).

6.1.1. Прикріплені організми

Прикріплені організми (перифітон, епіфауна, обростання, сесильні форми) трапляються серед усіх типів водяних тварин (найпростіші, губки, моховатки, кишковопорожнинні, голкошкірі, молюски, вусоногі раки). Їх поширення обумовлене властивостями води, як середовища життя, і насамперед її рухливістю: вода приносить їжу у вигляді планктону і детриту, сприяє розселенню завдяки утворенню вільноплаваючих личинкових стадій, що переносяться течіями.

Форма тіла прикріплених організмів здебільшого витягнута для уникнення захоронення осадами (інфузорії, губки, морські лілії, різні глибоководні форми). Серед них домінують колоніальні форми – губки, гідроїди, коралові поліпи, моховатки, молюски. Для прикріплених організмів характерне спрощення організації тіла: органи зору, руху, рівноваги і нервова система редуковані (губки, молюски) або виконують інші функції (у вусоногих раків перетворені на органи захоплення їжі), добре розвинені і удосконалені органи чуття, адаптовані до успішного відлову їжі (у гідр і коралових поліпів є ловча лійка, оточена віночком шупалець, і рот).

Прикріплені організми утворюють основу обростань різних підводних природних і штучних субстратів (стебла макрофітів, підводне каміння, корпуси кораблів, сваї, гідроспоруди) і наносять значну шкоду судноплавству і різним гідротехнічним спорудам. Серед прикріплених організмів мешкають і вільнорухливі форми – черви, коловертки, ракоподібні.

До складу прісноводного перифітону входять здебільшого дрібні, часто мікроскопічні, організми – зелені і діатомові водорості, найпростіші, коловертки, малоцетинкові черви, однак домінують рослинні форми, рідше дрейсена, губки, моховатки. Перифітоном живляться мальки і старші вікові групи багатьох риб.

У морях перифітон розвинутий краще, особливо у тропіках. До його складу входять великі зелені (*Cladophora*, *Ulva*), деякі бурі і червоні водорості, а з тварин – гідроїди, моховатки, багатоцетинкові черви, двостулкові молюски, вусоногі рачки, оболонники та ін. На підводних частинах морських суден обростання вимірюються часто кілограмами і десятками кілограмів на 1 м², які обумовлюють великі проблеми для судноплавства. Навіть невелике обростання може знижувати швидкість суден вдвічі. Також велика роль перифітону у корозії бетонних споруд.

Освоєння підводних поверхонь організмами перифітону відбувається у такому порядку: спочатку заселяються бактерії, нижчі гриби і водорості, які створюють основу (пасовище) для заселення нерухливих форм – найпростіших, грибів, моховаток; останніми поселяються рухливі форми – черви, ракоподібні, молюски. Поширеними представниками перифітону є губки, молюски, деякі ракоподібні.

Бодяга ставкова (*Spongilla lacustris*) з родини кремнієрогових губок утворює колонії у вигляді сірих, зелених чи жовто-бурих розгалужених кущиків і наростів на підводних предметах. Бодяга поширена у прісних (рідше солонуватих) водоймах. Скелет складається з кремнієвих голочок (спікул), з'єднаних органічною речовиною (спонгіном). У помірних широтах узимку колонії бодяги відмирають, утворюючи життєздатні зимуючі бруньки – гемули, які навесні проростають у молоді губки. Губки – фільтратори, беруть участь у біологічному самоочищенні водойм, окремі види завдають шкоди, поселяючись у водопровідних трубах.

Дрейсена (трикутниця) (*Dreissena polymorpha*) є поширеним видом прісноводних молюсків. Тіло невеликих розмірів, довжиною до 3,5–4,0 см, з дуже характерною тригранною черепашкою. Дорослі дрейсени ведуть прикріпленний спосіб життя. Вони виділяють речовину, що перетворюється у воді на міцні нитки, так звані бікуси, якими дрейсени прикріплюються до підводних предметів. Особливо інтенсивно розвивається поселення дрейсени у великих водосховищах Дніпра, де ними обростають залишки затоплених дерев, кущів, а також гідротехнічні споруди, трубопроводи, що порушує їх роботу.

Устриці (*Ostrea*) – двостулкові молюски, мешканці теплих і помірних морів, ведуть прикріпленний спосіб життя – приростають черепашками до каміння і до черепашок інших молюсків. Стулки черепашки не симетричні: стулка, на якій молюск приростає до твердого субстрату, випукла, складена з і вапнякових листочків, інша стулка плоска і відіграє роль кришечки, прикриваючи першу. Замкові зуби не розвинуті, нога і бісусна залоза відсутні, краї мантиї вільні, без сифонів. У Чорному морі об'єктом промислу є *Ostrea taurica*, яка утворює устричні банки; стулки цих устриць часто пронизані ходами губки *Cliona*. Устриці чутливі до чистоти води і вмісту розчиненого кисню. Устриці – фільтратори – кожна особина за 1 год може відфільтрувати від 1 до 3 л води.

Бальянус або **морський жолудь** (*Balanus*) – поширені морські організми вусоногих рачків (*Cirripedia*). Характерною ознакою є наявність вапнякової черепашки, подібної на жолудь. Дорослі особини прикріплюються широкою подошвою до різних предметів – дна кораблів, черепашок молюсків, каміння, інших тварин і утворюють численні колонії (рухомими є лише личинки, завдяки чому відбувається розселення). Клейка речовина, що виробляється у бальянусів для закріплення на поверхні надзвичайно стійка і не піддається впливу сильних кислот, лугів і органічних розчинників, витримує температуру понад 200°C. На масивних стулках бальянусів часто поселяються м'які губки і маскують їх серед морських обростань.

Морські качечки (*Chaetolepas calcitergum*) – морські організми вусоногих рачків. Доросла особина укладена у вапняну черепашку, прикріплену до субстрату, і складається з б

пластинок. Чотири пластинки утворюють кришечку і можуть розсуватися завдяки дії спеціальних м'язів. Рачок лежить на дні будиночка дорзальною (спинною) частиною вниз, висовує вусикоподібні грудні ніжки, вкриті тонкими віями, і ловить дрібний планктон, що плаває у воді.

Мідія їстівна (*Mytilis edulis*) – вид двостулкових молюсків з видовженою клиноподібною черепашкою, які прикріплюються до субстрату за допомогою бісусних ниток. Молоді молюски (велігери), рухливі. Мідії – фільтратори – кожна особина за 1 год може відфільтрувати до 3 л води. М'ясо мідій – дієтичний продукт, містить біологічно активні речовини.

6.1.2. Лежачі організми

Лежачі організми (малорухомі форми, онфауна) – здебільшого червононогі і двостулкові молюски, морські зірки, їжаки, деякі ракоподібні. Залежно від структури ґрунту організми онфауни мають морфологічні відмінності. Зокрема, організми м'яких ґрунтів відрізняються плоскою формою тіла – камбали, головоногі молюски, деякі краби, двостулкові молюски, морські їжаки.

Гребінець чорноморський (*Flexopecten glaber ponticus*) – морський двостулковий молюск родини гребінцевих (Pectinidae), фільтратор. Має характерну широку віялоподібну, забарвлену у різні кольори, черепашку. Пересувається короткими стрибками. При відкриванні і вкриванні стулочок вода, що виштовхується з порожнини молюска сильним струменем, сприяє його руху. Морські гребінці – основна їжа червононогого молюска рапани.

Морські їжаки – малорухливі організми, мешкають на різноманітних ґрунтах – жорстких (скелі, валуни, каміння, коралові рифи) і м'яких (пісок), можуть утворювати великі скупчення, під захистом яких можуть жити дрібні безхребетні.

Деякі види займають різноманітні заглиблення у скелях, інші здатні самі висвердлювати собі укриття навіть у кам'яних скелях, маскуються уламками черепашок, водоростями, дрібним камінням. Живляться водоростями, які зішкрібають з камінням, споживають дрібних тварин, деякі споживають молюсків, м'які тканини коралів. Тіло вкрите панцирем з довгими чи короткими голками.

6.1.3. Мандрівні форми

Мандрівні форми – це організми, які вільно рухаються по дну (вагільні або мандрівні форми) за допомогою кінцівок у ракоподібних, амбулакральних ніжок у голкошкірих, ноги у молюсків, псевдоподій і війок у найпростіших. Горизонтальні міграції властиві ракоподібним – креветкам, крабам, омарам, лангустам.

Креветки (Caridea) – ракоподібні ряду десятиногих раків, поширені у всіх морях і океанах, трапляються у деяких прісних водоймах. Більшість видів – мешканці бенталі. Живляться планктоном, детритом, дрібними безхребетними. Деякі види креветок живуть у симбіозі, зокрема у ценозах коралових рифів, на губках, актиніях, морських ліліях і забарвлені під їх колір. Анемонові креветки родів *Periclimenes* і *Hyppolysmata* живуть на анемонах серед отруйних щупалець і живляться залишками їжі.

Голкошкірі (Echinodermata) – морські безхребетні, заселяють бенталь від прибережної зони до океанічних глибин. Особливістю будови є променисте тіло, наявність внутрішнього вапнякового панцира (скелета), що має на поверхні різні горбочки, голки і унікальну у світі тварин амбулакральну систему. Це мережа каналів, заповнена рідиною, сполучена з довкіллям через кам'янистий канал і мадрепорову пластинку. Від радіальних амбулакральних каналів відходить безліч амбулакральних ніжок, в основі яких знаходяться ампули – м'язові бульбашки, при скороченні яких ніжка подовжується. На кінці ніжки знаходиться присоска. Амбулакральна система виконує функції пересування, дихання і добування їжі. За допомогою спільної роботи багатьох амбулакральних ніжок морська зірка може розкрити черепашку двостулкового молюска. У морських зірок та їжаків голки видозмінені на особливі хапальні органи – педицилярії, призначені для захисту організму,

прикріплення, очищення поверхні тіла від сторонніх часток, іноді вони мають отруйні залози.

Беззубка (жабурниця) звичайна (*Anodonta cygnea*) – вид прісноводних двостулкових молюсків, поширена у стоячих або слабо проточних прісних водоймах від Європи до Сибіру. Беззубка живе на дні водойм, до половини зариваючись у ґрунт. Вапнякова черепашка може досягати до 10 см і навіть більше, передній кінець заокруглений, задній – загострений. Зовнішня частина вкрита рогоподібною речовиною коричнево-зеленого кольору, а внутрішня – тонким перламутровим шаром. У спинній частині черепашки знаходиться тулуб молюска, від якого відходить нога. Стулки черепашки і складки мантиї у задній частині не прилягають щільно одна до одної. У цьому місці утворюються два отвори – сифони. Пересувається за допомогою ноги – 20–30 см/год.

6.1.4. Нектобентос

Нектобентос (пелагобентос) – організми, що періодично піднімаються над поверхнею дна і переміщуються у придонному шарі – мізиди, амфіподи, хаоборини, черепашкові рачки. Для здійснення міграцій донні тварини піднімаються у товщу води і, пропливши за течією деяку відстань, осідають на нове місце.

Мізиди – пелаго-бентичні, здебільшого морські рачки, нагадують креветок. Тіло витягнуте у довжину, голова і груди вкриті циліндричним панцирем (карапаксом), черевний відділ тонкий, складається з 6 сегментів, останній закінчується мостовим віялом.

Трапляються на різних глибинах, під час відпливу зариваються у пісок. Характерні міграції: з осіннім похолоданням відпливають у глиб моря, навесні повертаються на мілководдя. Мігруючі види утворюють зграї. Для розширення природної кормової бази риб вселені у дніпровські водосховища *Paramysis lacustris intermedia*, *Limnomysis beneden*. Молодь судака живиться здебільшого мізидами.

Амфіподи (Amphipoda) – поширені на різних глибинах (пелагічні і бентичні форми), здебільшого морські вищі рачки. Трапляються також в озерах, річках, підземних і печерних водах, багато їх на піщаних пляжах – «морські блохи». Тіло сплюснуте з боків, довжиною 0,5–25 см, за зовнішнім виглядом подібні до креветок. Деякі бокоплави (*Chelura*) пошкоджують дерев'яні портові споруди, інші – паразити медуз (*Hyperoche*) і китів (китова воша, *Syamus*) і проміжні господарі паразитів риб і водоплавних птахів.

6.1.5. Свердлярчі організми

Свердлярчі організми (свердлуни) – це здебільшого морські організми, які оселяються на скелях, деревині, бетоні і живуть у проточених ними ж ходах. Каменеві свердлуни – різні щодо систематики водні організми – водорості (зелені і синьо-зелені), губки, молюски. Вони руйнують здебільшого м'які осадові породи: вапняки, сланці, піщаники (іноді і граніт), черепашки молюсків та ін. Під час свердління водорості виділяють різні органічні кислоти, які розчиняють поверхню породи у вигляді каналців, і там оселяються. Губки і молюски прокладають ходи глибиною у десятки сантиметрів за допомогою передньої частини черепашки з численними зубчиками чи гребенем. Поширені також корабельні черв'яки, які при масовому розвитку швидко руйнують деревину (протягом 1,0–1,5 місяця виходять з ладу невеликі судна, пристані, мости). У прісних водах типовими свердлунами є личинки деяких комах, які живуть у листках і стеблах (мінують) макрофітів, або роблять ходи у глинистих берегах. Поширення свердлунів відбувається завдяки вільноплаваючим личинкам.

Корабельний черв'як – тореда (*Teredo navalis*) – вид морських двостулкових молюсків з родини шашелі (Teredinidae). Довге і червоподібне тіло молюска сягає 15–20 см. Забарвлення тіла червонуватого кольору. У передній частині тіла знаходиться стулка, що складається з двох частин, пристосована для свердління деревини. Передня частина тіла має дві трикутної форми вапнякові черепашки розміром 2 см. Вони використовуються як шило, щоб проколоти і розширити у деревині хід. На задньому кінці тіла знаходяться сифони.

Молюск живе на підводних дерев'яних конструкціях, проробляє у них ходи, які послаблюють структуру дерева. Живиться здебільшого деревиною, а також деякими водоростями через сифони. Перетравлення деревини здійснюють симбіотичні бактерії. У результаті діяльності корабельних черв'яків дерево стає подібним на губку і легко руйнується. Торедо становлять небезпеку для дерев'яних суден і споруд.

6.1.6. Організми, що закопуються у ґрунт

Тварини, що закопуються у ґрунт (інфауна) – цінні кормові безхребетні – черви (поліхети і олігохети), личинки комах, молюски. Переважна більшість організмів інфауни має видовжену форму тіла, закопування служить захисною адаптацією, завдяки цьому їх значна частина недоступна для риб. Безхребетні інфауни живуть у збудованих ними ходах або трубках, довжина яких часто у декілька разів перевищує довжину самого організму.

Деякі тварини вільно рухаються у ґрунті, поглинають його і відбирають органічні речовини або активно шукають здобич. Такий спосіб життя призводить до змін у морфологічній будові деяких безхребетних: голки морських їжаків перетворені в органи копання, черепашки молюсків стають гладенькими, тонкими, нещільно закриваються; на добре розвинутій нозі відсутня бісусна залоза; зв'язок із довкіллям виконують довгі сифони, які часто перевищують довжину тварини.

Багатощетинкові черви або **поліхети** (Polychaeta) – клас безхребетних тварин типу кільчастих червів, здебільшого морські донні види. Серед них є планктонні і прикріплені форми (будують захисну трубку і ніколи її не покидають). Тіло червоподібне, довжиною від 1 мм до 3 м. На кожному сегменті є пара недорозвинених кінцівок (параподій) з численними щетинками біля основи. Типовий представник – піскожил – *Nereis diversicolor*. Тіло складається з головного відділу, сегментованого тулуба і анальної лопаті. На голові від 2 до 4 очей, органи дотику – щупальця, органи нюху – нюхальні ямки, у деяких є органи рівноваги (статоцисти). Дихають усією поверхнею тіла, однак у деяких на параподіях розміщені зябра – розгалужені вирости тіла (піскожил). Поліхети – цінні об'єкти живлення промислових видів риб, інших гідробіонтів (ракоподібних, голкошкірих) і людини (тихоокеанський палоло, тіло якого сягає до 1 м; промисел ведуть у період розмноження, коли він підіймається на поверхню води).

Личинки хірономід (Chironomidae). Найбільш представленими є личинки комарів-дзвінців (штовханців). Вони поширені в озерах, ставках, річках, калюжах на мулистому дні, водяних рослинах. Дорослі комарі-дзвінці невеликого розміру, блідо-жовтого або темно-салатового забарвлення, під час роїння утворюють теплий мелодійний дзвоноподібний звук. Ротові органи не розвинуті, бо дорослі комахи не живляться, і їх самки не кровосисні. На стадіях личинки і лялечки хірономіди живуть у водному середовищі 1–4 місяці, а дорослі комахи у повітрі (2–3 дні), де відбувається копуляція, після чого самки відкладають яйця у воду. Личинки хірономід – фільтратори і седиментатори, сприяють самоочищенню води, це улюблена їжа багатьох видів риб.

Мошки (Simuliidae). У річках і струмках, на стеблах рослин можна спостерігати щільні поселення личинок мошок. Прикріплюючись до твердого субстрату так, що їх ротові отвори були спрямовані проти течії води, личинки симулід відфільтровують органічні частки. Вони вимогливі до вмісту у воді розчиненого кисню, тому зосереджені у водоймах з швидкою течією.

Олігохети (Oligochaeta) – малощетинкові черви. Переважна більшість представників мешкають у ґрунті прісних водойм. У зв'язку з пристосуванням до життя у ґрунті у олігохет спостерігаються численні риси спеціалізації і окремі спрощення: слабкіше, ніж у поліхет, виражені головний відділ тіла і анальна лопать, параподії відсутні. На тулубових сегментах розташовується невелика кількість щетинок (у більшості видів 4 пучки по дві щетинки, у водяних форм кількість щетинок більше), звідси – назва класу.

Колодочка (*Solen*) належить до морських двостулкових молюсків, живе у піску, у якому будують вертикальні нори, глибиною до півметра і більше.

Колодочки живуть на поверхні ґрунту, при небезпеці ховаються у нірку, рухаються у ній за допомогою своєї ноги. Черепашка пряма, майже циліндрична, дуже витягнута у поперековому напрямку, з паралельними спинним і черевним краями, відкрита на обох кінцях. Передній кінець черепашки з неглибоким жолобком. Стулки тонкі, блискучі, з вигнутими під прямим кутом лініями росту. Замок редукований, з одним листоподібним зубом на кожній стулці.

Мантія по всьому тілу замкнута, за винятком отвору для ноги і невеликого черевного отвору. Сифони короткі, сполучені, на кінці бахромчасті. Нога довга, циліндрична, на кінці здута. Колодочки поширені у Чорному морі.

6.2. Пристосування організмів до життя у бенталі

Організмам бентосу властиве важке тіло (оболонка, панцир), витягнута форма і утворення колоній. Пристосування гідробіонтів до бентичного і перифітонного способу життя зводиться до:

- ✓ утримання на твердому субстраті;
- ✓ захисту від захоронення осадовими породами;
- ✓ вироблення способів пересування (для рухливих форм).

Рух води і гравітаційні сили (сили зміщення) діють на організми бентосу і перифітону. Протистояння пересуванню досягається завдяки утриманню на твердому субстраті, які полягають у:

- **підвищенні власної щільності** – характерне для організмів із масивним скелетом (скелет голкошкірих, масивні черепашки молюсків, карапакси крабів), у них відсутні газові камери і жирові накопичення;

- **прикріпленні до субстрату** – може бути тимчасовим або постійним;

- **заглибленні (закопуванні) у поверхню (субстрат)** здійснюється у формі часткового або повного *закопування у ґрунт* (молюски, голкошкірі, олігохети, личинки комах, ракоподібні, губки, деякі риби), *механічного і хімічного висвердлювання і проточування поверхні* (молюски, губки, ракоподібні, голкошкірі та ін.).

- **розвиток різних якорів** – у низці форм прикріплення досягається завдяки сплюсненню тіла, утворенню виростів, побудові прикріплених або неприкріплених хаток та ін.;

- **захист від захоронення осадовими породами** – різноманітні завесі, осідаючи на дно, можуть засипати організми онфауни і епіфауни. У зв'язку з цим у більшості з них специфічна витягнута і лійкоподібна форма тіла (губки, черви, молюски), або формується *стебельце* (морські лілії), періодична міграція у поверхні, що розташовані вище (вусоногі раки, дрейсени, моховатки), швидке наростання стебел рослин.

6.3. Рухова активність бентичних організмів

Для донних організмів велике значення має механічний склад ґрунтів. На *жорстких* кам'янистих ґрунтах, які мають найбільшу щільність, можуть пересуватися і утримуватися організми макробентосу. Рух по поверхні твердого субстрату здійснюється наступним чином:

- *бігання* або *ходіння* (ракоподібні, водяні комахи і їх личинки, павукоподібні і хребетні);

- *ковзання* (амеби, черви, інфузорії, молюски);

- *стрибання* (деякі молюски, личинки бабок);

- *плазування* (комахи та їх личинки, деякі риби – морський коник, риба-стрибун).

Рух у *м'яких* ґрунтах здійснюється пересуванням у вузьких проміжках між часточками, їх розсуванням або заковтуванням з наступним викиданням через анальний отвір (дрібні організми і нитчастим тілом – інфузорії, коловертки, нематоди, личинки двокрилих).

Занурення у ґрунт у різних організмів – актинії, поліхети, молюски, голотурії подібні. У його основі лежить почергова дія «якоря занурювання» і «термінального якоря».

ЗАПИТАННЯ ДЛЯ САМОПЕРЕВІРКИ

1. Назвіть життєві форми бенталі.
2. Як поділяються донні організми за розмірними ознаками?
3. Як поділяються донні організми залежно від рухливості?
4. Охарактеризуйте екологічну групу прикріплених організмів.
5. У якому порядку йде освоєння підводних поверхонь організмами перифітону?
6. Чим обумовлене поширення перифітону?
7. Охарактеризуйте екологічну групу свердлячих організмів.
8. Охарактеризуйте екологічну групу інфауни.
9. Назвіть особливості організмів бентосу.
10. Назвіть пристосування організмів до проживання у бенталі.
11. Назвіть форми прикріплення бентосу до субстрату.
12. Назвіть види суцільного прирощування прикріплених організмів.
13. Перерахуйте форми руху донних організмів по поверхні твердого субстрату.

РОЗДІЛ 7. ГАЗООБМІН ГІДРОБІОНТІВ

7.1. Колообіг кисню у водних екосистемах

Основним джерелом кисню у воді є його проникнення з повітря і виділення фотосинтезуючими рослинами. Внаслідок фотосинтезу відбувається окиснення води з виділенням молекулярного кисню і відновлення діоксиду вуглецю.

Розчинність атмосферного кисню у воді залежить від температури, солоності і атмосферного тиску. Обмін з атмосферою має динамічний характер і включає 2 етапи:

- ✓ **інвазію** – надходження кисню у воду з повітря;
- ✓ **евазію** – перехід кисню в атмосферу при перенасиченні ним поверхневого шару води.

Обмін киснем між водним середовищем і атмосферою прискорюється при турбулентному перемішуванні водних мас, а також завдяки впливу вітру на поверхню води.

Під час інвазії кисень надходить у гідроекосистеми разом з іншими газами повітря – вуглекислим газом, азотом і аргоном. На частку кожного з них в атмосфері припадає за об'ємом: азоту – 78,084 %, кисню – 20,946 % і аргону – 0,934 %. Щоб розрахувати, яка кількість кисню розчиняється у воді з повітря, беруть до уваги закон Генрі-Дальтона: розчинність кожної складової частини суміші газів у рідині пропорційна тиску цього газу у даній суміші. Виходячи з коефіцієнтів їх поглинання водою (при 0°C і тиску 1 атм вони становлять 0,049 л на 1 л води, азоту – 0,023 л і аргону – 0,053 л), у 1 л води при 0°C і тиску 1 атм будуть такі об'єми газів: азоту – 18,72 см³, або 63,3 %; кисню – 10,29 см³, або 34,9 % і аргону – 0,53 см³, або 1,8 %. Як видно з цих даних, вміст кисню у воді більший, ніж азоту, тоді як в атмосфері – навпаки. Для того, щоб перерахувати об'єм розчиненого у воді кисню у масу, необхідно враховувати, що 1 л кисню важить 1,43 г.

Вміст кисню у воді визначається в абсолютних величинах або відносних (відсотках насичення). Відсоток насичення – це відхилення у той чи інший бік від природного нормального насичення води киснем за певних умов (температура, рН, хвили). Слід зазначити, що завдяки інвазії атмосферного кисню максимальне насичення не може перевищувати 100%. Вміст кисню, більший за 100% можливий внаслідок фотосинтетичної діяльності водоростей і вищих водяних рослин, завдяки якій насичення води киснем може досягати 150–200% або навіть і більше.

Насичення води киснем менше, ніж 100% свідчить про несприятливі умови для його інвазії з повітря, зменшення утворення під час фотосинтезу і значне витрачання на окиснення і біологічний розклад (деструкцію) органічних речовин.

Колообіг кисню у водних екосистемах складається з кількох пов'язаних між собою процесів, які формують прибуткову і витратну частини їх кисневого балансу. Кожна з них включає зовнішні і внутрішні процеси, що відбуваються у водоймі. До зовнішніх елементів прибуткової частини належить надходження кисню у водні об'єкти з водою інших джерел (наприклад, річкового стоку), атмосферних опадів і підземних вод, інвазія кисню з повітря, а також внутрішньоводоймне утворення кисню під час фотосинтезу водоростей і вищих водяних рослин. Витратна частина у балансі кисню водних екосистем включає споживання гідробіонтами під час дихання, хімічне окиснення, винесення з водним стоком і евазію в атмосферу.

Найбільшою водною екосистемою є Світовий океан. Хоча розчинність кисню у солоній воді знижується, однак загальна кількість кисню у океанічній воді набагато перевищує його вміст у наземних гідроекосистемах. Світовий океан забезпечує підтримання динамічної рівноваги у масштабах планетарного газообміну. Як відзначає О.П. Виноградов (1967) "... океанічна вода регулює об'єм кисню атмосфери і його ізотопний склад, швидкість проникнення кисню (як і інших газів) атмосфери і "нового" кисню з фотосинтезуючого шару в океанічну воду, первісний і кінцевий об'єми розчиненого кисню".

Масштаби виділення кисню під час фотосинтетичної діяльності морськими (океанічними) рослинами, які живуть в освітленому сонячною радіацією шарі води, досить великі. Завдяки цьому, а також внаслідок атмосферної аерації рівень кисню у поверхневому

шарі Світового океану близький до повного насичення (93–97%). Зі зниженням температури від екватора до полюсів середня концентрація кисню підвищується від 4,5–5,0 мг/дм³ у низьких широтах – до 6,0–7,0 мг/дм³ в Антарктиці і до 7,5–8,0 мг/дм³ в Арктиці.

Вміст кисню від поверхні до більш глибоких морських океанічних глибин поступово зменшується. Так, у високих широтах Світового океану (за винятком північної частини Тихого океану) концентрація його у глибинних водах становить лише 50–70% насичення, а у північній частині Атлантичного океану – децю вища (70–80% насичення).

У континентальних водоймах існують певні сезонні особливості кисневого режиму. Так, у найбільш теплий літній сезон провідну роль відіграє фотосинтез водоростей і вищих водяних рослин, завдяки якому вода збагачується киснем. Але у літні жаркі дні часто можна спостерігати різке пониження насичення води киснем, що зумовлене зменшенням його поглинання з повітря, а також витрачанням на окиснення органічних речовин. Гострий дефіцит кисню може відчуватись і у водоймах з великими площами заростей вищих водяних рослин, а також при “цвітінні” води внаслідок масового розвитку водоростей, коли вночі різко гальмується фотосинтетична діяльність, але триває дихання рослин і водяних тварин. Взимку, коли кисень витрачається на окиснення відмерлих і дихання живих організмів, а інвазія з повітря різко обмежена внаслідок крижаного покриття водойм, його дефіцит може досягти критичного рівня і викликати масову загибель риб та інших водяних організмів. Такі явища досить часто спостерігаються у Київському водосховищі, у підльодовий період, коли з р. Прип’ять і верхнього Дніпра надходять води, збіднілі киснем. Зареєстровані непоодинокі випадки пониження концентрації кисню у зимовий період у Київському водосховищі – до 0,4–1,3 мг/дм³, або 3–9% насичення. Особливо погіршуються умови під час тривалого льодоставу.

У річках, де більш швидка течія і відсутні застійні зони, концентрація кисню у воді значно вища порівняно з озерами і водосховищами. Особливо високе насичення киснем характерне для гірських річок з швидкою течією, де вздовж їх русла утворюються водоспади і відбувається додаткове перемішування води.

Найбільш чітко такі зміни можна простежити на прикладі р. Дністер. Водний стік Дністра формується на північно-східних схилах Карпатських гір. Основним джерелом живлення верхнього Дністра є дошові і снігові атмосферні опади. У середній частині він зарегульований трьома греблями – Дністровського, Буферного і Дубосарського водосховищ. Нижче Дубосарського водосховища, біля впадіння у Дністровський лиман, знаходяться Дністровські плавні і багато невеликих озер, проток, гребель, що формують водно-болотні угіддя. На різних ділянках ріки вміст кисню істотно відрізняється. Газовий режим верхнього Дністра і його гірських приток характеризується значним вмістом (9,1–14,0 мг/дм³) розчиненого кисню. У нижній течії він залежить від водності і надходжень забруднюючих речовин. Так, у маловодні роки (1985–1987) його рівень не перевищував 8,1–9,6 мг/дм³. У наступні роки, коли водність ріки зростала, а навесні затоплювались плавневі зарості вищих водяних рослин, істотно підвищувався і рівень розчиненого кисню. Особливо чітко простежувалась роль вищих водяних рослин у газовому режимі у Дністровському лимані. Так, у північній частині лиману, де розташований широкий пояс вищих водяних рослин, під час весняної повені, коли у них інтенсивно проходить водообмін, насичення води киснем збільшується до 140–150% (Шевцова Л.В. та ін., 1998).

Процеси формування кисневого режиму у зв’язку з водообміном можна проілюструвати на прикладі Дніпровсько-Бузької гирлової області. Кисневий режим, який у значній мірі визначає стан цієї унікальної екосистеми, залежить від масштабу і режиму попуску води через Каховський гідровузол.

Концентрація кисню у Дніпровсько-Бузькому лимані закономірно знижується з глибиною, що обумовлено послабленням фотосинтетичної і атмосферної аерації і поглинанням кисню дном. При зменшенні попуску води через Каховський гідровузол знижується концентрація розчиненого кисню у поверхневому і особливо у придонних шарах води. Це значною мірою обумовлено проникненням солоної води з моря, що посилюється

при зменшенні попуску Каховської ГЕС. Морські води, які мають більшу густину, концентруються у придонних шарах. Чим більше надходить морської води, тим вище над дном розміщується зона стрибка густини (*пiкноклин*) і зв'язаної з ним зони кисневого стрибка (*оксиклин*).

Так, якщо при попуску 1000 м³/с концентрація розчиненого кисню у поверхневих шарах води лиману коливалась у межах 9–9,5 мг/дм³, а у придонних – 8–8,3 мг/дм³, то проведені розрахунки показали, що при попуску 150 м³/с середня по лиману концентрація кисню у нижньому шарі води становила б всього 0,8–3,0 мг О₂/дм³. При цьому з'являлись безкисневі (анаеробні) зони на значних частинах лиману (Романенко В.Д., Оксіюк, О.П., Жукинський В.М. та ін., 1990).

У Дніпровсько-Бузькому лимані у період “цвітіння” води основним джерелом органічної речовини є фітопланктон. Вміст кисню у період “цвітіння” води істотно понижається, бо значна його кількість витрачається на окиснення органічних речовин.

Отже, в естуарних екосистемах кисневий режим може істотно змінюватися у залежності від характеру водообміну, надходження солоної морської води або її витіснення річковим стоком, а також, як і в інших гідроекосистемах, від фотосинтетичної діяльності водоростей і вищих водяних рослин (як джерела кисню) і від процесів біологічного і хімічного окиснення органічних і мінеральних речовин.

7.2. Роль кисню у розкладанні органічних речовин і формуванні якості води

Кисень водних екосистем відіграє надзвичайно важливу роль під час розкладу розчинених органічних речовин, відмерлих рослин і тварин, при яких складні органічні речовини перетворюються на прості (СО₂, вода, азот), знову включаються у колообіг речовин у гідросфері. У воді можуть утворюватися сполуки кисню з різними хімічними елементами. Більшість таких сполук (оксидів) прямо або опосередковано взаємодіє з водою, утворюючи гідроксиди, які належать до різних класів неорганічних сполук. Частина з них має кислу реакцію, інші – лужну, і є певна група нейтральних сполук.

У формуванні якості води найбільшу роль відіграють процеси, пов'язані з розпадом органічних речовин. Як в океанічних (морських), так і у континентальних водах постійно міститься значна кількість розчинених органічних речовин – білків, амінокислот, гумінових кислот, вуглеводів, вітамінів та інших сполук, які потрапляють у воду після розпаду відмерлих організмів, а також надходять у водойми з водозбірної площі. В океанічних водах загальна кількість розчиненої органічної речовини значно перевищує її кількість, зосереджену у живих організмах. Вважається, що на розчинену органічну речовину в Світовому океані припадає близько 90–98%, і лише 2–10% – на органічну речовину живих організмів і детрит. Згідно з розрахунками, загальна кількість розчиненої органічної речовини становить 2·10¹² т С, а середня концентрація карбону у воді – 5–6 мг/дм³.

У континентальних водоймах вміст розчиненої органічної речовини також перевищує її кількість у живих організмах. Так, в дніпровських водосховищах після стабілізації їх гідрохімічного режиму концентрація органічної речовини становила: у Київському – 5,2–18,2 мг С/дм³, в Кременчуцькому – 7,5–19,6, а у Каховському – 7,5–19,2 мг С/дм³. Ці цифри дають лише загальне уявлення про вміст органічної речовини у водосховищах. У залежності від сезону року, інтенсивності розвитку фітопланктону і його відмирання, скидання стічних вод комунально-побутових і промислових підприємств, сільського господарства, вони можуть істотно змінюватись.

У водоймах постійно протікають процеси біохімічного (біологічного) розпаду розчинених у воді органічних речовин, в яких використовується значна кількість кисню. На цьому базуються методи визначення концентрації органічної речовини у воді. В їх основу покладено визначення кількості кисню, що витрачається на окиснення органічної речовини перманганатом калію (перманганатна окиснюваність), або дихроматом калію (дихроматна окиснюваність). Перманганатна окиснюваність відображає, здебільшого, кількісні показники легко окиснюваних органічних речовин, а також, частково, гумусних сполук. Дихроматом

окиснюються як легко-, так і важкоокиснювані органічні речовини. Співставлення цих методів дає уявлення про якісний склад органічних речовин у природних водах.

Як свідчать багаторічні спостереження за формуванням якості води дніпровських водосховищ, значення дихроматної окиснюваності у них варіює у межах 14,2–67,1 мг $O_2/дм^3$, а перманганатної – 5,0–24,6 мг $O_2/дм^3$. У гірських водотоках концентрація органічних речовин дещо менша. Так, у верхній течії Дністра концентрація хімічно стійких органічних речовин не перевищує 6,4–15,4 мг $O_2/дм^3$ (дихроматна окиснюваність). У середній течії його граничні коливання більші (7,7–21,6 мг $O_2/дм^3$).

Розклад органічних речовин у водних екосистемах постійно відбувається за участю бактерій. Цей процес визначає біологічне (біохімічне) споживання кисню (БСК). Розклад білків у воді і донних відкладах розглядається як процес, пов'язаний з діяльністю бактерій та їх протеолітичних ферментів. При гідролізі білків утворюються більш прості молекули пептидів і амінокислот, які надалі зазнають бактеріального (бактерії-амоніфікатори) розпаду шляхом дезамінування або декарбоксілювання. Аміак, що при цьому утворюється, окиснюється бактеріями *Nitrosomonas* до нітритів, а далі бактеріями *Nitrobacter* до нітратів (цикл Виноградського). На цьому завершується процес біологічного окиснення органічних речовин.

Визначаючи кількість кисню, спожитого бактеріями на окиснення органічної речовини в одиниці об'єму води протягом певного часу, зазвичай за 5 діб, при температурі 20°, можна встановити швидкість розкладу (деструкції) органічних речовин у воді – біохімічне споживання кисню, або БСК₅. Вміст органічної речовини у воді оцінюється за показником БСК_{повн.}, яке зазвичай завершується за 20 діб. Бактеріальна деструкція органічної речовини залежить від концентрації розчиненого кисню. Її перебіг нормальний при його концентрації 8 мг $O_2/дм^3$ і більше. При концентрації 6 мг $O_2/дм^3$ його швидкість знижується на 10%, при 4 – на 25%, а при 2 мг $O_2/дм^3$ становить всього 40% від такої при 8 мг $O_2/дм^3$. Перманганатна і дихроматна окиснюваність і БСК є важливими показниками якості води і екологічного стану водних об'єктів.

7.3. Роль кисню у життєдіяльності гідробіонтів

Підтримання життєдіяльності гідробіонтів тісно пов'язане з енергетичними процесами, які ґрунтуються на окиснювано-відновних реакціях, що відбуваються за участю кисню. Розщеплення молекул білків, жирів і вуглеводів при аеробних процесах значно ефективніше, ніж при їх перетворенні без участі кисню.

При гліколізі (анаеробний процес) чистий вихід АТФ (аденозинтрифосфорної кислоти) становить 2 молекули на 1 моль глюкози, тоді як повне згорання глюкози за участю кисню до CO_2 і води дає 36 моль АТФ на 1 моль глюкози. Аеробне дихання є не лише більш ефективним з точки зору енергозабезпечення, але і таким, що менше зашлаковує організм. У той же час наявність гліколітичного шляху енергозабезпечення є виключно важливим еколого-фізіологічним чинником, за допомогою якого гідробіонти можуть тривалий час перебувати у середовищі з низьким рівнем розчиненого кисню.

На відміну від повітря, у водному середовищі концентрація розчиненого кисню має дуже широкий діапазон варіації, і гідробіонти періодично відчувають його гострий дефіцит. У таких випадках і відбувається часткове або повне переключення з аеробного дихання на анаеробне, при якому скорочується споживання кисню і зростає виділення вуглекислоти.

Пригнічення дихання при зниженні концентрації розчиненого кисню у воді до 6 мг $O_2/дм^3$ відзначено у гамарид вже через 9 год на 77,3%, у хірономід після 10–21 год на 43,5–58,1%, а у дрейсени – протягом 123 год на 59,6–63,5%. За таких умов у вказаних безхребетних значно підвищується рівень гліколітичних процесів, різко зростає виділення вуглекислоти. Повернення таких організмів до аеробного дихання після нормалізації кисневого режиму води відбувається не одразу. Так, у водяних віслюків через 24 год споживання кисню залишалось зниженим. У післяанаеробний період анаеробні процеси у

гамарид, хірономід, дрейсени продовжувались ще тривалий час, що підтверджувалось більш високим рівнем виділення вуглекислоти (до 0,13–0,70 мг/дм³ за год).

Пригнічення аеробних і активацію анаеробних процесів викликає не лише дефіцит кисню, а і присутність у воді токсичних речовин, які блокують ферментативні системи дихання. Причиною виникнення гіпоксичного стану водяних організмів можуть бути й інші чинники. Наприклад, при підвищенні м'язового навантаження, особливо у пусковий період швидкого (стартового) плавання риб, може виникати тканнна гіпоксія. У таких випадках анаеробні шляхи утворення хімічної енергії у тканинах риб набувають першочергового значення, незважаючи на їх невелику, порівняно з аеробним окисненням, енергетичну ефективність. Найлегше засвоюються водяними тваринами вуглеводи, які можуть використовуватися як в аеробних, так і в анаеробних умовах. У той же час найбільшою метаболічною енергією характеризуються не вуглеводи (4,1 ккал/г), а ліпіди (9,3 ккал/г). Саме цим пояснюється, що при переході риб на тривале крейсерське плавання основну роль у забезпеченні їх енергією відіграють саме ліпіди. У розрахунку на 1 моль субстрату при окисненні жирних кислот утилізується у 3 рази більше біологічно корисної енергії, ніж при розщепленні вуглеводів. У зв'язку з тим, що розпад жирних кислот іде метаболічним шляхом β-окиснення і дає як кінцевий продукт ацетил-КоА, який потім надходить у цикл Кребса для повного розщеплення до СО₂ і води, то тривала робота м'язів риб та інших водяних тварин обов'язково потребує постійного надходження кисню, тобто аеробних умов.

7.4. Особливості використання гідробіонтами кисню з води

У процесі еволюції у гідробіонтів різних трофічних рівнів сформувались механізми адаптації до більш низького рівня кисню у воді порівняно з атмосферним повітрям. Як зазначає В.І. Вернадський, “боротьба за існування у гідросфері – це боротьба за газ, ... боротьба за кисень”. Відносно невелика концентрація кисню у воді (у середньому 7–10 мг О₂/дм³) і її досить широкий діапазон варіації у гідросфері ставлять певні вимоги до функціонування органів зовнішнього дихання (газообміну) і внутрішньоклітинного і тканинного засвоєння кисню.

У вищих водяних рослин газообмін здійснюється через численні дихальця, які пронизують всю структуру їх тіла. В залежності від умов існування, різні екологічні групи водяних рослин мають характерні анатомо-морфологічні і фізіологічні адаптивні пристосування. Зокрема це стосується інтенсивності поглинання кисню і вуглекислоти рослинами у залежності від того, чи має листя контакт з атмосферою, чи воно повністю занурене у воду. Утилізація кисню при безпосередньому контакті листя з атмосферою більш ефективна з урахуванням більш високого (майже у 20 разів) його вмісту у повітрі, ніж у воді. Для занурених водяних рослин характерною є велика поверхня листя, внаслідок чого полегшується поглинання ними кисню та інших газів. Цьому сприяє розчленування листкової пластинки на довгі нитковидні пасма, наявність значних за об'ємом повітроносних порожнин і великих міжклітинників, по яких надходить кисень у нижні частини рослин та їх кореневу систему.

Для більшості вищих водяних рослин мінімальна концентрація кисню у ґрунтовій воді, за якої нормально функціонує коренева система, становить близько 1–2 мг О₂/дм³. У повітряно-водяних рослин стійкість до кисневого дефіциту вища, і це дозволяє їм нормально розвиватись і при нижчому вмісті кисню у перезволожених ґрунтах. Це пов'язано не лише зі стійкістю тканин коріння до низького рівня кисню, але і з тим, що дефіцит кисню компенсується його транспортом у коріння з наземних частин рослин по їх повітроносній системі. Певну роль у цьому процесі відіграють і анаеробні прикореневі бактерії: вони виділяють невелику кількість кисню, який одначе перебуває у безпосередньому контакті з корінням.

Дихання у водяних тварин може здійснюватись через поверхню тіла без участі транспортної системи транспорту кисню кров'ю, або через окремі ділянки тіла, які

перетворені у спеціальні органи дихання (зябра, трахейні зябра, легені) і мають розвинуту систему його транспорту.

Перший шлях може забезпечити потреби у кисні лише невеликих організмів, які мають сферичну форму або дуже сплюснене тіло, завдяки чому кисень може легко проникати на усю його товщу (найпростіші, плоскі черви). Кисень може дифундувати в організм і у досить структурованих організмів, наприклад, у медуз і губок, у яких поглинаючі кисень клітини розташовані тонким шаром на поверхні більш інертної маси тіла.

До водяних тварин з так званим шкірним диханням належать найпростіші, кишковопорожнинні, губки, малоцетинкові черви, коловертки, деякі представники гіллястовусих і веслоногих ракоподібних. Зовнішні покриви їх тіла досить тонкі, часто мають численні вирости, які збільшують площу проникнення кисню в організм. У більшості ж багатоклітинних тварин сформовані спеціальні органи зовнішнього дихання, вони мають транспортну систему крові і лімфи, через яку кисень надходить до всіх клітин організму.

У таких водяних безхребетних, як багатоцетинкові черви, більшість молюсків і ракоподібних, голкошкірих і асцидій, є зябра з великою поверхнею, вкритою тонким епітелієм. При їх омиванні водою під час плавання або прокачування її через зябра забезпечується надходження кисню до епітеліальних клітин, а далі – до лімфатичних і кровоносних судин, по яких він розноситься по всьому тілу.

У личинок деяких комах (одноденки, веснянки, бабки), які пристосувались до дихання розчиненим у воді киснем, органами зовнішнього дихання є трахейні зябра. Морфологічно вони представлені тонкостінними зовнішніми або внутрішніми виростами, всередині яких проходить система розгалужених трахейних капілярів. У різних личинок вони можуть мати різну форму і розташовуватись на різних ділянках тіла. Так, у личинок бабок трахейні зябра розташовані у прямій кишці, яка розширюється перед анальним отвором, утворюючи зябровий міхур.

Зябровий апарат риб побудований таким чином, що забезпечує активне прокачування води через систему пелюсток, які мають розвинуту систему капілярного колообігу і де відбувається газообмін. Існують 2 механізми, які забезпечують омивання зябер водою: нагнітання і всмоктування води до зябер завдяки плаванню риби з відкритим ротом. При значній швидкості плавання таких риб, як тунець, смугастий окунь, луфар, забезпечується висока ефективність зябрової вентиляції. Подібний “напірний” тип дихання, коли вода проходить через зябра лише в одному напрямку (у більшості риб відсутні рухи типу “вдих–видих”), забезпечує максимальне вилучення кисню із води з відносно невеликими витратами енергії на ці процеси.

Високій ефективності обміну кисню між водою і організмом риб сприяє анатомічна будова зябрових пластинок, в яких рух крові у капілярах протилежний до току води. Завдяки цьому постійно зберігається градієнт концентрації кисню і вуглекислоти між кров'ю, що протікає через зябра, і водою. За таких умов постійно здійснюється дифузія кисню з води у кров, завдяки чому її насичення киснем досягає майже того ж рівня, що і в омиваючій зябра воді.

Еколого-фізіологічні особливості дихальної системи риб чітко відображають умови їх існування. Так, у швидкоплаваючих риб загальна зяброва поверхня значно більша, ніж у малорухливих риб, які мешкають у придонних шарах води. Дихальна поверхня зябер у швидкоплаваючої макрелі більша у 5 разів, а у щуки і тріски – у 1,5 рази, ніж у малорухливої камбали і риби-вудильщика.

За нормальних умов існування риб функціонує не більше 60% зябрових пелюсток. У той же час, коли риби потрапляють у середовище з низьким вмістом кисню або значно прискорюється швидкість їх плавання, починають активно функціонувати всі зяброві структури. За адаптації до змін концентрації кисню у воді вмикаються два механізми: зябровий апарат газообміну і система транспорту кисню за участю дихальних пігментів крові, які активно зв'язують кисень. Завдяки дихальним пігментам різко підвищується загальна киснева ємність крові риб і безхребетних.

У деяких видів арктичних риб родини білокровних риб (*Chaenichthyidae*), які живуть у дуже холодних і інтенсивно аерованих водах, пігментні речовини в крові відсутні і транспорт кисню здійснюється лише через біологічні рідини. Представником так званих білокровних видів риб є крокодилова білокровка (*Chaenocephalus aceratus*), яка веде малорухливий спосіб життя, має досить низький рівень обміну речовин.

Для риб, які живуть у водному середовищі з невисоким вмістом кисню (застійні зони), характерною є висока хімічна спорідненість гемоглобіну до кисню, тобто гемоглобін таких риб має дуже високу зв'язуючу здатність до кисню. Навпаки, у риб, які мешкають у добре аерованому і збагаченому киснем середовищі, гемоглобін менш інтенсивно насичується киснем. Крім того, при зниженні насичення води киснем зростає кількість еритроцитів. Навпаки, при його високому рівні у воді кількість формених елементів крові зменшується. Такі особливості гемоглобіну є ще одним фізіологічним механізмом адаптації риб до умов середовища.

Адаптація системи дихання у риб до газового режиму середовища виявляється і в утворенні додаткових органів, які забезпечують більш широкі можливості пристосування до екологічних умов.

Так, у риб, що живуть у пересихаючих водоймах, додатково розвинулись навколозаяброві порожнини, стінки яких мають зморшкувату структуру, вкриту епітелієм і густою мережею кровоносних капілярів. У таких “лабіринтах” може тривалий час підтримуватись достатня кількість вологості, яка запобігає пересиханню зябер при виході риб з води на сушу. Завдяки таким утворенням у в'юнів (*Misgurnus fossilis*) і південноамериканського сомика (*Hoplosternum thoracatum*) газообмін з повітрям здійснюється через спеціальні утворення, розташовані у задньому відділі кишкового тракту і пронизані густою сіткою кровоносних капілярів.

Риби, які здійснюють досить тривалі міграції по суші, на певний час можуть переходити здебільшого на шкіряне дихання. Так, у звичайного вугра при виході на сушу на шкіряне дихання припадає близько 66% надходження кисню в організм. При перебуванні у воді за його рахунок забезпечується не більше 10% кисню, а решта надходить в організм риби через зябра. Певний час можуть перебувати на суші деякі вищі раки (річковий рак, краби). У них зяброва система газообміну багата на слизові клітини розміщена всередині тіла, під панциром, завдяки їх секреторній діяльності у дихальній порожнині постійно підтримується достатній рівень вологи.

У багатьох видів риб для повітряного дихання у процесі еволюції сформувався плавальний міхур, у стінках якого розміщена система капілярних судин. Артерії, які приносять окиснену кров, утворюють поблизу епітелію плавального міхура сітку капілярів, переплетену з такою ж сіткою відвідних венозних капілярів. Ця сітка виконує 2 найбільш важливі функції: з одного боку, вона підвищує концентрацію кисню у крові, яка надходить до епітелію плавального міхура, а з другого, запобігає втратам кисню з венозною кров'ю.

Отже, у процесі еволюції у водяних тварин сформувалися досить ефективні системи засвоєння кисню з води і виведення вуглекислоти. Так, костисті риби можуть засвоювати до 85% розчиненого у воді кисню. У хрящових риб ця величина становить 70–77%. Значно менша ефективність дихання (10–25%) у міног, які, серед небагатьох видів риб, використовують для омивання зябер рухи типу вдих–видих. Іншою особливістю риб є значно більша ефективність тканинної утилізації кисню з крові (у 2,5–3 рази) порівняно з наземними тваринами.

7.5. Замори

Енергійне використання кисню водяними організмами під час дихання, а також поглинання його при гнитті і розкладанні органічних речовин може викликати значне зменшення цього газу у водоймі. Виникнення дефіциту кисню часто викликає замор. **Заморами** називаються випадки масової загибелі мешканців водойм у зв'язку з нестачею або повною відсутністю кисню у воді. Замори спостерігаються у морях, озерах, ставках, річках.

В одних басейнах замори регулярно повторюються із року в рік, в інших вони спостерігаються зрідка. Інколи замори охоплюють величезні райони і наносять значної шкоди рибному господарству.

Замори можуть бути літні і зимові. *Літні* замори зазвичай співпадають з максимальним розвитком фітопланктону (“цвітіння” водойми). У невеликих, добре прогрітих озерах і ставках літні замори наступають зазвичай вночі і раптово. Вдень вода у таких басейнах буває пересичена киснем завдяки інтенсивному фотосинтезу рослин, а вночі вміст кисню у воді різко зменшується, внаслідок чого і починається замор. Основна причина *нічних* заморів – використання великої кількості кисню для дихання багаточисленних тварин, бактерій і водоростей. Літні замори спостерігаються і у деяких солонуватоводних басейнах, наприклад в Азовському морі. Основними причинами заморів у таких водоймах можуть бути стійка і тривала стратифікація водної товщі, а також інтенсивне поглинання кисню при мінералізації мулу.

Зимові замори наступають поступово. Основна їх причина – поглинання кисню при окисненні донних відкладів, багатих органічними речовинами. Зимові замори звичайні у водоймах, дно яких вкрите могутнім шаром мулу. У більшості випадків вони спостерігаються у кінці зими і багато ознак свідчить про їх наближення. Уже при відносно невеликій нестачі кисню у воді біля ополонки та інших джерел атмосферного кисню починають наблизатись водяні клопи, пізніше біля ополонки з’являється і риба. Більш витривалі до нестачі кисню водяні жуки: вони підходять до джерел атмосферного кисню уже при дуже сильних заморах. Під час заморів зникає не лише розчинений у воді кисень, але і під льодом.

Зимові замори спостерігаються як у стоячих, так і у проточних водах. Зимові замори виникають також при значному забрудненні водойм промисловими стоками.

ЗАПИТАННЯ ДЛЯ САМОПЕРЕВІРКИ

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

РОЗДІЛ 8. ЖИВЛЕННЯ ГІДРОБІОНТІВ

Живлення гідробіонтів може бути автотрофним, гетеротрофним і міксотрофним. **Автотрофний тип** живлення мають рослини, що містять хлорофіл, і відповідно називаються *продуцентами*. Для утворення органічних речовин свого тіла вони використовують сонячну енергію і мінеральні речовини. Ефективність використання сонячної енергії залежить від багатьох чинників, зокрема від виду і віку рослини, умов мінерального живлення, освітлення, температури та ін. Так, за одних і тих же умов фотосинтез у діатомових водоростей відбувається у 2,3 рази енергійніше, ніж у синьо-зелених. У водному середовищі автотрофні процеси здійснюються здебільшого завдяки діяльності фітопланктону. Донні рослини велику роль відіграють лише у деяких континентальних мілководних водоймах. Близько половини всієї органічної речовини, що утворюється щорічно на земній кулі, належить фітопланктону, насамперед діатомовим водоростям (Семерной, 2008).

Гетеротрофні організми, або **консументи**, живляться живими організмами, їх рештками, продуктами розпаду і життєдіяльності рослин і тварин. До гетеротрофів належать всі тварини, гриби, багато бактерії, деякі джгутикові. Бактерії-сапротрофи у величезних масштабах здійснюють мінералізацію різноманітних органічних сполук і тим самим сприяють накопиченню у водоймах біогенних елементів.

Деякі зелені, синьо-зелені, діатомові водорості мають міксотрофне живлення. Є види, здатні на певний час повністю переходити з автотрофного на гетеротрофне живлення (евглена). Міксотрофне живлення властиве і деяким вищим водяним рослинам (росичка).

Залежно від розподілу рослинності товща водойм поділяється на дві частини: *трофогенну*, або *продукуючу*, і *трофолітичну*, або *споживацьку*. У морських басейнах нижня межа першої частини проходить приблизно на глибині 200 м, тобто там, де розташовується постійний шар стрибка густини води і наявне світло для фотосинтезу. Частина *продукуючої* частини у морях становить менше 2–3% всієї товщі. У трофолітичній зоні відбувається споживання живої і мертвої органічної речовини, яка утворилась у трофогенному шарі, а також мінералізація органічної речовини і продуктів життєдіяльності організмів.

Ланцюг живлення (трофічний ланцюг) – взаємовідношення між організмами під час переносу енергії їжі від її джерела (зеленої рослини) через низку організмів (шляхом поїдання) на більш високі трофічні рівні. Кожний ланцюг живлення складається з певної кількості ланок. Кількість ланок ланцюгів живлення обмежена і, зазвичай, не перевищує 4–5, оскільки при передаванні енергії з попередньої ланки до наступної більша частина її втрачається для організмів.

Будь-яка популяція організмів займає у трофічному ланцюзі певне місце – **трофічний рівень**. На початку ланцюгів живлення завжди знаходяться продуценти. Рослиноїдні тварини займають наступний трофічний рівень (консументи I порядку), далі йде рівень хижаків (консументи II порядку) та ін.

Ланцюги живлення поділяються на 2 типи. Один тип ланцюгів живлення починається з рослин і далі йдуть рослиноїдні тварини і хижаки. Це так званий **ланцюг виїдання (пасовищний)**. Другий тип починається від рослинних і тваринних залишків, екскрементів тварин і йде до редуцентів. У результаті діяльності редуцентів утворюється напіврозкладена маса – детрит. Такий тип ланцюга живлення називається **детритним (розкладання)**.

У будь-якому гідробіоценозі різні ланцюги живлення не існують окремо один від одного, а взаємопов'язані, тому що один і той самий вид одночасно може бути ланкою різних ланцюгів живлення. Переплітаючись, ланцюги живлення формують **трофічну сітку**. Її існування забезпечує стійкість гідроекосистеми (гідробіоценозу), оскільки якщо змінюється чисельність популяцій певних видів, то легко змінюються кормові об'єкти і сумарна продуктивність біоценозу залишається сталою.

Трофічну структуру ланцюга живлення можна представити графічно у вигляді

екологічних пірамід. Залежно від показника, покладеного в основу, розрізняють 3 основні типи екологічних пірамід:

- **піраміда чисел**, яка відображає чисельність окремих організмів на послідовних трофічних рівнях, причому з кожним наступним рівнем кількість особин зменшується;

- **піраміда біомаси**, яка відображає закономірності переходу маси органічної речовини з одного трофічного рівня на інший. На кожному наступному рівні біомаса особин зменшується;

- **піраміда енергії** відповідає значенням потоку енергії на послідовних трофічних рівнях. Потік енергії зменшується при переході на наступний трофічний рівень.

Отже, для усіх трьох типів екологічних пірамід виконується правило екологічної піраміди: **на кожному попередньому трофічному рівні кількість біомаси і енергії, що запасуються організмами за одиницю часу, значно більша, ніж на наступних.**

Піраміди чисел і біомаси можуть бути оберненими (або частково оберненими), тобто основа піраміди може бути вужчою, ніж один або кілька верхніх рівнів. Так трапляється, коли середні розміри продуцентів менші, ніж розміри консументів. Піраміда енергії не може бути оберненою, оскільки кожний наступний трофічний рівень існує лише завдяки енергії попереднього рівня.

8.1. Корм гідробіонтів

Рослинний корм – це може бути жива, мертва (оформлена і розкладена) речовина, а також продукти життєдіяльності рослин. Значна кормова роль належить фітопланктону, особливо велике значення мають діатомові і зелені водорості. Діатомові містять до 16% жиру від маси сухої речовини, у той час як інші водорості – 1–10%; до складу їх білків входять всі незамінні амінокислоти. Мікроскопічні водорості надзвичайно репродуктивні, вони швидко відновлюють свою чисельність, незважаючи на щоденне поїдання їх фітофагами (до 50–60% їх біомаси). Річна продуктивність фітопланктону у Світовому океані більш ніж у 10 разів перевершує таку у зоопланктону і майже у 200 разів бентосу.

Значення донної рослинності як корму, порівняно з фітопланктоном, менше. У материкових водоймах вона використовується деякими комахами і їх личинками, черевоногими молюсками, рибами. У морях споживачами великих рослин є деякі літоральні тварини (гамариди, риби).

Бактерії. У водоймах бактерії розподілені дуже нерівномірно. Найбільша їх кількість зосереджена у тих зонах, де відбувається накопичення органічної речовини у поверхневому шарі донних відкладів (ділянка стрибка температури і густини води). Тут скупчення бактерій нерідко утворюють плівку товщиною у декілька міліметрів. У ґрунті біомаса бактерій варіює від 10 до 100 г/м². Основним джерелом енергії для бактерій слугують розчинені органічні речовини, а також мінеральний фосфор. Бактерії – важливий компонент їжі майже всіх водних безхребетних. Бактеріопланктон у кількості 0,2–1,0 г/м³ повністю задовольняє кормові потреби у найпростіших, губок, коралових поліпів, кладоцер та ін. Для багатьох з них бактерії є більш важливим джерелом живлення, ніж фітопланктон. Копеподи, евфаузіїди, двостулкові молюски використовують агрегати бактерій, які становлять 30–50% їх раціону.

Максимум чисельності і біомаси бактерій припадає на період масового розпаду і відмирання фітопланктону, який накопичується у водоймах під час його «цвітіння». Далі йдуть максимуми чисельності найпростіших і зоопланктону. Бактерії є головним джерелом живлення для донних мулоїдних тварин.

Детрит (*detritus* – подрібнений). Він являє собою не повністю мінералізовані залишки різних рослинних і тваринних організмів. Часточки детриту зазвичай містять у собі бактерії завдяки здатності адсорбувати розчинені органічні речовини. Розміри детриту різні, найменші – 0,1 мкм. Найдрібніші часточки детриту зазвичай знаходяться у зависах товщі води. Більш крупні часточки детриту концентруються у донних відкладах. У Світовому океані на детрит припадає 8–10% всіх завислих у воді органічних речовин. Детрит, завислий у воді, є кормом для багатьох безхребетних і личинок деяких риб. У донних відкладах детрит

становить основу живлення більшості тварин, що закопуються у ґрунт, і мешканців поверхні дна. Основний поживний компонент детриту – бактерії. Завдяки бактеріям детрит має більшу поживну цінність, ніж водорості.

Розчинені органічні речовини (РОР). Основна маса розчиненої органічної речовини представлена відносно стійкою фракцією водного гумусу. В океанічній воді на його частку припадає близько 60%. У меншій кількості містяться амінокислоти, вуглеводи, вітаміни. Джерела РОР у водоймах різні. Певна їх кількість надходить з суші (алохтонна органічна речовина). Частина їх переходить у розчин при розкладанні відмерлих гідробіонтів, особливо планктонних. Однак найбільша їх кількість мінералізується, а решта представлена гумусом. Для накопичення у водоймах РОР велике значення мають прижиттєві виділення фітопланктону і вищих водяних рослин. У водоростей вони становлять 20–30% всіх синтезованих протягом доби органічних речовин. Основний продукт виділення – гліколева кислота, яка легко засвоюється мікрофлорою. РОР становить значну частину корму багатьох організмів.

Тваринний корм. Представлений живими організмами, трупами, детритом і у вигляді розкладених колоїдно-дисперсних зависів.

Безхребетні тварини. Далеко не всі групи безхребетних рівноцінні за своїм кормовим значенням для риб та інших тварин. У пелагіалі прісних водойм найбільше кормове значення мають найпростіші, коловертки, нижчі ракоподібні, а у бенталі – личинки хірономід, олігохети, дрібні молюски. У пелагіалі морських басейнів важливе кормове значення мають веслоногі ракоподібні, деякі вищі ракоподібні (евфаузисві, амфіподи та ін.). Серед донних безхребетних найбільшу кормову цінність для риб мають поліхети, дрібні двостулкові молюски і вищі ракоподібні.

У фауні водойм досить численними є організми, яких у невеликій кількості або ж і зовсім не їдять, наприклад, у прісних водах це великі двостулкові молюски, імаго і личинки багатьох комах. У морських басейнах мало споживаються губки, кишковопорожнинні, великі черевоні і двостулкові молюски, багато голкошкірих.

Нерідко організм до певного віку має велику поживну цінність, а потім зі збільшенням розмірів втрачає своє кормове значення. Наприклад, молодь морських зірок охоче поїдається деякими рибами, а дорослі особини стають їх серйозними конкурентами у живленні. Малорухливі личинки багатьох прісноводних риб на перших етапах розвитку нерідко поїдаються хижими *Salpoida*, а підростаючи, молодь риб починає інтенсивно поїдати цих веслоногих ракоподібних.

Трупи тварин і детрит, насичений бактеріями, – улюблений корм майже всіх донних безхребетних і риб – мулофагів.

Алохтонний матеріал (*allos* – інший, *chton* – земля). У материкових водоймах і у неритовій (прибережній) області морів важливим джерелом живлення є різний органічний матеріал, принесений з суші: детрит, опале листя дерев (питома вага їх у водоймі може досягати сотень і тисяч грамів на 1 м²), пилок рослин, – який є кормом для різних безхребетних і риб. Так, листя дерев становить близько 90% всього корму *Asellus aquaticus*, і відіграє важливу роль у живленні деяких гамарид і личинок волохокрильців. Пилком живиться багато коловерток і гіллястовусих ракоподібних. У гірських річках, де планктон дуже бідний, а бентос малодоступний, організми алохтонного походження нерідко становлять основний корм для риб.

8.2. Кормова база і кормність водойм

Кормова база – це та частина кормових ресурсів даної водойми, яка може бути використана її мешканцями. Частина кормової бази, яка насправді використовується гідробіонтами, називається *кормністю водойми*.

Кількість корму, який отримують гідробіонти, залежить від обсягу кормової бази, ступеня доступності окремих її компонентів (розміри, панцирі, черепашки, отруйні

виділення, захисне забарвлення, уникнення від поїдання: закопування у ґрунт, укриття), наявності конкурентів.

Часто на кількість планктону і бентосу у водоймі впливають хижі безхребетні. Наприклад, у ставкових осетрових господарствах хижі личинки хірономід з роду *Procladius* знищують майже таку ж кількість мирних личинок хірономід, що і мальки осетра. Циклопи у Рибінському водосховищі площею 1 м² влітку споживають у 3 рази більше безхребетних, ніж молодь риб. Значний вплив мають хижі безхребетні на планктон і бентос у морських басейнах. Наприклад, у Північному морі більше 90% бентосу поїдають хижі і всеїдні безхребетні (краби, голкошкірі, черевоногі молюски).

8.3. Способи добування корму

Водяні тварини, як і мешканці суші, бувають всеїдними, рослиноїдними і хижими видами. Залежно від області водойми, в якій добувається корм, С.А. Зернов виділяє *бентофагів* і *сестонофагів*. Перші живляться донними організмами, або ґрунтом, другі поїдають завислий у воді матеріал: планктон, нектон, детрит.

Тварин, що живляться донними відкладами, можна поділити на 2 групи. До першої відносяться тварини, які *заковтують ґрунт невибірково*, не відділяючи органічні частинки від мінеральних. Такими є багато червів, деякі морські їжаки, голотурії, морські зірки. Більша частина цих організмів належить до життєвих форм, які закопуються у ґрунті. До другої групи належать форми, які збирають часточки детриту з поверхні ґрунту за допомогою *сифонів* (деякі *Bivalvia*), *пальп* (низка поліхет), *амбулакральних ніжок* (більшість офіур).

Хижі бентофаги поділяються на: *всеїдні форми*, які живляться різними залишками, прикріпленими тваринами, рослинністю (вищі ракоподібні, морські їжаки та ін.); *мисливці* – тварин, що живляться здебільшого рухливими формами, вони активно шукають і переслідують свою здобич (вищі ракоподібні і морські зірки); *тварини, що підстерігають здобич у засідках* (наприклад, личинки бабок).

До *сестонофагів* належить дуже багато як донних, так і пелагічних видів тварин. Деякі донні сестонофаги добувають корм з придонного шару води (двостулкові молюски з коротким сифоном – *Pecten*, *Cerastoderma*, деякі голотурії), інші добувають корм у вищих горизонтах (губки, мідії, асцидії). У пелагіалі велика частина гідробіонтів відноситься до сестонофагів. Одні з них живляться здебільшого фітопланктоном (веслоногі і гіллястовусі ракоподібні), для інших велике значення мають бактерії, найпростіші, зависли детриту. До хижаків належить багато кишковопорожнинних (*Coelenterata*), реброплавів (*Stenophora*), щетинкощелепних (*Chaetognatha*), деякі з веслоногих ракоподібних (*Copepoda*). Більшість з них активно захоплює здобич.

Тварини-сестонофаги виробили специфічні способи добування корму за допомогою фільтрації і седиментації.

Фільтратори. Добування корму завдяки фільтрації дуже поширене як серед донних, так і пелагічних тварин. Розрізняють активних і пасивних, «тонких» і «грубих» фільтраторів.

Активні фільтратори завдяки постійній роботі придатків тіла створюють рух води і з утвореного потоку відфільтровують сестон. До них відносяться рухливі, здебільшого пелагічні, тварини і прикріплені форми (коловертки, двостулкові молюски, вищі і нижчі ракоподібні, деякі личинки комах, оболонники, риби-планктофаги і вусаті кити). У гіллястовусих ракоподібних з родин *Daphnidae*, *Bosminidae*, *Chydoridae*, *Macrothricidae* і деяких інших фільтрувальним апаратом слугують грудні ніжки, які працюють як насос. Ендоподити 3–4 пар кінцівок перетворені у гребні тонких щетинок, на яких, як на ситі, залишається сестон. Відфільтровані таким способом зависли потрапляють у черевній жолобок і за допомогою передньої пари кінцівок направляються у ротовий отвір. Веслоногі ракоподібні створюють потік води роботою другої пари антен та інших придатків голови, а фільтрами у них є щетинки других максил.

У вищих ракоподібних – мізид і бокоплавів – фільтрація також здійснюється завдяки додаткам голови, а у *Bivalvia*, *Ascidia* – завдяки зябрам. У риб-планктофагів фільтрувальний апарат представлений у вигляді зябрових тичинок.

У багатьох фільтраторів живлення тісно пов'язане з диханням. Більшість фільтраторів захоплює корм лише певних розмірів і якості. Веслоногі і гіллястовусі ракоподібні здатні добре розрізняти живі клітини від мертвих і неїстівних часточок, які вони одразу і відкидають. Виділяють фільтраторів «тонких» і «грубих». До перших належить більшість гіллястовусих ракоподібних. У них відстань між волосками на щетинках ендоподитів ніжок становить 0,3–0,4 мкм, і тому вони здатні фільтрувати поодинокі клітини бактерій. До цієї ж групи належать і апендикулярії, личинки голкошкірих та ін. До другої групи («грубі» фільтратори) належить більшість морських і деякі прісноводні безхребетні, зокрема копеподи, вищі ракоподібні, двостулкові молюски, асцидії та ін. У веслоногих ракоподібних основним цідильним апаратом слугують другі максилі із щетинками, густо опушеними волосками, відстань між якими варіює від 1,5 до 9 мкм. Тому вони можуть споживати лише більш крупніші завислі часточки і бактерії, які входять до складу агрегатів.

Деякі тварини здатні фільтрувати поживні часточки різних розмірів. Наприклад, вусоногі ракоподібні (*Cirripedia*) живляться сестоном розміром від 2 мкм до 1 мм, а деякі офіури споживають сестон розміром від 0,5 до 11 мм.

Під час живлення фільтратори пропускають через порожнини свого тіла значний об'єм води. Наприклад, *S. finmarchicus* фільтрує до 3 л води за добу. Дрейсени в Учінському водосховищі профільтровують з травня до жовтня 302 млн м³ води, що у 2 рази перевищує об'єм самого водосховища.

Швидкість фільтрації залежить від низки чинників. Виявлено прямий зв'язок між температурою і швидкістю фільтрації. Наприклад, у веслоногих ракоподібних при 20°C швидкість фільтрації у 2 рази вище, ніж при 10°C. Суттєве значення має концентрація корму. Встановлено, що із збільшенням концентрації корму швидкість фільтрації різко знижується. Мабуть, більшість фільтраторів здатна регулювати інтенсивність фільтрації залежно від концентрації корму і при його великій кількості зменшувати витрати енергії.

Пасивні фільтратори добувають корм з проточної води. Живуть ці гідробіонти у водотоках або у зоні значної приливно-відливної течії водойм. До пасивних фільтраторів належать рухомі і прикріплені форми. Деякі личинки волохокрильців будують спеціальні ловильні сітки, спрямовані відкритим кінцем проти течії. Сестон, що осідає у сітку, по мірі накопичення поїдається волохокрильцями. Личинки сімудів ведуть прикріпленій спосіб життя, мешкаючи у невеликих річках і струмках. Фільтрувальний апарат у них представлений у вигляді віялоподібно змінених вусиків, спрямованих проти течії. Поживні часточки, принесені водою, залишаються на вусиках, як на фільтрі.

Надзвичайно важлива роль пластинчастозябрових молюсків (дрейсен, уніонід, мідій, устриць та ін.) і передньозябрових молюсків (живородки) у житті морських і континентальних водойм, їх самоочищенні. Наприклад за добу лише один екземпляр 5–6-сантиметрових мідій-фільтраторів пропускає крізь тіло 70–80 л води (яка на сьогодні здебільшого є забрудненою) і назад повертає у море вже воду чисту і освітлену. При цьому молюск з води вилучає для свого живлення всю органіку (бактерії, рослинний планктон, детрит). Фільтрують воду мідії протягом всього року, і в сьогоднішній час, у зв'язку з гострою проблемою очищення забруднених людиною водойм, ця робота набуває глобального значення.

Седиментатори. Добування корму за допомогою осадження зависів здійснює багато гідробіонтів: від найпростіших до голкошкірих. У більшості седиментаторів на передньому кінці тіла є ловильна воронка, оточена війками або щупальцями. Рухи війок створюють у воді коловорт, і зависі осідають на дні воронки. У губок осадження сестону відбувається інакше. По численних каналах, що пронизують їх тіло, вода надходить у джгутикові камери. Зависи осідають на їх стінках і потім поглинаються комірцевими клітинами. У коралів седиментацію здійснює добре розвинений війчастий епітелій щупалець і слиз, що у великій

кількості утворюється на них. Багато личинок хірономід, низка поліхет здійснюють седиментацію поживного матеріалу у своїх будиночках-трубках за допомогою хвилеподібних рухів тіла. Ці організми створюють потік води через будиночки, а потім збирають поживні часточки, які прилипають до клейких стінок будиночка.

У багатьох тварин (двостулкові і передньозяброві молюски, черви, ракоподібні, личинки комах) при добуванні корму фільтрація поєднується з седиментацією. У двостулкових молюсків (мідії, устриці, уніоніди) потік води створюється завдяки роботі в'їмчастого епітелію зябер і мантиї. Вода надходить через нижній сифон, омиває зябра і виходить через верхній сифон. Зависи осідають на поверхні зябер та інших частин тіла. Осадженню сприяє слиз, який виділяється молюсками у великій кількості і коагулює часточки сестону. Одночасно з осадженням відбувається і фільтрація сестону через пори зябер.

Пасовище як спосіб добування корму спостерігається зазвичай на скупченнях рослинного корму у деяких молюсків, голкошкірих, риб і черепах. Морський заєць *Aplysia* гризе водорості *Ulva*, прибережні молюски *Patella*, *Fisurella*, *Actaea* пасуться на великих червоних і бурих водоростях, *Limnaea* і *Planorbis* живляться вищими рослинами. Бокоплав *Gammarus* і *Orchestia* часто пасуться на морській траві *Zostera* і ульві. Серед комах жук *Hydrous piceus* охоче поїдає такі квіткові рослини як манник, кушир, частуха і валіснерія. Білий амур пасеться на водяних макрофітах і придонних мохах.

Пасовище через поїдання прикріплених або малорухомих тварин є звичайним способом живлення для деяких видів молюсків, голкошкірих, ракоподібних, червів і риб. Наприклад, свердлярний молюск *Nucella lapillus*, не маючи досконалих дистантних рецепторів, повзає навмання, поки не натрапить на скупчення мідій, літорин або балянусів.

Полювання. Здійснюється або завдяки активному переслідуванню здобичі, або її очікуванню у засідці. Відповідно серед хижаків розрізняють мисливців і тварин, які підстерігають свою здобич у засідці. Представники мисливців – кашалоти, акули, кальмари, хижі ракоподібні, личинки багатьох комах. Підстерігає здобич багато прикріплених кишковопорожнинних, риби, які зариваються у ґрунті, восьминоги, які сидять на скелях. Деякі тварини цієї трофічної групи заманюють до себе здобич. У морського чорта *Lophius piscatorivip* перший промінь спинного плавця перетворений на «вудку». Вона знаходиться на передній частині голови, видовжена і має на кінці плоский додаток, коливання якого заманюють дрібних риб і вони наближаються, щоб захопити його, але врешті-решт самі виявляються у пастці.

В одних випадках хижаки поїдають попередньо знерухомлену жертву, вбиваючи або приголомшуючи її, в інших – здобич поїдається без попереднього пригнічення її активності. Сонцевики (Heliozoa) і радіолярії (Radiolaria) знерухомлюють здобич завдяки дотику аксиподій, сисні інфузорії (Suctoria) – завдяки сисним щупальцям, кишковопорожнинні – жалкими клітинами. Личинки жука *Dytiscus marginalis*, багато клопів вводять отруту в тіло жертви, пригнічуючи таким способом її рухи.

Явище біофільтра. Багато тварин, будучи фільтраторами і седиментаторами морськими і прісноводними, донними і пелагічними (губки, двостулкові молюски, ракоподібні та ін.), під час живлення пропускають через порожнини тіла (парагастральну, мантийну, зяброву) або уздовж тіла величезний об'єм води. Наприклад, дрейссена у Волгоградському водосховищі за літо профільтрує 840 км³ води, що перевершує потік Волги до її зарегулювання у 3 рази. Величезними біофільтрами є поселення коралових рифів, насамперед самі мадрепорові корали. Фільтруючи і седиментуючи зависи, тварини сприяють зростанню прозорості води. Так, у Волгоградському водосховищі молюски седиментують до 36 млн т зависів. Водночас діяльність тварин-біофільтраторів сприяє формуванню мулистих відкладів, особливо вздовж узбережжя, де поселення двостулкових молюсків та інших прикріплених тварин утворюють відчутні бар'єри. Велика роль фільтраторів і седиментаторів у самоочищенні водойм.

8.4. Спектри живлення і кормова елективність

Під *спектром живлення* слід розуміти компонентний склад корму, який, з одного боку, характеризується певним асортиментом споживаних кормів, а з іншого – певною пропорцією, в якій вони представлені кількісно. Спектри живлення тварин дуже мінливі, визначаються зміною кормових потреб організму, що росте і розвивається, а також варіабельністю кормової бази у часі і просторі.

Спектри живлення

За ступенем різноманітності споживаного корму серед гідробіонтів розрізняють *еврифагів (поліфагів)*, що живляться багатьма об'єктами, і *стенофагів*, які споживають невеликий асортимент кормів. При стенофагії живлення більш спеціалізоване і тому більш економне щодо засвоєння кормів і енерговитрат на їх добування. З розширенням спектру живлення завдяки споживанню екологічно різного корму коефіцієнт корисної дії (ККД) їх утилізації понижується. Водночас стенофагія може мати місце лише за умов високої стабільності кормової бази і тому більш характерна для тварин з коротким життєвим циклом, живлення яких не залежить від сезонних трофічних змін. Серед тварин з тривалим життєвим циклом (деякі види риб) стенофагія найчастіше трапляється у водоймах низьких широт, де кормова база стійкіша.

Залежно від корму гідробіонти поділяються на ґрунтоїдів, детритофагів, зоофагів і фітозоофагів. За значенням у живленні розрізняють корм *основний*, який здебільшого наповнює кишечник, *другорядний*, котрий трапляється постійно, але у невеликій кількості, *випадковий*, який поїдається зрідка і у невеликій кількості. Для більш точної характеристики спектра живлення слід встановити склад корму і кількісне співвідношення окремих складових, виражене частотою їх трапляння, чисельністю або масою. Останній показник дає найкраще уявлення про значення певних об'єктів корму і тому використовується найчастіше.

Спектр живлення в онтогенезі не є постійним, він змінюється. Наприклад, пелагічні личинки донних тварин здебільшого живляться фітопланктоном, а дорослі організми, зазвичай, – детритом і представниками бентосу. Личинки білого товстолоба спочатку живляться зоопланктоном, а потім – фітопланктоном, якого продовжують споживати і дорослі особини.

Здебільшого асортимент кормів, споживаних дорослими тваринами, ширший, ніж у молоді. Слід зазначити, що розширення спектру живлення – це одна з поширених адаптацій до підвищення забезпеченості кормом особин виду. У деяких випадках спектр живлення з віком звужується – організм переходить із споживання багатьох об'єктів на живлення одним, який наявний у великій кількості. Це призводить до зростання забезпеченості кормом виду. Наприклад, молодь риби *Xenocypris microlcpis* споживає змішану рослинну і тваринну їжу, а дорослі особини живляться детритом, якого у водоймах багато.

Трапляються і дуже значні локальні відмінності у спектрах живлення. Рачки *Calanus finmarchicus* у високих широтах живляться майже виключно діатомовими водоростями, а з просуванням до екватора все більшого значення в їх кормі набувають перидінієві водорості.

Добові і сезонні зміни спектрів живлення пов'язані з варіаціями кормової бази і умов добування корму. Наприклад, у Чорному морі корм рачка *Centropages kroyeri* вдень складається з *Prorocentrum micans* (38%) і *Exuviaella cordata*, *E. compressa* і *Thalassiosira nana* – по 15–17% кожен. У 4 год ночі у кормовому раціоні згаданого вище рачка вміст *P. micans* підвищується до 88%, а *E. cordata* і *E. compressa* відповідно знижується до 2,5 і 9,5%.

Сезонні коливання спектрів живлення визначаються здебільшого варіацією у кормовій базі: зміною видового складу водоростей, періодичністю у розвитку різних груп зоопланктону, вильотами комах та ін. Зазвичай вони складно пов'язані з онтогенетичними перебудовами у живленні і залежать від сезонних явищ у водоймі (початок штормів, дощів та ін.). Іноді зі зміною кормової бази змінюється і тип живлення. Наприклад, в акваріумах з різним співвідношенням водоростей і наупліїв рачки *Calanus pacificus* споживали здебільшого більш чисельний корм. Така мобільність стабілізує трофічну структуру, сприяючи підвищенню стійкості планктонного угруповання.

Кормова елективність

Вибірковість живлення добре простежується у гідробіонтів, починаючи з найпростіших і закінчуючи ссавцями, причому спостерігається у тварин, які захоплюють кормові об'єкти як диференційовано, так і недиференційовано. Серед найпростіших щодо елективності найбільш дослідженими є *інфузорії*. Під час седиментації вони використовують 3 форми селекції корму: вибір місць з оптимальним складом, сортування поживних частинок і непридатних для фагоцитозу і видалення останніх з цитоплазми до закінчення травного акту.

У *зубок* пори зазвичай оточені клітинами, здатними скорочуватися і закривати отвори, коли потік води приносить неістівні речовини. У кишковопорожнинних шупальці після дотику до їжі можуть розрізняти її смак. Якщо *Actinia* дати фільтрувальний папір, то спочатку тварини захоплюють і ковтають його, але у подальшому папір захоплюється і одразу відкидається.

У червів, які живляться ґрунтом, кормова вибірковість проявляється у його захопленні з більш поверхневого шару, де концентрація органічної речовини найбільша. Черви проціджують сестон, вилучають з фільтраційної системи воду з непридатними за розмірами або якістю частинками, після чого припиняють фільтрацію аж доки якість корму не зміниться на краще.

Кормова елективність характерна для усіх гідробіонтів. В одних випадках вона забезпечується здатністю тварин до оцінки і диференційованого захоплення різних об'єктів, в інших – вибором місця і часу, при яких можливість споживання потрібного корму при недиференційованому захопленні корму виявляється найбільшою. Що стосується причин вибірковості, то вона обумовлена поживними якостями об'єктів, їх доступністю, кількістю (концентрацією), значенням енерговитрат на добування та ін.

Кількісна оцінка вибірковості живлення

Інформацію про ступінь кормової елективності можна отримати за допомогою порівняння відносного значення даного об'єкта у кормі досліджуваної тварини і у його кормовій базі. У 1940 р. Л.Л. Шоригін запропонував показник елективності – **індекс вибірковості** (I) як співвідношення відносного значення маси компонентів вмісту кишечника (a) і у кормовій базі (b):

$$I = a : b \cdot 100\%.$$

Запропонований індекс наочно показує ступінь вибірковості даного об'єкта і дозволяє встановити, у скільки разів він відрізняється за вибірковістю від іншого (слід поділити I одного об'єкта на I іншого).

8.5. Трофічні угруповання і трофічні зони у бенталі водойм

Характерною рисою донних угруповань бенталі відкритих частин водойм є слабкий розвиток або ж і повна відсутність продуцентів. Джерелом корму для переважної більшості поселень безхребетних слугує детрит, завислий у придонному шарі води, осаджений на поверхні ґрунту або знаходиться у товщі донних відкладів. Роль хижих безхребетних у бенталі відкритих районів порівняно невелика.

У морських басейнах щодо донних безхребетних-детритоїдів виділяють 4 області для їх живлення:

- 1) товща ґрунту, в якому закопуються тварини і відповідно і заковтують його;
- 2) поверхня ґрунту, яка є джерелом корму для тварин-збирачів детриту, що мешкають на поверхні дна або ведуть напівзакопаний спосіб життя;
- 3) самі придонні шари води, в яких і добувають корм рухливі сестонофаги;
- 4) більш поверхневі шари води, де прикріплені сестонофаги ловлять кормові часточки.

Розподіл трофічних угруповань донних тварин чітко пов'язаний з режимом накопичення донних відкладів, від якого залежить, чи буде основна маса детриту у завислому стані, осаджена або ж захоронена. На особливості розподілу детриту насамперед впливає рельєф

дна. У районах підняття дна зростає циркуляція води, яка перешкоджає осадженню детриту. У западинах і на рівному дні відбувається накопичення детриту у донних відкладах.

Концентрація органічної речовини у ґрунті залежить від його якості. У ґрунтах, що складаються з крупних фракцій, зменшується кількість захороненого і осадженого детриту. У цих районах зростає кількість завислих у придонному шарі органічних часточок. У ґрунтах, що складаються з дрібних фракцій, навпаки, кількість осадженого і захороненого детриту зростає. Наприклад, глинистий мул містять його у 4 рази більше, ніж пісок. Для бенталі водойм характерна нерівномірність у накопиченні детриту. У зв'язку із вищезазначеним, а також розподілом трофічних угруповань тварин і відзначається певна зональність. Ділянка дна, зайнята біоценозами певного трофічного угруповання, називається **трофічної зоною**. Загалом трофічна зона характеризується подібними умовами живлення. Трофічна зона сестонофагів розташовується зазвичай у районах інтенсивного руху водяних мас. Трофічна зона невивіркових детритоїдів-заковтувачів знаходиться у місцях зі зниженою швидкістю накопичення осаду, наприклад у глибоководних западинах. У бентосі цих районів невивіркові тварини-заковтувачі становлять 50–99% всіх тварин. Зона домінування для детритофагів, які відсортовують поживні часточки, розташована здебільшого на порівняно невеликих глибинах у районах з інтенсивним осадженням детриту.

8.6. Особливості живлення водяних тварин

Живлення водяних тварин характеризується низкою особливостей, які не властиві або ж рідко трапляються у мешканців суші.

Перетравлення корму поза організмом

Багато безхребетних може перетравлювати корм поза своїм організмом. Таким способом живляться, наприклад, деякі *морські зірки*. Основну їх корму становлять двостулкові молюски. Якщо здобич виявляється великих розмірів, то зірка прикріплюється амбулакральними ніжками до стулоч черепашки і безперервними розтягувальними рухами змушує молюска врешті-решт розкрити черепашку. Потім зірка вивертає свій шлунок через рот, **обгортає** ним м'яке тіло молюска і перетравлює його. Інші зірки таким способом поїдають мадрепорових коралів. Так, зірка *Acanthaster planci* (терновий вінець) заповзає на ділянку колонії коралів, вивертає свій великий шлунок, накриває їм поверхню коралів і перетравлює всі м'які частини колонії. Перетравлення їжі поза організмом спостерігається і у *погонофор*. У цих тварин немає ні ротового, ні анального отвору, ні кишечника. Припускають, що живлення погонофор відбувається за допомогою особливих великих клітин, розташованих на щупальцях. Вони захоплюють зависли, які ловлять щупальцями під час фільтрації води. Перетравлення корму поза організмом є характерним і для *личинок жуків-плавунців*. У них добре розвинені верхні щелепи, перетворені у колючо-сисний орган. Вони мають серпоподібну форму і всередині знаходиться канал. Ротовий отвір закритий по всій довжині, за винятком бічних ділянок, де знаходиться основа щелеп. Здобич захоплюється за допомогою щелеп. Через їх канали у жертву вливається шлунковий сік. Він розчиняє всі м'які частини і перетравлена таким способом їжа всмоктується через ті ж канали личинкою. Від здобичі залишається лише тонка зовнішня оболонка. Личинки плавунців поїдають різних безхребетних і молодь риб, які значно перевищують їх за своїми розмірами. Подібним же способом живляться і *кліщі*.

Серед мешканців суші перетравлення корму поза організмом трапляється рідко. Воно відоме у личинок мурашиного лева (ряд сітчастокрилих комах), деяких личинок комах, що мешкають у тканинах рослин (личинки жуків-довгоносиків, мух).

Живлення розчиненими органічними речовинами (РОР). Осмос

Нещодавно морські біологи виявили нові елементи деяких трофічних ланцюгів. Наприклад, коли багатоклітинні тварини і рослини вмирають, їх тіла розкладаються бактеріями до простих складових, включаючи прості цукри (вуглеводи) і амінокислоти. Деякі морські тварини, зокрема черви, здатні поглинати ці поживні речовини з води через шкіру, хоча мають рот і травний тракт і зазвичай заковтують організми повністю. Бактерії,

що розкладають залишки організмів у товщі води, теж збагачують її розчинними цукрами і амінокислотами. Море можна порівняти з поживним бульйоном. У морських тварин осмотичне живлення є дуже поширеним. Здатність до засвоєння амінокислот та інших РОР виявлено у представників 11 типів (найпростіші, поліхети, молюски, погонофори та ін.).

Живлення завдяки водоростям-симбіонтам

Гідробіонти живляться здебільшого екзогенно, тобто корм знаходиться поза їх організмом. Але трапляється і ендогенне живлення. Воно відбувається при внутрішньоклітинному симбіозі з водоростями, виявленими у багатьох прісноводних і морських тварин: найпростіших, губок, кишковопорожнинних, червів, двостулкових молюсків. Водорості-симбіонти так густо заселяють тканини тварин, що надають їм зеленого або коричневого забарвлення. Форми симбіозу водоростей з тваринами різні. Наприклад, зооксантели дають можливість мадрепоровим коралам житися автотрофно. Встановлено, що енергетичні витрати коралів можуть повністю компенсуватися під час фотосинтезу. Зооксантели замінюють у коралів органи виділення, акумулюючи у собі продукти обміну. Також діяльність водоростей-симбіонтів є основою процесу кальцифікації (накопичення кальциту) при будівництві скелета у коралів.

У одних безхребетних діяльність водоростей-симбіонтів слугує додатковим джерелом корму (молюски – *Tridacna*, *Hyppopus*; багато гідр, актинії), у інших трофічні потреби повністю задовольняються водоростями (м'які корали, плоский черв *Convoluta roscoffensis*). Внаслідок цього у тварин повністю або частково редууються травні органи.

У заключення цитата 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 сезонных 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».

ЗАПИТАННЯ ДЛЯ САМОПЕРЕВІРКИ

1. Які типи ланцюгів живлення існують? Чим вони відрізняються?
2. Які типи екологічних пірамід Вам відомі? Які з них можуть бути оберненими і чому?
3. Охарактеризуйте типи живлення гідробіонтів.
4. Кормові ресурси, кормова база, кормність і забезпечення їжею.
5. Способи добування їжі.
6. Спектри живлення і кормова елективність.
7. Інтенсивність живлення і засвоєння їжі. Ритми живлення.

РОЗДІЛ 9. БІОЛОГІЧНА ПРОДУКТИВНІСТЬ ВОДНИХ ЕКОСИСТЕМ

9.1. Біологічна продукція і потік енергії у водних екосистемах

Гідроекосистему, що здатна утворювати певну кількість органічної речовини (*біологічної продукції*) у вигляді біомаси водяних рослин, безхребетних тварин, риб та інших гідробіонтів називають *біологічною продуктивністю* (*біопродуктивністю*). Сам процес новоутворення біомаси називають *біологічним продукуванням*, а новоутворену біомасу – *біологічною продукцією*. Вчення про біологічну продуктивність водних екосистем протягом декількох десятиліть розвивалося науковою школою Г.Г. Вінберга, який заклав початок цієї теорії ще у 30-х роках ХХ ст. (Боярин, Нетробчук, 2016).

Біотичну частину біогеоценозу становлять різні екологічні групи популяцій організмів, поєднані між собою трофічними і просторовими зв'язками:

- **продуценти** (*producentis* – той, що виробляє, створює) – популяції автотрофних організмів, здатних синтезувати органічні речовини з неорганічних (водорості, зелені джугиткові, вищі рослини);

- **консументи** (*consume* – споживаю) – популяції гетеротрофних організмів, які споживають інші організми або мертву органічну речовину (фітофаги, хижаки, паразити, сапротрофи);

- **редуценти** (*reducentis* – той, що повертає, відновлює) – популяції організмів, які живляться органічною речовиною залишків чи продуктів життєдіяльності організмів, розкладаючи їх до простих неорганічних сполук (гриби, бактерії, тварини-детритофаги).

Розрізняють біопродуктивність *первинну* і *вторинну*, створену відповідно автотрофними і гетеротрофними організмами. При цьому продуценти значну частину синтезованої продукції (40–70% сумарної) споживають для забезпечення власних процесів життєдіяльності, а та, що залишилась, становить *чисту первинну продукцію* – приріст рослин за одиницю часу. Це той резерв, який можуть споживати консументи і редуценти. Отже, гетеротрофні організми існують завдяки чистій первинній продукції біогеоценозу.

Синтезована продуцентами органічна речовина є основою *трофічної піраміди*, за якою розподіляються потоки енергії у гідроекосистемах. Саме органічна речовина автотрофних організмів забезпечує функціонування вищих (наступних) трофічних рівнів – біотичний колообіг речовин і потік енергії в екосистемах. У підсумку формується біологічна продуктивність водних екосистем. Залежно від рівня утворення первинної продукції, водойми поділяють на *оліготрофні* (малопродуктивні), *мезотрофні* (середньодуктивні), *евтрофні* (високопродуктивні) і *гіперевтрофні* (надмірно продуктивні) (Захарова, 2010).

Схематично основні положення теорії біологічної продуктивності водойм охоплюють 2 взаємозалежних процеси, а саме: первинний синтез органічної речовини організмами-продуцентами і подальше перетворення її у низці послідовних трофічних ланок, у яких первинна продукція використовується організмами-консументами (споживачами). Консументи, що живляться безпосередньо продуцентами, утворюють другий трофічний рівень. Третій і наступні трофічні рівні – це хижаки, що поїдають організми другого і наступних трофічних рівнів. Організми кожного наступного трофічного рівня використовують енергію біомаси організмів попереднього рівня.

Процес передачі енергії через трофічні ланки називається *потоком енергії*. Сукупність трофічних ланок (наприклад: фітопланктон → зоопланктон → планктофаги (рослиноїдні риби) → хижі риби; або: макрофіти → фітофаги (рослиноїдні риби) → хижаки; або: фітобентос і бактерії → зообентос → риби-бентофаги → хижі риби утворюють *трофічну піраміду*). У будь-якій її ланці певна частина спожитої їжі не засвоюється, а із засвоєної – лише менша частина використовується на приріст або продукцію, а більша – на власний енергетичний обмін споживачів. Встановлено, що продукція кожного наступного трофічного рівня приблизно у 10 разів менше попереднього. Фактично новоутворення органічної речовини відбувається лише на першому трофічному рівні, а його наступне використання включає низку етапів (деструкцію, трансформацію), перш ніж гетеротрофні організми

утворюють вторинну продукцію, тобто органічну речовину тваринних організмів.

У зв'язку з тим, що при утворенні вторинної продукції значна частина енергії розсіюється у вигляді тепла і виходить із екосистеми, можлива лише обмежена кількість переходу енергії з одного трофічного рівня на інший. Зазвичай їх може бути не більше 5, наприклад: мікроорганізми і водорості → зоопланктон (фільтратори) → зоопланктофаги («мирні» риби) → хижі риби → водоплавні птахи. Чим довший трофічний ланцюг, тим меншою є продукція його кінцевої ланки. Порівняльну оцінку біологічної продуктивності різних гідроекосистем можна отримати за значенням первинної продукції (Захарова, 2010).

Первинна продукція поділяється на *валову (брутто-продукцію), ефективну і чисту продукцію* фотосинтезуючих організмів. *Первинна продукція* визначає біопродуктивний потенціал водної екосистеми. Брутто-продукція відбиває обсяг накопичення енергії в екосистемі у вигляді енергії хімічних зв'язків органічної речовини, синтезованої з вуглекислоти, біогенних елементів і води під час фотосинтезу і утвореної автотрофними бактеріями під час хемосинтезу. До валової продукції належить і енергія, використана на підтримку основного обміну речовин у гідробіонтів (дихання та інші витрати енергії). Отже, *валова продукція* – це вся маса органічної речовини, утвореної фотосинтезуючими і хемосинтезуючими організмами, що дорівнює сумі приросту їх біомаси і витрат на всі енергетичні потреби і утворення прижиттєвих екзометаболітів.

Ефективна первинна продукція або продукція фотосинтезуючих організмів – це органічна речовина, утворена ними протягом певного проміжку часу, не враховуючи їх власні енергетичні витрати (дихання). Зазвичай вона становить 80% валової продукції.

Чиста первинна продукція – це абсолютний приріст новоствореної під час фотосинтезу органічної речовини. Вона розраховується по валовій первинній продукції, від якої віднімаються витрати на дихання автотрофних організмів, консументів і редуцентів (бактерій), тобто маса органічної речовини, що піддається деструкції. Наприклад, чиста первинна продукція планктону P – це різниця між первинною валовою продукцією фітопланктону A і сумарними витратами на дихання водоростей $R_в$, зоопланктону $R_з$ і бактерій $R_б$:

$$P = A - (R_в + R_з + R_б).$$

Проміжна біологічна продуктивність водних екосистем формується консументами – споживачами первинної продукції. *Кінцева* біологічна продукція водних екосистем складається з:

- а) утвореної автотрофними організмами первинної продукції;
- б) її трансформацій на рівні консументів;
- в) витрат енергії на кожному трофічному рівні; г) надходження і винесення речовини і енергії із водними масами. Загалом згадані вище процеси утворюють *потік енергії*, і вони повинні враховуватися при визначенні біологічної продуктивності гідроекосистем (Боярин, Нетробчук, 2016).

Найповноціннішу інформацію про функціонування водних екосистем дає енергетичний еквівалент біомаси. Кожний трофічний рівень характеризується не біомасою, а відповідним енергетичним показником – у кілокалоріях або кілоджоулях (1 кДж = 4,1868 ккал). Різні організми мають неоднакову калорійність. Наприклад, у 100 г устриць із черепашкою міститься менше енергії, ніж у 100 г м'яса тунця. При перерахунку загальної біомаси гідробіонтів на її калорійність можна одержати інформацію про енергетичний баланс екосистеми загалом на конкретний момент. Але це статична, а не динамічна інформація. Вона не враховує продукційних можливостей окремих популяцій, що входять до складу екосистеми, і динаміку популяцій загалом. Тому більш повну і об'єктивну інформацію про функціональний стан водної екосистеми дає не маса організмів і навіть не її енергетичний еквівалент, а хімічна енергія, що сконцентрована у створюваній органічній масі і передається за одиницю часу з одного трофічного рівня на інший.

Отже, кількість органічної речовини, що утворюється за одиницю часу, називається *швидкістю продукування*. Мірою інтенсивності продукування є *питома продукція* – кількість

синтезованої популяцією органічної речовини за одиницю часу розраховуючи на одиницю біомаси популяції. Під час розрахунків енергобалансу тваринних організмів гідроекосистем користуються такими поняттями, як калорійний коефіцієнт поживних речовин і калорійний коефіцієнт O_2 або CO_2 . *Калорійний коефіцієнт поживних речовин* характеризує кількість тепла, що виділяється при їх окисненні, а *калорійний (тепловий) коефіцієнт O_2 або CO_2* – кількість тепла, утвореного в організмі при використанні $1 \text{ дм}^3 O_2$ або при виділенні $1 \text{ дм}^3 CO_2$ під час окиснення органічної речовини (Гроховська, 2007).

З вищезазначеного випливає, що первинна продукція органічної речовини виражається у різних одиницях: у грамах кисню або карбону на одиницю площі (1 м^2 , 1 га) або на одиницю об'єму води (1 м^3); у джоулях чи кілоджоулях за одиницю часу (добу, сезон, рік). При переході від одних одиниць до інших слід враховувати, що енергетичний еквівалент кисню при окисненні органічних речовин (різного складу) дорівнює $14,2 \text{ Дж/мг } O_2$, а також те, що в органічній речовині міститься 41% карбону від її маси: $2,44 \text{ мг}$ органічної речовини відповідає 1 мг карбону.

Отже, *продукція і деструкція органічної речовини* характеризують функціональний стан гідроекосистем. Рівень і спрямованість продукційно-деструкційних процесів залежать насамперед від ступеня розвитку фітопланктону і умов вегетації. У морських і континентальних водоймах утворення первинної органічної речовини пов'язане із життєдіяльністю планктонних і донних водоростей, макрофітів і епіфітів, які формують автотрофну ланку водних екосистем.

9.2. Вплив гідрологічних, гідрохімічних і гідробіологічних чинників на утворення первинної продукції

Новоутворення органічної речовини з мінеральних – це основа усіх продукційних процесів, що відбуваються у водоймах. Тому вірне уявлення про значення первинної продукції і чинників, що її обумовлюють, важливі як одна з основних передумов раціонального пошуку шляхів підвищення біопродуктивності водойм.

Дослідження утворення первинної продукції є важливим з погляду на те, що:

- водянні рослини є промисловими об'єктами;
- під час бурхливого розвитку водянні рослини дуже ускладнюють експлуатацію водойм, а тому виникає необхідність у розробці спеціальних заходів щодо боротьби з ними;
- виділення кисню під час утворення первинної продукції має величезне значення для аерації водойм, формування якості питної води і посилення самоочисної здатності водойм (Корлюм, 2003).

Первинна продукція водойм у поверхневих освітлених шарах залежить від видового складу рослин, їх кількості і розподілу у товщі води, оптичних властивостей, концентрації біогенів, температури та ін.

Оскільки рівень прозорості у водойм різний, то із просуванням на глибину умови освітлення погіршуються у різних водоймах неоднаково. Рослини, що поселяються нижче визначених горизонтів, відчувають певний ступінь *світлового голодування*. Це відношення (у %) показника фотосинтезу за умов *світлового голодування* до такого, що спостерігаються за оптимального освітлення. Значна частина водоростей може переноситись навіть за межі евфотичної зони, існуючи завдяки накопиченим поживним речовинам, доки знову не буде нагоди піднятися у більш освітлені шари, або ж і відмирає.

У Світовому океані понад 75% первинної продукції створюється у поверхневому шарі товщиною $40\text{--}50 \text{ м}$, де освітлення становить не менше 400 лк ; глибше $100\text{--}200 \text{ м}$ через нестачу світла водоростям первинна продукція фотосинтетиків наближається до нуля.

На значення первинної продукції має несприятливий вплив сильне перемішування води, а також інші чинники, що обумовлюють розпорошення водоростей у великій товщі води. Отже, умови утворення продукції можуть бути несприятливими через слабо виражений стрибок густини води, що перешкоджає зануренню водоростей у шари з недостатнім освітленням.

Зі збільшенням кількості водоростей значення первинної продукції зазвичай зростає не лінійно, а по згасаючій кривій. Це, насамперед, пов'язано із самозатемненням водоростей при їх високій щільності. Спостерігаються навіть випадки, коли із збільшенням біомаси водоростей їх сумарна продукція не лише не підвищується, але навіть зменшується внаслідок різкого пониження прозорості води і стоншення трофогенного шару. Прикладом можуть слугувати ставки, що удобрюються біогенними речовинами.

Велике значення для утворення первинної продукції має забезпечення водоростей біогенами. Зменшення їх концентрації від оптимальної призводить до зниження швидкості продукування. Первинна продукція зростає, коли у водойми надходить велика кількість біогенів (P, N та ін.) або вони виносяться течією у приповерхневі горизонти із більш глибоких. Із дефіцитом нітрогену і фосфору, зокрема, пов'язана оліготрофність деяких районів Світового океану. Навіть у районах найбільш інтенсивного *апвелінга* (це підйом глибинних вод у верхні шари океану), наприклад на узбережжі Перу, фотосинтез лімітовано кількістю нітрогену. Первинна продукція ставків та інших водойм зазвичай різко зростає після внесення солей фосфору і нітрогену.

Оскільки з просуванням на глибину рівень освітлення знижується, а концентрація біогенів зростає, то вертикальний розподіл інтенсивності первинної продукції може бути бімодальним. Один максимум створюється поблизу поверхні водойми завдяки оптимальному освітленню, другий – на певній глибині, де є багато біогенів і необхідний мінімум освітлення.

Ефективність використання сонячної енергії під час утворення первинної продукції істотно збільшується зі зростанням температури. Із вищезазначеного випливає, що швидкість протікання темних реакцій фотосинтезу залежить від температури згідно рівняння Вант-Гоффа.

У зв'язку з цим значення первинної продукції континентальних водойм зростають із просуванням до екватора (табл. 9.1).

Таблиця 9.1

Показники первинної продукції у поверхневих водоймах різних географічних зон (Likens, 1975) (Боярин, Нетробчук, 2016)

Поверхневі водойми	Чиста продукція	
	добова, мг С/м ²	річна, мг С/м ²
Озера		
Тропічні	100–7600	30–2500
Помірної зони	5–3600	2–950
Арктичні	1–170	1–35
Антарктичні альпійські	1–35	1–10
Річки		
Тропічні	1–450	1–000
Помірної зони	1–3000	1–650

Співвідношення між значенням продукції і сумарної сонячної радіації у різних водоймах варіює у дуже широких межах. Під час утворення первинної продукції в оліготрофних ділянках Світового океану засвоюється близько 0,02% сонячної енергії, у мезотрофних – 0,1%, в евтрофних – 0,4%, в естуаріях – до 1,0–1,5%. Для всієї акваторії Світового океану коефіцієнт утилізації сонячної радіації становить 0,04%. Значно вищий він у континентальних водоймах, де зазвичай становить 0,1–0,2%, а у підживлених ставках зростає до 0,7–1,0%. Для порівняння: коефіцієнт використання фотосинтетичної активної сонячної радіації (ФАР) природним рослинним покривом суші становить 0,86% (Мокін В. Б., Мокін Б. І., 2000).

Первинна продукція у різних водоймах. Показники первинної продукції у різних

ділянках Світового океану варіюють від декількох міліграм до десятих доль грама карбону за добу на 1 м^2 , що визначається ступенем перемішування води (перенесення у поверхневий шар біогенів). Останній залежить від вертикального градієнту густини води. Тому здебільшого значення первинної продукції перебувають у зворотній залежності від різниці густини води по вертикалі, хоча іноді, як зазначалося вище, високе перемішування води може гальмувати розвиток водоростей (винесення за межі фотичного шару).

За модельними розрахунками, найбільша продукція утворюється у тропічних апвелінгах Тихого океану при швидкості підйому води близько $1,2 \cdot 10^{-3} \text{ см/с}$ і дуже слабкому турбулентному перемішуванні. За відсутності підйому глибинних вод і великої турбулентності у поверхневому шарі (200 м) первинна продукція різко зменшується внаслідок дефіциту біогенів або значної частини водоростей із зони інтенсивного фотосинтезу. Також показники продукції залежать від ступеня поїдання водоростей. Так, у тропічних апвелінгах Тихого океану продукція максимальна, якщо доbove її поїдання сягає 10–15% від максимального, а мінімальна – вище 50–60%.

Умови і показники первинної продукції у різних районах Світового океану дуже варіюють. Наприклад, І. Райтер виділяє за продуктивністю 3 зони Світового океану: відкриті райони, прибережні води і апвелінги. Чиста продукція цих вод становить відповідно 50, 100 і 300 г С/м^2 за рік. Ю. Одум теж виділяє такі ж зони, однак добавляє райони естуаріїв і рифів. Кобленц-Мішке та ін. (1968) виділяють 6 зон: *оліготрофні* води центральної частини субтропічних областей (70 мг С/м^2 за добу, усього 3,8 млрд т у рік), *перехідні* зони між субтропічними і субполярними зонами, а також периферії екваторіальних дивергенцій (140 мг С/м^2 , усього 4,2 млрд т у рік), *води екваторіальних дивергенцій* і *океанічних районів субполярних зон* (200 мг С/м^2 , усього 6,3 млрд т у рік), *прибережні води* (340 мг С/м^2 , усього 4,8 млрд т у рік) і *неритичні* води (1 мг С/м^2 , усього 3,9 млрд т у рік) (Мокін В. Б., Мокін Б. І., 2000).

Темп утворення органічної речовини значно вищий у континентальних водоймах (річках, озерах), ніж у Світовому океані. В евтрофних озерах світу середньодобова чиста продукція становить $600\text{--}800 \text{ мг С/м}^2$, у мезотрофних – варіює від 250 до 1000 мг С/м^2 , в оліготрофних – від 50 до 300 мг С/м^2 , в ультраоліготрофних – менше 50 мг С/м^2 .

Високий рівень первинної продукції у континентальних водоймах пояснюється великим надходженням біогенів із суші і перемішуванням води. Завдяки циркуляції, яка часто охоплює у певний період всю водну товщу озер, відбувається значна мобілізація біогенів із донних відкладів. Тому процес взаємодії між водною товщею і донними відкладами, що відбувається в озерах, набагато інтенсивніший, ніж у Світовому океані. Це є додатковим чинником, що сприяє існуванню фітопланктону і збільшенню його продукції. У дуже глибоких озерах первинна продукція зменшується, якщо поверхневий стік невеликий, порівняно зі всією водною масою озера.

У річках і водосховищах унаслідок низької прозорості води первинна продукція зазвичай нижча, ніж в евтрофних і мезотрофних озерах. Наприклад, для Рибінського водосховища вона становить 50 г С/м^2 , Волгоградського – 100 г С/м^2 , Київського – 167 г С/м^2 .

9.3. Вторинна продукція

Важливою характеристикою водних екосистем є *вторинна продукція*, або продукція популяцій водяних тварин. До неї належить продукція гетеротрофних організмів, які живляться готовою органічною речовиною. Зокрема, це продукція організмів другого і наступних трофічних рівнів. Крім водяних тварин до цих рівнів входять бактерії і гриби. Вторинна продукція включає тканини соматичного і генеративного росту, екскрети, відчужені елементи тіла (злущений епітелій, слиз та ін.). Виходячи з цього, вторинну продукцію можна розглядати як підсумок асиміляції кормових продуктів під час енергетичного обміну (Романенко, 2001).

Продуктивність популяції водяних тварин залежить як від умов існування, так і від її розмірно-вікової структури. За цим показником популяції поділяються на низку типів. Так,

до моноциклічних відносяться гідробіонти з коротким періодом розвитку, які народжуються майже в один і той же час. До таких популяцій належать, зокрема, популяції веслоногих ракоподібних (Copepoda) з низьким рівнем індивідуальної організації. Другий тип – популяції, в яких одночасно присутні особини різних вікових груп. Це, зазвичай, великі двостулкові молюски, більшість видів риб, у яких досить тривалий період розвитку і дуже короткий період розмноження. У таких популяціях на стадії статевої зрілості знаходиться одночасно кілька поколінь, що робить їх вікову структуру досить різноманітною.

Третю групу популяцій становлять гіллястовусі планктонні ракоподібні і деякі інші види, які розмножуються безперервно протягом усього вегетаційного періоду. Їх популяції при переході з однієї стадії розвитку в іншу не втрачають свою біомасу у результаті елімінації, а навпаки, вона зростає внаслідок переходу молоді у старшу групу.

До четвертої групи належать популяції видів, які характеризуються безперервним поліциклічним розмноженням і коротким періодом індивідуального розвитку (коловертки, найпростіші, бактерії). Наприклад, для більшості представників класу Rotatoria тривалість життя становить 5–10 діб. Такі коловертки, як *Brachionus calyciflorus*, *B. rubens*, і деякі інші відкладають досить великі за розмірами яйця вже через добу після народження, але і у постембріональному періоді розвитку, і при досягненні зрілості вони відрізняються за масою тіла.

Поділ популяцій водяних тварин на 4 типи має важливе значення при виборі методів розрахунку швидкості утворення продукції, яка формується популяцією за певний проміжок часу.

Визначення вторинної продукції або накопичення біомаси (енергії) на рівні консументів здійснюється декількома методами:

- 1) за збільшенням біомаси (плюс біомаса вилучення, або елімінації) за певний проміжок часу в розрахунку на одиницю об'єму води чи площі дна;
- 2) за інтенсивністю газообміну (при параболічному типі росту гідробіонтів);
- 3) за динамікою добового приросту особин одного розміру з урахуванням їх біомаси, чисельності і середніх розмірів. Добова продукція бактерій та інших гідробіонтів, які діляться надвоє, визначається за швидкістю розмноження з урахуванням середньої чисельності популяції.

Розглянемо деякі з названих методів розрахунку вторинної продукції. Так, для популяцій бентичних тварин (молюски, хірономіди та ін), у яких показники росту особин є лінійною функцією віку, користуються формулою Бойсен-Йенсена (1919):

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

де P – продукція; B_e – елімінована біомаса, яка дорівнює похідній величині від чисельності загиблих особин та їх середньої біомаси; B_1 і B_2 – біомаса на початку і у кінці періоду спостережень.

Цей метод дає змогу розраховувати продукцію популяцій видів водяних тварин, у яких можна розрізнити окремі покоління або когорти. Наприклад, якщо потрібно розрахувати продуктивність популяції *Calanus finmarchicus* за рік, враховується зниження чисельності кожного покоління у ній. При цьому маса елімінації визначається за зменшенням чисельності особин за рік і середньою біомасою кожної з елімінованих особин. У тих же випадках, коли наявна біомаса за розрахунковий час не змінюється, вважається, що продукція популяції дорівнює її елімінації.

Для визначення продуктивності популяцій з поліциклічним типом розмноження користуються методом, який базується на даних про ріст особин, їх темп розмноження та вікову структуру популяцій. Зокрема, він перспективний при розрахунках продуктивності популяцій планктонних ракоподібних (різних видів дафній, моїй та ін.). Сумарну продукцію P за конкретний період часу можна розрахувати із застосуванням цього методу:

$$P = P_s + P_g,$$

де P_s – соматична продукція; P_g – продукція завдяки розмноженню.

Соматична складова продукції визначається показниками росту організмів, що входять

до популяції. Зв'язок між лінійними розмірами і масою організмів виражається таким рівнянням:

$$W = q \cdot L^b$$

де W – маса тварини, мг сирої маси; q – константа, яка дорівнює масі гідробіонта при довжині тіла 1 мм; L – лінійний розмір, мм; b – показник форми тіла.

Показник q для багатьох планктонних ракоподібних може бути виведений заздалегідь і введений у спеціальні таблиці, які прискорюють проведення розрахунків. Це ж стосується і показника форми тіла b . У тих випадках, коли показники росту водних тварин не пов'язані із змінами форми тіла, $b = 3$. Відношення лінійного розміру до маси може зменшуватись або збільшуватись залежно від алометричної форми тіла. Так, якщо форма тіла стає менш подовженою або більш подовженою, то відповідно $b > 3$ або $b < 3$. За допомогою вказаного методу можна знайти величину добового приросту біомаси для певних вікових стадій зоопланктонів. Це досягається шляхом множення добового приросту на кількість особин у кожній віковій групі, а далі – арифметична сума одержаних результатів. Так отримується величина соматичної продукції популяції. Що ж стосується генеративного росту, пов'язаного із розмноженням, то його значення визначається за формулою:

$$P_g = N \cdot F \cdot q / D,$$

де N – чисельність самок, які розмножуються; F – кількість яєць в одній кладці; q – маса одного яйця, мг; D – тривалість розвитку яйця, доба.

Проведення розрахунків вторинної продукції із застосуванням цього методу вимагає знання біологічних особливостей відповідних видів. Для визначення тривалості життя окремих вікових стадій певних популяцій у природних водоймах. Г.Г. Вінбергом (1968) запропонований фізіологічний метод розрахунку продукції, основою якого є показник середньодобової швидкості споживання кисню. Цей метод дає змогу оцінювати продукцію тварин, у яких ріст проходить за параболічним законом, відома чисельність, маса тварин, залежність інтенсивності обміну від маси, калорійність особин і значення коефіцієнта використання корму другого порядку K_2 . Величина середньодобової продукції виводиться із співвідношення

$$P = N \cdot W \cdot R \cdot K_2 / 1 - K_2,$$

де N – кількість тварин у популяції; W – їх маса; R – середньодобова швидкість обміну (за поглинанням кисню); K_2 – коефіцієнт використання засвоєного корму на ріст.

Коефіцієнт K_2 визначається із наведеного нижче рівняння:

$$K_2 = d W / dt \cdot 1 / A,$$

де $d W / dt$ – швидкість валового росту; A – швидкість асиміляції корму, яка залежить від раціону та його засвоєння.

Наведемо ще один спосіб розрахунку середньої швидкості нарощування продукції за одиницю часу (годину, добу, сезон, рік) на конкретну дату спостереження. При розрахунках слід враховувати, що популяція складається на n вікових груп, кожна з яких має початкову W_{i-1} і кінцеву масу особин W_i . При цьому враховується тривалість стадії розвитку D_i . Для статевих продуктів (яєць) $i = 0$.

Вікові групи розбиваються з таким розрахунком, щоб у кожній групі збільшення маси і зміни чисельності особин описувались лінійними функціями. За таких умов середній приріст маси за добу може бути виражений як:

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

де D_i – час перебування організмів у конкретній розмірно-віковій групі або час проходження даної стадії розвитку.

У цьому випадку середня швидкість нарощування продукції i -вікової групи:

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

де N_i – чисельність особин i -вікової групи.

Більш складні розрахунки проводяться, якщо враховуються усі компоненти продукції. У посібнику наведено лише деякі форми розрахунків для того, щоб пояснити принципи оцінки продукції на популяційному рівні. Більш детально методи визначення продукції популяцій

водяних тварин розглядаються у спеціальній літературі.

9.4. Вплив зарегулювання річкового стоку на біологічну продуктивність водойм

Будівництво водосховищ на річці впливає на її біологічну продуктивність. Останню визначають такі чинники як кількість сонячної енергії у фотосинтетичному активному діапазоні випромінювання і об'єм фотичного шару, завдяки якому утворюється біомаса.

Створення основної маси первинної біологічної продукції відбувається у достатньо освітленому верхньому шарі води, куди проникає сонячна енергія у фотосинтетичному активному діапазоні. Цей шар називається *фотичним*. Його розміри визначаються площею водної поверхні і потужністю (товщиною), що залежить від прозорості води. Отже, великий вплив на біологічну продуктивність водосховищ має площа поверхні водойми.

У роботі А.В. Яцика і В.М. Шмакова (Боярин, Нетробчук, 2016) розглянуто гідрологічні чинники, які впливають на об'єм фотичного шару Дніпровських водосховищ, – глибину, швидкість течії, прозорість води та ін. Автори зробили порівняльний аналіз даних до і після створення водосховищ. Так, після утворення водосховищ у 4,9 рази збільшилася площа їх водної поверхні, і у 20 разів зменшилася швидкість течії води у них. У результаті освітлилася вода від наносів, що осіли на дно, це сприяло збільшенню у 2,11 разів середньої глибини фотичного шару. У зв'язку з такими змінами гідрологічних характеристик водосховищ об'єм фотичного шару, що є одним із головних чинників біопродуктивності 6-ти водосховищ Дніпровського каскаду збільшився після утворення водосховищ у 24–37 разів.

На думку вищезазначених авторів існує інша суперечлива точка зору щодо впливу розмірів водосховищ на їх біологічну продуктивність. Під час будівництва водосховищ на місці річкових русел збільшується площа, а отже і об'єм фотичного шару. Також зростають поперечні розміри водойми, тобто збільшується довжина розгону хвиль на водосховищах. Відповідно активізується процес замулювання донних наносів і зменшується прозорість води. Це призводить до зменшення надходження кількості енергії до водойми і утворення біопродуктивності. Розміри фотичного шару також визначаються морфометрією дна водосховища.

ПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ

1. Що собою уявляє первинна і вторинна біологічна продукція?
2. Яке значення має первинна продукція органічної речовини у водоймах?
3. Які Ви знаєте методи визначення первинної продукції? У чому їх суть?
4. Порівняйте темпи утворення біологічної продукції в океанах, морях і прісноводних водоймах.

РОЗДІЛ 10. ПОПУЛЯЦІЇ ГІДРОБІОНТІВ

10.1. Загальне уявлення

Популяція гідробіонтів (*population* – населення) – це сукупність морфологічно і генетично подібних гідробіонтів одного виду, які протягом тривалого часу населяють певну акваторію. У різних ділянках гідросфери умови середовища дуже різноманітні, тому кожен вид рослин, тварин і мікроорганізмів пристосовується до умов конкретних водойм, виходячи зі своїх адаптивних можливостей, і утворює групи організмів одного виду, які становлять єдине функціональне ціле – популяцію. Акваторії, де живуть окремі види, можуть істотно відрізнятися за умовами існування, і тому внутрішньовидові групи гідробіонтів утворюють ізольовані популяції, які не контактують між собою, а, отже, і не схрещуються. Під час тривалого просторового роз'єднання виникають об'єднання гідробіонтів одного виду із подібними морфо-фізіологічними характеристиками, відповідним генофондом і єдиним життєвим циклом (Романенко, 2001).

Популяція – надорганізменна біологічна система, здатна до саморегулювання. Вона обирає оптимальні умови існування, в яких найбільш ефективно можна використати природні кормові ресурси та їх енергію. При зміні умов існування популяція адаптується до них, відповідно змінюючи інтенсивність розмноження, структуру і функціональну активність, і протягом тривалого часу може зберігати свою цілісність і відносну просторову самостійність.

Хоча популяції гідробіонтів займають певні акваторії поширення (ареали), окремі особини можуть переміщуватися водою (або різними транспортними засобами – човнами, суднами – при прямій або опосередкованій участі людини) далеко за їх межі.

Прикладами можуть бути занесення з Європейського континенту у водойми Канади і США молюска дрейсени і, навпаки, макрофіта елодеї канадської у водойми європейських країн, а також реброплава *Mnemiopsis leidyi* – з Атлантичного узбережжя США у Чорне море. Ці види у нових умовах стали масовими і навіть витісняють аборигенів. Слід згадати, що біомаса популяції реброплава-мнеміопсиса всього за 10 років зросла у Чорному морі до мільярда тон, і він, виїдаючи зоопланктон, трансформувач кормову базу багатьох видів чорноморських риб-планктофагів. Дрейсена у США стала джерелом серйозних перешкод у використанні водойм, і на боротьбу з нею витрачаються величезні кошти.

У водоймах, між якими немає чітких меж, окремим популяціям майже неможливо протягом тривалого часу зберігати свою самобутність, і рано чи пізно вони змішуються між собою. У таких водоймах усі організми одного виду утворюють єдину популяцію. Якщо ж певна частина популяції потрапляє в інші екологічні умови, то вона може започаткувати утворення нової популяції із значними біологічними відмінностями. Прикладом може бути відокремлення невеликої частини популяції азово-чорноморської тюльки, яка постійно мешкала у Дніпровсько-Бузькому лимані, а пізніше поклала початок новій, фактично прісноводній популяції. У 1955 р. після перекриття русла Дніпра частина нерестової зграї тюльки, яка була відрізана греблею Каховської ГЕС і не змогла повернутись у пониззя, досить успішно адаптувалась до прісних вод новоутвореного водосховища і там почала інтенсивно розмножуватися. Завдяки наявності у тюльки досить лабільної системи регуляції водно-сольового обміну її чисельність почала зростати настільки швидко, що протягом короткого часу вона поширилась в усіх дніпровських водосховищах. Ця популяція стала домінуючою серед іхтіофауни водосховищ, а її частка у вилові зросла з 0,2% у 1960-х до 37% у 1976–1980 рр. (Романенко, 2001).

Після зарегулювання стоку Дніпра і створення водосховищ відбулись зміни у видовому складі і чисельності безхребетних: популяції окремих гідробіонтів південного фауністичного комплексу поширились далеко на північ, а чисельність видів північного походження, навпаки, почала знижуватися від верхніх у каскаді до нижче розташованих водосховищ.

У каскаді водосховищ утворились популяції представників каспійської фауни, які до того часу не піднімались Дніпром вище Дніпровсько-Бузького лиману. Цьому сприяла також їх

інтродукція вченими-гідробіологами (Ю.М. Марковський, Я.Я. Цееб), яка проводилась з метою збагачення кормової бази риб. Через 20–30 років після вселення нових видів зоопланктону масового розвитку у водосховищах набули гіллястовусі ракоподібні – *Cercopagis pengoi*, *Podonevadne trigona*, *Cornigerius maeoticus*, веслоногі – *Heteroscope caspia*. Представники каспійської пелагічної фауни вперше були виявлені у складі зоопланктону після утворення Каховського водосховища, а вже з середини 1970–80-х рр. вони поширилися по всіх дніпровських водосховищах. Тих гіллястовусих і веслоногих ракоподібних дніпровських водосховищ, які походять від представників каспійської пелагічної фауни, можна розглядати як їх прісноводні популяції, що адаптувались до нових екологічних умов.

Після створення каскаду водосховищ відбулись значні зміни у видовому складі і чисельності окремих груп бентичних організмів. Одну з провідних груп бентосу Дніпра становлять молюски, серед них домінують представники каспійської фауни – дрейсена бузька і дрейсена річкова. Перша з них до створення водосховищ була поширена у пониззі Дніпра і у Дніпровсько-Бузькому лимані. В останні десятиріччя значно зросла популяція дрейсени бузької, яка почала витісняти навіть дрейсену річкову. Причому у профундальній частині водосховищ колонії (друзи) дрейсени на 99–100% формуються із-за дрейсени бузької, а у літоралі 15–20% припадає на дрейсену річкову. В окремих біотопах біомаса дрейсени бузької досягає 5–8 кг/м².

У складі макрозообентосу дніпровських водосховищ значно зросла чисельність вищих ракоподібних родини гамарид (бокоплавів) – представників каспійського фауністичного комплексу. Вони мешкають у мілководній зоні, займаючи досить вузьку (не більше 0,5–1,0 м шириною) смугу піщаних пляжів. Чисельність популяції бокоплава *Pontogammarus maeoticus*, який був інтродукований у водосховища, досягає 100–150 тис. екз./м² за біомаси 150–200 г/м².

Наведені приклади свідчать про те, що у водосховищах сформувалися популяції тих видів риб і безхребетних, які до їх утворення були поширені у зовсім інших умовах водного середовища (солонуваті води, більш швидка течія води та ін.).

Часто буває важко окреслити межі поширення популяцій у водоймах, коли мова йде про планктонні або нейстонні організми. Течія води і її вітрове перемішування можуть істотно впливати на просторове поширення гідробіонтів по акваторії. Саме цим пояснюється та обставина, що у багатьох видів планктонних організмів відсутні локально зосереджені популяції, а отже не виявляється і їх географічна мінливість. Інколи можна спостерігати у водоймах тимчасові невеликі скупчення гідробіонтів одного виду, але вони не відрізняються від інших особин того ж виду, які розселені по всій водоймі і лише іноді концентруються в одному місці. До них можуть приєднуватися інші представники водної фауни. Такі угруповання гідробіонтів отримали назву псевдопопуляцій. На відміну від них справжні популяції є сукупністю особин, які протягом тривалого часу населяють певну акваторію, вільно схрещуються між собою (панміксія) і достатньо ізольовані від інших подібних груп гідробіонтів.

Адаптуючись до умов середовища водойм різних типів (прісні або солоні озера, водосховища, водойми-охолоджувачі та ін.), гідробіонти одного і того ж виду можуть утворювати окремі популяції, які відрізняються своїми морфо-фізіологічними і генетичними ознаками. Такі види отримали назву *поліморфних*, або *політипових*.

Ті ж види, які не розпадаються на відокремлені групи (популяції), називають *мономорфними*, або *монотиповими*. Чим більший біологічний поліморфізм, чим більш різноманітні особини входять до складу популяції, тим легше вони пристосовуються до змін умов середовища.

Як надорганізменна біологічна система популяція складається з сукупності організмів, що формують її структуру, просторове поширення і особливості функціонування. У структурно-еволюційному ряді популяція виступає як форма існування виду, а її основна роль полягає у забезпеченні сталого функціонування виду в конкретних умовах середовища. У природному середовищі популяція будь-якого виду існує не поодинокі: поряд з нею

живуть популяції інших гідробіонтів, з якими вона перебуває у трофічних та інших взаєминах – синергічних чи антагоністичних. У складі екосистеми популяція виступає як функціональна підсистема з характерним для неї обміном речовин, пов'язаним з певним положенням у філогенетичній системі.

Важливими кількісними характеристиками популяції є її *щільність* (або чисельність) і *біомаса* (кількість організмів та їх маса, що припадає на одиницю площі чи об'єму води). Більш повну характеристику популяції можна отримати при врахуванні ще і кількісних показників утилізованої ними енергії.

У процесі еволюції сформувались досить різноманітні механізми адаптації популяцій гідробіонтів до умов середовища, завдяки яким тривалий час може зберігатись їх генофонд і біологічне різноманіття.

10.2. Вікова і статевая структура популяцій

До складу популяції входять особини, які відрізняються за статтю, віком, розмірами тіла та іншими біологічними показниками, тому її характеризують багатьма ознаками. Найчастіше беруть до уваги вікову, розмірну, статеву, генетичну і просторову структуру популяції. Ці ознаки тісно пов'язані між собою і можуть свідчити про стан популяції і умови, за яких вона розвивається.

Важливим показником популяції є її *віковий склад*, зокрема, наявність молодих, нездатних до розмноження особин (прегенеративна група), статевозрілих, здатних до розмноження (генеративна група), і старша вікова група, вже нездатних до відтворення організмів (постгенеративна група). Якщо умови існування популяції сприятливі і вона має достатню кормову базу, то чисельність молодих особин у ній завжди висока, що свідчить про її зростання. Якщо ж чисельність молоді низька, то це є першою ознакою того, що популяція старіє, а її чисельність і біомаса будуть неухильно знижуватись.

Важливою характеристикою популяції є її *різновікова структура*. Наявність особин різного віку сприяє підвищенню стійкості популяції до змін умов середовища. При цьому значно розширюється спектр кормових організмів, яких споживають особини різного віку. Сприяє гармонійному розвитку популяції і те, що на зміну старшим генераціям приходять молодші.

Реакція популяції на зміну умов середовища, зокрема стану кормової бази, виявляється, насамперед, у зміні темпу росту, співвідношенні старих і молодших особин, в їх плодючості. Зміни вікової структури у більшості популяцій гідробіонтів відбуваються циклічно, що пов'язано з тривалістю відтворювальних циклів. Наприклад, прісноводні мізиди, які перебували у підігрітих водах Кучурганського лиману-охолоджувача, ставали статевозрілими через 25–28 днів і щомісячно відтворювали нащадків. Самки коловерток *Brachionus calyciflorus* уже через добу після народження відкладали яйця. При температурі водного середовища 18–22°C тривалість життя цих планктонних безхребетних становила 10–18 діб, а у *Brachionus rubens* – до 24 діб.

Загальна закономірність, що характеризує зв'язок популяції з середовищем, полягає у тому, що за більш сприятливих умов зростає питома вага молоді (як наслідок більш високого темпу відтворення) і знижується смертність організмів. На вікову структуру популяцій істотно впливає наявність у водоймах хижаків, які здебільшого виїдають молодь. Це стосується популяцій риб, ракоподібних, молюсків та інших безхребетних.

Статева структура популяції визначається співвідношенням самців і самок. Цей показник відображає, з одного боку, життєстійкість, а з другого – умови, в яких знаходиться популяція. Це особливо чітко проявляється у безхребетних.

Встановлено, що за несприятливих умов існування у популяції різко зменшується чисельність самок і зростає кількість самців. Знижується і загальна чисельність особин, оскільки призупиняється відтворення популяції. З загально біологічної точки зору така залежність обґрунтована. Здебільшого, несприятливі умови – це, насамперед, збіднення кормової бази, яка є лімітуючим чинником продуктивності гідробіонтів. І навпаки, за

покращення умов у популяції збільшується кількість самок, і вона нарощує свою чисельність. Однак слід зазначити, що життєстійкість популяції не зростає, а навпаки, зменшується при значному домінуванні у ній особин жіночої статі. Найбільш стабільною, стійкою до несприятливих умов середовища, є така популяція, в якій співвідношення самок і самців становить 1:1, і вона найкраще зберігає генофонд.

Для багатьох видів безхребетних – гіллястовусих і зяброногих раків, коловерток – характерним є чергування двох способів розмноження – статевого і безстатевого (партеногенез). За сприятливих умов самки закладають яйця, які проходять нормальний цикл ембріонального розвитку, а народжена таким способом молодь досить швидко дозріває і продовжує партеногенетичний цикл аж доти, доки не зміняться умови на гірші (зниження температури, дефіцит кисню, підвищений вміст CO₂ та ін.). Тоді з'являються самці, які запліднюють самок, і формуються так звані зимові яйця, або ефіпіуми, стійкі до несприятливих умов.

Серед екологічних чинників, що впливають на статеву структуру популяцій гідробіонтів, найважливішими є температура середовища, освітлення, солоність води і, як уже відзначалося, забезпечення кормом. Про вплив температури на статеву структуру популяцій свідчать такі дані. У культурі *Daphnia magna* за температури води 8°C виявлялись лише самки, а при 30°C, навпаки, лише самці. Зміна температури води у напрямку її зменшення від 30°C супроводжувалось збільшенням у популяції кількості самок, а від 8°C до більш високих температур – самців. Аналогічна закономірність характерна для гамарид *Gammarus salinus*, рачків *Macrocyclus albidus* та інших ракоподібних.

На статеву структуру популяцій істотно впливає тривалість фотоперіоду. Так, за умов довгого світлового дня (16 год) у популяції гамарид *Gammarus duebeni* виявлялось у 3–12 разів більше самців, ніж самок. При скороченні періоду освітлення до 8 год, навпаки, самки за чисельністю домінували над самцями майже у 4 рази.

Статєва структура популяцій, крім умов існування, залежить також від генетично обумовлених особливостей переходу гідробіонтів до статевої зрілості. Стан статевої зрілості визначається 3 стадіями: *префертильною* (організми нездатні до розмноження), *фертильною* (здатні до розмноження) і *постфертильною* (здатність до розмноження втрачена). У різних видів водяних тварин тривалість кожної з цих стадій істотно відрізняється. У лососевих риб префертильна стадія триває кілька років, а фертильна (період нересту) – кілька днів. Постфертильна стадія майже відсутня у деяких лососевих риб. Так, тихоокеанський лосось і озерна нерка гинуть після єдиного акту нересту, тоді як атлантичний лосось після нересту залишається живим і через деякий час стає знову здатним до розмноження. У більшості інших видів риб і безхребетних фертильна стадія розмноження досить тривала, у той час як постфертильна значно коротша.

Тривалість кожної стадії відображає не лише її генетично обумовлену особливість, але і вплив зовнішніх чинників на стан популяції. Спрямовано змінюючи абіотичні чинники середовища, можна впливати на генеративну структуру популяції. На цій основі розроблено метод поліциклічного відтворення промислово цінних видів риб (коропа, білого амура).

10.3. Внутрішньопопуляційна різноякісність

Відмінність за морфологічними і фізіологічними показниками окремих організмів, які входять до складу популяції, характеризує її *різноякісність*. Якщо проаналізувати велику кількість гідробіонтів однієї популяції, то можна виявити окремі організми і навіть групи організмів, які мають морфо-фізіологічні відмінності від інших. Вони можуть відрізнятися за масою, розмірами, відтінками забарвлення покривів тіла, статтю і віком. Це зовнішні прояви внутрішньопопуляційної різноякісності, але можуть бути і більш глибокі – *біохімічні* (наявність глікогену, жиру, білка і його окремих фракцій) і *фізіологічні* (плодючість, швидкість росту, інтенсивність поглинання кисню, гематологічні показники та ін.). Різноякісність риб окремих поколінь визначає характерний темп їх дозрівання. Наприклад, у нерестовому стаді балтійської тріски виявлялись особини, які не лише швидше

накопичували пластичні і енергетичні матеріали, але у них швидше наступало і статеве дозрівання.

Різноманітність у популяціях риб виявляється вже на ранніх стадіях онтогенезу при формуванні статевих продуктів, зокрема ікри. Її морфометрична і фізіолого-біохімічна мінливість зумовлюється генотипом і віком самок, їх фізіологічним станом, умовами нагулу у період овогенезу, особливостями порційного виметування ікри під час нересту та ін. Різноманітність овулюючої ікри зумовлює подальшу відмінність у розмірах, темпі росту і розвитку, виживанні і біохімічних показниках ембріонів, личинок, мальків і більш дорослої молоді риб.

Внутрішньопопуляційна різноманітність властива різним видам водяних тварин. Наявність індивідуальних і групових відмінностей у гідробіонтів однієї популяції відіграє надзвичайно важливу роль в їх адаптації до умов середовища. Такі можливості визначаються не лише сумою відповідних індивідуальних ознак окремих організмів, але і якісно особливими груповими ознаками. Саме різноманітність популяції гідробіонтів є тим механізмом, завдяки якому популяція може функціонувати у широкому діапазоні змін кормової бази та інших чинників середовища. Так, при значних несприятливих умовах живлення коропів-цьогогорічок найбільше уповільнення швидкості росту, зниження коефіцієнту вгодованості і плодючості спостерігається у найчисленнішої розмірно-масової групи риб. Пояснюється це тим, що найбільш інтенсивно виїдаються кормові організми, які за видовим складом, кількістю та іншими ознаками відповідають потребам найчисленнішої групи риб. Внаслідок цього вони швидше виїдають свій корм, а далі відчують значний його дефіцит. Водночас інші, менш численні групи молоді риб, живлячись здебільшого іншими кормовими організмами, краще ними і забезпечені.

Різноманітність організмів всередині популяції часто супроводжується утворенням окремих груп, які відрізняються за морфологічними, фізіологічними і екологічними характеристиками (приспосованість до певних акваторій і умов існування). Порівняно з окремими організмами такі групи більш пристосовані до умов середовища і обумовлюють високу адаптаційну здатність популяції до їх змін.

Морфологічна, фізіологічна і екологічна внутрішньопопуляційна мінливість характерна для різних видів гідробіонтів. Причому у популяціях гідробіонтів континентальних водойм більш високих широт кількість ознак, що характеризує їх різноманітність, значно більша, ніж у тих самих видів, які мешкають ближче до екватора. Менша внутрішньопопуляційна різноманітність і у морських організмів порівняно з прісноводними. Така різниця пояснюється більшою стабільністю морського середовища, водночас у внутрішніх водоймах умови значно різноманітніші.

10.4. Внутрішньопопуляційні взаємовідношення між гідробіонтами

Взаємини між особинами популяції досить складні. Поряд із проявами конкуренції у боротьбі за кормові ресурси і життєвий простір існують також і прояви взаємодопомоги і взаємного стимулювання активності у пошуках більш сприятливих умов існування і захисту молоді. Наприклад, інтенсивність живлення форелі у ставках зростає із збільшенням (до певної межі) щільності (кількість організмів на одиницю площі або об'єму води) посадки. Відомі випадки, коли дельфіни підтримують хворих або поранених, не даючи їм потонути. Можна спостерігати, як при появі хижаків уся зграя риб на сполох однієї риби швидко розсіюється у різні сторони, а через деякий час знову збирається разом.

Зграя – це довготривала сукупність взаємно орієнтованих організмів одного виду, близьких за віком і фізіологічним станом, із подібною поведінкою. На відміну від зграй, можуть виникати тимчасові об'єднання риб або інших водяних тварин, що належать до однієї популяції або популяцій різних видів. Утворення таких скупчень може бути реакцією на зміну чинників середовища (наприклад, локальне освітлення вночі ділянки водної поверхні) або зосередження кормових організмів.

Риби можуть об'єднуватися у зграї (або тимчасові скупчення) з метою розмноження (*нерестові зграї*), міграції (*міграційні зграї*), нагулу (*нагульні зграї*), переходу до зимівлі (*зимувальні зграї*). У зграї об'єднуються як статевозрілі риби, так і молодь. При цьому молодь може утворювати зграї лише на період досягнення певного віку і розміру, після чого риби переходять до поодинокого способу життя. Виключенням є риби, у яких генетично закріпленні зграйні інстинкти.

Утворення зграй, характерне для багатьох видів гідробіонтів, є реакцією взаємодопомоги в освоєнні певних територій, добуванні корму, відтворенні популяцій. Такі зграйні риби Чорного моря, як атлантична пеламіда, синій тунець, чорноморський мерланг, здійснюючи далекі міграції, потрапляють у кращі умови для самозбереження, легше відриваються і відбиваються від хижаків. При появі хижаків зграя розпадається, а окремі риби розпливаються у різні сторони. Завдяки такому маневруванню хижак втрачає здатність до прицільного нападу на якусь одну рибу, оскільки його сприйняття розсіюється. Системи зграйного захисту мають і інші популяції риб. Так, чорноморські риби ставрида і хамса при нападі хижаків утворюють дуже щільні зграї, які починають швидко рухатись по колу. У такій ситуації хижаку дуже важко вхопити навіть одну невелику рибу. Зграї легше уникають засоби тралового лову риб. Вони швидше знаходять корм і відповідно у них і краще живлення. Зграйний спосіб життя наклав свій відбиток і на поведінку риб. Так, з настанням ночі зграя розсіюється, а наступного дня вона формується знову.

Бентонти, які ведуть здебільшого малорухливий спосіб життя, можуть утворювати скупчення організмів однієї популяції – *консорції*. Прикладом цього може бути обростання моллюском дрейсною занурених у воду твердих предметів. Такі утворення – «друзи» менш уразливі для риб-моллюскоїдів, ніж поодинокі моллюски.

Але серед окремих особин у популяції існують і антагоністичні взаємовідношення. Вони найчастіше проявляються у конкуренції за кормові ресурси. Інколи така конкуренція набуває форм канібалізму, тобто поїдання собі подібних. При різкому зниженні кормової бази канібалізм інколи стає єдиним способом збереження популяції. У такому випадку чисельність різко скорочується, однак виживають сильніші особини, які за сприятливих умов відновлюють свою чисельність. Відомі випадки, коли дорослі окуні і щуки за відсутності інших риб починають поїдати власну молодь, кормовими об'єктами якої є дрібні планктонні і бентичні організми. Таке явище характерне не лише для риб, але і для інших представників водної фауни. Так, при підвищенні щільності культури деяких найпростіших вони можуть заковтувати особин свого виду. За умов голодування канібалізм спостерігається у гамарид. Самки річкового рака поїдають власну молодь, не відрізняючи її від інших кормових об'єктів.

При обмеженні кормової бази або місць нересту різко зростає внутрішньопопуляційна вікова варіабельність. Тому розширюється спектр кормових організмів, якими живляться різні за віком особини та їх групи. Це ж стосується і вибору місць нересту. У багатьох видів риб під час нересту відбувається порційне виметування ікри. Такий процес може затягуватись на дні і навіть тижні. Завдяки цьому ікра відкладається на значно більшій площі, вона краще омивається водою і отримує більше кисню та інших речовин під час свого розвитку.

Антагоністична поведінка всередині популяції може проявлятися у боротьбі за місця нересту, укриття та ін. Прикладом боротьби за захоплення біотопа може бути спроба морського краба *Piemnus sagi* вигнати свого родича, що сидить у норі, щоб зайняти його місце.

Уже з цих прикладів можна зробити висновок про багатофункціональні взаємовідношення між окремими особинами всередині популяції. Як синергічні, так і антагоністичні відношення тримають популяцію у постійному тонусі і спрямовані на процвітання виду.

10.5. Чисельність і біомаса популяцій гідробіонтів. Методи їх встановлення

Кожна видова популяція – це сукупність певної кількості особин, що заселяють біотоп або акваторію. Кількість особин одного виду, що припадає на одиницю об'єму водної маси або поверхні води чи дна, називається *чисельністю* популяції. Вона виражається кількістю екземплярів на 1 дм³, 1 м³ або 1 м². Величина ця не є постійною, оскільки популяції гідробіонтів розподіляються у водному середовищі вкрай нерівномірно і до того ж дуже динамічні у часі.

На просторовий розподіл планктонних популяцій впливають течія, коливання рівня води, зміни температури, освітлення, прозорість і каламутність води, погодні умови, розподіл заростей макрофітів і багато інших чинників. Просторовий розподіл бентонтів зумовлюється рельєфом донного ґрунту, його замуленістю, загальною структурою донних відкладів та іншими особливостями дна водойм як життєвого середовища. Динаміка і зміни чисельності популяції у часі пов'язані з їх власними життєвими циклами, протягом яких популяції змінюють біотопи, мігруючи з одних частин водойм в інші, а у річках і каналах та інших лотичних екосистемах переносяться з верхніх ділянок у нижні.

Тому чисельність популяції – відносна величина, вона варіює протягом навіть короткого часу у досить широкому діапазоні і в одному і тому ж місці ніколи не буває постійною. До уваги беруться не абсолютні показники чисельності, а їх відносний рівень, який свідчить про масовість чи обмеженість розмноження певних видів, а також про те, що популяція більш чи менш численна порівняно з іншими особинами даного біоценозу або екосистеми загалом у досліджуваний період.

Біомаса популяції – це сума індивідуальних мас усіх її особин. Вона визначається як добуток чисельності на біомасу представників кожного окремого виду і виражається для планктону у міліграмах на кубічний дециметр води (мг/дм³) або в грамах на кубічний метр чи на одиницю площі водного дзеркала (г/м²). Біомаса бентосу і окремих популяцій, і біоценозу загалом розраховується на 1 м² площі дна, а при дослідженні великих водойм – на 1 га (кг/га).

Біомаса всього співугруповання (фітопланктону, зоопланктону, фітомікробентосу чи зообентосу) визначається як сума біомас популяцій, що входять до його складу.

Як і чисельність, біомаса популяції варіює у часі і просторі. Вона має відносне значення, вказуючи на провідну чи другорядну роль даної популяції у складі співугруповання.

Для визначення чисельності і біомаси гідробіонтів використовуються методи кількісного обліку.

Проведення кількісного обліку різних екологічних груп гідробіонтів (фіто- і зоопланктону, фіто- і зообентосу та інших угруповань) вимагає підготовлених фахівців. У загальних рисах такий облік може бути окреслений як процес, що складається з кількох етапів:

1. відбору проб на водоймах у встановлених точках (станціях) за допомогою спеціальних знарядь лову (планктонні сітки, батометри, дночерпаки та ін.);

2. фіксації проб;

3. первинного сортування проб на місці, їх транспортування і зберігання;

4. камерального опрацювання проб: визначення видового складу; вибіркового вимірювання представників різних вікових груп одного виду; підрахунку організмів різних видів у пробі (під біноклем чи мікроскопом) з застосуванням спеціальних мікроскопічних методик;

5. арифметичних і статистичних розрахунків, що у підсумку дають чисельність окремих популяцій і сумарну чисельність організмів на кожній окремій станції і у водному об'єкті загалом;

6. прямого (за допомогою зважування) або розрахункового визначення біомаси окремої особини і сумарної біомаси популяції з наступним перерахунком на одиницю об'єму води (мг/дм³) або площі (г/м²).

Кількість і розміщення станцій на водних об'єктах різного типу розраховуються таким чином, щоб вони якнайповніше репрезентували всю досліджувану екосистему з її різноманітними біотопами або певну зону водойм (пелагіаль, дно та ін.). На кожній станції відбирається певний об'єм води (зазвичай 0,5–1,0 дм³ при дослідженні фітопланктону, 50–100 дм³ – зоопланктону або проби донних відкладів з певної площі при дослідженні бентосу). Зібрані проби планктону фіксують 4%-им формаліном, 96%-им етиловим спиртом або спеціальними фіксаторами (наприклад, розчином Люголя – розчином йоду у калій йодиді – для фітопланктону).

Проби фітобентосу відбирають з певної площі (зазвичай 10 см²) за допомогою спеціальних знарядь (здебільшого у вигляді трубок). Перифітон збирають з певної площі субстрату або фітомаси макрофітів.

Проби зообентосу спочатку промивають від ґрунту на спеціальних ситах, що відрізняються розмірами ячеек, і розкладають у пробірки або невеликі склянки, також з фіксацією 4%-им формаліном. Усі проби етикетують, вказують на етикетці місце, дату і час забору проб. Відповідні дані заносять також у журнал, де кожна проба має свій номер. У журналі записують основні екологічні чинники у момент забору проб (температуру води і повітря, погоду, освітлення та ін.). Якщо проводився паралельний гідрохімічний аналіз, вказують також вміст кисню, рН та інші показники, що визначаються у польових умовах. Обов'язково записується засіб лову і об'єм профільованої води (для планктону) або кількість дночерпакових проб (для бентосу). Для проб бентосу вказується тип ґрунту (мул, пісок та ін.). Відомості щодо інших компонентів екосистем, які досліджуються, отримують за допомогою спеціальних методик, якими користуються відповідні фахівці (мікробіологи, гідроботаніки та ін.).

Наступним етапом кількісного обліку є камеральне опрацювання гідробіологічних проб. Воно розпочинається з визначення видової приналежності організмів під бінокляром (більших за розміром організмів) або візуально (найбільших, наприклад, молюсків). Дрібні гідробіоти, які входять до складу планктону, мікробентосу та ін., досліджуються під мікроскопом.

Визначення видової приналежності гідробіонтів вимагає знання систематики відповідних груп і морфології видів, причому дослідники звичайно спеціалізуються на певних систематичних групах рослин чи тварин. При визначенні видів користуються апробованими визначниками. В останні роки зроблені спроби розробити комп'ютеризовані методи визначення гідробіонтів (зокрема риб) у діалоговому режимі, що імітує класичний хід визначення (запитання–відповідь). Однак метод можна використовувати лише, коли всі детермінуючі ознаки видно ззовні. Для визначення деяких груп гідробіонтів об'єкти треба попередньо препарувати під мікроскопом, щоб знайти діагностичні ознаки, наприклад, у веслоногих ракоподібних ознакою є будова п'ятої пари ніг, у личинок хірономід – будова так званих глоткових зубів та ін.

Кількісний облік планктону проводять у спеціальних камерах (камера Нажотта – для фітопланктону, камера Богорова – для зоопланктону), які мають сталий об'єм. Для цієї мети часом застосовують камери, зазвичай використовувані у медичних дослідженнях крові (камери Горяєва, Тюрка, Тома-Цейса, Бюркера та ін.). Для обліку фітопланктону і мікрофітобентосу також використовують і рахункові пластинки, куди з проби спеціальною піпеткою (штемпель-піпетка) відбирають певний об'єм води.

Для незвичайних у водному об'єкті видів гідробіонтів роблять мікрофотографії.

Зоопланктон досліджують також за допомогою експрес-методів, вони дають змогу проводити облік більш оперативно – не у камерах, а у цілій пробі, вилитій у чашку Петрі, яку послідовно переміщують під об'єктивом бінокляра і підраховують усі організми (метод «поля зору»).

Для практичних цілей, коли потрібно оцінити загальний рівень розвитку планктону, наприклад у рибоводних ставках, можна обмежуватись підрахунком загальної кількості планктонів у пробі або диференціювати лише великі таксони (наприклад, у складі

зоопланктону – гіллястовусих, веслоногих і коловерток). З контрольною метою у ставковому рибництві використовують також традиційний метод «сирого об'єму», тобто визначення об'єму планктону загалом (фіто- і зоопланктону), який осідає у мірному циліндрі за добу у пробі об'ємом 50–100 дм³, що дає змогу визначити рівень розвитку планктону і його динаміку у досліджуваній водоймі протягом вегетативного періоду. Отже, оцінюється маса сестону, що включає всі завислі у товщі води частинки: організми фіто- і зоопланктону і детрит (неживі органо-мінеральні частинки).

Коли ж проводиться повне камеральне опрацювання планктону, то потрібно зробити перерахунок отриманих цифр на певний об'єм води, при цьому слід підраховувати кількість організмів лише у частині проби з її загального об'єму. Цю кількість організмів потрібно помножити на коефіцієнт, який дорівнює об'єму концентрованої проби, поділеному на об'єм частини, в якій підрахована кількість організмів, і поділити на об'єм відібраної первинної проби. Розрахункова формула має бути такою:

$$N = \frac{nq}{V},$$

де N – чисельність, екз./дм³; n – підрахована кількість планктонів; q – коефіцієнт; V – об'єм відфільтрованої води (або первинної проби), дм³.

Далі визначається біомаса планктонних організмів.

Якщо проведено детальний видовий аналіз проби і підрахована чисельність видів, то сумарна біомаса розраховується як сума біомас окремих видів. Вона виражається у міліграмах на 1 дм³ води і може бути перерахована на більший об'єм (м³). Для таких розрахунків розроблено і наводяться у літературі спеціальні таблиці, де вказано значення біомаси особин кожного виду з диференціацією за статтю, віком і розміром. Крім того, запропоновані спеціальні формули залежності біомаси окремих видів зоопланктонних організмів від розмірів (алометричні залежності). Щоб ними користуватися, необхідно розміри тіла безхребетних вимірювати за допомогою окуляр-мікрометра.

Біомаса популяції є сумою біомас усіх стадій розвитку її особин (наприклад, у веслоногих раків – 5 так званих наупліусних стадій, статеві незрілі і статеві дозрілі самки; у гіллястовусих – молодь, або ювеніси, статеві незрілі самки, партеногенетичні самки, ефіпіальні самки). Щоб розрахувати біомасу популяції, треба чисельність кожної стадії помножити на індивідуальну біомасу. У стандартних таблицях подається «суха» біомаса, яка може відрізнитися від розрахункової, але слід враховувати, що співвідношення сирі і сухої біомаси становить 10:1, тобто 90% тіла безхребетних – це вода.

Біомаса фітопланктону рахується дещо інакше: індивідуальну біомасу представників кожного окремого виду водоростей визначають за геометричними формулами, умовно ототожнюючи форму клітини водорості з формою подібної геометричної фігури, наприклад, кулі, циліндра та ін. Біомасу планктонних водоростей визначають за допомогою множення підрахованої чисельності кожного виду на індивідуальну біомасу, а далі підраховують сумарну біомасу.

Процедури встановлення чисельності і біомаси зообентосу істотно не відрізняються, але чисельність бентонтів розраховується без проміжних формул, оскільки підраховується кількість особин кожного виду у цілій пробі, а відповідні показники перераховуються на площу дна враховуючи площу захоплення дночерпаком. Наприклад, малий дночерпак Петерсена, який використовують у дослідженнях гідробіологів, має площу захоплення 0,01 м², а перерахунок робиться на 1 м². Перерахунок біомаси на більшу площу, наприклад таку, що вимірюється у гектарах, потребує значної кількості станцій, бо бентос розподілений у донних відкладах вкрай нерівномірно.

Біомаса бентонтів встановлюється або безпосереднім зважуванням висушеної до постійної маси проби (загальна біомаса) або як сума біомас особин кожного окремого виду. Для масових видів зообентосу також розроблені довідкові таблиці або формули залежності маси від розмірів тіла, що спрощує відповідні розрахунки. Встановлено також P/B -коефіцієнти основних бентичних видів безхребетних тварин. P/B -коефіцієнт – це приріст біомаси популяції P за час i , віднесений до її середньої біомаси B за цей же період.

Значне ускладнення вносять у такі розрахунки повітряно-водні гідробіоти, наприклад, хірономіди. Пройшовши личинкову стадію, вони перетворюються на дорослих комах (імаго) і вилітають з водойм.

Одноразовий кількісний облік дає лише випадкову вибірку, з якої не можна робити остаточних висновків щодо чисельності і біомаси популяції. Для одержання достовірних даних необхідно відбирати проби на встановлених станціях регулярно з інтервалами щонайменше 10 днів. Тоді отримується інформація про динаміку популяцій і вимальовується реальна картина змін їх чисельності, що відбуваються протягом певного періоду.

Така динаміка може бути виражена графічно у декартових координатах, де на осі абсцис відкладаються дати, а на осі ординат – чисельність або біомаса популяцій або ценозу загалом. Враховуючи великий діапазон варіації цих параметрів, у багатьох випадках доводиться застосовувати логарифмічну або напівлогарифмічну шкалу, яка дає можливість поєднувати в одному графіку великі (наприклад, тисячі і десятки тисяч особин в одиниці об'єму) і малі (десятки–сотні) значення чисельності. Особливо це має значення при дослідженні планктону і оцінці його ролі як кормової бази риб.

Внаслідок кількісного обліку і статистичного опрацювання отриманої за його допомогою інформації чітко визначається відносна роль кожної популяції в угрупованні, тобто структура біоценозів, що здебільшого має ієрархічний характер: за відносною величиною чисельності або біомаси виділяються провідні види (домінанти, або лідери), субдомінанти, проміжні види (адомінанти) і другорядні (аутсайтери).

10.6. Регуляція чисельності популяції

Кількісна характеристика популяції визначається кількістю особин і їх біомасою – незалежно від площі (або об'єму води), яку вона займає. Причому між чисельністю і біомасою немає прямої залежності: біомаса популяції, що складається з великої кількості дрібних форм, може бути значно меншою, ніж популяція з менш численних, але сформованих із більших за розмірами особин. Популяції одних і тих самих видів, які мешкають у різних екологічних умовах, можуть істотно відрізнятися як за чисельністю, так і за біомасою. У більших за розмірами водних об'єктах популяції, зазвичай, численніші, більш багатий їх генофонд, і вони мають ширші можливості адаптуватися до змін умов довкілля. Навіть за екстремальних умов, коли невеликі популяції у менших водоймах повністю зникають, у значно більших за розміром водоймах зберігається частина популяції, яка поступово відновлює свою чисельність.

Внаслідок конкуренції чисельність популяції може різко зменшуватись. Тому важливою є проблема мінімальної життєздатності популяції, тобто визначення найменшої чисельності особин, яка б гарантувала їх існування протягом досить тривалого часу. Зниження щільності нижче певного рівня може становити загрозу остаточного витіснення такої нечисленної популяції іншими. Необхідно враховувати, що кожна популяція входить до складу угруповань гідробіотів (ценозів), а їх стабільне існування можливе лише за умови певних кількісних співвідношень усіх його компонентів.

Динаміка чисельності популяцій і екологічні механізми, які її визначають, пов'язані із змінами співвідношень між плодючістю (народжуваністю) і смертністю. Популяції рослинних і тваринних організмів виявляють тенденцію до постійного зростання чисельності. Але між плодючістю і середнім значенням смертності особин існує кореляція на видовому рівні. Гідробіоти, що їх знищують численні хижаки, мають мало шансів пройти через всі стадії розвитку – від народження і до фізіологічно обумовленого періоду смерті, тому у них еволюційно закріпилася висока плодючість. Так, самка *комара-пискуна* *Culex ripiens* протягом весняно-літнього сезону дає до 3-х поколінь по 200–300 особин у кожному. *Місяць-риба* *Mola tola* відкладає до 300 млн пелагічних ікринок, абсолютна більшість яких виїдається тваринами багатьох видів. Водночас акули відкладають протягом сезону розмноження всього кілька яєць, але вкритих міцною оболонкою, і вони зберігаються до самого виходу з них личинок. З цих прикладів можна зробити висновок, що видові

параметри плодючості відображають середній рівень смертності, який характерний для кожного виду протягом тривалого часу.

Закономірності регуляції чисельності популяцій формувались у процесі еволюції гідробіонтів. Тому тут чітко проявляється зв'язок ендогенних і екзогенних складових адаптації популяцій до змін умов існування. Такі екологічні чинники, як температура води, її солоність, світловий період можуть істотно змінювати не лише спрямованість метаболічних процесів, але і особливостей розмноження гідробіонтів. У багатьох безхребетних може відбуватись перехід від безстатевого до статевого розмноження. При статевому розмноженні плодючість, зазвичай, знижується, однак підвищується життєстійкість нащадків.

На зміну таких умов середовища, як тривалість світлового періоду або солоність води, коловертки та інші безхребетні реагують зміною типу розмноження, що слід розглядати як екологічну адаптацію. Залежно від умов існування співвідношення статей у популяціях при двостатевому розмноженні можуть бути різні.

За сприятливих температурних умов і достатнього забезпечення кормом у популяціях безхребетних розмноження відбувається лише партеногенетично, тобто без участі самців (ациклічно). Якщо протягом року поряд із партеногенетичним відбувається і статеве розмноження, воно має назву моноциклічного. У тих же випадках, коли протягом року одна самка відкладає при статевому розмноженні кілька кладок яйцеклітин, розмноження називають поліциклічним. У пересихаючих водоймах відтворення популяцій відбувається здебільшого статевим способом.

За сприятливих умов у середовищі коловертки і деякі ракоподібні розмножуються партеногенетично, тобто без участі самців. При дефіциті корму або несприятливих умовах середовища у популяції з'являються самці, і популяція переходить до статевого розмноження. Цей спосіб менш продуктивний і стримує розвиток популяції, незабезпеченої кормом. Якщо ж партеногенетичні самки відкладають яйця, з яких виходять також самки, то і далі продовжується партеногенез. За несприятливих умов існування з'являються так звані «міктичні» самки. Вони відкладають яйця, з яких виходять самці, або яйця, які тривалий час можуть знаходитись у неактивному стані, і тому чисельність популяції не збільшується. Це один з шляхів регуляції чисельності популяцій. Він дуже поширений у гіллястовусих ракоподібних з родів дафнія, церіодафнія, моїна та ін., а також у коловерток. У природних умовах у популяціях цих організмів статеве і партеногенетичне розмноження може відбуватись одночасно або чергуватись у залежності від забезпеченості кормом і зміни інших умов середовища. За несприятливих умов існування починає домінувати статеве розмноження і ріст популяції уповільнюється.

Для прісноводних ракоподібних характерним є фільтраційний тип живлення. У зв'язку з цим популяція фільтраторів може опинитись у дуже несприятливих умовах, якщо у водоймі велика каламутність води. Ракоподібні нездатні відокремлювати органічні частинки від неорганічних і заковтують їх залежно від розміру. Тому підвищення каламутності може призводити до надходження у травну систему рачків неорганічних речовин, які різко порушують процес травлення, внаслідок чого популяція втрачає здатність до відтворення. При хімічному забрудненні фільтратори накопичують отруйні речовини, зменшується їх плодючість і, зрештою гинуть від отруєння.

Про вплив умов середовища на плодючість свідчать спостереження за зяброногим рачком *артемією соляною* *Artemia salina*, що може жити у високомінералізованій воді (до 200‰). Як і інші представники ракоподібних, вона може розмножуватись як статевим, так і безстатевим способом. При статевому розмноженні утворюються яйця, які, проходячи через статеву систему, покриваються міцною оболонкою і перетворюються на цисти. Життєздатність цист може зберігатись протягом 2–3 років, що відіграє важливу роль у збереженні популяції артемії за умов значної варіації умов довкілля. Потрапляючи у сприятливі умови, цисти проходять повний цикл дроблення, і з них виходять личинки (наупліуси), які через низку стадій перетворюються у рачків. Плодючість артемії залежить від варіації солоності води. При солоності 115‰ у водоймі виявляється до 72% самок, які

виношують яйця або ембріони. При збільшенні солоності до 140‰ таких самок залишається лише 49%, а із збільшенням солоності до 180‰ – не більше 15%.

Популяції водяних тварин самі регулюють свою чисельність і тим самим адаптуються до змін умов середовища через репродуктивні процеси. Поповнення популяції може відбуватись завдяки народжуваності і міграції з інших місць. У водному середовищі перехід до складу популяції мігруючих організмів того ж виду – явище досить поширене, причому найлегше пристосовується при такому переході молодь мігрантів.

Стабільна популяція формується при збалансованому співвідношенні народжуваності і смертності. Динаміка чисельності популяції свідчить про тісний зв'язок біологічних особливостей виду і умов його існування. Вона є інтегральним показником ефективності усіх форм взаємодії виду з абіотичними чинниками середовища.

10.7. Функціональні та інформаційні зв'язки у популяціях гідробіонтів

Популяція як біологічна система надорганізмального рівня характеризується різноманітними функціями, які відбуваються у складних динамічних умовах середовища. При цьому вона зберігає свою самобутність у часі і просторі. На перший погляд здається неможливим зберегти цілісність популяції та її самобутність у водному середовищі, коли поряд з організмами однієї популяції знаходяться численні організми інших популяцій. Однак це можливе завдяки функціональним взаємовідношенням між окремими організмами однієї популяції. Популяція є така просторова сукупність, у якій усі особини тісно пов'язані між собою функціональними та інформаційними взаєминами.

Взаємовідношення між окремими організмами у популяції реалізуються за допомогою візуальних, звукових, вібротактильних і метаболічних контактів. Для перерахованих контактів особливе значення мають хімічні речовини – *феромони*, які утворюються в організмі гідробіонтів, виділяються у воду і виконують сигнальну функцію. Вони легко розчинні у воді, тому швидко розносяться на значну відстань, сигналізуючи про статевий або міграційний стан особин. Феромони виділяються не лише рибами, але й іншими організмами (ракоподібними, олігохетами та ін.). Завдяки феромонам до місць нересту самок підходять самці, які поливають ікру молоками. Специфічність феромонів виявляється і під час утворення міграційних скупчень риб, баянусів та інших гідробіонтів. Існують феромони і з іншими властивостями, які забезпечують внутрішньопопуляційні взаємини.

Численні факти підтверджують існування у гідробіонтів інформації з місця перебування окремих особин або їх груп. Добре відоме таке явище, як світіння багатощетинкового морського поліхета *Eunice viridis*. При дозріванні статевих продуктів у самок поліхет розвиваються світільні органи. У самців у цей період значно загострюється зір. Такі зміни в їх організмі збігаються з фазами місяця і морським припливом. Саме у цей період самки спливають ближче до поверхні, внаслідок чого поверхня моря освітлюється, і це слугує сигналом для самців.

Процес статевого спілкування у популяції черва *Odontosyllis phosphorea* також пов'язаний із світінням тіла самок, причому через світлову інформацію зближуються самці і самки лише одного виду.

Інформаційні контакти у водяних тварин здійснюються за допомогою генерації електричних розрядів (риби) або посилання ультразвукових сигналів (дельфіни). У безхребетних добре розвинуті системи контактів, пов'язаних з відчуттям механічних коливань води. У водяних тварин існують різноманітні механізми попередження про небезпеку (звукові і зорові сигнали), які своєчасно інформують, наприклад, про наближення хижаків, що викликає реакцію переляку.

Основою комунікацій гідробіонтів однієї популяції є, по-перше, інформація про знаходження окремих особин або їх груп і, по-друге, спадково закріплений стереотип поведінки, який стимулює водяних тварин до пошуку і підтримання контактів у межах однієї популяції. Всю сукупність сигналів, які подаються організмами однієї популяції, можна розглядати як біологічне сигнальне поле. Завдяки йому організми одного виду тяжіють до

взаємного зближення. Так, виметування ікри рибами здійснюється здебільшого у місцях, де риби того ж виду уже відклали ікру.

Рухливі личинки *морського жолудя* *Balanus* осідають найчастіше у місцях морського дна, де вже селились їм подібні організми. Завдяки такому прагненню формуються колонії організмів одного виду, створюється загальна просторова структура популяції. Такі внутрішньопопуляційні угруповання організмів, які перебувають у найближчому сусідстві і безпосередньо пов'язані між собою певними формами сигналізації, можна розглядати як елементарну структурну одиницю популяції. У зв'язку з тим, що популяція може займати досить значний ареал, а окремі організми можуть знаходитись на досить великій відстані, саме внутрішньопопуляційні групи забезпечують стійкість популяції загалом.

10.8. Щільність популяції гідробіонтів

Для розвитку популяції чинник щільності може мати як позитивне, так і негативне значення. У гідробіонтів, які ведуть самотній (відокремлений) спосіб життя, збільшення кількості особин негативно впливає на їх розвиток, і навпаки, зграйні риби та інші водні тварини краще себе почувають із подібними організмами: вони легше забезпечують себе кормом і менше витрачають енергії на його пошуки, перебуваючи у зграї. Експериментально доведено, що риба *жовтокрилка* *Cottocomephorus grewingki* в акваріумі не виявляє пошукової активності щодо корму і протягом кількох днів може навіть зовсім не їсти. Сумісне перебування 10-х рибок призводить до зростання їх активності і вони поїдають протягом доби від 400 до 600 мг корму. Більшу активність у пошуку корму виявляють гольяни, омулі та інші зграйні риби при високій щільності їх популяції. Так, якщо прийняти за 100% масу корму, яку поїдали 50 дворічних омулів (у розрахунок на одну рибу), то при зменшенні їх кількості у акваріумі до 40 і 10, цей показник знижувався відповідно до 80 і 70%, а при знаходженні лише однієї риби її раціон знижувався до 47%. *Рачок* *Porcellio scaber* при груповому вирощуванні (10 осіб) протягом 30 діб збільшували свою масу у середньому на 8,1 г, а при зменшенні щільності їх посадки до 5 особин цей показник становив лише 7,3 г.

Збільшення щільності популяції гідробіонтів, які ведуть зграйний спосіб життя, дає позитивні результати лише у межах певного фізіологічного оптимуму, характерного для кожного виду. Перенаселення, навпаки, негативно впливає на стан популяції. Між щільністю популяції і природними умовами середовища повинна бути узгодженість. Популяція може мати генетично закріплену високу відтворювальну здатність, але її зростання стримується відсутністю достатніх кормових ресурсів.

Для оцінки узгодженості цих чинників введено спеціальний термін ємність середовища. Він характеризує швидкість відновлення необхідних ресурсів для вияву потенційних можливостей популяції – утворення нею продукції протягом певного проміжку часу. Цей показник може істотно відрізнитись у окремих груп організмів однієї популяції, які знаходяться у дещо відмінних умовах середовища. Наприклад, розвиток коловерток у водоймі може не відповідати потенційним можливостям виду і абіотичним умовам середовища лише тому, що у нього було вселено велику кількість риб, які інтенсивно виїдали цих безхребетних.

Ємність середовища – це фактично його потенційні ресурсні можливості до відтворення біологічної продукції. Відтворювальними вони називаються тому, що при вилученні з водойм певної кількості організмів популяція має відновлюватися завдяки розмноженню тих особин, що залишилися. Встановлення відтворювальних можливостей популяції є важливим показником для науково обґрунтованого планування промислового лову риб та інших гідробіонтів. Перелови плідників можуть підірвати відтворювальні можливості популяції. Так сталося з такими цінними морськими рибами, як нототенія, івасі та деякими іншими об'єктами промислового лову.

При штучному зарибненні ставків надмірною кількістю риб без урахування відтворювальних можливостей популяцій безхребетних тварин риби можуть інтенсивно їх

виїдати і протягом короткого часу повністю підірвати свою кормову базу, а це призводить до зниження темпу росту риб. На відновлення біологічних ресурсів впливає не лише інтенсивність їх вилучення, але і несприятливі умови довкілля.

Гідробіонти виділяють у водне середовище численні продукти своєї життєдіяльності. При досягненні критичного рівня їх концентрації розвиток популяції різко гальмується і може навіть загинути значна її частина. Встановлено, що шкіра деяких видів риб (миньок, балтійська мінога) виділяє пептиди, які пригнічують активність ферментів, пов'язаних з репродуктивним процесом. При збільшенні щільності коропів в акваріумах без підсилення проточності води разом із зменшенням швидкості їх росту знижується активність дихальних ферментів і тканинний вміст макроергічних фосфорильованих сполук. При досягненні певної щільності у культурі дафній, моїн чи інших ракоподібних призупиняється їх подальший розвиток, і популяція починає знижувати свою чисельність. Це – один з механізмів регуляції чисельності популяції у природних умовах.

ЗАПИТАННЯ ДЛЯ САМОПЕРЕВІРКИ

1. Дайте визначення популяції.
2. Яку найчастіше беруть до уваги структуру популяції?
3. Що таке внутрішньопопуляційна різноякісність?
4. Які Вам відомі внутрішньопопуляційні взаємовідношення гідробіонтів?
5. Наведіть приклад консорції.
6. Як виражається чисельність і біомаса популяцій гідробіонтів?
7. Як проводиться кількісний облік різних екологічних груп?
8. Яким чином здійснюється регуляція чисельності популяції?

РОЗДІЛ 11. ГІДРОБІОЦЕНОЗИ ЯК БІОЛОГІЧНІ СИСТЕМИ ГІДРОСФЕРИ

11.1. Загальна характеристика

Гідробіоценоз є структурно-функціональною частиною водної екосистеми, її біоти. Це біологічна система, яка включає популяції різних видів рослин, тварин, мікроорганізмів, що населяють певну ділянку водного об'єкту (водної товщі, дна та ін.), тобто певний біотоп (екотоп) (Романенко, 2001).

На відміну від популяцій, які складаються з особин одного виду, гідробіоценози – це угруповання гідробіонтів різних систематичних груп. Їх об'єднує не лише приналежність до певної території або акваторії, а і метаболічні особливості – насамперед трофічні взаємини, що діють протягом тривалого часу. Автотрофні організми створюють органічну речовину (первинну продукцію), яка стає джерелом живлення організмів інших трофічних рівнів. У цьому процесі встановлюються складні взаємини між продуцентами (автотрофними організмами) і консументами (гетеротрофними організмами). Серед останніх виділяються *первинні* (рослиноїдні тварини) і *вторинні* консументи (хижаки, які споживають первинних).

Використовуючи спільний життєвий простір, гідробіонти постійно впливають на нього.

Для водяних організмів середовище їх існування є одночасно і їх внутрішнім середовищем, з якого вони отримують кисень, біогенні елементи, і в яке виділяють продукти життєдіяльності (екзометаболіти). Між організмом і розчиненими у воді речовинами постійно здійснюється метаболічний зв'язок. Як складна біологічна система гідробіоценоз об'єднує представників різних систематичних груп рослин, тварин і мікроорганізмів, взаємопов'язаних між собою і навколишнім водним середовищем. Саме такі зв'язки визначають цілісність гідробіоценозу. Термін «*гідробіоценоз*» відображає міжпопуляційні взаємозв'язки гідробіонтів різних трофічних рівнів у водному середовищі. Уже у самій назві гідробіоценоз об'єднуються 3 складові такої системи: «*гідро*» (водне середовище), «*біо*» (біота) і «*ценоз*» (угруповання).

Гідробіоценоз лише тоді можна розглядати як живу надорганізменну біологічну систему, коли всі її елементи включаються в єдиний взаємопов'язаний трофічний ланцюг колообігу речовин і енергії.

Залежно від кількості елементів, що входять до складу гідробіоценозу, визначається його наповненість і складність, структурованість і упорядкованість. При всій багатокomпонентності і багатофункціональності гідробіоценозів, вони функціонують як єдина система, підпорядкована специфічним закономірностям.

11.2. Видова різноманітність

До складу гідробіоценозів входять організми різних видів, які в умовах конкретних біотопів утворюють окремі популяції. Кількісне і якісне співвідношення різних популяцій формують видову структуру гідробіоценозів. До них входять і окремі організми, які можуть перебувати у складі біоценозу тимчасово. Структурними елементами гідробіоценозів є всі компоненти біоти (мікроорганізми, водорості, вищі водяні рослини, безхребетні, риби, хребетні тварини).

Оскільки у гідробіоценоз входять популяції і організми різних видів, важливою його характеристикою є видова структура. Вона дає змогу оцінити значення окремих видів у функціонуванні системи. Не всі з багатьох компонентів гідробіоценозу відіграють однакову роль. Серед них є такі, що представлені значною кількістю особин і великою біомасою – *домінанти*. Роль інших дещо менша, їх називають *субдомінантами*. А є і такі, які відіграють другорядну роль (*другорядні*, або *адомінанти*) і випадково занесені у біоценоз (*випадкові*). Співвідношення окремих видових популяцій та їх домінуюча роль у трансформації речовин і енергії визначається чисельністю, біомасою і витратами енергії на

обмін речовин. Кожен біоценоз має свої, притаманні лише йому особливості, свою структуру домінантних форм гідробіонтів і енергію їх метаболізму.

Домінуючу роль окремих видів можна оцінювати не лише за кількісним показником особин, а і за їх роллю у трансформації енергії. Серед домінуючих видів у гідробіоценозах виділяються види-едифікатори, тобто такі, які у процесі своєї життєдіяльності найбільше впливають на стан водного середовища і на інших членів гідробіоценозу. Прикладом може слугувати масовий розвиток молюска дрейсени. Цей молюск утворює багатоярусні обростання, що можуть істотно змінювати умови існування інших гідробіонтів, які поселяються на розділі фаз вода–твердий субстрат.

Для характеристики біоценозів користуються такими поняттями, як видове різноманіття і коефіцієнт видової спільності, або видової подібності гідробіоценозів.

Видове різноманіття гідробіоценозу – це кількісне співвідношення окремих видів гідробіонтів, які входять до його складу. Воно оцінюється за індексом К. Шеннона:

$$H = \sum_{i=0}^m \left(\frac{N_i}{N} \ln \frac{N_i}{N} \right),$$

де N_i – чисельність кожного i -го виду; N – загальна чисельність усіх видів у співгрупованні; m – кількість груп. Для розрахунку індексу можна використовувати і біомасу гідробіонтів.

Індекс Шеннона характеризує видовий склад і чисельність гідробіонтів – компонентів гідробіоценозу і досить адекватно відображає його різноманіття.

В екології користуються також показником різноманіття за Симпсоном і показником вирівняності. Біологічне значення цих показників полягає у тому, що вони відображають не лише різноманітність видового складу окремих гідробіоценозів, але і їх пристосованість до умов середовища. Тенденція природних рослинних і тваринних угруповань полягає у збільшенні їх видового різноманіття, але існує певна межа, до якої це збільшення забезпечене природними енергетичними ресурсами. Перехід за цю межу призводить до зниження ефективності використання ресурсів живими компонентами водної екосистеми.

Екосистеми з низьким біотичним різноманіттям, які живуть завдяки легкодоступній зовнішній енергії, можуть бути досить стійкими у часі і способі протистояння зовнішнім негативним чинникам, якщо надходження поживних речовин ззовні зберігається на достатньому рівні протягом тривалого часу. За таких умов навіть низький показник видового різноманіття їх гідробіоценозів може бути оптимальним. Коли ж основним енергетичним джерелом є сонячна енергія, стаціонарний стан екосистеми підтримується краще, якщо рівень видового різноманіття рослинних організмів-автотрофів високий. Це пояснюється більш ефективним використанням джерела енергії завдяки наявності ширшого спектра альтернативних шляхів її утилізації.

За сприятливих умов існування у гідробіоценозах чисельність видів зростає, але у кількісному відношенні кожен з видів представлений меншою кількістю особин. І навпаки, за несприятливих умов зменшується видове різноманіття, але чисельність кожної популяції вища. Видове різноманіття гідробіоценозів залежить від часу їх існування. У гідробіоценозах давно сформованих водних екосистем видів значно більше, ніж у молодих. Це можна прослідкувати на прикладі штучно створених водойм-накопичувачів і рибних ставків. Після їх спуску більша частина гідробіонтів гине, а після заповнення водою процес відновлення видового складу і чисельності відбувається досить повільно.

Між видовим різноманіттям у гідробіоценозах і кількістю енергії, що до них надходить, існує пряма корелятивна залежність, яка виявляється при зіставленні ступеня видової подібності гідробіоценозів з їх енергетичними потоками. Для оцінки ступеня видової подібності гідробіоценозів застосовується коефіцієнт видової спільності, який характеризується відсотковим відношенням кількості спільних видів до загальної кількості видів. Для розрахунків користуються індексами, які запропонували Жаккар, Серенсен і Константинов. **Індекс Жаккара:**

$$K = \frac{c}{(a+b) - c},$$

індекс Серенсена:

$$K = \frac{2c}{a+b},$$

де a і b – кількість видів, які виявлені у кожному із порівнюваних гідробіоценозів, c – кількість спільних для них видів.

Індекс Константинова:

$$K = \sum_{i=1}^N \min(a_i^1 \cdot a_i^2),$$

де a_i^1 і a_i^2 – відповідно найменша чисельність i -го виду у частинах від загальної чисельності у першому і другому порівнюваних гідробіоценозах; N – загальна кількість видів у порівнюваних біоценозах.

Наведемо такий приклад. У гідробіоценозі на окремі види, які позначимо А, В, С, і D, припадало відповідно 50, 25, 25 і 10% особин за кількістю або їх біомасою. У другому ці показники були 20, 0, 30 і 50%. Тоді, згідно з наведеною формулою, індекс Константинова, що характеризує коефіцієнт видової подібності цих гідробіоценозів, буде дорівнювати 55% ($K = 20+0+25+10 = 55\%$).

Як вже зазначалося вище, до складу гідробіоценозів входять не лише види, представлені досить численними популяціями (лідери), але і представники малочисельних видів (аутсайтери). Вони є резервом для поповнення і заміщення видів-домінантів.

Отже, чим більше видове різноманіття гідробіоценозу, тим він стійкіший до змін умов середовища.

11.3. Гідробіоценози перехідних екологічних зон (екотопів)

Перехід від одного гідробіоценозу до іншого може бути повільним або різким, але між ними завжди існує перехідна зона. Її розмір становить від кількох метрів до декількох сотень або тисяч кілометрів. Така перехідна зона називається **екотопом**. Це – ділянка водного простору, розташована на стику чітко відмінних біотопів. До екотонів належать естуарії річок – перехідні зони між прісноводними і морськими екосистемами. За своїми фізичними і біологічними характеристиками екотони – це унікальні зони з високою продуктивністю. Безпосередньо на стику змішування вод створюються особливо сприятливі умови для розвитку різних форм життя. Фауна і флора екотонів у видовому відношенні і за показниками чисельності окремих видів багатші, ніж у сусідніх гідробіоценозах. Так, у гідробіоценозах естуаріїв є морські, солонуватоводні і прісноводні форми. У цьому полягає так званий крайовий ефект гідробіоценозів контактних зон.

Екотонами можуть бути не лише контактні зони між річковими і морськими екосистемами, а і місця впадіння річок в озера і водосховища або притоків у річки. Встановлено, що крайовий ефект проявляється більшою мірою у тих випадках, коли відмінність умов суміжних біотопів найбільша. Це підтверджується особливим видовим багатством поверхневої плівки водойми у зоні контакту води з атмосферою (нейстон) і у зоні контакту води з донним ґрунтом.

11.4. Структура гідробіоценозів

Гідробіоценози, які складаються з автотрофних і гетеротрофних організмів, називаються **повночленними**. Інколи можуть зустрічатись водні екосистеми, в яких майже відсутні автотрофні організми, а є лише гетеротрофні. До таких неповночленних гідробіоценозів належать біоценози водойм темних печер, де не може відбуватися фотосинтез. У той же час у них можуть жити найпростіші, хемосинтезуючі бактерії, навіть деякі безхребетні, які живляться готовими органічними речовинами, що надходять з інших джерел (наприклад, з фільтраційних вод, які проходять через шар ґрунту і вимивають з нього не лише неорганічні, але і органічні речовини).

До складу повночленних гідробіоценозів входять гідробіонти різних систематичних груп: мікро- і макроводорості, вищі водяні рослини, бактерії, актиноміцети, найпростіші, безхребетні і риби.

Гідробіоценозом можна називати і характеризувати як угруповання водоростей (*альгоценози*), вищих водяних рослин (*фітоценози*), тварин (*зооценози*), риб (*іхтіоценози*) та ін. Можна виділяти гідробіоценози також за типом біотопу, наприклад, гідробіоценози товщі води, літоральної зони, скель (морські біоценози), піщаного ґрунту та ін. У гідроекологічній практиці нерідко об'єктом системного дослідження бувають не всі популяції гідробіоценозу, а лише ті, що належать до певного таксону (таксоценоз).

Залежно від типу донних ґрунтів може змінюватись і донна фауна. За цією ознакою в континентальних водоймах розрізняють біоценози піщаних ґрунтів (*псамофільні*), глинистих ґрунтів (*аргілофільні*), кам'янистого дна (*літофільні*), мулу (*пелофільні*). Для проточних (*лотичних*) водних систем до назви біоценозу додається префікс «рео». Так, біоценози річкових систем з піщаним дном мають назву *псамореофільні*, з глинистими – *аргілореофільні*, з мулистими – *пелореофільні* та ін.

У гідробіоценозі можуть виділятися чітко обмежені локальні угруповання рослин або тварин. Вони не є домінуючими, але відіграють досить помітну роль в їх функціонуванні.

Крім угруповань домінантних і специфічних (характерних) видів рослин і тварин у складі гідробіоценозів трапляються види, представлені нечисленними особинами. Вони не визначають загальну структуру біоценозу, але при певних змінах умов середовища можуть відігравати важливу роль у поповненні його біологічного різноманіття. Використовуючи різні джерела живлення, такі нечисленні організми за певних умов можуть значно збільшувати свою чисельність і біомасу і навіть зайняти у біоценозі домінуюче положення. Такі неспецифічні для певного часу існування біоценозу види гідробіонтів роблять його структуру більш стабільною, тобто завдяки значному видовому різноманіттю досягається динамічне існування гідробіоценозів.

Для водного середовища характерною є *вертикальна структура гідробіоценозів*. Вона визначається, насамперед, екологічними умовами, характерними для окремих екологічних зон водних об'єктів. Так, для пелагічних зон визначальними чинниками є градієнт освітлення, температура, газовий режим, концентрація біогенних речовин. На великих глибинах морів і океанів формування донних біоценозів залежить від гідростатичного тиску, типу ґрунтів і динаміки водних мас. Усі ці чинники визначають специфіку видового складу, домінування певних видів, їх біопродуктивність і вплив на популяції інших організмів. Саме абіотичні чинники середовища визначають просторову структуру гідробіоценозів. Просторовим межам гідробіоценозів відповідає біотоп, для якого мінімальний простір з комплексом взаємодіючих видів забезпечує повний цикл біогенного колообігу речовин і енергії.

Угруповання вищих водяних рослин (фітоценози) характеризуються як горизонтальною, так і вертикальною структурою. Окремі ділянки заростей можуть відрізнятися щільністю, віковим складом і загальною фітомасою. Просторовий поділ пов'язаний з підтриманням оптимальної щільності рослин за умов ценотичної конкуренції.

Вертикальна структура фітоценозів формується у відповідності з рівнем освітлення, який впливає на фотосинтетичну активність популяцій загалом. Її можна характеризувати, виходячи з ярусності рослинності, тобто співіснування різних за висотою груп рослин у межах фітоценозу. Для вищих водяних рослин ярусність може виявлятися як на рівні одновидових угруповань, так і в співіснуванні різних типів водяної рослинності, що можуть складатися з рослин, занурених у воду, прикріплених з плаваючим листям, вільноплаваючих і повітряно-водяних рослин. Для кожного з цих екологічних типів рослинності характерна своя просторова структура. Так, для куги озерної характерним є куртинний тип фітоценозів. Зімкненість куртин невисока (проективне покриття 5–40%, інколи до 70%). Ці рослини мають однарусну вертикальну структуру із щільністю пагонів до 200–300 на 1 м². Фітоценози рогозу вузьколистого мають однарусний травостій домінантної рослини. Але

часто у межах фітоценозу можна спостерігати дво- і триярусну структуру, яка утворюється популяціями інших видів рослин. Серед вільноплаваючих вищих водяних рослин виділяються масовим поширенням фітоценози сальвінії плаваючої, яка у місцях масового розвитку вкриває поверхню водою суцільним килимом. З прикріплених рослин з плаваючими вегетативними органами, які можуть утворювати до 100% проєктивного покриття, можна вказати фітоценози латаття білого. Вони часто мають двоярусну вертикальну структуру. При цьому нижній занурений у воду ярус латаття білого значно більш розвинутий, ніж той, що знаходиться на поверхні водоїми.

Отже, форми структурної організації фітоценозів водяних рослин досить різноманітні. Поряд з невеликими куртинами вони можуть утворювати суцільні зарості, які займають значні площі мілководь. При цьому вертикальна ярусність у них пов'язана з генетично закріпленою особливістю протікання всіх фізіологічних процесів (фотосинтез, утилізація поживних речовин, транспірація, вегетативне і статеве розмноження).

Структура планктонних і донних ценозів найбільш наглядно демонструється графічно у вигляді ценограми, яка поєднує 2 компоненти: графік, що відображає ранжування видових популяцій за рівнем їх кількісного розвитку, і секторіальну діаграму, на якій показані відсоткові співвідношення (за біомасою, чисельністю) основних таксономічних груп (для фітопланктону – зелені, діатомові, синьо-зелені та інші водорості; для зоопланктону – гіллястовусі і веслоногі ракоподібні, коловертки; для зообентосу – молюски, олігохети, личинки хірономід та інших комах). У центрі малого кола, вписаного у велике, вказується загальна біомаса ценозу.

Для поглибленого екологічного аналізу угруповань і біоценозів загалом часто використовується індекс щільності pb (b – біомаса даного виду, p – відсоток проб, в яких трапляється даний вид). За допомогою індексу щільності проводиться ранжування видів за ступенем їх значущості в угрупованні, до складу якого вони входять.

Ценограма одночасно дає інформацію про видовий склад ценозу, його ієрархічну структуру (види-домінанти, субдомінанти, адомінанти), біомасу ценозу загалом і питому вагу у ній найважливіших систематичних груп (великих таксонів) гідробіонтів. Вона піддається інтерпретації методом комп'ютерної графіки, що дає змогу зареєструвати всю отриману біоценологічну інформацію у комп'ютерній пам'яті, а також моделювати різні варіанти змін структури угруповань гідробіонтів у різні періоди їх існування, тобто прогнозувати можливі зміни, що виникають під впливом природних і антропогенних чинників.

11.5. Взаємовідношення гідробіонтів в екосистемах

Гідробіонти в екосистемах перебувають у постійному контакті і досить складних взаємовідношеннях. Найважливіші з них – це топічні і трофічні (харчові) зв'язки.

Топічні взаємовідношення пов'язані із спільним проживанням різних популяцій в одному біотопі і відповідно – міжвидовою конкуренцією за місце, розчинений у воді кисень та інші необхідні для життя умови.

Трофічні зв'язки, що тісно переплітаються, формують трофічні ланцюги різного типу, по яких циркулює потік енергії. Різні види мають і свої і спільні з іншими джерела живлення, а переплетіння трофічних ланцюгів створює трофічну сітку екосистеми.

Кожний член трофічного ланцюга виступає по відношенню до попередніх як хижак, а по відношенню до тих, що його споживають, – як жертва. Наприклад, гіллястовусі ракоподібні поїдають планктонні водорості і мікроорганізми, їх самих поїдають риби-планктофаги (рослиноїдні риби), а останніх – хижі риби. Паралельно існують інші трофічні ланцюги: коловертки поїдають мікроводорості і бактерій, хижі циклопи поїдають коловерток і молодь гіллястовусих, а самих циклопів – риби-планктофаги.

В.М. Беклемішев виділяє ще 2 типи зв'язків: міграційні, або форичні, і фабричні. Останній тип зв'язків виникає тоді, коли організми одного виду використовують виділення (екскременти) або зруйновані частини тіла іншого організму (наприклад, черепашки

моллюсків, скинуті шкурки під час линяння у ракоподібних) як місце для оселення або для побудови власного тіла.

Окремий тип міжпопуляційних зв'язків становлять *антибіотичні* зв'язки, які пов'язані з виділенням гідробіонтами, зокрема вищими водними рослинами, антибіотиків, що згубно діють на мікроби, віруси і водорості, а також різних отруйних речовин (синьо-зелені, динофітові, отруйні безхребетні і риби). Виділення антибіотиків і отруйних речовин – це «хімічна зброя» гідробіонтів у боротьбі за існування.

Відповідні взаємовідношення між рослинами у ботаніці називаються *алелопатією*.

Як наслідок взаємодії всіх співгруповань гідробіонтів і абіотичних чинників середовища формується екологічна ніша популяції, тобто те місце, яке воно займає у системі біоценологічних зв'язків. Ніша – це сукупність усіх умов, необхідних для існування виду, не обмеженого часом і простором. Вона характеризує ступінь біологічної спеціалізації виду.

Особини одного і того ж виду на різних стадіях розвитку можуть займати різні екологічні ніші, наприклад, пуголовки, що живуть у воді і входять до складу водних екосистем, і дорослі жаби, які живуть у наземному середовищі, а для розмноження знову входять у воду.

Досить складними є взаємини риб і безхребетних в екосистемах. Зоопланктон, зообентос і частково зооперифітон і зоофітос споживаються рибами і становлять їх природну кормову базу. Виїдаючи зоопланктон, риби-зоопланктофаги істотно змінюють кількісні характеристики і співвідношення популяцій і отже – структуру планктонних співгруповань. Те саме стосується взаємовідношення риб-бентофагів і бентичних організмів.

Виїдання може бути суцільним або вибіркоким, що залежить від співвідношення розмірів тіла (зокрема ротового отвору) риби-споживача і кормових об'єктів. Деякі зоопланктонти, наприклад, *Daphnia longispina*, мають вирости, голки, шипи та інші морфологічні утворення, які колють ротовий отвір риб, і тому риби обминають їх. Інших зоопланктонтів, що не мають відповідних морфологічних захисних елементів, вони споживають більш охоче. Мальки риб не можуть заковтувати відносно великих планктонтів, наприклад дафній, і живляться лише дрібними організмами (коловертками, наупліусами веслоногих ракоподібних). Коли мальки підрастають, ситуація змінюється, і розпочинається цілковите виїдання і мезозоопланктону, внаслідок чого його загальна чисельність різко знижується. Це значно впливає і на розвиток фітопланктону, оскільки при зменшенні чисельності зоопланктону послаблюється прес на фітопланктонні водорості, які можуть розмножуватися до рівня «цвітіння» води.

Інтродукція риб у водойми може істотно змінювати цю ситуацію, бо наприклад фітопланктофаг білий товстолоб масово виїдає фітопланктон, а зоопланктофаг строкатий товстолоб виступає як додатковий споживач зоопланктону.

Багато зоопланктонних організмів влітку знаходить притулок у заростях вищих водних рослин, ховаючись тут від перегріву води і надмірного освітлення. У цьому біоценозі вони також стають поживою риб (мальків, личинок), а також хижих комах і їх личинок.

При поїданні вищих водних рослин білим амуром винищується біотоп цього комплексного біоценозу, і він фактично перестає існувати.

Інтенсивність виїдання кормової бази рибами можна оцінити, досліджуючи склад корму у шлунках і кишечниках риб і зіставляючи його з видовим складом планктонних і донних ценозів відповідної водойми. Кількісну оцінку можна дати за показником, що називається *індексом наповнення* (шлунків або кишечників). Це – відношення загальної маси вмісту цих органів до маси тіла риби, виражене у продецимілі (‰).

Масу шлункового або кишкового вмісту встановлюють безпосереднім зважуванням, вилучаючи її з розтятих шлунків (кишечників), або опосередковано, підраховуючи всі організми або їх неперетравлені залишки у кожній пробі, далі слід помножити кількість виявлених особин кожного виду на їх «стандартну» біомасу за довідковими таблицями.

Оскільки у шлунково-кишковому тракті риб багато кормових організмів перебувають у частково перетравленому стані, їх ідентифікація проводиться за допомогою спеціальних

довідників, а біомаса визначається за спеціальними таблицями «реконструйованої» маси. Всі розрахунки підсумовуються, а після опрацювання достатньої кількості проб (щонайменше 25 розтятих риб однакового віку, розміру і маси) обробляються статистично з встановленням середнього значення для досліджуваної популяції риб.

Виїдаючи свою природну кормову базу, риби зрештою починають голодувати. Це, зокрема, спостерігається у нерестових ставках, де велика кількість мальків, що народилися одночасно, може за короткий час виїсти весь зоопланктон і загинути від голоду.

Дефіцит корму може виникати внаслідок міжвидової конкуренції (як між різними видами риб, так і між рибами і хижими безхребетними). Ступінь її напруженості також можна оцінити, досліджуючи вміст шлунково-кишкового тракту риб різних видів.

Поширеним типом зв'язку в екосистемах є симбіоз (термін «симбіоз» запропонував А. де Барі у 1879 р.). Під ним розуміють тривале співіснування організмів різних видів, при якому обидва організми (симбіонти) краще адаптуються до умов середовища. У симбіотичних системах можуть виникати трофічні, просторові та інші типи взаємовідношень. При трофічних зв'язках живлення одного з партнерів відбувається завдяки невикористаним залишкам корму, продуктам травлення або тканинним рідинам тіла іншого. При просторовому симбіозі один вид гідробіонтів поселяється на поверхні або всередині тіла іншого. До такого симбіозу належить також спільне використання укриття, наприклад, черепашок, нір, будиночків та ін. У симбіотичних взаємовідношеннях один із партнерів певною мірою покладає на іншого (або один на одного) завдання регуляції своїх взаємовідношень із довкіллям. У зв'язку з цим симбіонти часто мають різні, а точніше, протилежні ознаки. Це можуть бути як рухливі організми, так і такі, що ведуть прикріпленний спосіб життя, пасивні і такі, що можуть захистити себе від ворогів. За особливостями взаємовідношень між партнерами виділяють такі основні типи симбіозу.

Коменсалізм є такою формою взаємовідношення між двома видами організмів, коли один з них користується певними перевагами іншого, не завдаючи йому безпосередньої шкоди. При такій формі співіснування коменсал використовує хазяїна як місце поселення або засіб пересування, а сам виступає свого роду санітаром, який підбирає залишки його корму або живиться іншими організмами, що живуть у тілі хазяїна. Так, джгутикові і амеби, які живуть у кишечнику риб, живляться бактеріями, які у ньому знаходяться. Олігохета *хетогастер ставковий* (*Chaetogaster limnaei*) інколи поселяється у дихальній порожнині деяких двостулкових і черевоногих моллюсків, використовуючи їх як укриття. Деякі риби із родини Pomacentridae живуть серед щупалець гігантських морських анемонів. Постійними мешканцями анемонів є також невеликі за розміром і яскраво забарвлені рибки роду *Amphiprion*. Вони вільно плавають серед щупалець цих кишковопорожнинних, живляться залишками їжі анемонів і навіть збирають залишки корму з їх щупалець. У свою чергу ці рибки приносять свою здобич до щупальцевих заростей анемонів, де і з'їдають її, а залишки підбирають анемони. У той же час, як лише до щупалець анемонів наближаються інші водні тварини, їх одразу ж схоплюють щупальці і вражають спеціальною отруйною рідиною. Прикладом коменсалізму кишковопорожнинних і риб є постійне перебування молоді пікші, тріски та інших риб під дзвоном великої арктичної медузи *Cyanea capillata*. Вони використовують її як схованку і місце знаходження корму: об'їдають залишки корму, що прилипли до щупалець.

Особливою формою взаємовідношень гідробіонтів в екосистемах є *мутуалізм*. Це така форма співіснування, коли жоден з партнерів не може існувати без іншого. Прикладом можуть слугувати водорості, які живуть в організмі зеленої гідри і віддають їй до 30% продуктів фотосинтезу. Ще більше (до 50%) віддають органічних речовин інфузоріям (*Paramecium caudatum*) зелені водорості, які під час свого метаболізму засвоюють вуглекислоту з тіла інфузорій. У тілі турбелярій *Convoluta roscoffensis* постійно перебуває зелена водорість *Platymonas convoluta*, завдяки якій ця турбелярія і живе.

Мутуалізм автотрофних і гетеротрофних організмів є не винятковим явищем, а еволюційно закріпленим співіснуванням. У процесі еволюції сформувалися навіть

механізми, за допомогою яких гетеротрофний організм стримує поділ водоростевих клітин шляхом утворення спеціальних пригнічуючих речовин. Завдяки цьому розвиток водоростей знаходиться під контролем і ніколи не заважає нормальному розвитку хазяїна. Водночас клітини цих водоростей не можуть вільно існувати у воді.

Іншим прикладом симбіотичних взаємовідношень є перебування у тілі глибоководних риб і деяких безхребетних хемосинтезуючих бактерій, які світяться. Так, у тілі риби глибоководного вудильника поселяється паличковидна бактерія, яка передає світло через систему біологічних «світловодів». За умов глибоководної темноти такий спосіб співіснування полегшує контакти рибам, а бактеріям забезпечує достатню кількість поживних речовин.

Однією з форм взаємовідношень між гідробіонтами в екосистемах є **стимуляція**. Під нею розуміють стимуляцію росту організмами одних популяцій іншими. Зазвичай, її основою є біохімічна взаємодія між метаболітами, які виділяються організмами, що входять до різних популяцій. Наприклад, для нормального розвитку діатомових водоростей потрібен вітамін В₁₂, який виділяється у процесі життєдіяльності бактерій. При перебуванні у біоценозі бактерій і водоростей створюються сприятливі умови, за яких водорості виділяють достатню кількість полісахаридів, необхідних для розвитку бактерій, а останні забезпечують їх вітаміном В₁₂. Завдяки цьому стимулюється ріст і розвиток як бактерій, так і водоростей.

Зовсім іншими взаємовідношеннями характеризується конкуренція, хижацтво і паразитизм. **Конкуренція** – це взаємовідношення між організмами одного виду, які проявляються у боротьбі за корм, біотоп та ін. **Хижацтво** характеризується виживанням одних організмів завдяки поїданню інших. Воно може набувати різних форм. Хижаками можуть бути і рослини. Так, на вільчастих листках *пухирника звичайного* *Utricularia vulgaris* розміщені пухирці, які мають вхідний отвір, що закривається клапаном. Оскільки листя занурене у воду, через такий отвір у пухирці заходять личинки риб і, не маючи можливості повернутись назад, вони гинуть, а продукти розкладу тіла засвоюються цією рослиною. Листя іншої рослини – *альдрованди пухирчастої* *Aldrovanda vesiculosa* вкрите тонкими волосинами, при дотику до яких листя скручується, утворюючи камеру, де захоронюються дрібні личинки риб і деякі безхребетні, а продукти їх розкладу засвоюються рослиною. У Рибінському водосховищі у 1957 р. у пухирцях 71–78% пухирника знайдено мертвих планктонів (гіллястовусих, веслоногих і черепашкових ракоподібних).

Паразитизм – це форма взаємовідношень двох різних організмів, які належать до різних видів. Він характеризується більш складним, ніж хижацтво, антагоністичним характером зв'язків. Один з видів (паразит) використовує іншого (хазяїна) як середовище перебування і джерело живлення, покладаючи на нього регуляцію своїх відносин із довкіллям. Взаємовідношення у паразитичних системах між партнерами побудовані за принципом нестійкої рівноваги, порушення якої може призвести до загибелі одного або двох партнерів. Зокрема, паразити істотно впливають на чисельність популяції хазяїв і можуть визначати спрямованість мікроеволюційних процесів. Вважається, що антагоністичні взаємовідношення між паразитом і хазяїном визначаються більш тісним, ніж при коменсалізмі, зв'язком. Організм хазяїна часто сприймає паразита як антиген, що викликає утворення антитіл та інші імунобіологічні реакції. Внаслідок цього прояви антагоністичних взаємовідношень між партнерами можуть згладжуватися.

Паразитів поділяють на **облігатних** (обов'язкових), які взагалі не можуть існувати без живлення тканинами і соками організму свого хазяїна і **факультативних** (не обов'язкових), які поряд з паразитизмом можуть вести і вільний спосіб життя. У випадку, коли паразити нападають на хазяїв лише під час живлення, взаємовідношення отримали назву **тимчасовий паразитизм**. За місцем розташування паразитів поділяють на **ектопаразитів**, що мешкають на поверхні тіла, і **ендопаразитів**, які живуть у внутрішніх органах (тканини, клітини, порожнини тіла).

Серед паразитів риб зустрічаються представники майже усіх класів найпростіших: джугутикових, корененіжок, споровиків та інфузорій. Джугутикові паразитують на шкірі, у

кишечнику, крові. Корененіжки поширені здебільшого в органах травної і видільної систем. Інфузорії вражають зябра і шкіру. Такі інфузорії, як хілодонела та іхтіофтириус, часто є причиною масової загибелі молоді риб у ставкових рибних господарствах. Поширені у водоймах (особливо у водосховищах) такі паразити, як *ремнець*. Цей паразит локалізується у кишечнику остаточних хазяїв, якими є рибоїдні птахи (першими хазяями є веслоногі рачки, а проміжними – риби).

У водних екосистемах паразитизм – досить поширене явище, бо водне середовище сприяє передачі паразитичних організмів від одного виду тварин до інших. Відомі такі форми паразитичних взаємовідношень, коли самі паразити слугують хазяями для інших паразитів. Так, деякі мікроспоридії паразитують у трематодах, цестодах та інших паразитах. Деякі з них викликають загибель акваріумних молюсків, ракоподібних і риб.

Паразитів риб і безхребетних та їх взаємини з хазяями вивчає окрема галузь біологічної науки – гідропаразитологія, засновником якої був академік НАН України О.П. Маркевич.

11.6. Роль вищих хребетних тварин у біологічних процесах водних екосистем

У біологічних процесах, що відбуваються у водних екосистемах, крім власне гідробіонтів, досить значну роль відіграють вищі хребетні тварини, які або постійно мешкають у водному середовищі, або пов'язані з ним на певних етапах свого життєвого циклу. Це – земноводні (амфібії), плазуни (рептилії), птахи і ссавці.

Амфібії значну частину свого життя перебувають у воді, де відбувається спарювання самців і самок, запліднення і відкладається ікра. Вони трапляються у тихих заводях, непроточних озерах і ставках, заболочених низинах, великих і малих річках і навіть швидких гірських струмках.

З амфібій на Європейському континенті найбільш поширені жаби – трав'яна, ставкова, гостроморда і озерна; ропухи – сіра, або звичайна, зелена, строката і жерлянка, або кумка звичайна.

Усі згадані амфібії розмножуються у воді. З відкладеної ікри викльовуються хвостаті пуголовки, що дихають перистими зябрами. Пуголовки проходять кілька стадій метаморфозу і перетворюються у дорослих жаб, які мігрують у наземні біотопи.

Наземні жаби перебувають поблизу водойм або зволжених місць, а у воду заходять лише для розмноження (гостроморда, трав'яна жаби). Озерна і ставкова жаби живуть здебільшого у воді. Дорослі жаби споживають здебільшого комах і дрібних хребетних. Озерна і ставкова жаби, ропухи поїдають ікру і молодь риб. При масовому розвитку вони можуть знищити у ставку до 50% молоді риб. Споживають вони і личинок комах, які проходять стадії розвитку у воді. Їх вплив на рибопродуктивність водойм оцінюється неоднозначно: як споживачі молоді риб вони завдають значної шкоди рибному господарству, а споживаючи комах та їх личинок, що поїдають ікру і мальків риб, навпаки, зберігають риб'ячу молодь від винищення.

Жаби часто самі стають жертвою хижих риб. Особливо інтенсивно за ними полюють соми. У Дніпрі і його водосховищах соми часто підходять близько до берега, де і нападають на жаб. У ставкових господарствах форель, окунь та інші хижі риби поїдають пуголовок, а самі пуголовки живляться зоопланктоном і конкурують за кормову базу з молоддю риб.

За ікрою і личинками риб полюють тритони, що належать до хвостатих земноводних родини саламандрових. В Україні поширений карпатський тритон – ендемік, зустрічається лише у Карпатах.

Більшість рептилій – наземні тварини з чотирма 5-палими кінцівками, а вужі і змії – безногі. Морські види черепах і змії адаптувалися до життя у воді і виходять на сушу лише для того, щоб відкласти яйця. Чимало рептилій народжує живих малят. Серед черепах є прісноводні види, які живуть у річках і ставках. Їх можна зустріти у рукавах пониззя Дніпра, Дністра і Дунаю. Вони повільно і незграбно рухаються по землі, але спритні у водному середовищі. Більшість черепах – хижаки, які полюють на інших тварин, але є серед них і рослиноїдні види. Усі черепахи ковтають шматки їжі, оскільки не можуть жувати.

Розмножуються черепахи, відкладаючи яйця в ямки, де теплий і м'який ґрунт. У прогрітому ґрунті (найчастіше це пісок) в яйцях розвиваються черепащата, які самостійно вилуплюються з кладки. І прісноводні, і морські черепахи споживають рибу.

Взаємовідношення між рибами і рептиліями у водоймах реалізуються у формі хижак-жертва. При цьому хижакими є, зазвичай, такі рептилії, як вужі, змії і крокодили. На Європейському континенті поширений водяний вуж, який споживає здебільшого рибу. Особливо значну шкодуносять вужі рибним господарствам на рисових чеках. Серед плазунів прісних водойм тропічних широт дуже багато змії і вужів, які нападають на риб.

Значну частину кормового раціону крокодилів становлять риби і водяні безхребетні. Крокодили і алігатори – типові хижаки, але з віком їх раціон змінюється. Так, півметровий нільський крокодил з оз. Вікторія живиться комахами, павуками, жабами, а коли він досягає довжини 1 м, то полює на риб, птахів, ящірок, дрібних ссавців. Дорослі крокодили можуть нападати на великих ссавців і плазунів, навіть і на людей.

Береги морів, водосховищ, озер і боліт дають притулок численним видам водоплавних птахів, які плавають і пірнають у пошуках корму. Відомо близько 300 видів птахів, які гніздяться вздовж узбережжя. У заростях біля води гніздяться пелікани, качки, гуси та інші представники пернатих. На берегах і гирлах річок, мілководдях водосховищ трапляються шилодзьобка, тендітний високий довгоногий кулик з чорно-білим забарвленням.

На прісноводних озерах, річках і болотах живуть чаплі, лелеки, журавлі, пастушки і цілі зграї пластинчатодзьобих качок, гусей, лебедів. Пластинчатодзьобові – це здебільшого рослиноїдні птахи, які живляться травами, водоростями, комахами і рачками. Серед них зустрічається змієшийка – найстрункіший водоплавний птах, який своїм довгим гострим дзьобом гарпунить риб, жаб, раків та інших дрібних тварин.

Серед хижих птахів, які мешкають біля водойм і живляться рибою, виділяються орел-білохвіст і скопа. Особливо велика кількість птахів живе на узбережжі морів, полюючи за рибою. Серед них добре відомі альбатроси, буревісники і тайфунники, які можуть тривалий час перебувати у повітрі, пролітаючи над морем тисячі кілометрів, і лише для розмноження вони повертаються на берег. Серед володарів океанських просторів, які полюють за рибами, є численні групи птахів, які більшу частину життя проводять на воді, пірнаючи за рибою. Так, чистуни, топірці і кайри гніздяться на неприступних прибережних скелях; а баклани (родичі пеліканів) у ті години, коли не пірнають за рибою, сидять на березі і сушать пір'я під сонцем, розпрямивши крила. Кайри утворюють на скелях великі колонії («пташині базари»).

Значення птахів для функціонування водних екосистем надзвичайно важливе. Особливим різноманіттям характеризуються взаємовідношення риб з птахами. Птахи удобрюють водойми, переносять ікру риб, яка прилипає до їх пір'я і лапок. Біля «пташиних базарів» часто концентруються великі скупчення риб, які живляться більш розвинутим на таких морських акваторіях фіто- і зоопланктоном.

У промисловому рибництві увійшло у практику створення комбінованих рибно-качиних ставкових господарств для розведення коропа. Поєднане вирощування риби і качок сприяє значному підвищенню рибопродуктивності, що є наслідком удобрення ставків пташиними екскрементами і поїдання надмірної рослинності качками. Декоративну роль у міських басейнах відіграють лебеді.

Водночас птахи негативно впливають на рибопродуктивність природних і штучних водойм. Рибоїдні риби можуть виїдати значну частину не лише молоді, а і дорослих риб. Описані випадки, коли через поїдання птахами чисельність молоді промислово цінних видів риб зменшувалась у ставках у 4–5 разів. Птахи можуть переносити деякі небезпечні глистяні інвазії, зокрема лігульоз. Збудником цього захворювання є *ремнець* *Ligula intestinalis*, у циклі розвитку якого першим хазяїном виступають веслоногі рачки, проміжним – риби, які їх поїдають, а остаточною – рибоїдні птахи.

Оцінюючи значення птахів для функціонування прісноводних екосистем, необхідно враховувати і їх роль як біологічних меліораторів: вони поїдають надмірно розвинуту водяну

рослинність (здебільшого ряску), а також знищують велику кількість хижих водних комах та амфібій, які живляться ікрою, личинками і мальками риб.

У континентальних водоймах споживають рибу ондатри, вихухолі, видри, навіть лисиці і ведмеді.

Вплив наземних тварин на функціонування гідроекосистем полягає не лише у поїданні окремих груп гідробіонтів, а і у створенні запруд і утворенні у прибережних ділянках суші системи нір, що заповнюються водою. Так, створені бобрами гаті не лише змінюють гідрологічний режим на окремих ділянках річок, а і перетворюють їх у слабо проточні водойми. Такі запруды можуть істотно порушувати міграційні шляхи риб, що особливо негативно впливає на їх нормальний нерест.

Наведені відомості свідчать про існування біотичних зв'язків між процесами всередині водойми і поза нею, в яких беруть участь наземні тварини.

Біотичні взаємовідношення між водними тваринами у морських екосистемах характеризуються здебільшого зв'язками типу кормовий об'єкт-споживач. Так, зоопланктон споживають риби і такі морські ссавці, як кити. Наприклад, основним кормом вусатих китів є планктонні (зокрема, рачки *Calanus*) і донні (бокоплави *Amphipoda*) ракоподібні. Цими ж рачками живляться атлантичний оселедець і багато інших видів риб. Серед морських китів є й такі, що поїдають рибу. Близько 45% видів зубатих китів і 50% видів вусатих китів є рибоїдними тваринами.

Серед чорноморських ссавців полюють за рибою дельфіни, їх основним кормом є хамса, шпрот, ставрида, луфар, барабулька та ін. Серед дельфінів найбільшою агресивністю виділяється касатка, яка нападає не лише на дрібних зграйних риб, а і на скатів, камбал і навіть акул.

Багато риби поїдають морські рибоїдні птахи, зокрема чайки. Серед них виділяється малий буревісник, який може пірнати за рибою на глибину до 70 м.

Значну шкоду морській іхтіофауні завдають кишковопорожнинні. Відомо близько 27 видів медуз, які захоплюють своїми щупальцями мальків риб, вражають їх отруйними жалкими клітинами, а потім направляють у ротову порожнину для подальшого перетравлення. Споживають риб кальмари.

Крім риб-планктофагів є риби бентофаги. Їх основний корм – молюски та інші донні і придонні безхребетні.

Біотичні зв'язки у водних тварин визначаються не лише живленням. Важливе місце у таких зв'язках має процес відтворення собі подібних. Зокрема, використання одних видів гідробіонтів іншими як нерестового субстрату. Відомі особливості нересту риб, коли ікра відкладається під панцир крабів або у мантийну порожнину молюсків. До біотичних зв'язків належить утворення зграй, використання куполів медуз як укриття для личинок і мальків риб і багато інших форм.

ЗАПИТАННЯ ДЛЯ САМОПЕРЕВІРКИ

1. Дайте визначення гідробіоценозу.
2. Які Вам відомі індекси видового різноманіття?
3. Що таке екотоп?
4. Наведіть характеристику структура планктонних і донних ценозів.
5. Назвіть найголовніші взаємовідношення гідробіонтів в екосистемах.

РОЗДІЛ 12. БІОЛОГІЧНА ІНДИКАЦІЯ ЯКОСТІ ВОДОЙМ

12.1. Якість води і методи її оцінки

Якість води – це характеристика, яка визначає придатність води для конкретного способу її використання у житті людини і господарської діяльності. Залежно від галузі (мети) використання, вимоги, що висувають до якості води, можуть бути різними і базуються, насамперед, на якісному і кількісному складі речовин, що містяться у воді. Існують нормативні документи, за якими оцінюється придатність води для різних цілей: централізованого комунально-питного водопостачання, технічного водопостачання, рекреації, рибного господарства, зрошення та ін. (Мальцев, Карпова, Зуб, 2011).

Якість води прийнято умовно розділяти на кілька класів, яким властиві певні характеристики. Для зручності, кожен клас отримав певний колір позначення на карті якості води. Зазвичай, після визначення класу якості води, ділянку водойми, яку досліджували, на картах чи схемах позначають відповідним кольором, що дозволяє наочно проілюструвати ступінь її забруднення. На сьогодні є багато класифікацій якості води, нижче наведено одну з них з 5-ма класами.

I клас якості води – дуже чиста (колір на картах якості води – блакитний). Вода, що відповідає даному класу, містить незначну концентрацію біогенних елементів, добре насичена киснем, прозора і холодна. У водоймах серед водяних рослин трапляються здебільшого водяні мохи і харові водорості, які в озерах можуть поширюватися до глибини 8–10 м; серед донних безхребетних тварин – види, надзвичайно чутливі до забруднення і вибагливі до високого вмісту кисню (веснянки, одноденки, деякі види волохокрильців). Вода подібної якості в Україні, зазвичай, буває лише у гірських річках і озерах, там, де вплив людини на природу ще порівняно невеликий.

II клас якості води – чиста (колір на картах якості води – зелений). У воді даного класу збільшується кількість біогенних елементів, через що у водоймі спостерігається високе видове різноманіття водоростей, моллюсків, ракоподібних, личинок комах. Водяні рослини тут також різноманітні, домінують угруповання занурених рослин, зарості яких розповсюджені на значній площі. Вода такої якості властива природним водоймам, у які не потрапляють стоки комунальних підприємств, промислових об'єктів і сільськогосподарських комплексів.

III клас якості води – забруднена (колір на картах якості води – жовтий). У таких водах відмічається збільшений вміст біогенних елементів, органічної речовини, внаслідок чого збільшується біопродуктивність водойми. Це проявляється у посиленому розвитку різноманітних водяних рослин і виникненні такого явища, як «цвітіння» води через масовий розвиток у ній мікроскопічних водоростей. Загальна кількість видів рослин і тварин зменшується, але збільшується кількість і чисельність видів, здатних витримувати забруднення водного середовища. Серед донних безхребетних тварин характерними є легеневі моллюски, п'явки, трапляються різноманітні планктонні ракоподібні (дафнії, циклопи), водяні клопи, жуки, личинки бабок. Води III класу якості характерні для озер і річок, у які у невеликій кількості потрапляють комунальні стоки і стоки тваринницьких ферм, цукрових заводів та ін.

IV клас якості води – брудна (колір на картах якості води – оранжевий). Це води дуже замулених водойм з поганим кисневим режимом, явищами задухи і надзвичайно низькою прозорістю води. Накопичення органічної речовини у донних відкладах супроводжується утворенням метану і сірководню, які вчиняють токсичну дію на риб і безхребетних. Біорізноманіття водяних організмів низьке, серед донних безхребетних наявні здебільшого личинки комарів-дзвінців і малоштиткові черви (олігохети). Лише деякі види водяних рослин здатні витримувати такі несприятливі екологічні умови. При цьому вони можуть досягати значної чисельності і біомаси (наприклад, ряска). Вода подібної якості спостерігається у водоймах, до яких регулярно і у значній кількості потрапляють промислово-комунальні стічні води або стоки сільськогосподарських підприємств.

V клас якості води – дуже брудна (колір на картах якості води – червоний). Визначається у водоймах, де концентрація розчиненого кисню вкрай низька (менше 10%), відбуваються процеси гниття, а у донних відкладах наявна висока концентрація сірководню. Для водойм із водою такої якості характерна дуже низька біологічна продуктивність, водяні рослини і донні макробезхребетні, зазвичай, відсутні або трапляються зрідка. Значного розвитку тут набувають лише певні види мікроорганізмів і найпростіших.

Методи оцінки якості води

Оцінка якості води є ключовим завданням будь-яких заходів у галузі водокористування, раціонального природокористування і проведення природоохоронних дій у водоймах. Якість води оцінюють за широким спектром показників – фізико-хімічних (гідрохімічних, гідрофізичних, гідрологічних) і біологічних (гідробіологічних, бактеріологічних).

Застосування **фізико-хімічних методів** передбачає визначення абіотичних чинників: температури, прозорості води, концентрації завислих речовин, іонного складу, мінералізації, концентрації біогенних елементів, органічної речовини, розчиненого у воді кисню, різноманітних токсикантів, показника рН та ін. Традиційно якість води визначається хімічними методами. Для цього на кількох ділянках водойми відбирають проби води, які потім детально аналізують у спеціально обладнаних лабораторіях. Для визначення хімічного складу води, виявлення у ній забруднюючих речовин використовують різноманітні реактиви і прилади. За їх допомогою можна отримати точні данні про забруднювачі та їх концентрацію. Але такі підходи до визначення якості води мають свої недоліки, а саме:

- за невеликої концентрації речовин складно точно оцінити, наскільки вони шкідливі для гідробіонтів і людини;
- методи не враховують можливої взаємодії забруднюючих речовин, за якої токсичність їх збільшується;
- можна оцінити якість води лише на момент відбору проби, але вони не дозволяють виявити аварійні скиди, що могли відбуватися у водоймі у минулому.

Крім того, ці методики потребують значних матеріальних витрат і часу, вони досить складні, їх можуть виконувати лише спеціалісти високої кваліфікації.

Біологічні методи оцінки якості води базуються на розумінні того, що абіотичні здатності води визначають спектр видів, здатних тут мешкати. Знаючи умови, за яких розвиваються ті чи інші види водяних рослин і тварин, за складом біоти у водоймі можна, відповідно, визначити її екологічний стан. Під біологічною оцінкою якості води розуміють систематичне використання біологічних відповідей на зміни характеристик довкілля, тобто на зміни стану екосистеми. Біологічні методи ґрунтуються на дослідженні кількісного і якісного складу населення водойми (бактерій, рослин, тварин) і змін, що відбуваються в їх угрупованнях. Склад водяних організмів різних водойм, а, іноді, і різних ділянок однієї водойми неоднаковий і визначається особливостями середовища, яке їх оточує. Кожен вид потребує для свого існування певних умов і не здатен набути розквіту там, де їх нема. Тому найкращими приладами, за якими можна оцінити якість водного середовища, є самі мешканці водойми.

Біологічні методи оцінки якості води мають низку переваг перед хімічними і фізичними, оскільки угруповання живих організмів відображають усі зміни водного середовища, одночасно реагуючи на комплекс різноманітних природних і антропогенних чинників, зокрема і забруднювачів. Оцінка ступеня забруднення водойми за складом населення дозволяє швидко визначити її санітарний стан, трофічний статус, ступінь і тип забруднення, шляхи його поширення у водоймі. Метод біоіндикації дозволяє оцінити наслідки як постійного, так і залпового забруднення, оскільки відповідь біоти усереднює «ефект забруднення» у часі. І, зрештою, біологічні методи дозволяють оцінити спроможність та інтенсивність перебігу самоочищення у водоймі і відновлення екосистеми після дії забруднювача.

Головними перевагами біологічного методу оцінки якості води є:

- доступність процедур для широкого кола фахівців і активістів природоохоронного руху;

- низька вартість водночас із серйозною науковою обґрунтованістю;
- швидке отримання результатів;
- «м'якість» для довкілля;
- можливість виявити результати впливу попереднього чи довготривалого забруднення.

Біологічні методи оцінки якості води

Біологічні методи оцінки якості води, які використовують біологічні особливості видів і показники структури угруповань біоти водойми, почали широко залучати до практики оцінки стану водойм лише у другій половині ХХ ст. Однак сьогодні вони широкого використовуються і швидко розвиваються. Біологічна оцінка якості води природних водойм проводиться за допомогою різних методів, серед яких головними є біотестування, біоіндикація і біомоніторинг.

Біотестування – процедура оцінки токсичності середовища за допомогою тест-об'єктів. У випадку оцінки якості води використовують реакцію певних видів живих організмів (або окремих органів, тканин чи клітин організму) на забруднення. До тест-організмів висувають певні вимоги: вони повинні мати високу чутливість до токсичних речовин і легко розмножуватися у лабораторних умовах. Це можуть бути певні види найпростіших, плоских червів, молюсків, ракоподібних, одноклітинних водоростей і навіть деякі види вищих водяних рослин, однак найбільше інформації одержано з використанням гіллястовусих ракоподібних (насамперед дафній) як тест-об'єкту. Тест-функції, які рееструються під час біотестування, різноманітні. У водоростей – це інтенсивність фотосинтезу, вміст хлорофілу; у макрофітів – швидкість руху протоплазми; у інфузорій – швидкість руху тварини, частота биття війок; у гіллястовусих ракоподібних – ритм серцевих скорочень; у молюсків – реакція закривання черепашки.

Біотестування здійснюється кількома шляхами. Так, тест-об'єкт можна розмістити на визначений час у воду з відомою токсичною речовиною і за змінами у його організмі отримати уявлення про наслідки шкідливого впливу. Інший спосіб – з водойми відібрати пробу води, на визначений час заселити до неї тест-організм і визначити зміни у його поведінці, фізіологічних реакціях (здатність виживати, темпи розмноження, інтенсивність дихання, фотосинтезу та ін.) чи внутрішній будові органів, тканин і клітин. Такі експериментальні методи досить чутливі і спрямовані, насамперед, на визначення високотоксичних, сильно діючих хімічних речовин, що містяться у воді. Цей метод розроблений для оцінки якості води, у якій немає свого живого населення, тому його широко застосовують для оцінки придатності водопровідної води, у якій у результаті очищення біота майже відсутня.

Біоіндикація – метод оцінки якості води і екологічного стану водойми за складом видів-індикаторів або структурними показниками угруповань. Іншими словами, біоіндикація – це спосіб оцінки антропогенного навантаження за реакцією на нього живих організмів та їх угруповань. Даний підхід базується на постулаті, що всі живі і неживі компоненти екосистеми тісно взаємопов'язані між собою, а, отже, екологічний стан водойми, забруднення і несприятливі якості води у ній позначається на організмах, які тут мешкають: види-індикатори з'являються або зникають, змінюється їх видове багатство (кількість видів), чисельність, рясність, продукційні показники та ін. Метод можна використовувати для оцінки якості води у водоймах, що мають розвинену власну біоту. І якщо біотестування дозволяє вивчити наслідки впливу забруднення на рівні організму, тканини, клітини, то біоіндикація дозволяє оцінити результат дії забруднення на видовому, популяційному рівні, а також на рівні угруповань і екосистем. Біотестування дозволяє оцінити стан води, що аналізується, біоіндикація – стан екосистеми водойми.

Біомоніторинг. Для оцінки напрямку перебігу екологічних процесів у водоймі і розробки стратегії її оздоровлення необхідно проводити систематичні спостереження за її екологічним станом і станом якості води у ній, періодично визначаючи контрольні (індикаторні) показники. Терміном «моніторинг» (*monitoring* – контроль) визначають проведення заходів щодо безперервного спостереження, вимірювання і оцінки стану певного

об'єкту. Біомоніторинг – це система періодичних спостережень за екологічним станом об'єкту використовуючи методи біоіндикації. Об'єктами біомоніторингу є біологічні системи і чинники, які впливають на них.

Комплексний підхід до проведення біомоніторингу (поєднання методів біоіндикації і біотестування, використання для спостереження об'єктів різного рівня організації – видів, популяцій, угруповань, екосистем) дозволяє відслідкувати направленість змін, які відбуваються у водоймі, оцінити її стійкість до впливу антропогенних чинників. Під час таких спостережень, насамперед, враховують зміни видового складу, а також чисельності окремих видів. Біомоніторинг дозволяє накопичувати відомості про стан екосистеми водойми, виявити причини змін, що у ній відбуваються і, як результат – розробити методи покращення її екологічного стану.

Біологічну індикацію широко використовують для оцінки ступеня забруднення довкілля, яке «усуває» з природних екологічних ніш нестійкі до чинників забруднення види рослин і тварин. Однак, за допомогою біоіндикації можна оцінити лише певний рівень якості води, її придатність до того чи іншого використання, але неможливо визначити концентрацію окремого забруднювача, окремої хімічної речовини. Необхідно враховувати і те, що зміни видового складу гідробіонтів і перебудова екосистеми при забрудненні відбуваються поступово (якщо не йдеться про одночасне залпове сильне забруднення, у результаті якого біота просто гине). Точність біологічних методів залежить від багатьох чинників і не завжди буває високою, однак, якщо проводити визначення якості води за ними регулярно (вести моніторинг протягом тривалого часу), то використання навіть найпростіших методів біоіндикації дозволяє визначити, в який бік (погіршення чи покращення) змінюється якість води. Ці методи дозволяють виявити результати довготривалого забруднення водойми, придатність водного середовища для життя того чи іншого гідробіонта і можливості використання води з певною метою.

Сьогодні розроблено і широко використовується ціла низка підходів щодо біоіндикації якості води у природних водоймах. Нижче наведено найпоширеніші з них.

Біоіндикація за системою сапробності

Сапробність (*sapros* – гниючий) – характеристика водойми, яка показує рівень її забруднення органічними речовинами і продуктами їх розпаду.

Загальні принципи індикації ступеня забруднення водойм органічними речовинами за гідробіонтами розробили Р. Кольквітц і М. Марссон (1908), які запропонували поняття сапробності. У подальшому цей підхід був розвинутий у роботах Р. Пантле і Г. Букка (запровадили кількісний індекс сапробності, *S*), М. Зелінкою і П. Марваном (поняття сапробної валентності), Х. Лібманном, В. Сладечком (запропонували списки водяних організмів – індикаторів сапробності).

Різним ступеням забруднення водойми характерні різні фізико-хімічні здатності і комплекси органічних речовин, що створюють для мешканців водойм певні умови існування (різні види водяних організмів виявляють неоднакову чутливість до вмісту у воді органічних речовин). Тому, якщо водойми від чистої до найзабрудненішої розділити на кілька класів, то для кожного із них можна визначити групу організмів, що адаптувалися до умов певного класу якості води. Такий підхід до визначення якості води отримав назву «Система сапробності». Під сапробіологічною характеристикою будь-якого виду розуміють його здатність мешкати у воді з відповідним рівнем органічного забруднення.

Система сапробності використовується для проведення моніторингу поверхневих вод і оцінки якості води. За ступенем забруднення органічними речовинами води розділяються на 4 зони сапробності: полі-, мезо- оліго- і ксеносапробні.

Полісапробна зона – вода найбрудніша і характеризується низькою концентрацією кисню, що потрапляє до води здебільшого з атмосфери і повністю використовується на окислення. Тут інтенсивно відбуваються процеси розкладання органічної речовини з утворенням сірководню, метану, вуглекислого газу. Характерний великий вміст нестійких органічних речовин і продуктів їх анаеробного розпаду. Видове багатство водяних

мешканців збідніле, домінують види-полісапроби, здатні витримувати високий рівень забруднення – бактерії (особливо кишкова паличка), інфузорії, олігохети, личинки деяких мух, гриби, актиноміцети, деякі види водоростей. Гідробіонти, які живуть у забруднених органічними речовинами водах і беруть участь у розкладанні останніх, є важливим ланцюгом у біологічному колообігу речовин і енергії. Води такої якості формуються у річках і озерах, до яких безпосередньо і постійно потрапляють у великій кількості стоки комунально-промислових, сільськогосподарських виробництв.

У *мезосапробних водах* ступінь забруднення дещо менший, залежно від його рівня вони поділяються на альфа- і бета-мезосапробні. У *α-мезосапробній зоні* починається аеробний розпад органічних речовин з утворенням метану, міститься багато вільної вуглекислоти і мало кисню. Серед водяних організмів домінують ті, що адаптовані до дефіциту кисню, високого вмісту вуглекислоти і здатні витримувати забруднення середовища: бактерії, гриби, інфузорії, олігохети, трапляються лише окремі види ракоподібних (зокрема водяний віслючок), личинки двокрилих. Під час самоочищення у таких водах активну участь беруть водорості. Вода, що відноситься до цієї зони сапробності, характерна водоймам, до яких потрапляє значна кількість стічних вод, а також заболоченим природним водоймам. У *β-мезосапробних водах* відмічається незначна кількість нестійких органічних речовин, що розклалися до окислених продуктів. Їм характерна менша кількість амонійного і нітритного нітрогену, сірководню, домінують нітрати. Розчиненого у воді кисню, зазвичай, багато, іноді спостерігається його перенасичення (у світлий період доби). Видове різноманіття таких вод велике, внаслідок надмірного розвитку фітопланктону може відбуватися «цвітіння» води. Серед організмів-індикаторів умов β-мезосапробної зони є зелені і синьо-зелені водорості, макрофіти, численні види найпростіших, сюди належить більшість видів моллюсків, ракоподібних, губки, різноманітні риби. Більшість наших водойм мають воду такої якості.

Олігосапробна зона характеризує майже чисті води з незначним вмістом нестійких органічних речовин і невеликою кількістю продуктів їх мінералізації. Тут відмічається висока концентрація кисню, відсутній сірководень, серед сполук нітрогену домінують нітрати. Серед олігосапробних організмів, які населяють чисті або слабо забруднені органічними речовинами води, відмічається значна кількість видів діатомових водоростей (слід зазначити, що явища «цвітіння» води тут не буває). Видами-індикаторами олігосапробних умов є численні харові водорості, деякі вищі водяні рослини, ракоподібні, коловертки, моллюски, личинки комах і риби. Олігосапробна зона представлена чистими водами великих озер.

Ксеносапробна зона – це холодні води чистих гірських струмків, озер, джерел, у яких біота збіднена і відмічається мінімальна кількість органічних речовин.

Для кожної із 4-х зон сапробності створені списки видів-індикаторів, кожному виду присвоєне певне число, яке характеризує його положення на шкалі сапробності (так званий індивідуальний індекс сапробності або індикаторна значущість). Ці числа – умовні, їх запровадили для кількісної оцінки здатності певного гідробіонта-індикатора мешкати у воді з тим чи іншим вмістом органічних речовин. Так, організмам-ксеносапробам було присвоєно значення від 0 до 0,50; олігосапробам – від 0,51 до 1,50; β-мезосапробам – 1,51–2,50; α-мезосапробам – 2,51–3,50; полісапробам – 3,51–4,00.

Сьогодні список організмів, що їх використовують для оцінки сапробності, складається з більш ніж 2 тис. мікро- і макроорганізмів, для яких відомі індекси сапробності виду і валентність сапробності. Користуючись подібними списками, можна оцінити сапробність певної водойми.

Для кількісної оцінки ступеня забруднення водойми органічними речовинами, був введений *індекс сапробності* (S), який, окрім індикаторної значущості видів, враховував і кількість особин індикаторних організмів (абсолютна кількість, умовні бали або відсоткове співвідношення). Він розраховується за формулою:

$$S = \frac{\sum sh}{\sum h},$$

де s – індивідуальний індекс сапробності виду (індикаторна значущість, визначається за спеціальними таблицями); h – відносна кількість особин виду.

Відносна кількість особин виду (h) оцінюється таким чином: випадкова знахідка – 1, трапляється часто – 3, масовий вид – 5. Щодо індивідуального індексу сапробності (S), то у спрощеному варіанті (модифікація Пантле-Букка) його значення може бути: для олігосапробів – 1, β-мезосапробів – 2, α-мезосапробів – 3, полісапробів – 4.

Розрахунок індексу сапробності за формулою дозволяє встановити якість води і ступінь її забруднення органічними речовинами. Співвідношення індексу сапробності, зони сапробності і класу якості води наведено у табл. 12.1.

Таблиця 12.1

Співвідношення індексу сапробності, зони сапробності і класу якості води

Клас якості води	Індекс сапробності	Зона сапробності
Дуже (гранично) чиста	<0,50	ксеносапробна
Чиста	0,50–1,50	олігосапробна
Помірно забруднена	1,51–2,50	β-мезосапробна
Забруднена	2,51–3,50	α-мезосапробна
Брудна	>3,51	полісапробна

Метод визначення сапробності є чи не найбільше розробленою системою біоіндикації. Однак, його використання екологами-початківцями обмежене через такі причини:

- визначення організмів необхідно проводити до виду, а це потребує фахових знань;
- необхідний відбір і обробка значного об'єму кількісних даних;
- списки видів-індикаторів включають здебільшого західно-європейські види.

Біоіндикація за визначенням трофічного статусу водойми

Природні водойми відрізняються за хімічним складом води, донними відкладами, речовинами, що потрапляють з прилеглих територій, комплексом гідрологічних, морфометричних параметрів. Кожна водна екосистема має свої певні біологічні характеристики: видове різноманіття водяних організмів, їх чисельність, біомаса. Одним з найважливіших показників екосистеми є продуктивність – кількість органічної речовини, що утворюється організмами за одиницю часу. Продуктивність водойми визначає її трофність (дослівно: *кормність, поживність*) – потенційну можливість екосистеми виробляти біологічну продукцію. І якщо продуктивність – це властивість угруповань живих організмів, то трофність – властивість біотопу, екосистеми (місця поселення даних організмів).

Трофічний рівень водойм тісно пов'язаний із вмістом у воді біогенних елементів (насамперед, нітрогену і фосфору). Трофічна класифікація ґрунтується на рівні утворення первинної продукції автотрофними організмами (мікроскопічними водоростями і макрофітами). При встановленні трофічного статусу водойми слід враховувати й інші показники: чисельність і біомаса фітопланктону, кількість біогенних речовин у водоймі, вміст хлорофілу у воді та ін. Виділяють 4 основних трофічних типи водойм: оліготрофні (малопродуктивні), мезотрофні (середньопроодуктивні), евтрофні (високопродуктивні), дистрофні (непродуктивні), які розрізняються за основними фізико-хімічними і гідробіологічними показниками (табл. 12.2).

Оліготрофні водойми – їм притаманний незначний вміст біогенних елементів і невисокий рівень первинної продукції. Це великі глибокі озера і гірські річки з холодною, прозорою, насиченою киснем і бідною на біогенні елементи водою. У таких водоймах органічні сполуки, зазвичай, майже повністю мінералізуються у товщі води, тому донні відклади ними бідні. Оліготрофні водойми в Україні надзвичайно рідкісні. Вони є цінними джерелами чистої води.

Мезотрофні – це водойми із середнім рівнем первинної продукції і помірним вмістом елементів мінерального живлення.

Таблиця 12.2

Комплексна екологічна класифікація якості поверхневих вод суходолу (модифікована за (Оксиюк и др., 1993)

Показники	Класи якості води				
	Дуже чиста	Чиста	Забруднена	Брудна	Дуже брудна
Зависи, мг/дм ³	<5	5–14	15–30	31–100	>101
Прозорість, м	>3,0	0,55–3,00	0,35–0,50	0,15–0,30	<0,1
Колір води	Голубуватий	Голубувато-зелений	Зелено-жовтий, жовтий	Буро-жовтий	Бурий
pH	7,0	6,1–6,9 7,1–7,9	5,7–6,0 8,0–8,3	5,3–5,6 8,4–8,7	< 5,2 < 8,8
N _{заг.} , мг N/дм ³	<0,30	0,30–0,70	0,71–1,50	1,51–5,00	>5,01
P _{заг.} , мг P/дм ³	<0,01	0,01–0,05	0,051–0,200	0,201–0,500	>0,501
O ₂ , % насичення	100	81–100	61–80	31–60	<10
Біомаса фітопланктону, мг/дм ³	<0,1	0,1–1,0	1,1–5,0	5,1–50,0	<50,0
Чисельність бактеріопланктону, млн кл./мл	<0,3	0,3–1,5	1,6–5,0	5,1–10,0	<10,0
Індекс сапробності	<0,5	0,5–1,5	1,6–2,5	2,6–3,5	<3,6
Класи сапробності	Ксеносапробна	Олігосапробна	β-мезосапробна	α-мезосапробна	полісапробна
Категорії трофності	оліготрофна	олігомезотрофна	мезо-евтрофна	евтрофна	гіпертрофна

Евтрофні – водойми з високим рівнем первинної продукції, багаті на біогенні елементи. Якість води у них низька, часто спостерігається явище «цвітіння» води через масовий розвиток здебільшого синьо-зелених водоростей. Частина надлишкових органічних речовин накопичується у донних відкладах, призводячи до замулення, заболочення і пониження якості води. Це мілководні озера, малі водосховища і ставки, що інтенсивно заростають. Переважна більшість водойм України належить до мезо-евтрофного або евтрофного типу. Граничний ступінь евтрофікації виділяється у категорію **гіпертрофні** води.

Окремо виділяють **дистрофні** водойми з дуже малим вмістом доступних біогенних елементів і органічної речовини, і саме через це – надзвичайно бідним біотичним різноманіттям і низькою продуктивністю. Зазначимо, що органічної речовини у таких водоймах з надлишком, однак вона зв'язана і недоступна для використання живими організмами, а лише консервується і накопичується. Внаслідок специфічних умов середовища тут відбувається накопичення органічної речовини рослинного походження, що важко піддається розкладанню. Дистрофні водойми надзвичайно замулені, вода у них темно-коричневого кольору через значну кількість гумінових кислот, вміст розчиненого у воді кисню мінімальний, однак спостерігається високий вміст сірководню і метану, рівень pH води кислий. Водойми такого типу трапляються, здебільшого, у заболочених районах Полісся і у внутрішніх водоймах очеретяних плавнів.

Розподіл водойм на 4 трофічні типи має спрощений вигляд, оскільки природні водойми, зазвичай, належать до різноманітних перехідних форм (оліго-мезотрофні, мезо-евтрофні). Навіть у межах одного озера чи річки різні ділянки можуть мати різний трофічний стан. Збільшення трофності водойми – природний процес, оскільки до водойм, навіть за умов відсутності антропогенного впливу, постійно потрапляють біогенні елементи з водозбору. Для наочності прослідкуємо, що відбувається у річці від її витоків до гирла.

Витоки річки, зазвичай, беруть свій початок із джерел з чистою прохолодною водою, яка містить мало поживних речовин. Їх населяють організми чистих швидкоплинних вод – личинки комах (веснянки, одноденки), ракоподібні (бокоплави). Серед рослин зрідка трапляються водяні мохи. Нижче за течією, коли маленькі струмки зливаються і утворюють більшу річку, концентрація біогенних елементів у воді зростає, здебільшого завдяки потраплянню їх з навколишніх земель.

Різноманіття водяних організмів різко збільшується і видовий склад змінюється – чутливі до високої якості води види замінюються на менш чутливі. Тепер тут трапляються личинки волохокрильців, п'явки, молюски, ракоподібні. За наявності сприятливих гідрологічних умов добре розвиваються різноманітні водяні рослини. Чим ближче до гирла, тим більше вода у річці стає насиченою біогенними елементами, органічною речовиною, на ділянках з уповільненою течією на дні накопичується мул. Біопродуктивність такої екосистеми висока, відмічаються значні біомаси фіто-, зоопланктону, мешканців дна. Вздовж берега формується високопродуктивний пояс водяних і прибережно-водяних рослин. На дні розвиваються невибагливі до якості води черви, личинки комарів-дзвінців (хірономіди). Отже, навіть у водоймі, що не зазнає впливу діяльності людини, природним шляхом змінюється якість води.

Процес збагачення води сполуками біогенних елементів, насамперед нітрогену і фосфору, що сприяє збільшенню первинної продукції водойми (через розвиток водоростей і вищих водяних рослин), називається **евтрофікацією водойми**. Основною ознакою даного процесу є масовий розвиток мікроскопічних водоростей до рівня «цвітіння» води, зменшення концентрації кисню під час їх загибелі і розкладання. Як вже зазначалося, це природний процес, але з середини ХХ ст. швидкість його проходження стрімко зросла у результаті діяльності людини.

Підвищення трофічного статусу водойм внаслідок впливу людини називають **антропогенною евтрофікацією**.

Збільшення кількості біогенних елементів і органічної речовини у водоймі, насамперед, відбувається через розорювання великих площ ґрунту і, як наслідок, посилення процесів ерозії і поверхневого змиву.

До антропогенної евтрофікації водойм призводить і неконтрольоване використання мінеральних добрив і хімічних речовин захисту рослин, потрапляння до водойм недостатньо очищених стічних вод, об'єми яких подекуди співставні з водністю водойми та ін. Масштаби цього явища просто вражають: процеси антропогенної евтрофікації сьогодні охопили майже всі водойми на різних континентах Землі.

Існує ціла низка заходів щодо запобігання цього явища. Так, необхідними і важливими є якісне очищення стічних вод, провадження екологічно дружнього сільського господарства, створення водоохоронних зон вздовж берегів водойм, фітомеліорація (культивування рослин у прибережних зонах для затримання різноманітних речовин, які забруднюють воду, потрапляючи до водойм з полів, ферм, населених пунктів) та ін.

Біоіндикатори

Біоіндикатори (*indico* – вказую, визначаю) – це організми, групи особин одного виду (популяції) або угруповання, наявність та інтенсивність розвитку яких є показником певних природних процесів або умов довкілля (зокрема і антропогенного впливу). Будь-який чинник середовища, якщо він виходить за межі «зони комфорту», для біоіндикаторів є стресовим; біоіндикатор (організм, популяція, угруповання) реагує на це відповідною реакцією. Саме цю реакцію і визначають методи біоіндикації. Види-біоіндикатори реагують на зміну комплексу чинників довкілля своєю наявністю або відсутністю, зміною зовнішнього вигляду, чисельністю, біомасою, хімічним складом, поведінкою, особливостями індивідуального розвитку та ін. Отже, біоіндикатори свідчать про ту чи іншу якість життя у даному середовищі.

Існує група дуже чутливих до забруднення організмів, які при забрудненні водойми першими зникають зі складу її мешканців. Це **індикатори чистої води**. Діаметрально протилежною є група видів, що пристосовані до життя у дуже забруднених водоймах. Вони не лише почувають там себе дуже комфортно, але і не можуть жити у воді, бідній на органічні і мінеральні речовини. Ці толерантні до забруднення види – **індикатори значного забруднення**. Поміж цими «екстремалами» або стенобіонтами, знаходиться група помірно чутливих організмів. Цікавим є той факт, що кількість видів першої і другої груп незначна, тоді як помірно чутливих видів набагато більше. Види, що здатні жити у воді з широким

діапазоном значень показників (від чистої до забрудненої) називаються **видами з широкою екологічною пластичністю** (або **еврибіонтами**).

Для біоіндикації обирають ті види, що мають відносно вузьку «спеціалізацію», тобто живуть у досить неширокому діапазоні умов середовища. Однак, і еврибіонти подекуди виступають у ролі біоіндикаторів. Так, масовий розвиток цих видів у водоймах, що вважалися чистими, є свідченням їх забруднення. Як вже зазначалося, оцінка екологічного стану водойми з використанням біоіндикаторів зазвичай дає ціннішу інформацію, ніж визначення ступеня забруднення спеціальними приладами (гідрохімічний аналіз), оскільки біоіндикатори реагують на загальний комплекс забруднювачів або змін зовнішніх умов.

Процес відбору біоіндикаторів є складним завданням. Найважливішими вимогами до біоіндикаторів є:

- 1) наявність у локальній екосистемі комплексу видів-індикаторів (значне таксономічне і екологічне різноманіття);
- 2) висока екологічна точність реакції біоіндикатора на зміну чинника середовища, який визначається;
- 3) відносно висока чисельність виду-індикатора;
- 4) широке розповсюдження у екосистемі;
- 5) простота у визначенні таксономічної приналежності;
- 6) наявність інформації про екологічні особливості виду.

Як біоіндикатори можна використовувати значну кількість груп організмів, однак при цьому дуже важливо, аби метод був відносно маловитратним і швидким. А при дослідженні громадськими екологічними організаціями, волонтерами природоохоронного руху чи школярами – не вимагав значної наукової підготовки. З цього погляду найбільш розробленою є методика оцінки якості води за допомогою досить великих і помітних організмів, що населяють дно водойми (макрозообентос). У наш час все більшого розвитку набуває дослідження можливостей використання у ролі біоіндикаторів видів макрофітів, риб, а також мікроскопічних мешканців товщі води – фітопланктону і зоопланктону. Найточніші результати біоіндикації водойм дає спостереження за організмами, які під час змін комплексу умов середовища не можуть швидко і назавжди зникнути з біотопу. До таких належать водяні рослини – *макрофіти*, а також тварини – мешканці дна водойми – макрзообентос. Це досить великі організми, яких можна легко зібрати у водоймі і визначити до певного таксономічного рівня без збільшувальних приладів і спеціальної підготовки.

Особливості біоіндикації у водоймах різного типу

Процедура біоіндикації для природних водних екосистем різних типів має свої особливості. Життя у водоймі залежить від комплексу чинників, серед яких виділяють абіотичні, біотичні і антропогенні (антропічні). **Абіотичні** чинники відображають фізичні і хімічні властивості води: концентрація кисню, розчиненого у ній, її прозорість і здатність пропускати сонячне світло для забезпечення фотосинтезу, температура, солоність і жорсткість, наявність доступної органічної речовини і біогенних елементів. Специфіку живого населення водойми визначають також динаміка водних мас, швидкість течії, тип донних відкладів та ін. **Біотичні** чинники формуються у результаті впливу водяних організмів на середовище (наприклад, насичення киснем води внаслідок фотосинтезу водяних рослин) або один на одного (симбіоз, паразитизм, хижацтво). **Антропогенні** чинники визначаються діяльністю людини на водні екосистеми. До тих із них, що у ХХ ст. набули надзвичайно великого впливу на водні екосистеми, належать: зарегулювання річок, незворотне водокористування, забруднення водойм стоками різного походження і нерациональний промисел.

Водойма – це складна система різноманітних біотопів, найбільшими серед яких є товща води (або **пелагіаль**), дно з прилеглим шаром води (**бенталь**) і поверхневий шар води, який межує з атмосферою (**нейсталь**).

Організми різних екологічних груп адаптуються до певних умов середовища, саме тому представники однієї групи (мешканці одного біотопу), незалежно від їх систематичної

приналежності, у процесі еволюції можуть набувати подібних адаптацій, утворюючи характерні життєві форми.

Кожна екологічна група організмів може використовуватися для біологічної оцінки якості води і має свої переваги і недоліки. Для оцінки екологічного стану необхідно лише якнайповніше охопити дослідженнями усі ділянки водойми (прибережну зону, плесо, затоки та ін.). Озерам характерні стоячі води і, зазвичай, більш гомогенні екологічні умови. Тому тут більшу увагу можна приділити дослідженню населення дна (бентосу) і водної товщі (планктону), які є відносно сталими для водойми. Чим більша водойма – тим більше станцій необхідно дослідити.

Аби мати уявлення про повну картину якості води у річках, необхідно намагатися дослідити усі структурні складові водотоку – перекати, плеса, затоки-заводи, прибережну зону. Течія здатна досить швидко знести вниз як забруднюючі речовини, так і групи організмів товщі води, які відреагували на ці зміни. Саме тому як біоіндикатори тут більш показовими будуть перифітон (організми, що обростають каміння і корчі, які є на дні річки) і бентос. Саме ці групи гідробіонтів не зносяться водою вниз за течією, і за їх складом можна оцінити загальний стан водотоку за тривалий проміжок часу. Планктон у цьому випадку є менш показовим. Необхідно враховувати і те, що після потрапляння у водотік забруднювачів, останні зносяться течією вниз і акумулюються на ділянках річки з уповільненою течією. Тому бажано дослідити ці ділянки.

Якщо необхідно оцінити вплив забруднених притоків або населених пунктів на якість води головної річки, необхідно досліджувати ділянки, які розташовані вище і нижче за течією від місць наявного або можливого забруднення.

Слід звернути увагу на час проведення досліджень. При використанні макрзообентосу як біоіндикатора дослідження можна проводити від ранньої весни до пізньої осені. При проведенні біоіндикації за макрофітами найкращим часом є період їх найбільшого розвитку – липень–серпень.

12.2. Макрофіти – біоіндикатори

Водяні макрофіти – це збірна група, яка поєднує крупні рослини (видимі неозброєним оком), що належать до різних систематичних груп, та існування яких тісно пов'язане з водою. До них належать деякі водорості, мохи, папороті, плауни, хвощі і квіткові рослини, що здатні рости в умовах водного середовища або надлишкового зволоження (поселяються як безпосередньо у воді, так і у прибережній зоні).

Водяні макрофіти мають різноманітні адаптації до життя у воді. Так, у водному середовищі рослинам не потрібні міцні стебла, тому механічні тканини розвинуті слабо, стебла і листки більшості водяних рослин м'які і гнучкі. А для утримання тіла на плаву утворюються численні повітряні порожнини і канали. Більшість макрофітів отримують кисень і вуглекислоту безпосередньо із води, тому листки їх тоненькі і ніжні, без захисного покриву, часто дуже розсічені для збільшення поверхні тіла. Така адаптація необхідна, оскільки рослини поглинають з води не лише гази, але і різноманітні поживні речовини саме поверхнею. Як наслідок – коренева система у деяких видів розвинута слабо або її немає зовсім. Розвиток водяних рослин починається набагато пізніше від наземних внаслідок того, що весною вода у водоймах прогрівається повільніше, ніж повітря. Зимують водяні рослини особливим чином. Справа у тому, що взимку багато водойм промерзає не до дна. Тому деякі рослини залишаються живими під кригою, інші зимують у вигляді кореневищ, а деякі до осені формують спеціальні зимуючі бруньки, або туріони. Вони на зиму занурюються на дно, а весною спливають і дають початок новим рослинам. Особливістю цієї групи є домінування вегетативного розмноження над насінним. Часто достатньо невеликої частинки кореневища чи стебла з листками, аби з нього утворилася нова рослина. У поширенні насіння велику роль відіграє вода, більшість водяних рослин має плавучі насіння і плоди.

Макрофіти є обов'язковою складовою екосистем більшості водойм і водотоків, вони впливають на гідрохімічні і гідробіологічні процеси, відіграючи важливу і багатогранну роль у житті водойми. Передусім, макрофіти під час фотосинтезу виділяють кисень, збагачуючи ним воду. Водяні рослини є кормом для мешканців водойм. Протягом літа на їх зелених «килимах» відгодовуються водоплавні птахи, ссавці, деякі риби. Зарості водяних рослин забезпечують тварин місцем мешкання і надають їм прихисток, є цінними нерестовищами для багатьох видів риб. Тут розвивається багатий комплекс водяних безхребетних тварин (личинки комах, ракоподібні), які є основою раціону риб. Велике значення мають водяні рослини і для очищення водойм від забруднення. Їх зарості діють як механічний фільтр, освітлюючи воду, захищають береги водойм від розмивання. Рослини у своїх тканинах можуть накопичувати значні концентрації різноманітних забруднювачів – іони важких металів, радіонукліди, пестициди та ін., у заростях також прискорюється процес розкладання нафтопродуктів. Однак, крім позитивної, водяна рослинність може відігравати і негативну роль у водоймі. Так, через відмирання фітомаси восени спостерігається вторинне забруднення водойми, коли з відмерлих решток рослин, що розкладаються, забруднювачі знов потрапляють до води. У випадках надмірного розвитку у водоймі водяних рослин, особливо повітряно-водяних, відбувається накопичення органічної речовини, розвиваються процеси заболочення, що негативно впливає на біорізноманіття і продукційні процеси водних екосистем.

Особливості біоіндикації за макрофітами

Використання окремих видів макрофітів, а також їх угруповань як індикаторів екологічного стану водойм видається надзвичайно привабливим, адже вони – видимий і зручний для спостережень об'єкт, який відносно легко можна визначити до виду навіть у польових умовах. Крім того, рослинний покрив, пластичний і чутливий до змін довкілля, відображає комплекс характеристик водойми: гідрологічний режим, трофічний статус, стадію розвитку, специфіку хімізму води та ін. Навіть попереднє обстеження рослинності водойми дозволяє зробити експрес-оцінку її екологічного стану.

Серед усього різноманіття водяних рослин існують види, які не витримують найменшого забруднення і можуть жити лише у чистих водах. Деякі з макрофітів, навпаки, можуть не лише існувати у забруднених водах, а і витримувати високі концентрації забруднюючих речовин.¹ Внаслідок такої природної диференціації екологічних ніш водяні рослини і їх угруповання підходять для використання як індикатори певного екологічного стану водойми і якості води у ній. Однак, більшості видів макрофітів притаманна широка екологічна пластичність (здатність легко пристосовуватися до змінних умов середовища дозволяє їм мешкати у водоймах із широким діапазоном фізико-хімічних показників). За таких умов лише присутність того чи іншого виду у водоймі не є показовою, тут необхідно враховувати кількісний розвиток рослин (біомасу, яку вони продукують, проективне покриття ґрунту², особливості структури їх угруповань).

Індикація за допомогою макрофітів має певні обмеження. Насамперед, вона можлива лише тоді, коли у водоймі складається певний комплекс зовнішніх умов, сприятливих для розвитку водяних рослин, а саме: помірна швидкість течії, наявність захищених від вітру і хвиль мілководь, придатні донні відклади, прозорість води та ін. Наприклад, у гірських річках макрофіти майже не розвинуті через швидку течію, кам'янисте дно, у якому рослини не можуть вкоренитися. Перешкоджає цьому і щорічне переформування русла під час по-

1 На цих особливостях макрофітів ґрунтується використання їх як природних біофільтрів. На сучасних очисних спорудах на одному з етапів очищення промислові і побутові стоки проходять через спеціально створені зарості макрофітів (здебільшого угруповання очерету, рогозу, лепешняку) – так звані «біологічні плато», де і відбувається значне очищення води від забруднення: мінералізація і детоксикація пестицидів і нафтопродуктів, зниження концентрацій важких металів, біогенних елементів, радіонуклідів, затримка великої кількості завислих речовин, що містять стоки. У природних водоймах поверхневий стік з водозбору, що потрапляє до них, також очищується у прибережних заростях макрофітів.

2 Проективне покриття (ПП, %) – проекція на ґрунт надземної частини рослини.

веней та паводків, коли річка несе величезну кількість каміння, гальки, бруду, що нищить усе на своєму шляху. Гарні результати біоіндикації за макрофітами можна отримати під час дослідження рослинності озер чи ставків з добре розвинутою мілководною зоною, або ж середніх і малих за розмірами рівнинних річок, що вирізняються повільною течією і невеликими глибинами. Індикація за макрофітами обмежена у часі і можлива лише у вегетаційний період.

Методами візуальної біоіндикації за макрофітами також неможливо визначити певні специфічні види забруднення водойми (наприклад, важкими металами, пестицидами, нафтопродуктами та ін.), оскільки ті чи інші особливості видового складу макрофітів або структурних показників їх угруповань є сумарною (інтегральною) відповіддю на сукупну дію комплексу зовнішніх чинників середовища. Для визначення рівня накопичення у рослинах різних забруднювачів необхідно зробити у спеціалізованій лабораторії складні і досить дорогі спектрофотометричні аналізи.

Добираючи групу організмів, за допомогою яких буде проводитися біоіндикація, слід пам'ятати, що водним макрофітам властива певна консервативність щодо реакції на короточасні зміни умов середовища. Швидше у водних екосистемах реагують на зміни довкілля угруповання фітопланктону чи зоопланктону, яким притаманний короткий життєвий цикл. Угруповання макрофітів складаються, здебільшого, з багаторічних рослин, що є стабільнішими, більш пристосованими і «витривалішими» до змін середовища, тому вони менше реагують на короточасні трансформації стану водойми.

Біоіндикація екологічного стану водойми за макрофітами може здійснюватися за допомогою оцінки:

- видового складу макрофітів водойми;
- чисельності (рясності) особин окремих видів;
- наявності окремих видів-індикаторів та індикаторних груп;
- структури рослинних угруповань (фітоценозів);
- екологічної структури заростей;
- просторового розподілу заростей у водоймі.

Екологічні групи макрофітів

Залежно від способу адаптації до водного середовища, макрофіти поділяють на 2 основні екологічні групи: *гелофіти*, або повітряно-водяні рослини – амфібіонтні види, що мешкають як у водному середовищі, так і у перезволожених біотопах, і *гідрофіти* – справжні водяні рослини.

Прибережні і мілководні ділянки водойм займають зарості ***повітряно-водяних рослин*** (очерет, рогіз, стрілолист, лепешняк та ін.). Їх кореневища та нижня частина стебла перебувають у воді, а верхня частина рослини – у повітрі. Це великі багаторічні трави з потужною кореневою системою. Щільні зарості цих видів зазвичай облямовують водойму, утворюючи пояс, і виконують у ній важливі екологічні функції: захищають береги від руйнації, затримують, трансформують і очищують забруднені води поверхневого стоку, які потрапляють до водойми з навколишніх суходільних територій. Однак рослини цієї групи після відмирання і розкладання фітомаси можуть бути джерелом вторинного забруднення водойми, оскільки формують надзвичайно продуктивні зарості.

Гідрофіти об'єднують види, котрі тісно пов'язані з водним середовищем і, зазвичай, без води гинуть. Деякі з них вільно плавають на поверхні води, інші – цілком занурені у водну товщу, але не мають коренів, тому легко переносяться хвилями. Більшість видів макрофітів закріплені у ґрунті добре розвинутою кореневою системою, серед них є як занурені рослини, так і рослини з плаваючими листками. ***Рослини з плаваючими на поверхні води листками*** – здебільшого мешканці тихих озерних плесів або річкових заток з помірною течією. Деякі з них прикріплені до дна кореневищем (гличики, латаття, водяний горіх), інші – ***вільноплаваючі*** – переміщуються поверхнею води під дією вітру чи течії (річчія, сальвінія, ряска). ***Занурені рослини*** майже повністю перебувають під водою і найкраще з усіх

макрофітів пристосовані до життя у водному середовищі (рдесник, водопериця, елодея, пухирник, харові водорості та ін.). В озерах з високою прозорістю води їх угруповання можуть розвиватися до глибини 8–10 м, однак найчастіше у наших водоймах – лише до 2–3 м. Отже, завдяки тісному зв'язку з водним середовищем, саме гідрофіти найбільше залежать від екологічного стану водойми, і тому є найчутливішими серед водяних рослин індикаторами якості води.

Завдяки тому, що умови мешкання макрофітів можуть бути надзвичайно мінливими (мілководдя більшості природних водойм часто влітку осушуються чи, навпаки, затоплюються на значні глибини під час повені і паводків), більшості видам рослин властивий поліморфізм – здатність змінювати свою життєву форму залежно від умов середовища. Так, окремі види (сусак, кута, їжача голівка, лепешняк) здатні переходити із повітряно-водної форми у занурену, формуючи цупкі стебла і листки у першому випадку і м'які із відповідними органами асиміляції – у другому. Залежно від того, є у водоймі течія, чи її немає – одні і ті ж види макрофітів можуть формувати екоморфи з плаваючими листками (утворюються плаваючі округлі цілокраї листки на довгих черешках) чи занурені (формуються лише занурені розсічені чи стрічкоподібні сидячі листки). Такий поліморфізм притаманний, наприклад, сусаку, стрілолисту, глечикам, деяким різнолистим рдесникам.

Ступінь розвитку рослин різних екологічних груп у водоймі також можна використовувати як один із індикаторів її екологічного стану. Так, надмірний розвиток поясу повітряно-водяних рослин свідчить про обміління водойми та її заболочування. При цьому вважають, що критичним для водойми є розвиток гелофітів на більш, ніж 30% його площі. Значне розростання рослин з плаваючими листками, особливо вільноплаваючих, є індикатором відсутності проточності водойми, застійних явищ у ній, підвищеного трофічного рівня і пониження якості води. Панування у водоймі багатовидових заростей занурених макрофітів, здебільшого дрібнолистих рдесників чи харових водоростей, свідчить про її добрий екологічний стан.

Просторовий розподіл рослин у водоймі

Визначити тенденції екологічних процесів, що відбуваються у водоймі, і окремі характеристики її екологічного стану можна не лише за видовим складом рослин-індикаторів, але і за особливостями просторового розподілу рослинних угруповань (фітоценозів). Просторовий розподіл заростей водяних рослин у водоймі залежить від багатьох чинників (швидкості течії, типу ґрунту, глибини, наявності захищених мілководь, рельєфу берегової лінії, вітро-хвильового впливу та ін.). У річках з уповільненою течією і озерах, яким притаманне поступове збільшення глибини, зазвичай виражені 4 пояси водної рослинності (рис. 12.1).

Перший пояс, безпосередньо на прибережних ділянках, утворюють низькорослі повітряно-водяні рослини: лепешняк великий, хвощ річковий, різні види осок, стрілолист стрілолистний, ситняг болотяний, їжача голівка пряма, частуха подорожникова. Наступний – пояс високих повітряно-водяних рослин – розповсюджений, зазвичай, до глибини 0,5 м і складається з угруповань очерету звичайного, рогоза вузьколистого, кути озерної. Пояс рослин з плаваючими на поверхні води листками (в інтервалі глибин 0,5–1,5 м) формують латаття біле чи сніжно-біле, глечики жовті, гірчак земноводний, рдесник плаваючий. У річках зі значною швидкістю течії або на незахищених від вітро-хвильового впливу мілководь озер цей пояс може не розвиватися зовсім. При заболоченні ділянки водойми значного розвитку у цьому поясі можуть набути зарості водяного різака алоевидного, жабурника звичайного і рясок. Наступний пояс – занурених рослин – утворюється глибше (зазвичай в інтервалі 0,5–2,5 м), його формують угруповання різних видів рдесників, елодеї канадської, а при підвищенні забруднення водойми – водопериці колосистої, куширу зануреного, рдесника гребінчастого. У чистих глибоководних озерах зона занурених рослин розповсюджується до значної глибини (8–10 м), але її утворюють інші види (молодильник озерний, харові водорості).

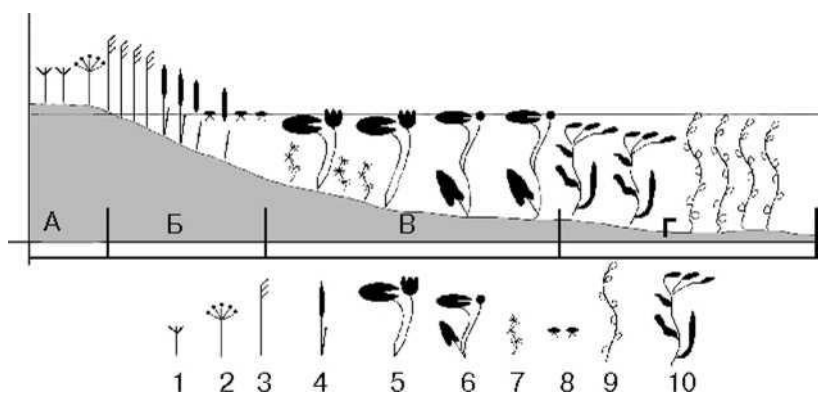


Рис. 12.1. Схема заростання водойми:

А – пояс низкорослих повітряно-водних рослин; Б – пояс високорослих повітряно-водних рослин; В – пояс рослин з плаваючими листками; Г – пояс занурених макрофітів;

1 – осоки, 2 – сусак зонтичний, 3 – очерет звичайний, 4 – рогіз вузьколистий, 5 – латаття біле, 6 – глечики жовті, 7 – кушир занурений, 8 – ряска, 9 – рдесник пронизанолистий, 10 – рдесник блискучий.

Така узагальнена схема розміщення поясів рослин у водоймі у природі спостерігається далеко не завжди, змінити її структуру можуть не лише природні чинники, але і антропогенний вплив. Значні зміни у просторових особливостях заростання спостерігаються, насамперед, на порушених ділянках водойм (наприклад, у зонах надходження стічних вод, водопою худоби, надмірного рекреаційного навантаження та ін.). У місцях надходження у річку стічних вод з високими концентраціями забруднюючих речовин зарості водних рослин, зазвичай, перебувають у пригніченому стані або і не утворюються взагалі. Нижче за течією від таких ділянок можна спостерігати щільні високопродуктивні зарості очерету, рясок, куширу, водопериці, які не властиві незабрудненим природним ділянкам цієї річки. У водоймах, куди надходять багаті на органічні речовини стоки тваринницьких ферм або підприємств харчової промисловості (цукрові заводи, молокозаводи та ін.), може поступово зникати пояс рослин з плаваючими листками, а плесо інтенсивно заростати угрупованнями видів-індикаторів органічного забруднення: водопериці колосистої, куширу зануреного, рдесника гребінчастого чи нитчастих водоростей.

У місцях надмірного рекреаційного навантаження рослинний покрив у водоймі буває майже відсутній: повітряно-водну рослинність, яка заважає відпочивальникам, викошують; на мілководдях, прилеглих до пляжів, гідрофіти витоптують, а рослини, що гарно цвітуть (латаття, глечики), винищують на букети. Інший приклад індикації за особливостями просторової структури – просування поясу повітряно-водних рослин вглиб на русло річки чи плеса озера. Водночас з цим, пояс занурених рослин розширюється настільки, що може займати усе русло, у його видовому складі спостерігаються зміни. Така трансформація поясної структури свідчить про зменшення водності і проточності водотоку, поступове його замулення і заболочення.

Отже, при уважному і періодичному дослідженні просторової структури водної рослинності ділянок, що зазнають антропогенного впливу, і природних непорушених ділянок водойми, можна знайти індикаторні ознаки у цій характеристиці рослинного покриву.

Макрофіти – індикатори умов середовища

Із загального різноманіття водних макрофітів лише частина видів придатна для використання як індикаторів. Притаманна більшості водних рослин широка екологічна пластичність дозволяє їм пристосовуватися до різноманітних екологічних умов. Однак, серед водних рослин все ж таки можна виділити групи видів, що є індикаторами певних екологічних умов водойми.

Індикатори реофільних умов (*rheos* – течія, потік; *fileo* – любити). Важливою умовою для природного функціонування річкових екосистем є наявність течії. За таких умов

значного розвитку набуває група реофільних макрофітів. До неї належать види, здатні витримувати певну швидкість течії. Це, насамперед, різні види рдесників (пронизанолистий, довгий, кучерявий), а також їжачі голівки пряма і зринувша, сусак зонтичний, стрілолист стрілолистий, глечики жовті, які завдяки течії утворюють занурені екоформи.

Індикатори лімнофільних умов (*limne* – озеро, *fileo* – любити). При зарегулюванні річки її природний гідрологічний режим змінюється, створюються умови, що наближаються до озерних: зменшується швидкість течії аж до майже стоячої води, активізуються процеси замулення, збільшується рівень трофності. На таких ділянках річки спостерігається зміна домінуючих комплексів видів рослин: реофільні поступаються місцем лімнофільним, що здатні витримувати замулення, пониження кисневого режиму і надлишок органічної речовини у воді. За таких умов розвиваються зарості рогозу вузьколистого, латаття білого, рдесників плаваючого, вузлуватого, а також блискучого, волосовидного і сплюснутого, водопериці колосистої. З'являються розріджені угруповання рясок.

Індикатори заболочення. У заплавах водоймах, на невеликих зарегульованих річках і мліководних ставках спостерігаються процеси заболочення, за яких погіршується якість води. Тут розвивається комплекс видів, здатних витримувати заболочення і пов'язані з ним зміни: надмірний вміст органічної речовини, кислу реакцію води, значне накопичення відмерлих решток рослин і спричинене цим утворення сірководню, зниження рівня розчиненого у воді кисню, зміну кольору води та ін. Це рогіз широколистий, пухирник звичайний, кушир занурений, ряски, водяний різак алоеvidний. За ступенем розвитку заростей цих видів можна визначити інтенсивність процесів заболочення.

Заболочення малих річок розпочинається з їх замулення і обміління внаслідок змивання з еродованих ділянок водозбору великої кількості ґрунту. Це зменшує водопропускну здатність русла, уповільнює течію і підтоплює прибережні ділянки заплави. За таких умов, насамперед, зникають реофільні види рдесників, угруповання стрілолисту та їжачої голівки. Чим інтенсивнішим є замулення водойми, тим більш розрідженими стають зарості рогозу вузьколистого і куги озерної, які не витримують довготривалого осушення. Натомість, уздовж всього річища і на прилеглий заплаві інтенсивно розростаються угруповання очерету, осок. Спостерігається «переродження» заплавної луки в очеретяне болото.

Індикатори коливання рівня води. Постійне коливання рівня води, спричинене господарською діяльністю (незворотний забір води на господарські потреби, зарегулювання, зміна рівня води у водосховищах внаслідок роботи гідровузлів та ін.) має суттєвий вплив на розвиток макрофітів. Свідченням посилення таких процесів у водоймі є розвиток так званого «амфібійного» комплексу рослин – видів, що здатні вигримувати значні коливання рівня води. Це угруповання водяного хрону земноводного, омега водяного, водяної сосонки, гірчака земноводного. Зникають чутливі до коливання рівня види рдесники, насамперед пронизанолистий і гребінчастий, або зменшується продуктивність їх заростей, які стають розрідженими і деградованими.

Індикатори засолення. Деякі з макрофітів можуть витримувати значний вміст солей у воді. Серед них – звичні рослини Чорного і Азовського морів – камка (зостера) морська і камка мала. Також існує група водяних рослин-індикаторів засолення континентальних водойм. Ці види здатні виживати у водоймах, які зазнали підсолення внаслідок потрапляння поверхневого стоку з навколишніх сільгоспугідь або шкідливих промислових і комунальних стоків. Це рупії морська і великовусикова, куги Табернемонтана і тригранна, роги Лаксмана і маленький, цанікелії велика і болотяна.

Макрофіти – індикатори трофічного статусу

Природним водоймам різного трофічного статусу властиві певні особливості видового складу макрофітів, структури і ступенем розвитку їх угруповань. Оліготрофні озера характеризуються, зазвичай, розрідженими заростями макрофітів, низьким видовим багатством. Суцільні килими заростей тут можуть утворювати лише окремі види харових водоростей, які, завдяки високій прозорості води, поширюються на глибини до 10–15 м. Види оліготрофних вод – молодильник озерний, лобелія Дортмана, водопериця

черговоквіткова, рдесник альпійський. Озера мезотрофного і евтрофного типів можна визначити за такими ознаками: рослинні угруповання добре розвинуті, багатовидові, утворюють широку прибережну смугу, яка складена 3–4 поясами макрофітів. У мезотрофних водоймах найкраще виражений пояс занурених рослин, складений багатьма видами рдесників і елодеєю канадською (остання може утворювати суцільні підводні килими), у поясі рослин з плаваючими листками трапляється гірчак земноводний, водяний горіх плаваючий, глечики жовті. На прибережних мілководдях можна віднайти добре сформовані угруповання стрілолисту стрілолистого, сусака зонтичного, їжачої голівки прямої. Ознакою евтрофних водойм є значний розвиток повітряно-водяної рослинності (очерет, рогіз), а також угруповань латаття білого та рясок. Звичними є також угруповання водопериці колосистої, куширу зануреного, водяного жовтецю закрученого, рдесника гребінчастого. При значному рівні забруднення, у гіпертрофних водоймах макрофіти можуть зникнути повністю. Досить чітко за макрофітами можна визначити водойми дистрофного типу (заболочені): домінують різні види вільноплаваючих рослин (здатні затягнути всю поверхню водойми), кушир занурений, різак алоеvidний.

Для розвитку макрофітів найсприятливіші умови складаються в евтрофних і мезотрофних водоймах з вираженою літоральною зоною і захищеним мілководдям. Як вже зазначалося вище, рівень трофності різних ділянок однієї водойми може бути різним, крім того він може змінюватися під час перебігу природних процесів або під впливом діяльності людини. У таблиці 12.3 наводиться список видів макрофітів-індикаторів певного трофічного рівня водойм. Як бачимо, більшість видів рослин належить до середнього рівня трофності – мезо- і мезо-евтрофного. Надзвичайно мало видів ростуть у чистих оліготрофних водоймах. Подібна ситуація спостерігається і у дистрофних водоймах.

Таблиця 12.3

Макрофіти – індикатори трофічного статусу водойм

Трофічний тип водойми	Види макрофітів
Оліготрофний	Водопериця червоноквіткова, молодильник озерний, рдесник альпійський, харові водорості, водяні мохи.
Оліго-мезотрофний	Рдесник гостролистий, рдесник волосовидний, водяний жовтець плаваючий, фонтаналіс протипожежний, альдрованда пухирчаста, водяний жовтець водний, пухирник малий, пухирник середній, гірчак земноводний.
Мезотрофний	Рдесник блискучий, рдесник злаколистий, рдесник червонуватий, рдесник довгий, рдесник туполистий, водопериця кільчаста, стрілолист стрілолистий, їжача голівка зринувши, глечики жовті, кушир напівзанурений, виринниця весняна.
Мезо-евтрофний	Рдесник сплюснутий, рдесник кучерявий, рдесник вузлуватий, рдесник плаваючий, рдесник пронизанолистий, їжача голівка пряма, водяний горіх плаваючий, елодея канадська, ряска триборозенчаста, жабурник звичайний, водяний жовтець волосистий, наяда морська, хвощ річковий, куга озерна, лепешняк плаваючий.
Евтрофний	Водяний жовтець закручений, кушир занурений, водопериця колосиста, рдесник гребінчастий, рдесник маленький, латаття біле, латаття сніжно-біле, сальвінія плаваюча, вольфія безкоренева, ряска мала, спіродела багатокоренева, валіснерія спіральна, водяна сосонка звичайна, нитчасті водорості.
Дистрофний	Пухирник звичайний, водяний різак алоеvidний, жовтець язиколистий, плавушник болотяний, образки болотяні.

Особливістю сучасного стану водойм є зміна їх трофічного статусу внаслідок діяльності людини. У зв'язку з розвитком промисловості та інтенсифікацією сільського господарства до водойм потрапляють значний об'єм' слабкоочищених, а інколи – і зовсім неочищених стічних вод, що викликає збільшення рівня трофності і перебудову гідроекосистем. Це позначається також на структурі водної рослинності.

Антропогенна евтрофікація на початкових стадіях призводить до посиленого розвитку більшості видів макрофітів і збільшення продуктивності їх угруповань. Однак, при подальшому посиленні евтрофування, відбувається збіднення флори через зникнення чутливих до високого вмісту біогенних елементів видів і спрощення структури рослинних угруповань. У крайньому випадку, коли рівновага в екосистемі порушується, і процеси її деградації стають незворотними, макрофіти можуть зникнути повністю.

Визначення якості води за макрофітами

Під час обстеження водойми з метою визначення якості води за макрофітами особливу увагу доцільно приділяти домінуючим видам рослин та їх угрупованням, оскільки саме вони відображають загальну картину екологічного стану водойми. Однак, слід брати до уваги і види з невеликою чисельністю, які під час проведення періодичних моніторингових спостережень, можуть вказувати на напрямок процесів, що відбуваються у водоймі. Необхідно враховувати і те, що рослинність у випадку значного її розвитку, сама є відчутним чинником формування умов середовища. Як вже зазначалося, індикатором екологічного стану водойми може бути не лише видовий склад макрофітів у водоймі, але і рясність видів, особливості просторового розподілу водної рослинності і деякі інші показники. Використання таких показників потребує досвіду і спеціальної ботанічної підготовки. Найпростішим є дослідження видового складу заростей водяних рослин. Якщо водойма невелика і у ній створюються однорідні умови, можна проводити спостереження на одній ділянці. Але зазвичай різні ділянки водойми знаходяться під впливом комплексу різноманітних чинників середовища, і якість води тут може відрізнятися; за таких умов необхідно проводити дослідження на кількох ділянках.

Визначення видового складу – це, насамперед, складання повного переліку рослин. До нього вносять усі види, що трапляються у водоймі або на ділянці, яка досліджується. Після складання загального списку рослин, серед них виділяють види-індикатори та індикаторні групи (залежно від методу, яким будуть користуватися у подальшій роботі).

Рекомендації щодо виконання опису водної рослинності:

- Якщо метою роботи є визначення якості води всієї водойми, для описів необхідно обирати найтипівіші її ділянки.
- Якщо метою роботи є дослідження впливу окремого джерела забруднення, необхідно обстежити ділянки вище і нижче за течією від місця потрапляння забруднених вод (наприклад, вище за течією від населеного пункту і нижче його).
- Слід намагатися охопити різноманітні біотопи водойми: плеса, перекати, затоки, прибережні мілководдя та ін.
- Розмір ділянки для описів залежить від розміру водойми. Так, для малої річки чи ставка необхідно обстежити 50 м узбережжя і зробити 3–4 описи. Для середньої річки і невеликого ставка (озера) – 100 м узбережжя (5–8 описів). Для великої річки, водосховища чи озера – не менше 1000 м (20 описів, при цьому бажано охопити спостереженнями верхні, середні ділянки річки і пониззя).
- Обов'язково слід зазирнути всередину заростей – там можуть виявитися дуже цікаві знахідки.
- Обстежте всі можливі пояси і яруси рослинності (верхній надводний, власне поверхню води, її товщу).

Огляд здійснюйте візуально, а для дослідження занурених видів – використовуйте граблі чи «кішки» на довгій шнурівці, дістаючи рослини з берега або човна. Дані спостережень заносять у польовий щоденник. Розпочинаються вони описом водойми.

Схема опису водойми під час гідробіологічного дослідження:

- назва водойми, географічне і адміністративне положення (за можливості, знайдіть водойму на карті);
- схема водойми, особливості рельєфу узбережжя чи водозбору;
- розміри водойми: загальні і у місці обстеження (ширина річки на ділянці обстеження; ширина і довжина берегової лінії озера);
- наявність приток;
- стан водозбору (приблизний % освоєних земель від загальної площі, % природних комплексів; наявність сміття; ознаки ерозії берега);
- характеристика берегової лінії: її почленованість, крутизна схилів, тип прибережної рослинності;
 - ступінь заростання водними рослинами, видовий склад (можна скласти схему);
 - глибина водойми чи ділянки досліджень (на невеличкій водоймі достатньо зробити низку промірів на одній лінії, якщо ж водойма складної форми – то кількість ліній необхідно збільшити); результати зручно оформити у вигляді малюнка-схеми профілю глибини;
 - швидкість течії (можна пустити за течією невеличкий поплавок і визначити час, за який він пропливе визначену відстань);
 - тип донних відкладів: кам'яністі, піщані, глиністі, мулісті, рослинний опад (визначається візуально); якщо на дні є сміття – варто зазначити його склад і приблизну кількість;
 - прозорість води – дуже важлива характеристика водойми і показник якості води, визначається за допомогою диску Секкі – білого металевого диску діаметром не менше 30 см, який горизонтально опускається у воду на мотузці-лінійці; глибина, на якій диск перестає бути помітним і є значенням прозорості води (замість диску можна взяти білу кришку від емальованого відра, виміри проводять з човна чи пірса, у сонячну погоду вибираючи тіньову сторону);
 - температура води на поверхні і у придонному шарі;
 - ступінь антропогенного впливу на прибережну зону (наявність пляжів, забудови, промислових підприємств, доріг, звалищ сміття, забруднених стоків та ін.); стан прибережної захисної смуги і водоохоронної зони.

Далі наводиться перелік видів макрофітів, що трапилися, у загальний опис макрофітної рослинності.

Якщо рослина незнайома, її збирають у пластиковий мішечок з етикеткою, яка містить інформацію про те, де зібраний даний екземпляр. Зручно в описах присвоїти такій рослині певну асоціативну назву (наприклад, «маленький тоненький рдесник №1»), яка в подальшому буде замінена визначеною видовою назвою. Такі рослини можна протягом кількох днів зберігати у холодильнику або, повернувшись до лабораторії, закласти у гербарій. Згодом їх необхідно визначити до виду (роду).

Порядок опису макрофітної рослинності:

1. Ступінь заростання водойми (% площі, яку займають зарості макрофітів, від загальної площі водойми/ділянки) і частка кожної екологічної групи.
2. Загальна кількість видів макрофітів на ділянці.
3. Домінуючі угруповання макрофітів і їх рясність.
4. Індикаторні групи (залежно від обраного методу і цілей).
5. Види і угруповання макрофітів, що потребують охорони.
6. Додаткова інформації (відомості, які дослідник вважає за потрібне додати).

Ступінь розвитку окремих видів у рослинному угрупованні (або на окремій ділянці мілководь) визначають візуально і виражають її у проективному покритті (*ПП* – частка площі ділянки, яка зайнята тим чи іншим видом). Проективне покриття також може виражатися у балах.

- г – вид трапляється поодинокі, його *ПП* < 1%;
- + – *ПП* = 1–5%;

- 1 – ПП = 5–10%;
- 2 – ПП = 10–25%;
- 3 – ПП = 25–50%;
- 4 – ПП = 50–75%;
- 5 – ПП > 75%.

Використання подібних окомірних оцінок ступеня розвитку видів дозволяє досить ефективно оцінити роль і значення кожного окремого виду у рослинному угрупованні.

Слід зазначити, що під час роботи з водяними рослинами треба обов'язково знати види, які перебувають під охороною – це види, занесені до Червоної книги України і регіональних червоних списків. Їх не можна збирати у природі.

Модифікований індекс Майєра

Для попередньої оцінки екологічного стану водойми або окремої її ділянки можна використовувати індекс Майєра, розроблений для макробезхребетних тварин і модифікований авторами для біоіндикації за макрофітами. В його основу покладено поділ найбільш показових індикаторних видів водяних рослин (гідрофітів) на 3 групи відповідно до ступеня забруднення водойми: макрофіти-індикатори чистих водойм (група А), макрофіти-індикатори водойм помірного забруднення (В) і макрофіти-індикатори забруднених водойм (С) (табл. 12.4).

Для оцінки екологічного стану водойми необхідно визначити скільки видів кожної групи (А, В, С) виявлено під час обстеження водойми чи окремої її ділянки. Зазначимо, що рахуються як окремі види, так і збірні групи (харові водорості, водяні мохи та ін.).

Таблиця 12.4

Індикаторні групи макрофітів за модифікованим індексом Майєра

Макрофіти чистих водойм, А	Макрофіти водойм помірного забруднення, В	Макрофіти забруднених водойм, С
<ul style="list-style-type: none"> • водопериця червоноквіткова • молодильник озерний • рдесник альпійський • рдесник гостролистий • харові водорості* • водяні мохи* • альдрованда пухирчаста • пухирник малий • водяний жовтець плаваючий 	<ul style="list-style-type: none"> • широколисті рдесники* • вузьколисті рдесники (крім рдесника гребінчастого)* • рдесники з плаваючими листками* • латаття, глечики, водяний горіх плаваючий* • елодея канадська • водопериця кільчаста • ряска триборозенчаста • жабурник звичайний • наяда морська 	<ul style="list-style-type: none"> • кушир занурений • водопериця колосиста • рдесник гребінчастий • нитчасті водорості* • ряски і сальвінія плаваюча* (ПП>60%) • різак алоевидний • пухирник звичайний • водяний жовтець закручений

Примітка. * – збірні групи макрофітів.

Під час розрахунку індексу Майєра кожна група (харові водорості, водяні мохи, широколистяні рдесники, лататтеві, ряски та ін.) приймається за «1». Тобто, якщо у водоймі є кілька видів, наприклад, харових водоростей чи рясок – при розрахунках до загальної кількості видів відповідної колонки ми додаємо лише 1.

Індекс (S) розраховується за формулою:

$$S = A \times 5 + B \times 2 + C \times 1$$

де А, В і С – кількість видів (чи груп) із відповідних стовпчиків (індикаторних груп), що відмічені у водоймі.

За значенням індексу оцінюють екологічний стан водойми:

- більше 25 балів – водойма чиста, вода у ній належить до 1–2 класів якості;

- 25–15 балів – водойма помірно забруднена, вода відповідає 3 класу якості;
- менше 15 – водойма брудна, 4–5 клас якості води.

Цей метод найдієвіший у водоймах з добре розвинутою водною рослинністю. Якщо у водоймі відмічені види, які всі належать до однієї індикаторної групи (наприклад – гірський потічок, де крім 1–2 видів водяних мохів (група А) нічого не розвивається, або, навпаки, дуже забруднена водойма, де трапляються лише види групи С, – бали рахувати немає потреби, це вода відповідної якості. Простота цього методу дозволяє швидко оцінити стан водойми, однак це дуже приблизна оцінка, яку можна використовувати на перших етапах знайомства з біотою водойми і визначення її екологічного стану.

12.3. Визначення екологічного стану водойм і якості води за складом водяних макробезхребетних

Індикаторна роль безхребетних

Світ безхребетних тварин, які мешкають у воді, надзвичайно багатий і різноманітний. Тут трапляються як відносно великі тварини, так і мікроскопічні. У товщі води мешкають невеличкі організми, що пасивно дрейфують – зоопланктон (коловертки, ракоподібні, личинки двостулкового молюска дрейсени та ін.). Серед них є багато видів-індикаторів якості води, однак їх маленькі розміри і труднощі визначення таксономічного положення потребують участі висококваліфікованих фахівців для використання їх у методах біоіндикації.

Ті з водяних тварин, розмір яких перевищує 5 мм, відносять до *макробезхребетних*. Вони, здебільшого, є мешканцями дна водойми (становлять *макрозообентос*) і угруповань водяних рослин (*макрозоофітос*, або фітофільний комплекс макробезхребетних). Поняття зообентосу і зоофітосу – умовні. Численні види макробезхребетних, особливо тих, які ведуть активний спосіб життя (личинки комах, наприклад) можуть протягом життя мешкати як на дні, так і на різних «поверххах» заростей водяних рослин.

Макробезхребетні – представники кількох класів тварин: черви, молюски, ракоподібні, личинки комах та ін. За особливостями життєвого циклу їх поділяють на 2 групи: організми, пов'язані з донним середовищем протягом всього життя, і тварини, що живуть у водоймі лише протягом окремих стадій свого розвитку. До перших відносяться малощетинкові черви, п'явки, більшість молюсків; до других – личинкові стадії комах.

Велика роль макробезхребетних тварин у житті водойми: вони активно переробляють органічну речовину, що утворюється у водоймі (відмерлі тварини і рослини) чи потрапляє до неї з прилеглих територій, відіграють значну роль у очищенні води від завислих часточок за допомогою фільтрації. Більшість видів макробезхребетних, у свою чергу, є основою раціону риб.

Якщо планктон (особливо у невеликих водоймах) більш-менш однорідний по всій товщі води, то розподіл макробезхребетних значною мірою залежить від субстрату. Навіть у малих водоймах, у залежності від типу субстрату (пісок, мул, каміння, рештки деревини, водяні рослини) утворюється той чи інший біоценоз з характерним видовим складом тварин, тому попередньо необхідно визначити основні біотопи у водоймі. Залежно від типу донних відкладів і наявності заростей макрофітів виділяють 5 основних біоценозів, кожному з яких властивий своєрідний видовий склад макробезхребетних.

Біоценоз кам'янистого ґрунту (літофільний). За наявності течії на камінні розвиваються личинки різних видів одноденок, веснянок, волохокрильців, а також п'явки, губки бодяги, дрібні двостулкові молюски. За відсутності течії у таких біотопах поселяються рачки-бокоплави, дрейсена, личинки комарів-дзвінців.

Біоценоз піщаних донних відкладів (псамофільний). Тваринне населення піщаного дна збіднене, звичайні тут бокоплави, окремі види молюсків (крупні двостулкові, зокрема, перлівниці, і зябродихаючі черевоногі – живородки, затулки, крупні кульки), личинки волохокрильців.

Біоценоз глинистих донних відкладів (аргелофільний) включає, зазвичай, небагато видів макробезхребетних, але вони досить численні. Тут живуть личинки волохокрильця гідропсихе (*Hydropsyche*), ріючі личинки одноденок, можна натрапити на річкового рака, п'явок, молюсків (живородки, кульки), личинок волохокрильців, вислокрильців, комарів-дзвінців, рівнокрилих бабок (наприклад, дідки (*Gomphidae*) і власне бабки), що закопуються у ґрунт; звичайними є водяний віслючок, водяні клопи, численні олігохети, насамперед трубковик.

Біоценоз мулистих донних відкладів (пелофільний) різноманітний за видовим складом і багатий за кількістю організмів. До складу ценозів входять малоцетинкові черви (олігохети), личинки комарів-дзвінців, личинки бабок, ріючі личинки одноденок, личинки вислокрильців, дрібні двостулкові і черевоногі молюски. На забруднених ділянках трапляються п'явки, личинки мулової мухи, або бджоловидки (криски).

Біоценоз водяних макрофітів. Водяні рослини створюють для тварин своєрідний біотоп (фіталь), де вони відіграють роль субстрату, а також забезпечують кормовий ресурс, укриття, сприятливий газовий режим. Компонентами фітофільного біоценозу можуть бути губки, малоцетинкові черви, п'явки плоскі і червоподібні, дрібні двостулкові і черевоногі молюски (горошини, шарівки, затулки, лунки), ракоподібні (бокоплави, водяний віслючок), водяні клопи і жуки, личинки комах. У річках на перекатах, у заростях водяних рослин мешкають личинки бабок – красуні, лютки, стрілки, а також личинки одноденок і волохокрильців.

Розмір макробезхребетних тварин дозволяє достатньо легко знайти їх і вибрати з ґрунту чи з рослин без допомоги оптичних приладів, тому ці організми є найзручнішими для використання у біоіндикації.

Серед тварин є види, що можуть слугувати індикаторами чистої води: якщо вони наявні у водоймі і їх видове багатство високе, це є ознакою, що водойма «здорова», а якість води у ній відповідає високим споживчим вимогам. До таких організмів належать личинки одноденок, веснянок і волохокрильців; ці 3 ряди називають «комплекс ЕРТ» – відповідно до перших букв їх латинської назви (*Ephemeroptera*, *Plecoptera*, *Trichoptera*). Дорослі стадії (імаго) цих комах мають крила, живуть на суходолі і літають поблизу водойм. Личинки ж протягом 2–3 років живуть на дні водойми, де і відбувається кілька їх линьок.

Існує також група макробезхребетних, що здатні виживати за умов значного забруднення органічними речовинами: олігохети, молюски-ставковики, рачок водяний віслючок, личинки комарів-дзвінців, личинки деяких мух. Ці організми можуть бути індикаторами несприятливого екологічного стану гідроекосистеми і поганої якості води у ній.

На сьогодні розроблено досить багато методів оцінки екологічного стану водойм за складом безхребетних тварин. Їх використання вимагає різного ступеня професійної підготовки, зокрема, здатності проводити визначення видів тварин. Серед них є і такі методи, що не вимагають глибоких знань у галузі зоології безхребетних або гідробіології.

Індекс Майєра

Простий спосіб оцінки екологічного стану водойми за складом донних безхребетних, який не потребує визначення тварин до виду, – це розрахунок індексу Майєра. Метод базується на врахуванні приуроченості тих чи інших індикаторних груп водяних тварин до водойм з певним рівнем забруднення. Основні групи організмів-індикаторів були розподілені на 3 групи (табл. 12.5).

Індекс Майєра (*S*) розраховується за формулою:

$$S = A \times 3 + B \times 2 + C \times 1$$

де *A*, *B* і *C* – кількість індикаторних груп із відповідних стовпчиків (групи організмів-індикаторів), що трапилися у водоймі чи на її ділянці.

Значення індексу свідчить про рівень чистоти/забруднення водойми:

- більше 22 балів – вода першого класу якості (водойма дуже чиста, олігосапробна зона);
- 17–21 балів – вода 2-го класу якості (водойма чиста, олігосапробна зона);
- 11–16 – вода 3-го класу якості (водойма помірно забруднена, β-мезосапробна зона);

- менше 11 – 4–5-й класи якості (водойма брудна, α -мезосапробна або полісапробна зони).

Таблиця 12.5

Індикаторні групи макробезхребетних за індексом Майєра

Безхребетні – мешканці чистих вод, А	Безхребетні – мешканці помірно забруднених вод, В	Безхребетні – мешканці забруднених вод, С
Личинки веснянок	Бокоплави	Личинки комарів-дзвінців
Личинки одноденок	Річковий рак	Личинка мулової мухи (криска)
Личинки волохокрильців	Личинки бабок	Водяний віслючок
Личинки вислокрильців	Личинки комарів-довгоніжок	Легеневі молюски – ставковики, витушки, котушки
Крупні двостулкові молюски (перлівниці, жабурниці)	Дрібні двостулкові молюски (дрейсени, горошини, шарівки)	Личинки мошок
	Зябродихаючі черевоногі молюски – живородки	Малоцетинкові черви

Приклад: у пробі знайдені такі донні безхребетні: малоцетинкові черви, п'явки, крупні двостулкові молюски (перлівниця), черевоногі молюски (витушки), водяні віслючки, водяні кліщі, личинки одноденок, личинки волохокрильців, личинки бабок, личинки комарів-довгоніжок, личинки комарів-дзвінців, личинки мошок, личинки жуків, личинки мокреців, водяні клопи. З них 3 групи (личинки одноденок, волохокрильців і крупні двостулкові молюски) зазначені у першому стовпчику таблиці (А), інші дві (личинки бабок, комарів-довгоніжок) – у другому (В), і 5 (личинки комарів-дзвінців, водяні віслючки, личинки мошок, молюски-котушки, малоцетинкові черви) – у третьому (С). Водяні клопи, личинки жуків, п'явки, личинки мокреців і водяні кліщі у даному методі не належать до організмів-індикаторів (у таблиці не наведені), тому під час підрахунку значення індексу Майєра не враховуються. Отже: $S = 3 \times 3 + 2 \times 2 + 5 \times 1 = 9 + 4 + 5 = 18$.

Тобто водойма належить до олігосапробної зони (вода чиста, другий клас якості).

12.4. Характеристика окремих видів гідробіонтів та їх індикаторна здатність *Макрофіти*

Рослини з плаваючими на поверхні води листками

Серед рослин з плаваючими листками виділяють 2 групи: *вільноплаваючі* (ряска мала, ряска горбата, спіродела багатокоренева, жабурник звичайний, сальвінія плаваюча, вольфія безкоренева) і *укорінені* (гличики жовті, латаття біле, водяний горіх плаваючий).

Вільноплаваючі на поверхні води рослини. Для розвитку рослин цієї екологічної групи необхідною умовою є наявність ділянок з обмеженою динамікою водних мас (відсутність течії, захищеність мілководь від вітро-хвильового впливу), а також висока концентрація поживних речовин у воді, тому що рослини поглинають їх з неї. Значний розвиток вільноплаваючих рослин у водоймі є ознакою високого ступеня евтрофування водойми або розвитку заболочення.

Майже скрізь, де є стояча вода, можна побачити ряску. Суцільним зеленим килимом вона вкриває озера, ставки, меліоративні канали. Назва ряски «*letna*» грецькою означає «болото, озеро», це мешканець вод, багатих на органічні сполуки, з мулистими донними відкладами. Ряска – одні з небагатьох водяних рослин, у яких не розвинуті листки. Маленькі зелені пластинки (*листеці*), які плавають на поверхні води, подібні до листків, однак це

стебла. Зрідка можна побачити поодинокі плаваючі ряски, зазвичай рослини сполучені у невеликий ланцюжок, який утворюється при вегетативному розмноженні. За сприятливих умов вегетативне розмноження відбувається дуже швидко, і ряски здатні за короткий проміжок часу вкрити велику площу. Пізньої осені водойми «очищуються» від килимів рясок, але не всі рослини відмирають, деякі з них накопичують крохмаль і занурюються у товщу води або на дно, де і зимують.

Найпоширенішою у наших водоймах є *ряска мала*. Її листеці округлі, розміром 2–4 мм, мають один корінець довжиною 1–4 см, головна функція якого – не дати рослині перекинутися, тобто це орган рівноваги. Для цього на його кінці є потовщення – ковпачок. А живлення ряски відбувається за допомогою нижньої поверхні пластинки. Подібна до ряски малої *спірودела багатокоренева*, але вона дещо більша і має пучок корінців.

До ряскових належить найменша квіткова рослина – *вольфія безкоренева*, яка схожа на плескату з однієї сторони кульку діаметром близько 1 мм, що плаває на поверхні води. Трапляється у невеличких мілководних водоймах, які багаті на органічні речовини. Масовий розвиток цієї рослини можна спостерігати лише наприкінці літа, коли достатньо прогрівается вода. Її угруповання є індикатором евтрофних мілководних замулених ізольованих водойм. Вольфія – досить рідкісний вид водяних рослин, занесений до Червоного списку водяних макрофітів України (категорія С2)³. Її угруповання також вважаються такими, що знаходяться під загрозою, оскільки їх площа повсюдно скорочується (входять до Червоного списку угруповань водяних макрофітів України).

Суцільні зарості рясок утруднюють проникнення сонячного світла і обмежують розвиток інших водяних рослин. Ряски здатні витримувати значне забруднення водойм, при якому розвиток інших макрофітів стає неможливим. Домінування угруповань рясок у водоймі є індикатором посилення процесів заболочення.

На поверхні води багатих на органічні речовини водойм плаває невелика папороть *сальвінія плаваюча*. Її зовнішній вигляд (кілька кілець по три листочки) не нагадує інші папороті. Два з листочків овальні, плаваючі, а третій – занурений, схожий на корінь і виконує його функції. Плаваючі листочки вкриті численними волосинками і не змочуються водою, що важливо для процесів фотосинтезу і газообміну. Надмірне антропогенне евтрофування водойми сприяє розвитку угруповань даного виду, який може мати спалахоподібний вигляд. За сприятливих умов «килим» сальвінії наприкінці літа швидко розростається, завдяки вегетативному розмноженню, повністю затінюючи водну товщу. Це обмежує розвиток інших рослин. Сальвінію можна розглядати як індикатор мезо-евтрофних мілководних слабкопроточних водойм з високим вмістом органічних речовин у воді і донних відкладах. Сальвінія – вид, що перебуває під охороною, її занесено до Червоної книги України і Червоного списку водяних макрофітів України (категорія С2).

Найбільшою нашою рослиною, що вільно плаває на поверхні води, є *жабурник звичайний*. Його округлі листки мають довгі черешки і зібрані у розетку. За формою вони нагадують листки латаття, однак набагато менші. Від кожної розетки донизу відходить пучок коротких коренів, за допомогою їх рослина живиться. Росте жабурник лише на захищених від вітру і течії ділянках водойм, багатих на мінеральні і органічні речовини. За літо одна рослина може утворити до 10–20 нових, через це жабурник швидко поширюється у водоймі. Помірне забруднення водойми органічними речовинами сприяє розширенню його заростей. Вид є індикатором мезо-евтрофних водойм з багатими на органічні речовини донними відкладами. Витримує помірне антропогенне забруднення: позитивно реагує на внесення

3 У Червоному списку водяних макрофітів України виділяються наступні категорії:

А – види, що зникли; В1 – невідомі види; В2 – види, які не визначені, бо їхнє сучасне місцезнаходження невідоме; С1 – види, що знаходяться під критичною загрозою; С2 – види, що знаходяться під значною загрозою; С3 – види, що знаходяться під загрозою; С4 – види, які сьогодні не є рідкісними, однак мають тенденцію до скорочення ареалу, тому вимагають природоохоронної уваги.

добрив у ставки, потрапляння стоків із тваринницьких господарств чи пасовиськ. Характерний для початкових стадій заболочення водойми.

Укорінені рослини з плаваючими листками. Рослини цієї екологічної групи є, здебільшого, мешканцями захищених ділянок водойм із стоячою або слабкопроточною водою. Вони є «візитівкою» наших озер, ставків і заплавних водойм. Їх ще об'єднують у групу індикаторів лімнофільних умов.

Типовими представниками рослин цієї групи є латаття. У водоймах України трапляється два види, екологічні особливості яких (а, отже, і біоіндикаторна властивість) подібні: **латаття біле** і **латаття сніжно-біле**. Ці рослини найчастіше ростуть у водоймах на глибині 0,5–1,5 м, іноді утворюючи значні зарості. Їх можна розпізнати завдяки великій білій квітці з приємним тонким ароматом, діаметр якої може досягати 15 см. У латаття сніжно-білого квітці дещо меншого розміру, цей вид більш поширений у північних регіонах України, тоді як латаття біле – вид південніший і масовіший. Плаваючі листки мають велику серцеподібно-овальну листову пластинку діаметром до 30 см. Вони прикріплені довгими черешками до товстого кореневища, яке перебуває на дні водойми. Листкова пластинка міцна, її не руйнують хвилі, зверху вкрита восковим шаром тому не змочується водою. Продихи є лише на верхній частині листка. Наприкінці осені плаваючі листки латаття відмирають. Цікаво, що латаття може існувати не лише у воді, але і на суші. Коли рівень води у водоймі низький, рослина на вологому мулі утворює наземну форму у вигляді компактної розетки листків. При посиленні евтрофування водойми життєздатність і продуктивність заростей цих видів різко зменшується. Латаття є індикатором евтрофних водойм з мулистими донними відкладами, що не зазнають значного антропогенного забруднення.

Глечики жовті є найближчим родичем латаття. Назву рослина отримала завдяки формі плодів, які нагадують маленький глечик. Яскраво-жовті квіттки глечиків мають своєрідну будову: чашолистки великі і забарвлені, а чисельні пелюстки дрібні, вони знаходяться усередині квіттки разом із тичинками. У мулистих донних відкладах розвивається довге повзуче кореневище рослини товщиною з руку, довжина якого може досягати 6 м. Воно містить запас поживних речовин, необхідних рослині для розвитку наступного року навесні. Кореневище глечиків може утворювати густе сплетіння, яке під час втрати зв'язку з дном, здатне спливати на поверхню води, утворюючи своєрідні плаваючі острівки. Глечики, на відміну від латаття, – вид, що надає перевагу ділянкам з течією або активним перемішуванням води хвилями. І хоча, зазвичай, вони ростуть у озерах і ставках, однак трапляються і у руслі річки із значною течією на глибині до 3 м. За таких умов формуються лише занурені листки: тонкі, віялоподібні хвилясті пластинки. Глечики одними з перших зникають із складу заростей макрофітів у водоймі, що зазнає ізоляції і надмірної евтрофікації. Вони є індикаторами мезо-евтрофних умов і відсутності при значному забрудненні.

Наземну форму **гірчака земноводного** можна зустріти вздовж берегів водойм, на заплавних, заболочених луках, ділянках постійного підтоплення. Його ж водна екоморфа має плаваючі листки і поширена на слабкопроточних плесах річок, у заплавних водоймах, озерах, ставках, на мілководдях водосховищ. Розпізнати рослину можна завдяки продовгувато-ланцетним зеленим шкірястим листкам і яскраво-рожевому суцвіттю – колосу, що росте над водою. Рослина трапляється як в оліго-мезотрофних, так і мезо-евтрофних водоймах, успішно розвивається на ділянках, де спостерігається засолення.

Водяний горіх плаваючий трапляється у заплавних озерах, а також річках, водосховищах на глибині 0,5–1,5 м. На поверхні плавають великі розетки ромбоподібних листків, які за формою нагадують листки берези. На черешках у них є потовщення – особливі поплавці, виповнені повітряною тканиною. Вони дуже розростаються до осені, коли виникає необхідність утримувати на поверхні води листки з достиглими плодами. У пазухах листків містяться невеликі білі квіттки, плоди досягають у вересні, їх форма своєрідна – це чорні або темно-коричневі рогаті горіхи. Завдяки незвичній формі плоду, рослина отримала багато

народних назв: чортів горіх, водяний каштан, рогульник, чилім. Водяний горіх є індикатором евтрофних слабкопроточних водойм. Помірне евтрофування стимулює розвиток його заростей. Вид занесений до Червоної книги України і Червоного списку водяних макрофітів України (категорія С2). Однак на сьогодні у водосховищах дніпровського каскаду відбувається значний розвиток заростей цього виду.

У деяких водоймах України подекуди можна натрапити ще на одну рослину з плаваючими листками, найрідкіснішу з описаних. Це *плавун щитолистий* – невелика рослина з листками, схожими на мініатюрні листки латаття (діаметр листової пластинки сягає 10 см). Його жовті квітки зібрані у невеличкі, підняті над водою зонтики. До дна водойми рослина прикріплюється тонким повзучим кореневищем. Плавун добре пристосований до коливання рівня води у водоймі. Річ у тім, що довгі черешки листків і квітконоси можуть скручуватися. Під час високого рівня води спіралі розкручуються, і листки, і квітки піднімаються на поверхню. Коли ж рівень води понижається – спіраль знову закручується. За значного зменшення рівня води плавун може утворювати наземну форму як у латаття і глечиків. Росте в озерах, старицях, на мілководдях лиманів, водосховищ. При забрудненні, засоленні водойми, посиленні її ізоляції і евтрофуванні зарості плавун розріджуються і деградує. На сьогодні плавун – рідкісний вид, що перебуває під загрозою зникнення. Його занесено до Червоної книги України і Червоного списку водяних макрофітів України (категорія С2), його угруповання підлягають охороні як такі, що знаходяться під загрозою зникнення.

В ізольованих і слабкопроточних заплавах водоймах, на плесах ставків, водосховищ можна також зустріти групу рдесників, що мають плаваючі листки. Найпоширенішими серед них є *рдесник плаваючий* і *рдесник вузлуватий*. Ці два види досить схожі між собою за будовою і умовами існування, однак рдесник плаваючий більш характерний північним і центральним регіонам України, тоді як рдесник вузлуватий надає перевагу південним водоймам. Обидва види мають листки двох типів: занурені (ланцетні, сидячі, довжиною до 30 см) і плаваючі, на довгих черешках. У рдесника плаваючого досить рано відмирають підводні листки, а плаваючі – більш округло-серцевидної форми, тоді як у рдесника вузлуватого підводні листки зберігаються довше, а плаваючі мають овальну або ланцетоподібну форму. Обидва види трапляються на мілководдях з глибинами 0,5–1,5 м і мулисто-піщаними донними відкладами, багатими на органічні і мінеральні речовини, у поясі рослин з плаваючими листками. Рослини надають перевагу мезотрофним і мезо-евтрофним умовам, здатні витримувати незначну евтрофікацію. Рдесник плаваючий може розвиватися на ділянках, що зазнають незначного антропогенного впливу: незначна кількість мінеральних і органічних речовин, що потрапляють у водойму, може сприяти розростанню заростей цього виду, однак рослина не витримує впливу концентрованих стічних вод.

До рдесників, що формують плаваючі на поверхні води листки, у наших водоймах належить *рдесник злаколистий*. Його плаваючі листки менші (листові пластинки шириною 3 см, довжиною – 6 см). Ще одна назва цього виду – рдесник різнолистий – обумовлена тим, що рослина має також добре сформовані підводні листки, видовжені, плоскі, серповидно зігнуті. Рослина утворює зарості у водоймах, бідних на органічні сполуки: великих озерах, у руслах річок із слабкою течією, на відкритих мілководдях водосховищ, де постійним є вітровхвильовий вплив. На глибині понад 1,5 м або рано навесні вид може не формувати плаваючих листків. Може витримувати незначне осушення, але зникає при заболоченні водойми. Лімітуючим чинником поширення рдесника злаколистого у водоймі є прозорість, саме тому цей вид зникає одним із перших при помутнінні води через антропогенне евтрофування. Вид вважають індикатором оліго-мезотрофних водойм, бідних на сполуки нітрогену. Він один з перших заселяє піщані трансформовані ділянки мілководь.

Рдесник альпійський – надзвичайно рідкісний вид серед водяних рослин України. Його можна зустріти лише у дуже чистих, бідних на органічні сполуки оліготрофних водоймах з піщаними донними відкладами – гірських озерах, водоймах високогірних боліт. Рослина має два типи листків: занурені – ланцетні, тоненькі і плаваючі – шкірясті, червонуватого

кольору. Зниження рівня води і евтрофування призводить до зникнення даного виду з водойми. Є індикатором оліготрофних і оліго-мезотрофних незабруднених водойм. Рдесник альпійський занесений до Червоного списку водяних макрофітів України (категорія С1), а його угруповання вважаються такими, що знаходяться на межі зникнення і потребують охорони.

Занурені у воду рослини

Рослини, що належать до цієї екологічної групи, неспроможні жити поза водним середовищем. Угруповання певних видів таких макрофітів можуть бути ознакою як озерних (лімнофільних) умов, так і річкових (реофільних). Трапляються тут і мешканці заболочених біотопів. Серед них виділяють групу укорінених занурених рослин і неукорінених, які плавають у товщі води.

Укорінені занурені рослини. Лише у дуже чистих, бідних на органічні сполуки оліго-мезотрофних водоймах з піщаним дном можна зустріти **молодильника озерного**. Це непомітна, дуже дрібна (довжиною 5–20 см) рослина з укороченим бульбоподібним стеблом і зібраними у розетку шилоподібними видовженими листками шириною 1,5–2,0 мм. Молодильник – рідкісний, реліктовий вид, що належить до плауноподібних. Він є індикатором відсутності антропогенного забруднення і непорушених піщаних мілководь. Зникає при рекреаційному навантаженні на чисті озера. У наш час цей вид знаходиться на межі зникнення, він занесений до Червоної книги України і Червоного списку водяних макрофітів України (категорія В2).

Окремою групою укорінених занурених водяних рослин є рдесники. Вони найбільш характерні для річок, відкритих плес водойм. З цим пов'язана і латинська назва роду **Potamogeton** (*potamos* – ріка, *getton* – спорідненість). Велика цінність заростей рдесників як місць існування численних безхребетних тварин (основи раціону птахів і риби), а також чудових нерестовищ фітофільних видів риби. Серед цих видів розрізняють **широколисті рдесники** – види, у яких формуються добре виражені підводні широкі листкові пластинки різної форми (рдесники пронизанолістий, блискучий, кучерявий, довгий) і **вузьколисті рдесники**, які відрізняються вузькими (менше 1 см завширшки), витягнутими листками, які можуть набувати ниткоподібної або ж волосовидної форми (рдесники гребінчастий, туполистий, сплюснутий, волосовидний, маленький та ін.).

Широко поширений у річках і озерах представник широколистих видів – **рдесник пронизанолістий**. На дні водойми перебуває довге (до 17 м) кореневище, від якого відходять стебла (довжина до 2 м, можуть сягати і 6 м). На них почергово розміщені яйцеподібні листки без черешків, які наче обгортають стебло. Під час цвітіння над поверхнею води виглядає жовтувато-зелене колосоподібне суцвіття. Вид вирізняється широкими можливостями адаптації до умов існування і може існувати на рівнині, у гірській місцевості, як у прісних проточних чи замкнених водоймах, так і у слабкосолоних біотопах з піщаними чи мулистими донними відкладами. Однак надає перевагу водоймам із незначним вмістом завислих частинок у воді і досить великою її прозорістю. Може рости при незначному антропогенному евтрофуванні водойми. При інтенсивному внесенні органіки або органічних і мінеральних добрив – зникає. Вид вважають індикатором мезо-евтрофних і евтрофних слабкозабруднених проточних вод.

Рдесник блискучий надає перевагу озерним піщаним біотопам із незначною проточністю. Він має плівкоподібні широкі продовгувато-яйцевидні підводні листки, які просвічуються. На них дуже добре помітне сітчасте жилкування. Зарості даного виду надають перевагу водоймам із слабкокислою або лужною водою, бідним на нітрогенвмісні сполуки, високою прозорістю води і піщаними, глинистими чи глинисто-мулистими донними відкладами. Підвищення трофності водойми через антропогенне забруднення спричиняє деградацію його заростей. Є індикатором мезо-евтрофних, незабруднених водойм.

Індикатором незабруднених мезотрофних слабкопроточних водойм є ще один вид широколистих рдесників – **рдесник довгий**. Цю рослину з довгими, продовгувато-ланцетними сидячими листками, довжиною 10–15 см і шириною до 4,5 см зрідка можна

зустріти у заплавних водоймах, озерах чи річках з незначною течією. Посилення антропогенного впливу на водойму, а також зменшення рівня води у ній у вегетаційний період призводить до деградації його угруповань. Через евтрофікацію водойм і знищення природних біотопів, сьогодні цей вид є досить рідкісним і потребує охорони, його занесено до Червоного списку водяних макрофітів України (категорія С3).

На відміну від попереднього виду, *рдесник кучерявий* є індикатором евтрофних водойм, багатих на сполуки кальцію і органічні речовини (наприклад, його поява у рибних ставках може бути свідченням того, що були внесені завеликі дози вапна). Вид отримав свою назву завдяки витягнутим, широколінійним, хвилястим листкам. Утворює зарості в озерах, річках з незначною течією, заплавних водоймах, ставках. Масовий розвиток його угруповань можна спостерігати, зазвичай, на початку літа, згодом рослина відмирає. За посиленого антропогенного евтрофування, особливо стічними водами, збагаченими органічними речовинами, продуктивність і життєздатність виду не змінюється. За таких умов можна спостерігати збільшення площі заростей рдесника кучерявого.

Більшість видів з групи дрібнолистих рдесників є індикаторами чистих водойм. Так, *рдесник гостролистий* росте у прозорих водоймах, де інтенсивно відбуваються процеси розкладання органічної речовини та її мінералізація. В оліго-мезотрофних і мезо-евтрофних водоймах можна зустріти зарості *рдесника туполистого* (трапляється на ділянках накопичення опаду, що розкладається, зокрема у затоках, неподалік від очеретяних угруповань). Для водойм більшої тропності (мезо-евтрофних і евтрофних), проточних і замкнутих характерні угруповання *рдесників сплюсненого, малого, волосовидного* (надають перевагу зонам акумуляції і прибережним ділянкам русел річок з піщаним і піщано-мулистим дном). Всі ці види здатні витримувати помірне забруднення. Більшість дрібнолистих рдесників сьогодні – рослини досить рідкісні. Рдесники сплюснутий, волосовидний і туполистий занесено до Червоного списку водяних макрофітів України (категорія С3), а їх угруповання підлягають охороні як такі, що знаходяться під загрозою зникнення.

Рдесник гребінчастий – єдиний представник дрібнолистих рдесників, який, за відсутності інших видів рдесників, можна розглядати як індикатор значного забруднення водойми. Це рослина з дуже розгалуженим кореневищем і вузькими, схожими на довгі м'які щетинки, листками. Біля основи листків прилистки формують довгу трубкоподібну піхву, яка є діагностичною ознакою цього виду. Квітконоси – довгі і ниткоподібні, на яких ніби нанизані округлі колосовидні суцвіття. Рдесник гребінчастий трапляється у водоймах усіх типів, надаючи перевагу прибережним мілководним замуленим ділянкам. Може витримувати засолення, тому широко поширений у солонуватоводних водоймах Півдня (може рости при солоності води до 16–17‰). Завдяки своїй толерантності до забруднення, його можна зустріти у стічних канавах, на ділянках скидання забруднених вод підприємствами комунального чи сільського господарств. Його масовий розвиток можна спостерігати у рибних ставках після внесення добрив. Рдесник гребінчастий тимчасово здатен витримувати дуже високі концентрації забруднюючих речовин, витримує коливання рівня води. Вид є індикатором процесів антропогенного забруднення водойм і водотоків, зокрема стічними водами, і водойм із високою жорсткістю води.

Елодея канадська – рослина, яку завезли у 1836 р. до Європи з Північної Америки, і вона дуже швидко заселила водойми європейських країн, згодом з'явилась у Австралії і Новій Зеландії. Назва цього виду виникла від грецького слова «*elodis*», що означає «болотяний». Але трапляється елодея у найрізноманітніших прісних водоймах. Її немає лише у високогірних озерах. Дуже полюбить заплавні озера, меліоративні канали, де може утворювати цілі підводні килими. Рослина має розгалужене стебло, на якому кільцями розміщені невеликі довгасті листки. У наших умовах розмножується лише вегетативно, оскільки в Європі трапляються лише жіночі особини. Розростається надзвичайно швидко, за короткий проміжок часу може заповнити велику площу. Не випадково її називають «водяною чумою». Слабкий розвиток елодеї спостерігається на ділянках з високим вмістом

гумінових кислот і за посиленої антропогенної евтрофікації. Елодею можна розглядати як індикатор незначного антропогенного забруднення, високої прозорості води і невеликого вмісту завислих речовин.

Наяда морська – рослина з розгалуженим ламким колінчастим стеблом і м'ясистими лінійними, з краю крупнозубчастими листками. Вона трапляється в озерах, старицях, ставках, каналах, на мілководних ділянках великих водосховищ, надаючи перевагу слабкопроточним водоймам з піщаними донними відкладами. При посиленні антропогенного евтрофування водойми, зарості даного виду розріджуються і деградують. Є індикатором мезо-евтрофних і евтрофних водойм з помірним забрудненням.

Види роду водопериця зовні схожі на витончені мініатюрні ялиночки, які колише слабка течія. Рослина прикріплена до ґрунту кореневищем. На довгому стеблі кільцями розташовані тонкі, перисторозсічені, м'які листки. Суцвіття піднімається над водою і складається із дрібних блідо-рожевих квіток, що зібрані у рідкий колос. Як і багато інших водяних рослин, водопериця добре розмножується вегетативно за допомогою будь-якої частини. Восени на кінцях гілочок утворюються зимуючі бруньки. В наших водоймах поширені 3 види цього роду, які чітко відрізняються своїми біотопами та індикаторними властивостями.

Водопериця червоноквіткова має листочки, розміщені у кільцях по 4. Вона росте у чистих і прозорих оліготрофних і оліго-мезотрофних водоймах, збіднених на органічні речовини, уникає ділянок, багатих на сполуки нітрогену. Не витримує антропогенного евтрофування, при якому дуже швидко зникає.

У **водопериці колосистої**, як і у попереднього виду, листки розташовані кільцями по 4, іноді по 3. Однак її квітконос завжди прямий, піднімається над водою, суцвіття – довжиною до 10 см. Рослина утворює зарості, інколи досить потужні, в евтрофних водоймах. Надає перевагу водоймам, що багаті на сполуки кальцію. За таких умов її стебла і листки вкриваються вапняним нальотом. Вид вимогливий до високої температури і вмісту CO₂ у воді. Толерантний до забруднення, надходження органічних речовин із стічними водами стимулює його розвиток. Можна спостерігати масовий розвиток угруповань водопериці колосистої у водоймах поблизу тваринницьких ферм чи у рибних ставках, куди вносять органічні добрива. Є індикатором евтрофних вод, що зазнають значного забруднення стічними водами з високим вмістом мінеральних і органічних сполук.

Водопериця кільчаста, на відміну від двох попередніх, має по 5 листків у кільці. Вона трапляється у мезотрофних слабкопроточних заболочених водоймах з потужними мулистопіщаними донними відкладами. Посилення антропогенного евтрофування спричиняє пригнічення розвитку цієї рослини і зникнення її угруповань із водойми.

Зовні схожий на водопериці **плавушник болотний**. Його листки нагадують двосторонні гребінці, оскільки розсічені на довгі пірчасті лінійні частинки. Листорозміщення у рослини – несправжньокільчасте (листки розміщені по 2–6, дуже щільно один біля одного, ніби утворюють кільце). Великі біло-рожеві квіти зібрані у китицю, що високо стирчить над водою. Плавушник росте у заболочених біотопах: заплавні водойми, заболочені ліси, потічки, канали, малі річки, мілководдя водосховищ. Надає перевагу слабкопроточним ділянкам з мулистим і муристо-торф'янистим дном. Його зарості можуть бути дуже щільними, повністю вкривати поверхню води, що унеможливує розвиток інших макрофітів. Чутливий до антропогенного евтрофування, при посиленні забруднення водойми органічними речовинами, спостерігається пригнічення розвитку стебла рослини. Є індикатором незабруднених мезотрофних водойм із значним вмістом детриту у донних відкладах.

Водяна сосонка звичайна – ще одна рослина, яка за формою нагадує ялинку, зазвичай, лише частково занурена у воду. Вона має довге повзуче кореневище, порожнисте членисте стебло і цілісні лінійні листки, що розташовані кільцями (нижні – по 4–6 у кільці, середні і верхні – 6–16, відігнуті до низу). Квітки у рослини дуже дрібні, непримітні, заховані у пазухах листків. Росте водяна сосонка у евтрофних водоймах: ставках, озерах, невеличких річках, меліоративних каналах, на мілководдях водосховищ, скрізь, де є перемінний рівень

води. Трапляється на мулистих луках, болотах. Є індикатором інтенсивного утворення мулу і посилення процесів заболочення у водоймі.

Водяні жовтеці широко поширені у наших водоймах. Вони, зазвичай, прикріплені до дна, але зрідка відриваються і вільно плавають у воді. Листки, залежно від виду, можуть бути лише занурені або і занурені, і плаваючі. Занурені листки у всіх жовтецевих розсічені, ниткоподібні, округло-віялоподібні в обрисах; плаваючі – можуть мати різну форму, яка змінюється залежно від умов середовища: лопатеві, ниркоподібні чи округло-щитовидні (за відсутності течії) чи розсічені (при її наявності). Упізнаються ці рослини завдяки крупним (до 2 см у діаметрі) яскраво-білим квіткам з жовтою серединкою.

У гірських водотоках і чистих рівнинних річках з течією і щебенистим дном росте **водяний жовтець плаваючий**, підводні ниткоподібні листки якого можуть бути довжиною до 30 см. Вид є індикатором незабруднених мезотрофних вод, значної швидкості течії і акумулятивно-ерозійних процесів.

На злегка замулених піщаних мілководдях замкнутих або слабкопроточних мезо-евтрофних водойм можна натрапити на **водяний жовтець водяний**. У цього виду добре розвинуті плаваючі листки, форма яких визначається умовами біотопу. Вид надає перевагу мілководним (зокрема і тимчасовим) водоймам, що добре прогриваються. Здатен переходити у наземну екоморфу. Є індикатором мезо-евтрофних водойм. За умов посилення евтрофікації спочатку спостерігається активний розвиток його угруповань, а після певної межі – їх деградація. Вид досить рідкісний і потребує охорони. Занесений до Червоного списку водяних макрофітів України (категорія С2).

Водяний жовтець закручений – надає перевагу водоймам з ще більшою трофністю. Він не формує плаваючих листків, а його підводні листочки короткі, щетинкоподібні, чітко округлі в обрисах. Вид поширений у мілководних замкнутих або слабкопроточних водоймах (озера, заплавні водойми, рібні ставки, водно-болотні масиви та ін.). Надає перевагу заболоченим ділянкам, мулистому ґрунту, багатого на сполуки кальцію, воді із високою мінералізацією (інколи трапляється у солонуватих водах). Здатен витримувати значне забруднення водойми, але зникає на ділянках, куди безпосередньо потрапляють стічні води, збагачені мінеральними речовинами (зокрема, змиті із сільгоспугідь добрива). Є індикатором евтрофних водойм із лужною реакцією води.

До **занурених у водну товщу неукорінених макрофітів** відносяться ряска триборозенчаста, річчія плаваюча, різні види куширів, пухирників, альдрованда пухирчаста. Деякі із макрофітів займають проміжне положення: так, водяний різак алоевидний має 2 екологічні форми – залежно від стадії розвитку і глибини може як осідати на дно водойми, так і спливати на його поверхню.

У воді, у зануреному чи напівзануреному стані, на захищених плесах озер плаває великий куш, дещо подібний до кімнатної рослини – алое. Його численні лінійні листки довжиною до метра зібрані у велику розетку. Вони товсті і ламкі, з пилчастим краєм, об який можна легко порізатися. Ці риси зумовили назву рослини – **водяний різак алоевидний**. Рослина має цікаву особливість: весною вона занурена, а під час цвітіння – піднімається на поверхню. Восени розетки знову опускаються на дно і там зимують. Інколи різак росте на глибині 2–3 м (затоки великих озер, стариць), тоді він увесь час перебуває у зануреному стані. Зазвичай у мілководних заболочених озерах утворює зарості, що вкривають значні площі. У деяких випадках рослини розміщуються у декілька шарів, виповнюючи усю товщу води глибиною до 2 м. При різкому зменшенні рівня води, рослини можуть нетривалий час рости на вологому мулі. Різак надає перевагу донним відкладам, багатим на органічні речовини. Вид можна розглядати як гарний індикатор заболочення водойм, а також помірного і середнього рівнів антропогенного впливу, оскільки незначне евтрофування водойми сприяє посиленню розвитку його угруповань.

На відміну від попередніх двох видів рясок, котрі плавають на поверхні води, **ряска триборозенчаста** мешкає у її товщі. Пластинки напівпрозорі, ланцетовидні, довжиною до 2 см, поєднані зигзагоподібним чином у ланцюжки. Помірний розвиток угруповань даного

виду є індикатором мезотрофних замкнутих водойм з мулистими або торф'янистими донними відкладами. Може розвиватися у водоймах з підвищеною солоністю.

Чи ненайпоширенішим серед занурених неукорінених рослин є **кушир темно-зелений** (занурений). Ця рослина надає перевагу стоячим водоймам, багатим на органічні речовини, з потужними мулистими відкладами, де здатна утворювати підводні «луки», заповнюючи усю товщу води. Рослина коренів не має і поглинає необхідні їй речовини усією поверхнею тіла. Кушир на вигляд скидається на щільну гілочку ялинки, стебло рослини галузисте, вкрите кільцями колючих дуже розсічених ниткоподібних листків. Вид здатен рости за значного антропогенного евтрофування водойми, через що масовий розвиток його угруповань може розглядатися як індикатор забруднення.

Кушир підводний, або **напівзанурений** від попереднього виду відрізняється як елементами будови, так і екологічною приуроченістю. Насамперед, зовні цей вид значно тендітніший, мереживніший: листки його довгі (до 10 см), гілочки більш розсічені (3–4-дихотомічно розгалужені), плоди не мають характерних шипів. На відміну від куширу темно-зеленого – типового мешканця високотрофних водойм, кушир напівзанурений надає перевагу слабкопроточним, зазвичай заболоченим водоймам з піщаними чи мулисто-піщаними донними відкладами з високою прозорістю води. Є індикатором мезотрофних водойм з ознаками заболочення. Слід зазначити, що рослина досить рідкісна, занесена до Червоного списку водяних макрофітів України (категорія С3), а її угруповання необхідно охороняти, оскільки їх площі постійно скорочуються.

Незвична і рідкісна рослина – **альдрованда пухирчаста**. Вона належить до групи комахоїдних рослин, занесена до Червоної книги України і Червоного списку водяних макрофітів України (категорія С2), її угруповання підлягають охороні як ті, що знаходяться під загрозою зникнення. Це невелика, занурена у воду рослина довжиною 10–30 см, з листками, зібраними у кільця. Будова листків дуже цікава – їх пластинка складається з двох напівкруглих половинок, які і утворюють «ловецьке знаряддя» і закриваються, коли у них потрапляє дрібна водяна тваринка. Рослина, здебільшого, трапляється у заболочених водоймах чи серед заростей повітряно-водяних рослин (найчастіше очерету), у біотопах, що характеризуються незначною кількістю доступних поживних речовин, власне через що і виникла необхідність у полюванні. Альдрованда є індикатором мезотрофних умов, водойм, багатих на гумінові кислоти. Хімічне і біологічне (зокрема, масовий розвиток елодеї канадської) забруднення, засолення, евтрофікація, меліорація і зарегулювання стоку – ось перелік чинників, що спричинює зникнення угруповань даного виду.

Ще одна комахоїдна рослина нашої флори – **пухирник звичайний** – темно-зеленого кольору, здатна до фотосинтезу, однак за деяких умов потребує додаткового живлення. Стебло і дуже розсічені листки (коренів не має) занурені у воду, а над поверхнею під час цвітіння височіє квітконос із яскраво-жовтими, порівняно великими квітками. На листках багато пухирців – своєрідних мішечків діаметром до 2 мм. Вони і дали назву рослині (*utricula* – пухир, мішечок). Пухирці – ловецькі утвори – мають клапани, які відкриваються досередини і оточені чутливими волосинками. Пухирник надає перевагу заболоченим водоймам підвищеної трофності, з мулисто-торф'янистими донними відкладами.

Повітряно-водяні рослини

Повітряно-водяні рослини трапляються вздовж берегів і на ділянках підтоплення і через свій земноводний спосіб життя, насамперед, асоціюються з процесами заболочення і заростання водойм. Частина видів цієї групи (куга озерна, сусак зонтичний, стрілолист стрілолистом, частуха подорожникова та ін.) є піонерами у формуванні заростей на пісках чи алювіальних відкладах. Через розростання угруповань повітряно-водяних рослин і акумуляцію у заростях наносів і відмерлих решток рослин, відбувається заростання заплавної водойми, їх поступове заболочування і відмирання.

Найпоширенішим представником цієї екологічної групи є **очерет звичайний**. Росте у річках, озерах, на болотах і заболочених луках, у заплавах лісах, утворюючи іноді величезні масиви плавнів. Упізнається вид завдяки своїм сизувато-зеленим листкам і фіолетовим

суцвіттям-волотям, які наприкінці літа розпушуються. У південних районах очерет може сягати до 5 м висотою. Вид характеризується широкою екологічною пластичністю – трапляється від заплав рівнинних річок до гірських масивів на висоті до 4000 м над рівнем моря. Зазвичай він росте у водоймах на глибині 0,2–1,5 м (іноді до 3 м), трапляється і далеко від водойм, у місцях з високим рівнем ґрунтових вод. Добре витримує надмірне засолення, тому росте на берегах морів і лиманів, солоних озер. Здатен витримувати значні коливання рівнів води.

Широка екологічна пластичність виду сприяє його стійкості до забруднення водойм. За умов значного антропогенного евтрофування водойми, продуктивність заростей очерету може значно збільшуватись. Зниження продуктивності заростей і зменшення їх висоти є свідченням посилення процесів засолення або зниження рівня ґрунтових вод.

Зовні схожою на очерет є *зизанія широколиста*, або *водяний рис*. Цю рослину, що родом із Далекого Сходу, у середині минулого століття широко використовували для фітомеліорації прибережних мілководь новостворених дніпровських водосховищ. Від очерету вона відрізняється, насамперед, яскраво-зеленим кольором стебла і листків і стиснутою зверху зеленкуватою волоттю. Вид добре прижився у наших умовах і поширився. На зарості зизанії можна натрапити на берегах заплавної водойми та водосховищах Дніпра, Дністра, Південного Бугу, Сіверського Дінця та ін. Росте на мілководдях з глибинами 0,1–1,3 м, піщаними чи мулисто-піщаними донними відкладами. Вид розглядають як індикатор початкових стадій заростання мілководь на ділянках, де завершилися абразійні процеси.

Звичайною рослиною заболочених місць, берегів водойм є *рогоз*. Багато хто знає його оксамитові коричневі циліндричні качалки на верхівці стебла – це його маточкові квітки. Згори над ними розташована тичинкова частина суцвіття, яка швидко опадає. Якщо нижня і верхня частини суцвіття розділені проміжком – це *рогоз вузьколистий*, якщо прилягають – *рогоз широколистий*. Це великі багаторічні рослини висотою 2,0–2,5 м (іноді до 4 м). На міцному стеблі розташовуються стрічкоподібні листки.

Усю рослину пронизує система повітряних каналів. Наприкінці літа досягають плоди – дрібні горішки з білою пушинкою-парашутом. Рогоз також здатен витримувати широкий спектр умов середовища, однак він більш вимогливий до обводнення ґрунту і не витримує тривалого осушення (його зарості поступово деградує і повністю зникають на 3–4 рік після осушення водойми). Розростання угруповань рогозів є свідченням замулення і заболочення водойми.

Повсюдно у заплавах річок, на заболочених луках і берегах водойм трапляється *лепешняк великий*. Це злак висотою до 1 м, з широкими стрічкоподібними листками, суцвіття – велика багатоколоскова волоть. Насіння і меживузля солодкі на смак, що відображено у науковій назві рослини: «*glyceros*» – грецькою «солодкий». Лепешняк – типовий болотяний вид, що надає перевагу мілководним ділянкам (найкраще росте при глибині 20–30 см) з мулистими, піщано-мулистими і мулисто-торф'яними донними відкладами. Уникає засоленних ґрунтів. Незначне антропогенне евтрофування водойми призводить до збільшення продуктивності заростей, при його посиленні – до скорочення площі заростей. Вид можна розглядати як індикатор мезо-евтрофних водойм, незначного рівня антропогенного забруднення, заболочення і відсутності засолення.

Близький вид – *лепешняк плаваючий* – крім заболочених біотопів, може рости на ділянках із вираженою течією, де утворює реофільну екоморфу з довгими плаваючими листками. Трапляється у водоймах із різними типами донних відкладів (піщані, піщано-мулісті, мулисто-торф'яністі, навіть гірські породи), від рівнинних регіонів до гірських водойм. Надає перевагу кислим, збідненим на органічні речовини, відкладам. Незначне антропогенне евтрофування водойми, а також помірне випасання і викошування витримує добре, може формувати зарості на ділянках, забруднених промисловими і побутовими стоками, а також швидко освоює мілководдя, що утворилися у результаті гідробудівництва. Вид розглядають як індикатор оліго-мезотрофних водойм, біотопів з кислою реакцією і бідних на органічні сполуки донних відкладів, помірного антропогенного забруднення.

Куга озерна дуже своєрідна на вигляд рослина – над водою височіє темно-зелене гнучке стебло циліндричної форми, схоже на лозину, яка зовсім не має листків. Воно виповнене білою повітряною тканиною, схожою на губку. Стебло закінчується червонувато-коричневим розлогим суцвіттям, яке схоже на пучок маленьких шишечок. Висота рослини – 2,0–2,5 м, але на глибині вона може сягати 4 м. У водоймі куга, здебільшого, росте глибше, ніж очерет і рогози (до 2,5 м). Нерідко утворює великі масиви густих заростей. Кореневища тісно переплітаються на дні і не дають змоги оселятися тут іншим видам. Куга озерна утворює зарості вздовж берегів мезо- і евтрофних замкнених і слабкопроточних водойм, прісноводних чи слабкосолоних, надає перевагу піщаним і піщано-мулистим донним відкладам. Трапляється на мілководдях озер, ставків, водосховищ, річок.

Ситняг болотний – ця рослина схожа на кугу у мініатюрі: стебла висотою 10–20 см, циліндричні, тоненькі, зелені, закінчуються колосоподібним суцвіттям коричневого кольору. Росте, здебільшого, на мілководдях з глибинами до 30–40 см, хоча загалом адаптована до широкої амплітуди глибин. Рослина трапляється у водоймах різного трофічного статусу (від оліготрофних до евтрофних), може рости як на піщаних, так і на замулених мілководдях, заболочених луках. Витримує значні коливання води, виступає піонером у заростанні новостворених мілководь. При посиленні антропогенної евтрофікації водойми вид зникає.

Стрілолист стрілолистий отримав свою назву завдяки своєрідній формі листків, які нагадують наконечник стріли. Рослина має 3 форми листків: стрілоподібні, які піднімаються над водою; цілковито занурені у воду, нагадують довгі стрічки; плаваючі із стрілоподібною листковою пластинкою. Така диференціація є адаптацією до різної глибини. Квітки білі, зібрані у китицю, розташовані на тригранному, безлистому стеблі. Рослина належить до видів із широкою екологічною амплітудою, однак надає перевагу прибережним мілководдям з глибинами до 0,5 м, з піщаними, глинистими чи піщано-мулистими донними відкладами. Зарості стрілолисту можна зустріти вздовж берегів заплавлених водойм (рукавів, стариць), заток, меліоративних каналів, у руслах річок, на мілководдях водосховищ. Уникає засоленних ґрунтів. Посилення антропогенної евтрофікації водойми спочатку спричиняє збільшення біомаси угруповань, але при зростанні забруднення спостерігається деградація заростей стрілолисту. Вид є піонерним у заростанні новосформованих біотопів, його можна розглядати як індикатор реофільних умов. Масовий розвиток заростей є свідченням частого коливання рівня води у водоймі.

У подібних біотопах трапляється **їжача голівка пряма**. Рослину дуже легко впізнати завдяки характерній формі суплідь, які схожі на зелені колючі кульки, що по 2–3 розміщуються на розгалуженому квітконосі. Залежно від глибини біотопу рослина може досягати висоти до 1,5–2,0 м. Вона має довгі тригранні кілюваті листки, що, наче мечі, стирчать над водою. За значного підняття води, утворює форми з плаваючими листками, які плоскі і витягнуті. Має широку екологічну пластичність. Трапляється у мезо- і евтрофних водоймах, на піщаних і піщано-мулистих донних відкладах. На новостворених піщаних мілководдях поширений близький вид – **їжача голівка плаваюча**. Вона відрізняється від попереднього виду меншими розмірами (висотою 30–50 см), плаваючим стеблом і листками. Вид надає перевагу реофільним біотопам. Зменшення зволоження, а також посилення антропогенного евтрофування спричиняє деградацію його угруповань.

Частуха подорожникова також виступає піонером у заселенні новосформованих мілководь. Свою назву рослина отримала завдяки повітряним листкам, схожим на великі листки подорожника, що на довгих ніжках стирчать над водою. Вид також має підводні стрічкоподібні, а також плаваючі листки з довгим черешком і довгасто-еліптичною пластинкою. На березі водойми добре помітні білі або блідо-рожеві квітки, зібрані у велике, китицеподібне суцвіття пірамідальної форми. Як і більшість повітряно-водних макрофітів, вид має широку екологічну пластичність і трапляється на узбережжях майже усіх наших водойм (зазвичай до глибини 0,2–0,3 м) чи формує зарості на заболочених луках.

Частуха здатна витримувати незначне засолення. Однак сильне засолення води і ґрунту, надмірна антропогенна евтрофікація пригнічують розвиток її угруповань. Вид є індикатором евтрофних ділянок з процесами відкладення алювію.

На березі водойм росте **сусак зонтичний**. Особливо ця рослина помітна під час цвітіння, коли на високому, до 1,5 м безлиستому стеблі розкривається велика парасолька із численних рожевих квіток. Сусак, як і багато інших видів водяних рослин, має різну форму листків залежно від глибини існування. У рослин, що мешкають біля берега, розвиваються повітряні довгі тригранні листки (довжина їх може сягати 1 м), а на глибині, за наявності течії – занурені стрічкоподібні листки довжиною до 2,5 м. Зазвичай рослина поширена на слабкопроточних піщаних мілководдях, узбережжях і перезволожених луках. Зарості сусаку можна зустріти у водоймах різної трофності. Вид здатен витримувати засолення і розвиватися у водоймах із значним антропогенним евтрофуванням і потраплянням стічних вод.

Водяний хрін земноводний утворює зарості на узбережжі евтрофних слабкопроточних водойм з піщано-мулистими, мулисто-торф'янистими відкладами. У період цвітіння рослина помітна завдяки яскраво-жовтим квіткам, зібраним у китицеподібне суцвіття. Має висхідне, порожнисте стебло, надводні листки на довгому черешкові, ліроподібні, підводні – перисто-розсічені, з лінійними чи ниткоподібними частинками, на укорочених черешках. На угруповання водяного хрону можна натрапити на мілководді заплавлених озер, водосховищ, заболочених прибережних ділянках і луках. Величезні масиви заростей вид утворює на ділянках з перемінним рівнем води і на підтоплених територіях. І хоча він надає перевагу ґрунтам, багатим на органічні речовини, при посиленні антропогенної евтрофікації водойми, зазнає пригнічення і випадає із складу заростей.

Безхребетні тварини

Війчасті черви, або **турбелярії** (Turbellaria). Турбелярії належать до типу плоских червів (Plathelminthes). Це відносно невеликі, 20–30 мм черви з ротовим отвором на черевній стороні (він же слугує для виведення неперетравлених решток), тіло вкрите війками. Більшість видів турбелярій мають напівпрозорий покрив, завдяки чому можна побачити розгалужений кишечник. Мешкають у водоймах майже усіх типів, населяючи донні біотопи.

Звичайними представниками турбелярій є **планарії** – черви характерної форми і будови, зокрема, у більшості добре помітний тригілковий кишечник (одна гілка іде в напрямку переднього кінця тіла, а дві інші – до заднього). Черви з широкою екологічною амплітудою, однак найбільш поширені у β- і α-мезосапробних водоймах.

Малоцетинкові черви (Oligochaeta). Більшість представників малоцетинкових – мешканці суходільних біотопів, як наприклад земляні і дощові черви. Однак є значна кількість видів, що населяють прісноводні водойми і водотоки.

Тіло сегментоване, на кожному членику, крім першого, є щетинки, які забезпечують зчеплення тварини з ґрунтом; розташування щетинок та їх форма є ознаками, за якими розрізняють види. Малоцетинкові трапляються у будь-яких водоймах, зокрема у дуже забруднених, де вони відіграють важливу роль у переробці органічної речовини, чим прискорюють процеси самоочищення.

Наїдіди, або **водяні змійки** (Naididae) – дрібні або середніх розмірів черви білого кольору, мешкають на мулистому ґрунті, де живляться детритом, тобто органічними рештками. Найчастіше у стоячих водоймах на поверхні мулу або занурених рослинах трапляється **стилярія озерна**. Тіло жовте або коричнювате, напівпрозоре, довжиною до 20 мм, на передньому сегменті помітна пара темних очок, є довгий хоботок. Стилярія толерантна до забруднення, може бути індикатором α-мезосапробних і полісапробних умов.

Трубоквик звичайний назву отримав через наявність трубки зі склеєних дрібних піщинок. З трубки висувається лише задня частина тонкого довгого (до 90 мм) тіла червоного кольору вона ритмічно рухається, створюючи рух води, який допомагає диханню. Трубоквики мешкають як у стоячих водоймах, так і у водотоках, на піщаному або мулистому

дні, можуть утворювати величезні скупчення у місцях, куди надходять органічні речовини – тут їх чисельність може сягати 100 тис. і навіть більше на 1 м². Велика чисельність *трубковика* – ознака значного забруднення водойми, тобто полісапробних умов. Живляться органічними рештками, самі ж вони становлять важливу частину кормової бази для риб.

П'явки (Hirudinea) – це кільчасті черви з мускулистим тілом і присосками на його кінцях, дуже рухливі, кровососи або активні хижаки (предками останніх також були кровососи). В Україні відомо близько 20 видів цих тварин. Тіло більш чи менш плоске, сегментоване, без щетинок і виростів, з двома присосками: передня і задня, за допомогою яких п'явки прикріплюються до субстрату або жертви. П'явки здатні витримувати значне забруднення і можуть мешкати у β- і α-мезосапробних водоймах.

Кровосисні п'явки присмоктуються як до хребетних, так і до безхребетних тварин, однак, прокусити шкіру людини можуть представники лише двох достатньо подібних видів – **медична і аптечна п'явки**. Їх довжина може досягати 15–20 см, живляться п'явки кров'ю ссавців і людини, а також жаб. Їх передній присосок трикутної форми, на дні його знаходиться рот, оснащений трьома гострими щелепами, за допомогою яких п'явка робить на шкірі трикутний розріз. До ранки надходить гірудин – особлива знеболююча речовина, що перешкоджає зсіданню крові. Крім того, гірудин перешкоджає утворенню тромбів, заспокійливо діє на нервову систему, знижує кров'яний тиск, тому здавна цих п'явок використовували для лікування серцево-судинних захворювань; у медичній науці навіть виокремився розділ – гірудотерапія. Для забезпечення медичних потреб п'явок розводять у штучних умовах. Тварини ж, узяті з природних водойм, внаслідок їх забруднення побутовими стоками, можуть бути переносниками інфекційних захворювань. Медична і аптекарська п'явки на сьогодні стали рідкісними (занесені до Червоної книги України), тому вилучення їх з природного середовища заборонено законом.

Найчастіше у прісних водах трапляється **несправжньокінська п'явка**. Довжина її тіла зазвичай не перевищує 7 см, хоча відомі екземпляри 10–12 см, ширина – 8 мм; забарвлення тіла варіює у темних тонах, здебільшого сірих і чорних. На відміну від медичної, ця п'явка – активний хижак, основна здобич – личинки комарів-дзвінців (мотиль), хоча нападає вона і на більших тваринок (найменшу молодь риб, дрібних пуголовків). Жертву заковтує повністю або частинами. Для людини вид небезпеки не становить.

Дуже звичайні також дві паразитичні п'явки – **риб'яча і равликова**, які присмоктуються до риб і водяних черевоногих молюсків. Як і попередня, для людини небезпеки не становлять. **Риб'яча п'явка** – зовнішній паразит риб. Відмінна її риса – передній дисковидний присосок, що добре виділяється на досить тонкому тілі (довжина 20–50 мм, ширина – 2–5 мм). Через середину спини проходить світла смуга, що перетинається темними і світлими поперечними смужками.

Плоскі п'явки (Glossiphonidae) мають тіло листкоподібної форми. Найбільш поширений представник цієї родини – **равликова п'явка**, або **глосифонія**. П'явки середніх розмірів, до 30 мм довжиною і 10 мм шириною. Забарвлення буре або зеленкувате, на спині дві темні переривчасті смуги. Зустрічаються під камінням як у стоячих водоймах, так і у слабкопроточних.

Молюски, або **м'якуни** (Mollusca). Найхарактернішою ознакою молюсків є тверда вапняна черепашка, що захищає м'яке тіло, мускулиста нога – спеціальний орган руху, і мантія, що вкриває внутрішні органи і формує мантіяну порожнину. Серед прісноводних молюсків є як первинноводні (передньозяброві черевоногі, двостулкові), так і вторинноводні (легеневі черевоногі).

Черевоногі молюски (Gastropoda). Найпоширенішим представником зябрових (передньозябрових) черевоногих у прісноводних водоймах України є **живородка (калюжниця) річкова** *Viviparus viviparus*. Черепашка висотою 2–4 см, правозакручена баштоподібна, жовто-коричневого кольору із зеленкуватим відтінком, зазвичай із 3-ма поздовжніми темними смугами. Устя черепашки, коли молюск втягується у неї, щільно закривається роговою кришечкою з чіткими концентричними лініями. Живородка –

мешканець досить чистих водотоків з високим вмістом розчиненого у воді кисню, може бути індикатором умов, не гірших за β -мезосапробні. Звичайна у прибережній зоні річок і заплавлених озер, причому у річках її черепашка має товстіші стінки.

З'ясовано, що найбільш інформативними популяційними показниками *V. viviparus*, придатними для встановлення органічного забруднення, є середня маса особини, середня висота черепашки статевозрілих (2–3-річних) молюсків і співвідношення самців і самок (Увасва, 2018). Із зростанням урбанізації зменшуються значення щільності поселення, біомаси і продукції *V. viviparus* і збільшується частка самок, особливо у старших вікових класах. Високий ступінь антропогенного навантаження на водойми порушує вікову структуру популяцій калужниць, що виражається у збільшенні частки особин середнього віку (2–5-річних) і пониженні або навіть і повній відсутності молодих (цьогорічних і однорічних) і найстарших (6-річних) молюсків.

Численний на мілководдях, на щільних субстратах (камінні, дерев'яних спорудах, пагонах очерету) відносно дрібний молюск – лунка річкова *Theodoxus fluviatilis* – з черепашкою своєрідної форми і твердою кришечкою, що закриває її устя. Малюнок черепашки вкрай мінливий і складається зі світлих плям на темному тлі або темних смуг на світлому. Цей вид також може бути індикатором β -мезосапробних умов у водоймі.

Інша досить численна група – бітинії (найпоширеніша бітинія щупальцева *Bithynia tentaculata*) – дрібні молюски з баштоподібною, загостреною до вершини черепашкою. Часто трапляються на прибережному камінні, у пазухах листків різака алоеvidного. Може слугувати індикатором β -мезосапробних умов (ближче до α -мезосапробних).

Для легеневих черевоногих молюсків властиве легеневе дихання, отже, вони повинні періодично спливати на поверхню для вдиху. Мешкають у прибережній зоні водойм, особливо численні на акваторіях, що заросли лататтям білим, глечиками жовтими, водяним горіхом плаваючим, куширом. Одним з найпоширеніших водяних молюсків є великий ставковик – дійсно досить великий молюск з тонкою правозакрученою баштоподібною черепашкою висотою 5–7 см. Він здатний досить швидко (до 8,5 см/хв) ковзати по підводних предметах або по нижній стороні поверхневої плівки води.

Крім нього у літоралі прісноводних водойм трапляються представники роду *Lymnaea* – ставковик овальний, вушкоподібний, болотяний і малий. Останній вид часто є проміжним хазяїном печінкового сисуна – паразита великої рогатої худоби і овець, що становить небезпеку і для людини. Ставковики – індикатори β -мезосапробних умов (ближче до α -мезосапробних).

У представників іншої групи водяних молюсків – витушок – черепашка закручена спіралью в одній площині. Витушка рогова *Planorbis corneus* – найбільша, діаметр її черепашки 4–5 см. Голова має пару довгих щупалець, біля яких розташовані очі. У гемолімфі витушки рогової міститься гемоглобін, що дозволяє їй рідше підніматися на поверхню для вдиху. Через відносно слабкорозвинену радулу живиться здебільшого рослинними і тваринними рештками, тому найчастіше трапляється на дні.

Представники підроду Котушкових – дрібні, плоскої форми, з діаметром черепашки близько 1 см. Один з них – котушка закручена *Anisus vortex* вирізняється настільки тонкостінною черепашкою, що крізь неї під лупою можна спостерігати розташування внутрішніх органів і пульсацію серця. Масово трапляється на нижній стороні листків глечиків і латаття. Котушка облямована *Planorbis planorbis* – також дрібний вид, здатний переживати зиму, вмерзаючи у лід (Увасва, 2008). Котушки можуть витримувати досить значне забруднення і бути індикаторами α -мезосапробних умов.

Двостулкові молюски (*Bivalvia*). Жабурниця (беззубка) звичайна *Anodonta cygnea* досягає 20 см довжини. Черепашка видовжено-овальна, тонкостінна, зі слабо розвиненим перламутром, зуби замка відсутні. Мешкає на піщаному або слабо замуленому дні річок і великих стоячих водойм, де її досить легко знайти за слідами – борозенками. Може бути індикатором сприятливих екологічних умов біотопу. Для живлення і дихання жабурниця

профільтровує велику кількість води, сприяючи її очищенню. Це дуже мінливий вид, що утворює різні форми, екологічні раси, різновиди.

Перлівниці – ще одна група великих прісноводних двостулкових молюсків. Черепашка видовжена, товстостінна, перламутровий шар добре розвинений. Назва «перлівниця» виникла через те, що у давнину з цих молюсків видобували річкові перли, які у середньовіччі називались кафимськими за назвою міста Кафи (тепер Феодосія). Звідси річкові перли потрапляли на ринки Середземномор'я. Перлівниці *Unio* мешкають у тих самих біотопах, що і беззубка. У нас досить поширеними є кілька видів: **перлівниця звичайна, перлівниця опукла, перлівниця овальна** та ін.

Дрейсени (*Dreissena*) – своєрідна група двостулкових молюсків з черепашками дзюбоподібної форми, без замкових зубів, 3–5 см у довжину, з досить вираженими темними і світлими концентричними смугами. Вони різностатеві, яйця відкладають у воду, склеєними у невеликі грудочки. Після запліднення розвивається личинка – велігер, вона веде планктонний спосіб життя (у товщі води), що сприяє широкому розселенню молюска. У найсприятливіших умовах дрейсена може утворювати суцільний «килим» або навіть складні скупчення – друзи.

Двостулкові молюски є досить надійними індикаторами відносного благополуччя водойми з умовами, не гіршими за β-мезосапробні.

Представники підтипу **Ракоподібні** (Crustacea) – невід'ємний компонент біоти водойм. Планктонні види споживають здебільшого планктонні водорості і формують основу кормової бази риб. Ракоподібні-детритофаги виконують ще і надзвичайно важливу функцію «санітарів» природних водойм.

Є низка представників, яких видно неозброєним оком. До них належить **водяний віслючок** (ряд рівноногі ракоподібні, Isopoda), що трапляється на мілководді водойм. Це невеликий, 5–7 мм довжиною, темно-сірий рачок, що за виглядом нагадує мокрицю. Живиться детритом і одноклітинними водоростями. Витримує досить сильне забруднення, може слугувати показником α-мезосапробних умов.

Бокоплави (Gammaridae) – невеликі рачки, довжина яких зазвичай не перевищує 2 см (належать до ряду різноногих ракоподібних, Amphipoda). Бокоплави дещо схожі на маленьких креветок, мають вигнуту «спину» і велику кількість ніжок на черевній стороні тіла. У прісних водах України мешкає близько 20 видів, однак розрізнити їх неспеціалісту дуже важко.

У більшості малих прісноводних водоймах і водотоках України, віддалених від великих річок на значну відстань, трапляється бокоплав **рівулогамарус**, тому, при знаходженні бокоплавів саме у невеликій водоймі або струмку, можна припустити, що всі вони належать до одного виду. Інша річ, коли йдеться про великі річки і водосховища. Найімовірніше, там поселяються кілька видів бокоплавів, що належать до так званого понто-каспійського фауністичного комплексу, які останнім часом розселилися у водосховищах Дніпра. Можна вважати, що різні біотопи (наприклад, пісок, кам'яні висипки, водяна рослинність) тут будуть населяти різні види бокоплавів. Бокоплави – індикатори відносно благополучних екологічних умов, а саме β-мезосапробних.

З **десятиногих раків** (Decapoda) у водоймах України трапляються два види: довгопалий і широкопалий раки. **Довгопалий рак** найбільш звичний для водойм басейнів Чорного і Балтійського морів, у багатьох – численний. Останніми роками деякі приватні підприємці намагаються створити ракові ферми, однак, унаслідок надзвичайної складності штучного відтворення, посадковий матеріал (молодь) все одно вилучають із природних водойм. **Широкопалий рак** вирізняється коротшими клішнями, на нерухомій частині клішні є характерна виїмка. Дуже рідкісний вид, занесений до Червоної книги України. Чисельність річкових раків та їх поширення залежать від чистоти водойм, вони – мешканці чистих і слабо забруднених водойм (олігосапробних і близьких до них β-мезосапробних).

Павукоподібні (Arachnida). Найпоширенішими у водоймах є павуки доломед і сріблянка, а також деякі кліщі – хижаки і паразити водяних тварин. **Доломед** мешкає здебільшого у

заростях, здатний бігати по поверхні води. Тіло коричневе, облямоване жовтою смугою з боків. Може пірнати у воду, де ловить дрібних водяних тварин. **Сріблянка** – водяний павук, буде з міхурців повітря підводний притулок дзвоноподібної форми. Для цього висуває над поверхнею води черевце і з захопленням у вигляді плівки на тілі повітрям пересувається по водяних рослинах униз, до дзвону. У дзвоні він мешкає, очікує на здобич, живиться. Хижак – поїдає дафній, циклопів, дрібних личинок комах. Зимує у коконі або порожній черепащі моллюсків. Водяні павуки – тварини з широкою екологічною валентністю.

Комахи (Insecta) – здебільшого наземні тварини, однак є чимало видів, які адаптувалися до життя у водному середовищі. Деякі з них усе життя проводять у водоймі, у інших з водою пов'язана лише певна частина життєвого циклу.

Бабки (Odonata). Дорослі бабки – крилаті повітряні хижаки з двома парами довгих крил і «гелікоптероподібним» тілом. Вони швидко літають над водою, полюючи на свою здобич: мух, комарів, метеликів та інших комах. Їх личинки – мешканці неглибоких водойм, живуть на дні або у заростях водяних рослин, часто безпосередньо на самих рослинах. Тіло складається з голови, грудей і черевця. Голова велика, з великими очима, розвинутими антенами («вусиками»). Для личинок бабок (і лише для них) характерна наявність нижньої губи особливої будови у вигляді складного важеля на «шарнірах», що здатна «вистрілювати» і захоплювати жертву. Має 3 пари добре розвинених ніжок; на спинному боці вздовж черевця є дві пари зачаткових крил. Черевце товсте, відносно коротке, або довге і тонке (у цьому випадку воно закінчується трьома зябровими листками, розташованими віялоподібно; втім зяброві листки легко відпадають під час відбору проб).

За будовою личинок бабок можна поділити на 3 групи:

1) личинка типу **бабки-коромисла** – тіло досить масивне, видовжене, маска (ротовий орган у личинок) плоска; до цієї групи належать найбільші за розміром види (коромисла, дідки та ін.), личинки яких здатні витримувати значне забруднення (α -мезосапробні умови);

2) личинка типу **бабки справжньої** – тіло коротке, широке, маска шоломоподібна (бабки справжні, бабки металічні та ін.), є індикаторами β -мезосапробних умов;

3) личинка типу **лютки** – тіло дуже довге, циліндричної форми, вузьке, з трьома зябровими пластинками на задньому кінці (стрілки, лютки, красуні та ін.), індикатори β -мезосапробних умов.

Одноденки (Ephemeroptera). Дорослі одноденки мають невеликі розміри, видовжене тіло з двома парами різнорозмірних тонких ніжних перетинчастих крил і трьома хвостовими церками (антеноподібні утворення). Покриви тіла блискучі, гладенькі, без волосків; на голові короткі тоненькі антени і великі очі; ноги тонкі. Ротові органи недорозвинені – у дорослому стані одноденки не живляться, недорозвинені також і внутрішні органи травлення. Імаго живуть недовго (2–3 дні, іноді більше). Після копуляції самки відкладають яйця у воду і гинуть. З яець вилуплюються личинки, які ведуть водний спосіб життя. Вони багато разів линяють, поступово у них утворюються зачатки крил. Перед тим, як має вилупитися крилата комаха, личинка піднімається на поверхню водойми, шкірка у неї на спині тріскається, і комаха злітає у повітря. Стадія личинки триває довго, зазвичай 2–3 роки. У цей час комаха живиться і росте, а у дорослому стані – лише розмножується.

Будова і біологічні особливості різних видів одноденок дуже відрізняються і тісно пов'язані з середовищем їх існування, однак усіх об'єднує наявність 3-х (дуже рідко двох) тонких церок на кінці черевця. Живляться личинки рослинним детритом, мікроскопічними водоростями, деякі види полюють на дрібних водяних тварин. Личинки одноденок є хорошим кормом для риб.

В Україні найпоширенішими є **одноденка звичайна**, що має крила з темними плямами і смужками; **одноденка жовтуватокрила** з жовтими крилами; лише одну пару крил має **одноденка двокрила**. Дуже звичайні також грязьові одноденки родини Caenidae, у яких довжина церки перевищує довжину тіла личинки.

Для того, щоб встановити кількість видів личинок одноденок у пробі, їх треба помістити у світлу кювету (тарілку). Слід звернути увагу на габітус тіла, зокрема голови (довжина

антен), ніг, довжину і будову церок, будову і розташування зябер. Далі личинок ділять на групи за подібністю їх будови, підраховують кількість груп, які у даному випадку можна вважати такими, що відповідають видам. Личинки одноденок поселяються у чистих або слабкозабруднених водоймах і є показниками зазвичай олігосапробних, рідше – β-мезосапробних умов.

Веснянки (Plecoptera). Як бабок і одноденок, так і веснянок можна назвати земноводними комахами. Це середнього розміру або дрібні комахи з видовженим тілом, які тримаються поблизу водойм, літають погано, найчастіше повзають по рослинах біля місць розвитку личинок. Личинки розвиваються у воді – у струмках, річках і озерах. Веснянками їх називають тому, що з'являються дорослі комахи весною і живуть лише кілька тижнів, за цей час самки відкладають яйця у воду. Найпоширеніші види фауни України: **веснянка сіра**, що має прозоро-сіруваті крила розмахом 13–25 мм і літає у квітні і вересні; **веснянка зеленуватокрила** має зеленувате забарвлення тіла і прозорі крила із зеленкуватим відтінком; **веснянка облямована**, забарвлення тіла якої змінюється від рудувато-жовтого до буруватого, літає у травні. Личинки веснянок мешкають у незабруднених, олігосапробних водоймах.

Напівтвердокрилі, або **клопи** (Hemiptera). У прісних водах можна побачити чимало видів водяних клопів. Це комахи середнього розміру, можуть досягати 2–3 см довжини, розвиваються без перетворення, тобто ювенільні форми дуже схожі на дорослі. Незважаючи на водний спосіб життя, дихають атмосферним повітрям.

Одним із найпоширеніших є **хребтоплав звичайний**. Це достатньо великий водяний клоп довжиною понад 1 см, плаває черевцем догори, його тіло схоже на човник, завдяки чому добре розтинає воду. Спинна поверхня комахи опукла, зеленкуватого кольору, срібляста, не змочується водою. Ноги довгі, без кігтиків на кінці і густо вкриті щетинками. Перші дві пари – короткі, слугують для захоплення здобичі, задня пара служить для плавання. Пірнаючи, хребтоплав бере з собою під воду запас повітря, яке огортає його суцільним блискучим покривом і зменшує питому масу. Хребтоплав також може літати.

У густозарослих водоймах поширений **плавт звичайний**. Це досить великий клоп (довжина тіла до 15 мм) з овальним блискучим, зеленкувато-бурим тілом. Добре плаває за допомогою густо вкритих волосками ніг задньої пари, може повзати по водяних рослинах. Лапки передньої пари перетворені на хватальний апарат специфічної будови, за яким плавта можна відрізнити від інших водяних клопів.

Гребляки – відносно невеликі водяні клопи, дорослі досягають 9–10 мм довжини, лише найпоширеніший **гребляк крапчастий** – 16 мм. Тіло видовжене, плоске зверху і опукле знизу. Очі червонуватого кольору. Середні ноги з двома міцними кігтиками на кінцях виконують роль якоря – за допомогою їх гребляк чіпляється за підводні предмети; задні ноги пристосовані для плавання.

У водоймах, густо зарослих водяними рослинами, трапляються **водяні скорпіони**, іноді їх можна знайти у береговій зоні річок і струмків. Вони мають плоске тіло з довгою хвостоподібною дихальною трубкою. Голова маленька, з великими очима. Перша пара крил перетворена на надкрила, які вкривають спину; під ними є добре розвинені крила. Пересувається водяний скорпіон дуже повільно, плаває погано, найчастіше сидить нерухомо на водяних рослинах, виставивши дихальну трубку на поверхню води і очікуючи на здобич.

Ранатра трапляється у зарослих водоймах. Тіло циліндричне, довжина 30–35 мм, бурувато-жовтого кольору, по боках голови великі очі. Передні ноги прикріплені біля самої основи голови і є міцним хватальним органом. Друга і третя пара ніг ходильні. Вузькі надкрила щільно складені, під ними розташовані крила, за допомогою яких ранатра добре літає. Черевце закінчується дихальною трубкою, що має таку саму будову, як і у водяного скорпіона.

На поверхні води у тихих заводях можна зустріти **водомірку озерну**. Тіло видовжене, з широко розставленими ногами, завдяки чому маса тіла комахи розподіляється на значній поверхні. На голові – досить довгі 4-членикові антени, хоботок, зігнутий донизу, великі очі. Розкинувши довгі ноги, водомірка швидкими рухами ковзає по водяній поверхні,

блискавично кидається на комаху, яка висунулася з води або впала у воду, захоплює її передніми ногами і висисає за допомогою хоботка. Швидкі стрибки рятують водомірок від їх підводних ворогів – риб.

Водяні клопи – група, що характеризується широким адаптаційним потенціалом, однак більшість видів надає перевагу мезосапробним умовам (β - і α -).

Волохокрильці (Trichoptera). У дорослій фазі (імаго) волохокрильці – комахи середнього розміру, їх крила вкриті дрібними волосками або лусочками, завдяки чому вони схожі на нічних метеликів. У спокійному стані складають крила вздовж спини дахоподібно, під гострим кутом. Забарвлення найчастіше сіре або буре. Тримаються імаго поблизу водойм, живляться, як і метелики, нектаром квітів. Велика частина з них у дорослому стані взагалі не живиться.

Личинки мешкають у воді, видовжені, червоподібні, з добре розвинутою головою і трьома парами членистих кінцівок. Мають трахейні зябра у вигляді грубих ворсинок, які можуть вкривати більшу частину тіла.

Личинки більшості видів будують трубчасті чохлики (хатинки). За формою і матеріалом, з якого вони побудовані, чохлики дуже різноманітні і видоспецифічні, тобто за цими характеристиками може здійснюватися визначення родів і навіть видів.

Найчастіше у наших водоймах трапляються волохокрильці, личинки яких будують свої будиночки з рослинних решток, наприклад, шматочків листя (**волохокрилець великий**), травинок, гілочок і шматочків деревини (**волохокрильці ромбічний і жовтовусий**). Личинки, що поселяються у швидкоплинних річках і струмках, будують чохлики з великих і дрібних піщинок, прикріплюють до піщаної трубочки важкі сучки і палички, які виконують роль якоря.

Личинки волохокрильців мешкають здебільшого у незабруднених або слабкозабруднених водоймах (олігосапробні і β -мезосапробні умови).

Твердокрилі, або **жуки** (Coleoptera). До групи водяних жуків належать представники здебільшого 3-х родин – плавунців, водолюбів і вертячок. Зазвичай дорослі комахи і їх личинки ведуть водний спосіб життя. Розміри різних видів дуже різноманітні – від декількох міліметрів до 5 см (великі водолюби – найбільші); забарвлення – від суцільно чорного до рудого, часто з ясними поздовжніми смугами і борознами на надкрилах. За зовнішнім виглядом водяні жуки майже не відрізняються від наземних, лише будова плавальних ніг, схожих на весла, свідчить про їх водний спосіб життя. Личинки зазвичай мають видовжене тіло, з чітко виокремленою головою (вона часто озброєна могутніми серпоподібними щелепами, як, наприклад, у личинок жуків-плавунців) і трьома парами ніг, за допомогою яких активно і швидко плавають. Імаго, зазвичай, менші, ніж личинки останньої стадії. Деякі жуки плавають і полюють у товщі води, інші повзають по водяних рослинах, живляться детритом, водоростями, залишками мертвих тварин. Личинки майже усіх видів – хижаки. Відмінною рисою багатьох водяних жуків є поза дихання – жуки дихають атмосферним повітрям, виставивши з води кінець черевця. Упіймати водяних жуків і їх личинок можна сачком. Мешкають, зазвичай, у β - і α -мезосапробних водоймах.

Великий водолюб поширений у стоячих прісних водоймах. Імаго досягає довжини 4–5 см, тіло довгасто-овальне, вугільно-чорне. Личинка і дорослий жук – хижаки. Донедавна вважався шкідником, який поїдає молодь риб, однак на сьогодні доведено, що його шкоду дуже перебільшено. На початку літа спостерігається масовий виліт водолюбів. Самка відкладає яйця у сплетений зі шматочків листків кораблик, оснащений дихальною трубкою.

Плавунець облямований – має овальне тіло з широкою жовтою облямівкою, довжиною до 3,5 см, зверху – зеленкувато-чорне, знизу – рудувато-жовте. Задні ноги з добре помітною щіточкою – «веслом». Веретеноподібна бура личинка плаває або поселяється серед рослин. Вона впорскує у пійману жертву травний сік і висмоктує рідку їжу. Імаго і личинки – ненажерливі хижаки, нападають на невеликих водяних членистоногих, молюсків, пуголовків, маленьких жаб, дрібну рибу.

У водоймах також звичайні *вертячки* – невеликі жуки, що зигзагоподібно плавають по поверхні води, полюючи на дрібних безхребетних, які впали у воду; при небезпеці пірнають.

Двокрилі (Diptera). Личинки двокрилих, зокрема і водні, відрізняються від личинок інших груп відсутністю ніг. Величезне значення для екосистем прісних вод мають личинки некровосисних комарів-дзвінців, або хірономіди (мотиль). Це червоподібні сегментовані істоти червоного або зеленого кольору, довжиною до 1,5 см, хоча трапляються і більші за розміром види. Мешкають на дні або серед рослин, вільноживучі або мінери (прогризають ходи у листках водяних рослин); детритофаги (живляться органічними рештками), фільтратори чи хижаки. Масово розвиваючись, личинки хірономід, є могутнім чинником самоочищення водойм від завислих речовин. Крім того, вони слугують висококалорійним кормом для риб, і у багатьох водоймах є основою їх природної кормової бази. Виліт імаго синхронний, під час масового льоту їх поїдають комахоїдні птахи. Водяні личинки двокрилих характеризують β- і α-мезосапробний стан водойми.

З хірономід найвідоміший, особливо серед акваріумістів, *мотиль звичайний*. Личинки темно-червоного кольору, до 3 см довжини, мешкають на дні водойм з мулистими донними відкладами. Вони легко переносять дефіцит кисню, утворюють великі скупчення, що дозволяє досить легко їх збирати (продають як корм для акваріумних рибок). Дорослі комахи – самці часто рояться поблизу берегів водойм, у рої буває сотні тисяч особин. Вони видають дзвенячі звуки (тому їх називають комари-дзвінці) для приваблення самок. Ротові органи не розвинуті, живуть кілька діб. Величезна кількість личинок хірономід мешкає на занурених рослинах. Наймасовішим тут є *крикотопус* – дрібна личинка (5–6 мм) з відносно довгими антенами. Це хижак, здатний виїдати ікринки риб і земноводних.

Личинки гедзів (Tabanidae) також мешкають у водному середовищі. Дорослі форми цих кровосисних двокрилих розміром до 2 см схожі на велику муху. Найбільш активні вони спекотними літніми днями. Мають великі, яскраво забарвлені очі, бачать прекрасно, але під час висмоктування крові перестають помічати небезпеку. Личинки сягають 4–5 см довжини, ведуть водний спосіб життя і дихають усією поверхнею тіла. Імаго можуть бути переносниками сибірської виразки і туляремії. Яйця відкладають на навколводну рослинність.

На дні водойм живуть личинки мухи *дзюрчалки-бджоловидки*. Вони мають брудно-сіре циліндричне тіло з дуже довгим хвостовим відростком. Через це її ще називають «крискою». Цей відросток є дихальною трубкою, яка може видовжуватися і скорочуватися. У витягнутому стані вона досягає 10 см, у той час як все тіло личинки не довше за 1,5 см. Личинка глибоко закопується у бруд, виставляючи назовні лише хвостовий відросток. Живиться органічними рештками. Живуть криски у стічних канавах, мілководних водоймах з гниючим мулом. Наявність крисок у водоймі є показником її забруднення (α-мезосапробна і полісапробна зони).

ЗАПИТАННЯ ДЛЯ САМОПЕРЕВІРКИ

1. Які Ви знаєте класи якості води?
2. Що таке біоіндикація?
3. Дайте визначення термінам сапробність і евтрофікація.
4. Назвіть водяних макрофітів – біоіндикаторів стану водойм.
5. Які Вам відомі індикаторні групи макробезхребетних.

РОЗДІЛ 13. БІОЛОГІЧНЕ ЗАБРУДНЕННЯ ГІДРОЕКОСИСТЕМ

13.1. Спонтанне розселення гідробіонтів і біологічне забруднення водних екосистем

Поява у водних екосистемах нових, невластивих їм видів, яких називають чужорідними, інвазивними, адвентивними, видами-вселенцями, останнім часом стає достатньо поширеним явищем і може бути пов'язана як з їх спонтанним саморозселенням, так і з діяльністю людини, яка проводить цілеспрямовану інтродукцію. Згідно Global Invasive Species Program (1999 р.): «Чужорідні інвазивні види – одна із найбільших біологічних загроз навколишньому середовищу і економічному благополуччю на планеті». У сьогодення можливий негативний вплив видів-вселенців на аборигенні види включає хижацтво, кормову і просторову конкуренцію, гібридизацію, поширення паразитів і патогенів, модифікацію трофічних зв'язків і біохімічних циклів.

Розрізняють *палеоспонтанне* розселення організмів і їх палеоаутоакліматизацію, зумовлену зміною природних умов існування без участі людини і *неоспонтанне* розселення і неоаутоакліматизацію гідробіонтів, обумовлені зміною умов існування у результаті антропогенного впливу, але без цілеспрямованого відбору рекрутів (Євтушенко, Дудник, Глебова, 2012).

Палеоспонтанне розселення мало місце у давні геологічні епохи. Воно йшло досить повільними темпами і лише за різкої зміни клімату або руйнування природних перешкод цей процес прискорювався.

Неоспонтанне розселення видів спостерігається сьогодні і воно прямо чи опосередковано пов'язане з діяльністю людини. Таке розселення чужорідних видів гідробіонтів по акваторіях водойм відбувається швидкими темпами і в окремих випадках набуває катастрофічних наслідків.

Дуже часто вселення у водні екосистеми нових видів перебігає агресивно з витісненням місцевих (аборигенних) видів і розглядається як *біологічне забруднення* або *біологічна інвазія* водних екосистем. Наслідки біологічного забруднення малопрогнозовані, визначити масштаби і швидкість його поширення дуже важко і при цьому можлива повна перебудова структури гідробіоценозів у водоймах-реципієнтах, причому дуже часто у напрямку їх деградації.

На сьогодні питання біологічного забруднення водойм стоїть дуже гостро в усіх частинах земної кулі. У 1998 р. у Санкт-Петербурзі було проведено Міжнародну нараду щодо чужорідних видів у Балтійському і Чорному морях, де розглядалися проблеми розробки систем раннього попередження, прогнозу і ефективної оцінки ризику і вартості збитків вселення чужорідних видів, розробки заходів щодо контролю за поширенням і зниженням шкідливого впливу біологічного забруднення.

Серйозність проблеми розселення чужорідних видів усвідомлена Європейським співтовариством. На сьогодні за підтримки Європейського Союзу проводиться міжнародне дослідження з тестування систем моніторингу для оцінювання ризику небезпечних інтродукцій за участю транспортних потоків. Асоціацією Балтійських Морських Біологів у регіоні Балтійського моря у 1994–1999 рр. було створено робочу групу з чужорідних естуарних і морських організмів (ВМВ WG 30 NEMO, 1999). У зв'язку з концепцією перешкоджання спонтанному розселенню видів гідробіонтів і їх аутоакліматизації ВМВ WG 30 NEMO Комітет з навколишнього середовища ХЕЛКОМ зажадав від країн-учасників ухвалення дій із зниження ризиків, пов'язаних із навмисними інтродукціями і розглянув можливість моніторингу поширення видів, що вже вселилися, у межах Програми моніторингу Балтійського моря і Програми моніторингу прибережних зон.

Небезпека від «біологічного забруднення» і необхідність контролю і запобігання вселенню чужорідних організмів у нові водойми відображені у Конвенції про біологічну різноманітність (стаття 8, пункт h, Convention..., 1992) і рекомендаціях робочих груп міжнародних організацій, зокрема Міжнародної Морепоплавної Організації (ІМО). У зв'язку з цим у багатьох країнах світу ведуться активні дослідження у сфері пошуку технічних рішень

для зниження ризику занесення небезпечних інвазивних організмів з баластними водами і вже запроваджені практичні заходи з регулювання режиму скидання баластних вод, а також приймаються відповідні національні закони і нормативні акти. У 1999 р. на підтримку міжнародного проекту з організації контролю за баластними водами суден із метою зниження ризиків перенесення небезпечних організмів низкою країн, що розвиваються, і зокрема Україною, Світовим Банком було виділено 7,61 млн доларів.

Наявний світовий досвід має бути використаний для розробки і виконання національного Плану дій з контролю і запобігання «біологічному забрудненню» прибережних і внутрішніх вод. План дій складається з наступних взаємопов'язаних заходів:

- 1) розробка законодавчих актів і нормативних документів із запобігання і контролю занесення патогенних і чужорідних видів водних організмів;
- 2) створення національної бази даних і спеціалізованих інформаційних систем за видами-вселенцями;
- 3) організація моніторингу біологічної різноманітності;
- 4) розробка і виконання заходів щодо запобігання і контролю занесення патогенних і чужорідних видів організмів, зокрема розробка технологій контролю і режиму скидання баластних вод суден як основного джерела «біологічного забруднення»;
- 5) розвиток системи освіти і просвіти в області біологічних інвазій.

13.2. Роль антропогенних чинників щодо поширення чужорідних видів акваторіями водойм

У процесі розвитку людського суспільства можливості спонтанного розселення видів значно збільшилися. Участь людини у переселенні і акліматизації біологічних об'єктів почала відігравати вирішальну роль.

Серед можливих причин масового поширення чужорідних видів гідробіонтів як у внутрішніх континентальних водах, так і у відкритому морському просторі виділяють 2 напрямки:

- опосередкований вплив антропогенного чинника на розселення наземної і водної флори і фауни;
- пряма участь людини в інтродукції організмів, включаючи «супутню» або випадкову акліматизацію, коли з цінними видами-інтродуцентами пересаджуються і випадкові види, які адаптуються у нових умовах і входять до нової екосистеми, і «бракеражну» акліматизацію – розселення будь-яких організмів у результаті недбалого ставлення до довкілля з боку, наприклад, туристів, акваріумістів та ін., а також цілеспрямовану акліматизацію нових видів для аквакультури.

Опосередкований вплив людини на розселення гідробіонтів пов'язаний із розвитком технічного рівня суспільства.

Особливо посилюється тиск нових видів у останні 100–200 років, що пов'язано, насамперед, з інтенсивним гідробудівництвом. У ХІХ ст. побудовано численні і величезні за площею канали, такі як Панамський, Обвідний Ніагарський, Суецький. У ХХ ст. побудова каналів і різних іригаційних споруд продовжувалася: було побудовано Коринфський канал у Греції, Біломоро-Балтійський, Волго-Донський, Каракумський на території колишнього Радянського Союзу. Через канали відкрився вільний доступ для гідробіонтів у нові басейни з раніш ізольованою фауною (Євтушенко, Дудник, Глебова, 2012).

Панамський канал з'єднав два океани – Атлантичний і Тихий. Але включення у канал прісноводного оз. Гатун довжиною 65 км обмежило обмін фауною між океанами. Лише окремі види бичків і деяких інших евригалічних риб проникли у нові райони.

Суецький канал з'єднав Червоне і Середземне моря, а через них – Індійський і Атлантичний океани. У середину каналу загальною довжиною 160 км включене велике гірко-солоне озеро довжиною біля 23 км. Солоність його води вдвічі вища солоності морської води. Під ложем каналу знаходяться соляні куполи, які покривають підземні солоні озера. Куполи час від часу відкриваються і у канал надходить ропа, яка підвищує його

солонісць. Режим каналу і його довжина заважають активному переміщенню видів. Однак опріснювальний вплив океанічних вод на режим Червоного моря і каналу сприяє взаємопроникненню їх фауни. Так, у східну частину Середземного моря мігрували краби *Neptunus pelagicus* і *N. sangvinolentus*, рак *Thenus orientalis*, молюск *Pinctada vulgaris* та ін. Вони зайняли помітне місце у новому ареалі поширення. *Neptunus pelagicus* натуралізувався біля берегів Палестини і досяг о. Кіпр. Цей краб став важливим об'єктом промислу і харчування єгиптян. Більш інтенсивне проникнення індійської фауни у Середземне море пояснюється домінуванням течії з боку Червоного моря і порівняно збідненим складом середземноморської фауни.

Побудова обхідного каналу Уелленд біля Ніагарського водоспаду сприяла поширенню у Великих озерах міноги.

Численні прісноводні канали Флориди і Каліфорнії відкрили шляхи для розселення багатьох видів, занесених із Центральної і Південної Америки (наприклад, марізи) та ін. країн.

Канали Європи сприяли розселенню багатьох місцевих та інтродукованих видів (судака, дрейсени та ін.).

Після побудови Волго-Донського каналу, який з'єднав басейни Середземного і Каспійського морів, ізоляція останнього була порушена і у нього проникли близько 20 видів водоростей і безхребетних, не враховуючи видів-паразитів.

Неоспонтанній акліматизації сприяє і побудова водосховищ. Каналами з інших водних систем у верхні Волзькі, Донські, Дніпровські водосховища потрапили і створили масові популяції північні зоопланктонні форми: *Daphnia cristata*, *Bythotrephes longimanus*, *Limnospira frontosa*, *Cyclops kolensis*, *Eurytemora lacustris* та ін.

З півдня йде відчутний наступ короткоциклічних гідробіонтів на водосховища європейських річок. Агресивно завойовують життєвий простір тюлька, бички, інші плодючі риби і безхребетні. Тюлька створює чисельні популяції, які знищують зоопланктон, ікру і личинки аборигенних видів риб.

Відоме проникнення у Каховське водосховище каспійських поліфемід *Cercopages pengoi*, *Cornigerius maeoticus*, *Podonevadne trigona* та ін. Широко розселилася дрейсена – мешканець Каспійського басейну. Протягом 100–200 рр. вона проникла каналами у Північну Двіну, Волзькі водосховища, де створює масові скупчення і є своєрідним трофічним тупиком, оскільки її можуть поїдати лише великі риби з добре розвиненими зубами (сазан, чорний амур). Вона проникла і у Східну Європу – Угорщину, досягла Британських островів.

Під час створення водосховищ, які, зазвичай, включають у свій об'єм і русло річки до греблі, умови для розвитку і росту цінних річкових видів риб різко змінюються, що знижує їх відтворення. Крім того, великий вплив має промисел, а тому чисельність стада річкових риб у нових умовах збільшується повільно. У той же час менш вибагливі до умов існування малоцінні види риб потрапляють у більш вигідне положення: вони слабко використовуються промислом, а прес їх споживачів-хижаків послаблюється. Все це дозволяє малоцінним видам використовувати основну масу корму і у відносно короткий час завоювати провідне за чисельністю місце у водоймах. За несприятливої кормової бази водосховищ цілі покоління промислових риб стають малорослими і перетворюються у малоцінні види.

Зміна режиму водойми (течія, температура, ґрунт та ін.) теж сприяє зміні у співвідношенні видового складу аборигенів і стимулює збільшення чисельності і аутоакліматизації окремих видів і цілих комплексів.

На сьогодні одним із найбільш потужних антропогенних чинників переміщення водних безхребетних є водний транспорт, а саме: пересування гідробіонтів у складі обростання корпусів суден або з тимчасовими угрупованнями планктону і перифітону у баластних камерах (Николаев, 1979; Carlton, 1996). Останній спосіб за сучасних темпів, масштабів і напрямів вантажопотоків судноплавства забезпечує дуже швидке і майже всевітнє поширення окремих видів. Інтродукція видів із баластними водами має глобальний масштаб і тенденцію до подальшого збільшення за інтенсифікації судноплавства. Відсутність

контролю за скиданням баластних вод може і вже призводить до катастрофічних наслідків і незворотних змін в екосистемах різних регіонів.

Неконтрольоване скидання баластних вод у Балтійське море спричинило вселення у нього більш ніж 20 інвазійних видів, значна частина яких занесена суднами з басейнів Каспійського, Чорного, Азовського морів і зовнішніх заток Північної Америки. Фінська затока є гарячою точкою щодо «біологічного забруднення», адже тут проходять трансконтинентальні транспортні потоки з районів Білого, Чорного і Каспійського морів, а також трансокеанічні потоки з районів Далекого Сходу, Південної Азії, Австралії, Північної і Південної Америки.

Найбільш яскравим прикладом нещодавніх інвазій організмів, занесених із баластними водами, що спричинили катастрофічні наслідки на рівні гідроекосистем, можна вважати інтродукцію північноамериканського реброплава *Mnemiopsis leidyi* у Чорне море, що викликало різке зниження чисельності зоопланктону і, як наслідок, запасів важливих промислових риб, які ним живляться. Вселення молюска дрейсени річкової *Dreissena polymorpha* у Великі озера призвело до витіснення багатьох місцевих видів двостулкових молюсків.

Вселення у Балтійське море понто-каспійської кладоцери церкопагіса *Cercopagis pengoi* призводить до значних змін у його пелагіалі.

13.3. Супутня акліматизація гідробіонтів

Вселення так званих «господарсько цінних» видів супроводжується занесенням «малоцінних» і небезпечних чужорідних видів, паразитів і хвороботворних організмів. Це так звана «супутня акліматизація».

Протягом останніх 100 років у водойми різних країн світу інтенсивно проникали водні рослини. До Північної Америки потрапили і натуралізувалися в її природних водоймах більше 19 видів водних рослин, які були завезені з різних країн і частин світу: з Європи – 5 видів, Євразії – 3, Південно-Східної Азії і Австралії – 4, Південної Америки – 5. У цей список входять - *Butomus umbellatus*, *Myriophyllum spicatum*, *Myriophyllum brasiliense*, *Myriophyllum elatinoides*, *Limnophila indica*, *Najas minor*, *Najas graminea*, *Elodea densa*, *Potamogeton crispus*, *Salvinia rotundifolia*, *Ottelia alismoides*, *Hydrocharis morsus ranae*, *Nymphoides peltatum*, *Ranunculus hederaceae* (Євтушенко, Дудник, Глебова, 2012).

У Європу також завезено нові види. Особливо звертає на себе увагу поширення *елодеї канадської*. Елодея, скоріш за все, була завезена до Європи з канадським лісом. Вона надзвичайно швидко заселила річки, канали, озера та інші водойми Англії. Максимального розвитку популяції елодеї досягли наприкінці XIX ст. Її густі зарості заважали рибальству і судноплавству по каналах. Після спалаху чисельності біомаса елодеї різко скоротилася. Встановлено, що ця рослина належить до кальцефільних форм, вона використовує кальцій вод і ґрунтів, а потім уповільнюється її ріст і розвиток.

Відоме переселення червоної водорості *Aspargopsis armata* від узбережжя Австралії до Франції. Вона акліматизувалася і натуралізувалася у Середземному морі і поширилася через Атлантичний океан в Ірландське море. Найчастіше водорості та інші водні рослини розселяються з угрупованнями обростання суден.

Мабуть таким же способом у водойми Європейської частини Росії був занесений ротань-головешка (ротань амурський) *Perccottus glenii*, який відомий своєю здатністю повністю витіснити місцевих видів риб. На сьогодні ця риба широко поширюється у водоймах і наносить серйозну шкоду природним угрупованням.

Цілеспрямована інтродукція кінця 1970-х рр. у різні водойми байкальського рачка гмеліноїдеса (*Gmelinoides fasciatus*) без врахування таких важливих його біологічних особливостей як здатність до хижацтва і активного саморозселення спричинила значне поширення його у водоймах-реципієнтах і витіснення місцевих видів безхребетних, зокрема амфіпод.

Інтродукція молюсків відома із середини XVIII ст., коли у 1769 р. перлівницю *Margaritana margaritifera*, що використовувалася для виготовлення перламутру, перевезли з Баварії у Штейн (Німеччина). У 1938 р. успішно завершилась інтродукція американських молюсків *Lampsilis* і *Quadrula* у водойми Німеччини. У 1968 р. відбулася стихійна акліматизація португальської устриці *Gryphea angulata* внаслідок її викидання як зіпсованого вантажу на узбережжя Франції. У 1949 р. устрицю *Ostrea edulis* перевезли із Голландії у район Мілфорда (США), де вона добре прижилася. У 1955 р. цей же вид устриць успішно пересадили з Англії до Канади. Особливо вдалим прикладом акліматизації молюсків є переселення японської устриці *Crassostrea gigas* на Тихоокеанське узбережжя Північної Америки і в інші її райони. Фаза «демографічного вибуху» цієї устриці відмічена була на Атлантичному узбережжі Франції. Успішно переселені з вод Японії на північне узбережжя Тихого океану молюски *Tapes philippinorum* і *Trapezium liratum*; з Атлантичного океану на Тихоокеанське узбережжя Америки – *Mya arenaria*, *Modiolus demissus* і низка інших молюсків.

У водойми США та Європи разом з устрицями було переселено і багато молюсків-шкідників самої устриці – крепідула, гастропода, пафія, тритоналія. Гастропода поїдає молодих устриць, створює численні популяції і домінує у прибережних угрупованнях і пригнічує устриць.

Корбікула *Corbicula* – двостулковий їстівний молюск, абориген Азії, значно поширений у Південному Китаї, Кореї, басейні р. Уссурі, невідомо як потрапив до США, Колумбії, окупував основні річкові системи і канали країни, створюючи багаточисельні скупчення.

За масових перевезень посадкового матеріалу промислово цінних видів риб теж трапляються незаплановані вселення і супутніх видів. Так, разом із білим амуром і білим товстолобом було завезено ще 14 видів риб (чорний амур, змієголов, амурський чебачок, амурський несправжній піскар, строкатий товстолоб та ін.). Із супутніх інтродуцентів далекосхідного комплексу чорний амур, строкатий товстолоб і змієголов відіграли позитивну роль, ставши об'єктами вирощування у ставових господарствах. Інші види виявились малоцінними. Непромислові види-вселенці дали чисельний спалах у нових сприятливих для них умовах, вступили у конкурентні взаємовідношення з промисловими рибами місцевої фауни і почали завдавати шкоду, поїдаючи кормові запаси. Розселюючись, деякі чужорідні види вступили у гостру конкуренцію за місця існування, нересту і кормові ресурси.

Разом з рибами були також випадково завезені і далекосхідні креветки.

У деяких випадках супутньої акліматизації, коли аутоакліматизант потрапляє у стійку екосистему, не відбувається масового його розвитку, він не витримує конкуренції і гине. Але частіше агресивні аутоакліматизанти досягають фази спалаху чисельності і, винищивши кормові ресурси, зменшують свою кількість і займають незначне місце у біоценозі. Іноді супутні акліматизанти можуть стати корисним і якісним кормом для аборигенної фауни. Так, білизна, судак та інші хижаки охоче переходять на споживання бичків-атерин та іншої дрібної риби.

Багато інвазивних видів є носіями паразитів, хвороботворних бактерій, вірусів. Наприклад, *гастропода тіара* – носій трематод, для яких людина є кінцевим хазяїном, а проміжним – прісноводні раки, краби. Використовуючи в їжу останніх, людина піддає себе небезпеці зараження трематодами. Паразит шистозома може бути інтродукована разом з біомфоларією та ін.

Під час проведення цілеспрямованих акліматизацій було встановлено такі закономірності для супутньої акліматизації гідробіонтів:

1) якщо інтродукція риб відбувається ікрою або личинками, отриманими на рибницьких заводах, можливість заносу паразитів у водойми-реципієнти майже виключається;

2) перевезення риб на інших стадіях розвитку, зокрема і на стадії личинки, але одержаної від дикого нересту, зазвичай, супроводжується занесенням невеликої кількості супутніх видів і паразитів;

3) у водоймі, що заселяється, паразитофауна риб-вселенців поповнюється завдяки неспецифічним паразитам, але за наявності споріднених аборигенів – і завдяки специфічних;

4) паразити, завезені разом з інтродуцентами, які мають складний цикл розвитку або характеризуються вузькою специфічністю (трематоли, цестоли), у нових умовах не поширюються;

5) паразити, що мають вузьку специфічність, зазвичай, приурочені до одного виду, що обмежує їх поширення;

б) неспецифічні паразити при супутній акліматизації отримують широке розповсюдження у водоймах, спричинюючи їх біологічне забруднення.

Так, з амурським сазаном і рослиноїдними рибами далекосхідного комплексу у ставки Європейської частини Росії, України, Румунії та інших європейських країн було занесено не менше 25 видів паразитів із прямим розвитком, зокрема 11 видів моногіней, 11 видів найпростіших (інфузорії, мікроспоридії, джгутикові) і 3 види копепод-паразитів.

Відмічено, що під час перевезення і переселення невеликих партій інтродуцентів можлива втрата ними їх специфічних паразитів. У такому випадку дуже небажаними є повторні пересадки інтродуцентів в уже заселені водойми.

Інфекційні захворювання також можуть поширюватися за різнорідних перевезень та інтродукцій риб чи безхребетних, що викликає зараження аборигенної фауни.

13.4. Оцінка впливу інтродукції риб і кормових безхребетних на фауну водойм

Одним із аспектів дослідження стану фауни водойм і зміни її складу під впливом різноманітних чинників є визначення сучасного поширення видів, як у межах їх історичного, або природного ареалу, так і поза цими межами, де вони стають новими елементами в угрупованнях.

Створення дамб, водосховищ, водозаборів, каналів, осушення водно-болотних угідь та інші перетворення кардинальним чином змінюють параметри гідрографії водойм, що спричиняє перерозподіл видів у рибних угрупованнях відповідно до нового типу розподілу біотопів і появи зв'язку між ізольованими раніше водними басейнами (Євтушенко, Дудник, Глебова, 2012).

Зарегулювання стоку багатьох річок і антропогенне забруднення стали основними причинами трансформації гідрологічних і гідрохімічних параметрів водойм, зокрема, солоності, вмісту у воді кисню, кількості і складу розчинених речовин, які визначають різноманітність життєдіяльності риб. Чисельність багатьох видів, у зв'язку з цим, різко впала. Деякі з них зникли із свого природного ареалу. Інші види, навпаки, розширили свій ареал завдяки проникненню у нові водойми або освоєнню нових біотопів.

Вплив інтродукції риб і кормових безхребетних на фауну водойм їх вселення розглянемо на прикладі водойм басейну Дніпра в межах Білорусії, Росії та України.

До видів-інтродуцентів цього басейну відносяться такі: сазан або короп звичайний, карась срібний, амур білий, товстолоб строкатий, товстолоб білий, сомик американський, сомик каналний і вугор річковий (європейський), а також прісноводні форми тихоокеанських лососів.

Сазан *Suiprius carpio* у природні водойми басейнів річок Дніпра потрапляє як у результаті зарибнення, так і у випадку виходу його із ставових господарств. Крім того, в Україні проводилося зарибнення молоддю сазана Дніпровського водосховища і дволітками – Кременчуцького водосховища.

Карась сріблястий *Carassius gibelio* завезений у Республіку Білорусь у 1948 р. з водойм басейну р. Амур (Жуков, 1974). У результаті розведення розселений у всі ставки країни, а також у природні водойми басейнів річок Дніпро і Прип'ять. У Росії трапляється повсюдно, зокрема потрапляє у стави під час їх заповнення. В Україні 2-річними особинами і молоддю цілеспрямовано зарибнювали Київське і Кременчуцьке водосховища.

Зарибнення водойм проводилося нерегулярно, щільність посадок значно варіювала. У багатьох водоймах, насамперед, в євтрофних мілководних озерах короп і карась срібний

натуралізувалися і утворили популяції, здатні до самовідновлення. У більшості ж рибогосподарських водойм, де короп і карась є об'єктами рибного промислу і любительського рибальства, їх чисельність підтримується завдяки зарибненню.

Початок інтродукцій рослиноїдних риб – білого амура, білого і строкатого товстолобів, пов'язаний із завезенням їх посадкового матеріалу з різних регіонів – водойм басейну р. Амур, водойм Туркменії і Краснодарського краю Російської Федерації. У результаті розробки біотехніки їх заводського відтворення у період з 1971 по 1973 р. розпочато промислове вирощування рослиноїдних риб та їх розселення у ставові господарства, рибогосподарські водойми і водойми комплексного призначення, а також у меліоративні канали у басейні р. Прип'ять. Протягом 1997–2001 рр. у білоруській частині басейнів річок Дніпро і Прип'ять зарибнено 18 озер загальною площею понад 9 тис. га і 15 водосховищ загальною площею понад 12 тис. га, що складає відповідно 39 і 37% від загальної площі озер і водосховищ у басейнах вказаних річок.

На території Росії зарибнення природних водотоків і водойм майже не проводилося. Зарибнювалися лише стави, що є виробничою базою рибогосподарських підприємств. Масове вселення риб рослиноїдного комплексу було здійснено у Десногорське водосховище.

Дніпровську гирлову область зарибнювали дволітками рослиноїдних риб з 1974 р. у кількості 1–1,5 млн екз. у рік. Всього до 1992 р. було випущено 174 млн цьогорічок і 12,5 млн 2-річних товстолобів. Завдяки цьому сформувалося їх могутнє промислове стадо, середній річний улов з якого за період 1988–1995 рр. становив майже 224 т, з варіацією 123,2–386,2 т.

Дослідження результатів проведених акліматизаційних робіт показало, що на території Білорусі рослиноїдні хоч і утворили достатньо відчутні промислові стада, однак потребують постійного підтримання чисельності нових популяцій за допомогою повторних пересадок, оскільки у природних умовах тут вони не розмножуються.

У Росії риби рослиноїдного комплексу поширилися у басейнах Десни і Дніпра на території Смоленської і Брянської областей. До 1994 р. чисельність товстолоба у річках досягла помірно високого рівня за середньої маси виловлених особин 2,5–4 кг і максимальної – 25–30 кг. До середини 1990-х років білий товстолоб траплявся в усіх річках Курської області. Максимальна чисельність його відмічена у р. Псел у Біловському і Обоянському районах, де є значна кількість ділянок, що не замерзають взимку через виходи джерел і швидку течію. Під час зимових заморів реєструється масова загибель товстолоба.

Вселені у пониззя Дніпра товстолоби поширилися у дельті і Дніпро-Бузькому лимані. Із збільшенням об'єму зарибнення і у міру формування промислового стада поступово зростав і їх вилов. Починаючи з 1987 р., їх добування різко збільшилося. При цьому відбулося істотне омолодження промислового стада завдяки численному поколінню 1982 р. (випущено 13 млн цьогорічок) – в уловах домінували риби 1–5-річного віку (51,6%). Після переходу Херсонського рибзаводу на вирощування 2-річних рослиноїдних риб кількість молоді, яка випускається у природні водойми, різко скоротилася. За період 1994–2000 рр. у пониззі Дніпра було випущено близько 19 млн шт. 2-річних особин масою від 100 до 150 г. Така кількість молоді була явно недостатньою для формування стійкого промислового стада товстолобів. Відповідно почав знижуватися і улов цієї риби, а у 1999 р. у Дніпровсько-Бузькій гирловій ділянці він становив усього 6,17 т.

Окрім водосховищ інтенсивне зарибнення рослиноїдними видами проводять окремі господарства, використовуючи їх як біомеліораторів для очищення водойм і каналів від зайвої рослинності. Зокрема, в усіх водоймах-охолоджувачах теплових і атомних електростанцій, розташованих у басейні Дніпра, є стада білого амура *Stenopharyngodon idella* і білого товстолоба *Hypophthalmichthys molitrix*. Як біомеліоратора білого амура вселяють в озера. Інститут гідробіології Національної академії наук України у 1999 р. провів зарибнення оз. Рогизне у басейні Прип'яті для боротьби з вищою водною рослинністю.

Сомик американський (карликовий) *Ameiurus nebulosus* завезений на територію Західної Білорусі з Німеччини у 1935 р. як об'єкт риборозведення (Жуков, 1988). На сьогодні цей вид

представлений популяціями, здатними до самовідтворення, в озерах Безіменне, Карасинське і Мале (Брестська обл.), розташованих у басейні р. Прип'ять.

Сомик каналний *Ictalurus punctatus* був завезений до Білорусі у 1980 р. з Краснодарського краю Росії на рибдільницю рибгоспу «Селець» при Білоозерській ГРЕС (Брестська обл., басейн р. Прип'ять), де проводять роботи щодо його відтворення. У скидному каналі ГРЕС сформувалося його самовідтворювальне стадо.

До Росії сомик каналний був завезений на територію Смоленської обл. у 1990 р. з рибгоспу «Черепетський» Тульської обл. для товарного риборозведення. Однак у результаті розриву садків він досить швидко освоїв Десногорське водосховище.

В Україні сомик каналний широко поширений в усіх водоймах-охолоджувачах теплових і атомних електростанцій, розташованих у басейні Дніпра, де нереститься і формує чисельні стада, витісняючи при цьому сома європейського.

Вугор річковий (європейський) *Anguilla anguilla* є об'єктом інтродукції у внутрішні водойми Білорусі, розташовані у басейні річок Західна Двіна і Німан, у басейні ж річок Дніпро і Прип'ять зарибнення не проводилося. У водотоках басейну Прип'яті вугор виявляється у результаті ската під час весняного розливу озер Шацької групи (Волинська обл., Україна).

В Україні вугор трапляється у заплавах озер басейну Прип'яті і Десни, відмічений також у Дніпрі. Цілеспрямоване вселення його проводилося у водойми-охолоджувачі ГРЕС.

Прісноводні форми тихоокеанських лососів, зокрема форель райдужна *Oncorhynchus mykiss*, інтродукувалися у рибогосподарські водойми спецгосподарств Білорусії на р. Гайна (басейн р. Дніпро), де формувалося плідникове стадо і здійснювалося вирощування товарної риби. Зрідка цей вид трапляється у р. Гайна, але у природних умовах не розмножується.

У Росії ці форми розводять у ставках. Під час ведення рибного господарства неминуче попадання інтродукованих видів у природні водойми, але форель не прижилася у водоймах і водотоках регіону.

В Україні спроби розведення форелі у кар'єрних водоймах у басейні Десни виявилися неуспішними. Розведення ж форелі у тепловодних господарствах, зокрема на Трипільській ГРЕС, призводило до періодичного потрапляння цього виду у водосховища, але, достовірні відомості про формування дикого стада відсутні.

Окрім риб, у водосховища Дніпровського каскаду здійснювалося вселення кормових організмів: у Дніпровське водосховище – бокоплавів і молюсків, у Кременчуцьке – бокоплавів. З метою реконструкції вищої водної рослинності для поповнення кормової бази білого амура і поліпшення умов нересту аборигенних видів риб у Кременчуцьке водосховище була вселена *цицанія широколиста* *Zizania latifolia*.

Санкціонована інтродукція водних безхребетних, які є кормовими об'єктами для риб, у водойми басейну Дніпра на території Білорусі і Росії не проводилася.

Крім цілеспрямованих інтродукцій у водоймах басейну Дніпра відмічена інтервенція, тобто активне вселення чужорідних видів.

Видами-інтервентами є еврибіонтні види, здатні у результаті збільшення чисельності їх популяцій і зміни умов існування під впливом різноманітних, зокрема і антропогенних чинників, активно і значно розширювати свій ареал.

Види-інтервенти у водоймах басейнів річок Дніпро, Десна, Сейм і Псел на території Росії добре не досліджені.

До риб-інтервентів у водоймах на території Білорусі відносяться 4 види: колючка триголкова, колючка дев'ятиголкова, бичок-гонець і бичок-кругляк.

В Україні риб-інтервентів нараховується 7 видів – колючка триголкова, тюлька азово-чорноморська, морська голка пухлощока чорноморська, бичок-головач, бичок-кругляк, бичок-цуцик, бичок-пуголовка зірчаста.

Колючка триголкова *Gasterosteus aculeatus* до початку 60-х років мешкала на території Білорусі лише у водоймах басейнів річок Німан і Західний Буг. На початку 60-х років відмічена у Заславському водосховищі на р. Свіслочь (басейн Дніпра), на початку 80-х років

виявлена у басейні р. Прип'ять. На сьогодні у Білорусі цей вид поселяється у басейнах всіх річок. Проникнення колючки триголкової у водотоки басейнів річок Дніпро і Прип'ять відбувалося Дніпровсько-Бузькою, Огинською і Вілейсько-Мінською водними системами і системами меліоративних каналів. В Україні широко поширена у Київському і Канівському водосховищах.

Колючка дев'ятиголкова *Pungitius pungitius* раніше у Білорусі траплялася лише у водоймах басейнів річок Західна Двіна і Німан, а з середини 80-х років виявлена і у р. Ясельда, у каналах меліоративної системи Пружанського р-ну Брестської області і у водосховищі Селец. У 1990-і роки популяція колючки стала численною у р. Прип'ять. Основними шляхами проникнення цього виду у басейн р. Прип'ять імовірно виступають меліоративні канали, які зв'язують р. Ясельда з річками Нарев і Мухавець (басейн Західного Бугу), а також Дніпровсько-Бузька водна система, що сполучає р. Мухавець (басейн Західного Бугу) і р. Піна (басейн Прип'яті).

Тюлька чорноморсько-азовська *Clupeonella cultriventris* розповсюджена у Чорному морі на ділянках, опріснених річковими і лиманними водами, а в Азовському морі – повсюдно. Поширилася вона і у Дніпрі на значну відстань, особливо після зарегулювання річкового стоку. Завдяки своїй величезній чисельності тюлька є важливою ланкою трофічного ланцюга як корм для багатьох видів риб і птахів. Є вона і об'єктом промислу. У Дніпровсько-Бузькому лимані і водосховищах Дніпра її улови досягають 25–30% загального вилову риби.

Морська голка пухлощока чорноморська *Syngnathus nigrolineatus* поширена уздовж всього українського північного узбережжя Чорного моря в смугі опріснення, а також у басейнах річок, що у нього впадають. Вперше виявлена у 60-і роки минулого століття, до початку 90-х років розселилася по всьому Дніпровському каскаду. Є евригалінним видом, господарського значення не має. Може виконувати незначну роль у живленні хижих риб.

Достатньо широко серед видів-інтервентів представлені бички.

Завдяки зарегулюванню річкового стоку з лиманних ділянок гирла Дніпра у верхів'я річок-приток проник бичок-кругляр *Neogobius melanostomus*. Він є одним із цінних промислових об'єктів рибальства у південних морях, а у дніпровських водосховищах виконує роль кормового об'єкта для судака і окуня.

Широко поширений каскадом до Канівського водосховища бичок-гоніць *Vabka gymnotrachelus*, вище Києва відмічені його одинокі знахідки. На території Білорусі виявлений у 1990-і роки у водотоках басейнів Дніпра (р. Сож) і Прип'яті (річки Прип'ять, Піна).

Розповсюдження бичка-головача зареєстровано у річкових системах басейнів Чорного і Азовського морів; у Дніпрі, вище Києва, він виявляється з 1999 р. Цей вид є кормом для хижих риб (судака) і може використовуватися як живець для їх лову.

Після зарегулювання у Дніпрі поширився і бичок-цуцик західний *Proterorhinus semilunaris*. Він поселяється у прісній і слабкосолоній воді, належить до риб, що мало мігрують, веде придонний спосіб життя, евритопний. Господарського значення не має, використовується як об'єкт живлення для хижих риб. Також Дніпром поширюється солонуватоводний вид іглиця пухлощока *Syngnathus abaster*.

Бичок-пуголовка зірчаста *Benthophilus stellatus* вселився у каскад Дніпровських водосховищ із Тендрівської затоки та лиманів і прибережних озер північно-західної частини Чорного моря. Вид поширився у Дніпрі до гирла і у нижній течії Десни. Господарського значення пуголовка не має.

Окрім риб-інтервентів значного поширення в Дніпрі набули безхребетні понто-каспійського комплексу.

У докаскадний період представники реліктової каспійської фауни постійно мешкали лише у пониззі Дніпра, досягаючи максимальної чисельності і високої видової різноманітності у маловодні роки. У сьогоднішні види понто-каспійського комплексу більш-менш рівномірно розподілені у всіх водосховищах каскаду, становлячи до 30% загальної біомаси зоопланктону.

Розширюючи свій ареал, види понто-каспійського комплексу вийшли за межі екологічної зональності, яка історично склалася у Дніпрі. Імміграція і акліматизація призвели до істотних змін і у макрозообентосі водосховищ. Кількість безхребетних понто-каспійського комплексу у верхньому і середньому за каскадами Київському і Кременчуцькому водосховищах збільшилася втричі і досягла 15–18 видів, що становить майже половину масових видів зообентосу цих водойм. Біомаса бентичних ракоподібних майже повністю складається з каспійських вселенців. Вони досягають масового розвитку і відтісняють на другий план аборигенні види.

Результатом поширення понто-каспійських видів каскадами дніпровських водосховищ є зміна структури угруповань. Деякі інтервенти (наприклад, дрейсена бузька і поліморфна, монодакна, понтогаммарус-меотікус, поліхета, гепанія та ін.) стали домінантами, утворивши нові ценози. З появою потужних поселень молюсків роду дрейсена на величезних площах дна водосховищ у дніпровському каскаді вперше в історії гідросфери з'явився новий для прісних вод тип угруповань перифітону з прикріпленим молюском-фільтратором у ролі середовищеперетворювального домінанта. Цей тип властивий морським ценозам (мідія, модіолус та ін.), і на сьогодні лише починає поширюватися у прісних водах. Наслідки утворення нового типу угруповання з властивими йому топічними, трофічними та іншими ценотичними зв'язками для прісноводних екосистем на сьогодні ще остаточно не встановлені, однак слід відзначити, що більшість бентосоєдних риб у Дніпровському каскаді перейшли на живлення як самою дрейсеною, так і видами, пов'язаними з нею. Так, стадо «кременчуцької» плітки (дуже велика форма, в якій часто трапляються особини масою до 2 кг) майже повністю залежить від дрейсени. Останнім часом перевагу у поширенні отримала дрейсена бузька, яка витісняє дрейсену поліморфну, що домінувала раніше. Дрейсена бузька становить до 2/3 біомаси і продукції всього зообентосу. Загалом, види понто-каспійського комплексу становлять сьогодні до 30% м'якого зообентосу і 97% біомаси молюсків і загального зообентосу.

Крім видів-інтервентів спостерігається вселення у водні екосистеми басейна Дніпра інвазійних видів, до яких відносять агресивних видів, що були випадково занесені під час акліматизаційних робіт, розселилися і тепер чинять тиск на аборигенну іхтіофауну.

До інвазійних видів риб на території Білорусі у водоймах басейнів Дніпра відносять два види: головешку-ротана *Perccottus glenii* і чабачка амурського *Pseudorasbora parva*; на території Росії – головешку-ротана і тилапію мозамбіцьку *Oreochromis mossambicus*; на території України – головешку-ротана, чабачка амурського *Pseudorasbora parva* і сонячного окуня (царька) *Lepomis gibbosus*.

Головешка-ротань, природний ареал якого включає басейн р. Амур і Примор'я, поширився водоймами Європейської частини колишнього СРСР у результаті несанкціонованого розселення. Вперше він потрапив до Європи у 1912 р. Його як акваріумну рибу завезли до Санкт-Петербургу з Далекого Сходу і під час Першої світової війни випустили у став, де ротань успішно акліматизувався, винищивши при цьому всі інші види риб, і почав розселятися околицями. У 20-х роках ХХ ст. його вже знаходили у багатьох водоймах поблизу Ленінграду, а в 50-х роках знайшли на мілководді Фінської затоки Балтійського моря, пізніше – у водоймах Калінінградської області. Друга хвиля вторгнення ротаня (більш потужна) пов'язана з комплексною експедицією з дослідження р. Амур. Цього разу у 1948 р. його привезли у Москву, де з акваріумів наукових установ ротань потрапив до любителів. Потім ротаня випустили в декілька московських ставків, де він дуже розмножився, розселився у велику кількість водойм і став серйозним шкідником рибного господарства. Поширившись у басейнах Москва, Оки, Верхньої Волги, ротань, врешті-решт, потрапив у басейни Даугави і Верхнього Дніпра, звідки, мабуть, і почалася його експансія у водойми Прибалтики, Білорусі, України.

Перший випадок знаходження ротаня в Україні датується 1988 р.

Ротань має дуже високу ефективність відтворення, характеризується високою екологічною пластичністю, може заселяти різноманітні біотопи у річках (здебільшого у

затоках), озерах, ставках, струмках, болотах. Агресивне розповсюдження ротаня різноманітними водоймами є можливим завдяки його низькій вимогливості до кисневого режиму, індивідуальності до складу і якості води, здатності витримувати промерзання водойм, зариваючись у мул, кормової пластичності і «ненажерливості».

Чебачок амурський потрапив до Європи в кінці 60-х років минулого століття під час інтродукції далекосхідних рослиноїдних риб, що пов'язано із значною подібністю їх молоді. Сьогодні цей вид на території Білорусі відмічений у р. Птіч (басейн р. Прип'ять), куди він потрапив із рибницьких господарств, будучи завезеним туди разом з молоддю рослиноїдних риб у кінці 1980-х років, а також у багатьох регіонах України. Промислового значення не має, при збільшенні чисельності негативно впливає на кормову базу молоді цінних промислових риб.

Ще один інвазійний вид – *сонячний окунь* був завезений до Європи в кінці XVIII ст. з Північної Америки. Його розводили в акваріумах і ставках. Зараз він поселяється у басейнах багатьох європейських річок, зокрема – Дунаю, Дністра, Південного Бугу та ін. У Росії і Білорусі не виявлений, однак набув поширення у пониззі Дніпра. Населяє прісні, частково солонуваті води. Досить витривала хижа риба, яка піклується про своє потомство, може шкодити відтворенню цінних промислових видів риб, особливо у рибницьких господарствах.

Тиляпія мозамбіцька як інвазійний вид в Україні не розглядається, хоча у водоймах-охолоджувачах може формувати чисельні стада і, враховуючи високу відтворювальну здатність, ранню статевозрілість, а також високий ступінь виживаності потомства, вона може витіснити з іхтіоценозів водосховищ дуже велику групу видів риб.

Процес активного розселення видів акваторіями водойм басейну Дніпра продовжується дотепер і далекий від свого завершення, про що свідчать щорічні іхтіологічні дослідження на дніпровських водосховищах.

Більшість видів, які розселяються водосховищами і часто займають провідні місця у структурі іхтіофауни, є короткоциклічними, формують короткі трофічні ланцюги, легко досягають великої чисельності і біомаси. Важливе значення у розширенні природних ареалів видів-інтервентів та інвазійних видів має їх висока екологічна валентність, яка дозволяє освоювати різноманітні водойми з біотопами, що не є для них характерним.

Вселення нових видів у водойми негативним чином впливає на їх аборигенну флору і фауну і на водну екосистему загалом, під час проведення рибоводно-меліоративних робіт без підготовки відповідних біологічних обґрунтувань щодо специфіки такого використання водойм і без дотримання правил проведення акліматизаційних робіт. Негативний вплив інтродуцентів виявляється у водоймах, де резерви кормових ресурсів недостатні. Це призводить до загострення кормової конкуренції вселенців із аборигенними видами. Окрім того, за дефіциту кормових ресурсів у водоймі деякі, зокрема бентичні види, такі як короп і карась, переходять на живлення заміщувальним кормом, здебільшого детритом. За такого типу живлення «риючий» тип трофічної поведінки цих риб призводить до несприятливих умов існування флори і фауни і порушення процесів колообігу речовин і енергії у водоймі, що негативним чином позначається на стані гідроекосистем загалом.

ЗАПИТАННЯ ДЛЯ САМОПЕРЕВІРКИ

1. Що розуміють під біологічним забрудненням водойм?
2. Що таке палеоспонтанне розселення гідробіонтів?
3. Вкажіть основні чинники, що спричиняють палеоспонтанне розселення гідробіонтів.
4. Що таке неоспонтанне розселення гідробіонтів?
5. Вкажіть основні чинники, що спричиняють неоспонтанне розселення гідробіонтів.
6. Назвіть можливі причини масового поширення чужорідних видів гідробіонтів у водних екосистемах.
7. Вкажіть, яке значення має гідробудівництво для поширення біологічного забруднення водойм.
8. Вкажіть, яке значення має водний транспорт для поширення біологічного

забруднення водойм. Наведіть приклади.

РОЗДІЛ 14. ВПЛИВ АНТРОПОГЕННОГО ЗАБРУДНЕННЯ НА ГІДРОБІОНТІВ

Згідно Конвенції про охорону біологічного різноманіття (Ріо-де-Жанейро, 1992 р.) одним із актуальних завдань сьогодення є збереження кожного з видів, що живуть на Землі. Проте сучасний екологічний стан водойм не завжди сприяє її реалізації, оскільки рік від року посилюється трансформація довкілля, зумовлена впливом як природних, так і антропогенних чинників. В останні десятиріччя більшість водойм забруднюється промисловими, сільськогосподарськими і побутовими відходами, що, безперечно, впливає на якісний і кількісний склад гідробіонтів.

Води Світового океану і поверхневі води суші є необхідним природним ресурсом для усього живого на планеті і середовищем існування для гідробіонтів. У наш час важко знайти водні об'єкти, які б не зазнали антропогенної трансформації. Освоєння і переоблаштування водозборів, транскордонні водні потоки, атмосферні опади, індустріальні, господарські і побутові скиди, неорганізовані стоки із водозбірних територій та ін. викликають глобальні зміни геохімічних циклів елементів у системі «водозбір–водойма». У сучасній промисловості, сільському і лісовому господарствах, комунальних підприємствах використовується величезна кількість хімічних речовин, які викидаються у довкілля і врешті-решт потрапляють у водойми. Вони негативно впливають на якість води, порушують біологічну рівновагу у водоймах і процеси їх самоочищення, знищують нерестовища і нагульні угіддя для іхтіофауни, обмежують міграції і зменшують резистентність, викликають захворювання риб, погіршують якість рибної продукції, змінюють кількість і якість корму. Внаслідок появи полютантів (забрудників) у воді вона набуває здатностей токсичного середовища (Дудник, Євтушенко, 2013).

14.1. Сучасні класифікації токсичних речовин водного середовища

Забруднюючі речовини (забрудники, полютанти) – це сполуки, які надходять у довкілля або утворюються у ньому у кількості, що виходить за межі звичайної наявності – граничних природних коливань або середнього природного фону (Запольський, Салюк, 2003). Вони зазвичай викликають негативні зміни якості середовища і захворювання або загибель живих організмів, які його населяють. Такі здатності забруднюючих речовин називаються *токсичними*, а вони самі – *токсичними забрудниками*. Внаслідок надходження значної кількості токсичних забрудників у водне середовище воно набуває токсичних властивостей і викликає отруєння (інтоксикацію) гідробіонтів.

У наш час за оцінкою ЕРА (United States Environmental Protection Agency) існує більше 5 млн найменувань токсичних речовин, які використовуються людиною під час господарської діяльності, а потім зі стоками, атмосферними опадами, ґрунтовими водами та ін. надходять у водні об'єкти (Моисеєнко, 2009). Серед них значну частину становлять штучно синтезовані токсичні забрудники – чужорідні для водних екосистем речовини (*ксекнобіотики*), які у невеликій кількості і повільно розкладаються у довкіллі і здатні акумулюватися донними субстратами і живими організмами. З кожним роком перелік токсичних речовин поповнюється щонайменше на 1000–2000 нових сполук.

Таке різноманіття полютантів не можна контролювати без застосування класифікацій, які повинні враховувати всі сторони впливу отрут на біологічні і екологічні системи. Величезна кількість токсичних речовин, їх різна будова, неоднаковий ступінь токсичності і рівень небезпеки, напрям дії на живий організм і тип ураження не дозволяють створити єдину універсальну класифікацію. Тому на сьогодні широко використовується низка класифікацій, які дещо полегшують контроль за забрудненням водойм.

Вперше токсичні речовини було запропоновано класифікувати залежно від ступеня токсичності – *класифікація Донгерті* (Дудник, Євтушенко, 2013). Критерієм поділу було обрано LC₅₀ (концентрацію токсичних речовин, яка викликає загибель 50% піддослідних

організмів протягом 24 год). Згідно цієї класифікації всі токсичні речовини поділяються на 5 груп:

- *високотоксичні* – LC_{50} до 1 мг/дм³;
- *дуже токсичні* – $LC_{50} = 1-10$ мг/дм³;
- *помірно токсичні* – $LC_{50} = 10-100$ мг/дм³;
- *слабкотоксичні* – LC_{50} понад 100 мг/дм³;
- *низькотоксичні* – LC_{50} понад 1000 мг/дм³.

До першої групи відносяться дихлордифенілтрихлоретан (ДДТ), гексахлоран, пентахлорфенол; до п'ятої групи – борна кислота, уротропін, кальцій хлорид. Інші речовини займають проміжну категорію.

Однією з перших була і класифікація стічних вод Е.О. Веселова (1971), яка широко використовується і на сьогодні.

За цією класифікацією стічні води поділяють на 2 групи:

- ✓ ті, що містять органічні забруднювачі;
- ✓ ті, що містять неорганічні забруднювачі.

Органічними забруднювачами у стічних водах можуть бути:

➤ первинні продукти тваринного походження (рештки, продукти життєдіяльності тварин, природні тваринні токсини);

➤ первинні продукти рослинного походження (рештки відмерлих рослин, продукти життєдіяльності, токсини, що утворюються під час їх життєдіяльності – алкалоїди, глюкозиди та ін.);

➤ продукти термічної переробки твердого палива (кам'яного вугілля, торфу);

➤ нафта, нафтопродукти і їх компоненти;

➤ органічні кислоти;

➤ кетони і спирти;

➤ феноли;

➤ органічні фарбники і їх компоненти;

➤ поверхнево активні речовини (синтетичні миючі засоби);

➤ пестициди (інсектициди, гербіциди, фунгіциди, нематоциди, зооциди, репеленти, хемостерилізатори, стимулятори та інгібітори росту рослин, дефоліанти та ін.).

Неорганічними забруднювачами у стічних водах можуть бути:

- сірководень та інші сульфуровмісні сполуки, сірчисті і сірчані сполуки;

- неорганічні кислоти і луги;

- мінеральні солі лужних і лужноземельних металів (хлориди, сульфати, нітрати, нітрити та ін.);

- мінеральні солі важких металів;

- мінеральні зависі.

Кожна з груп токсичних речовин поділяється на 2 підгрупи: стічні води без специфічних токсичних здатностей і стічні води із специфічними токсичними властивостями.

Стічні води без специфічних токсичних властивостей не мають чітко виражених постійних ознак отруєння живих організмів конкретною речовиною. Отруєння протікає за принципом розвитку загального адаптаційного синдрому на будь-який стресуючий вплив. Такі стічні води містять високу концентрацію нестійких органічних речовин і продуктів їх анаеробного розпаду. Внаслідок гниття і бродіння у воді накопичуються отруйні гази – сірководень, метан, аміак, а також молочна і оцтова кислота; різко погіршується кисневий режим, що супроводжується явищами задухи серед гідробіонтів.

Стічні води із специфічними токсичними властивостями характеризуються наявністю чітко виражених постійних ознак отруєння конкретною речовиною: типові поведінкові реакції (специфічний рух, певна тривалість періоду спокою і активності); характерна зміна кольору зовнішніх покривів; наявність або відсутність слизу (його консистенція,

забарвлення, рН); характерні зовнішні ушкодження (руйнування плавців, некрози шкіряних покривів, виразки, офтоальмія, помутніння роївки очей та ін.), специфічні ознаки ушкодження внутрішніх органів.

Е.О. Веселов виділив 3 фази взаємодії між стічними водами і водою у водоймах: 1) зміна фізичних, фізико-хімічних, хімічних властивостей води під час перебігу хімічних реакцій; 2) токсична дія на гідробіонтів; 3) стабілізація стану водойми у результаті фізичних, хімічних і біологічних процесів самоочищення.

Для діагностики отруєнь гідробіонтів, і насамперед риб, найважливішою є класифікація забруднюючих речовин за механізмом токсичної дії. Тип ушкодження організму вже орієнтовно вказує на природу отрути.

Дослідження механізмів дії різних токсичних речовин неорганічної і органічної природи на організм риб, як найбільш досконалий тест-об'єкт серед гідробіонтів, дозволяє поділити їх на 2 групи: локальні і резорбтивні отрути.

Локальними отрутами називають високотоксичні сполуки, які навіть у невеликій концентрації здатні викликати руйнування тканин і органів живих об'єктів. Найбільш характерними ознаками ураження риб локальними отрутами є руйнування респіраторного епітелію зябер аж до повного його відшарування, ушкодження залозистих клітин шкіри, що супроводжується виділенням значної кількості слизу на поверхні тіла і некротичні зміни шкіряних покривів і тканин внутрішніх органів.

До локальних отрут відносять такі неорганічні речовини як сильні окислювачі – хлор, озон, перекис водню; солі важких металів; мінеральні кислоти і луги і високотоксичні органічні сполуки – формальдегід, синтетичні фарби, хлорорганічні пестициди, детергенти.

Резорбтивними отрутами називають хімічні сполуки, які порушують діяльність функціональних систем живого організму. Залежно від того, яку функціональну систему організму виводить із ладу отрута, їх поділяють на наступні групи (Метелев, Канаєв, Дзасохова, 1971):

- **нервово-паралітичні** – порушують діяльність центральної нервової системи, що проявляється у зміні поведінкових реакцій, втраті рухової активності, паралічі нервово-м'язового апарату (фенол, ацетон, аміак);
- **наркотичні** – порушують діяльність вегетативної нервової системи, що проявляється в апатичному стані організму, відсутності реакції на подразнення (хлороформ, етилен, спирт, ефіри, кетони);
- **гемолітичні** – порушують кровообіг і кровотворення (солі амонію, плюмбум (свинець), ціаніди, сапоніни);
- **ензиматичні** – блокують діяльність ферментативних систем (фосфорорганічні пестициди, фториди, вуглекислий газ, гідроксиламін);
- **протоплазматичні** – порушують обмін речовин на клітинному рівні (фтор, меркаптани, сечовина).
- **мембранотоксичні** – руйнують ліпідний шар, порушують проникливість мембран, блокують мембранний транспорт поживних речовин (важкі метали) (Куценко, 2002).

Більшість отрут здатні одночасно діяти на декілька функціональних систем – це отрути комбінованої дії, наприклад, аміак і солі амонію мають нервово-паралітичну і гемолітичну дію; ціаніди – ферментативну, гемолітичну і протоплазматичну; фтор – нервово-паралітичну, протоплазматичну і ферментативну; фосфорорганічні сполуки (ФОС) – нервово-паралітичну, ферментативну і слабку гемолітичну та ін. Поділ отрут на локальні і резорбтивні також є умовним, оскільки одна і та ж отрута залежно від концентрації може діяти або локально, або резорбтивно. Наприклад, феноли, маючи нервово-паралітичну дію, у високій концентрації діють локально; неорганічні ж кислоти за дуже низької концентрації діють резорбтивно.

Залежно від особливостей перебігу інтоксикації в організмі гідробіонтів і часу розвитку токсичного ефекту розрізняють гострі і хронічні отруєння. Гострі отруєння розвиваються

швидко за умови високого рівня забруднення води. Хронічні токсикози розвиваються поступово за умови тривалої дії низького рівня забруднення.

Для зручності проведення токсикологічних досліджень у водоймах полютанти залежно від їх хімічної структури і властивостей і векторів токсичної дії на біоту водойм поділяють на такі основні класи (Моисеєнко, 2009):

1) **метали** – хімічні елементи, які добре проводять електричний струм і тепло, непрозорі, але можуть відбивати світло (мають металічний блиск), ковкі і пластичні; і **металоїди** (напівметали) – хімічні елементи і прості речовини – напівпровідники, які за своїми здатностями займають проміжне положення між металами і неметалами. Метали і металоїди у більшості випадків прості речовини, які існують у природі, але у високій концентрації чи певних формах існування мають токсичну дію на живі організми;

2) **стійкі органічні сполуки** – існують у природі або ж штучно синтезовані людиною органічні речовини, які мають складну структуру, тривалий період розкладання і високу токсичну дію на живі організми. До цієї групи відносяться пестициди, промислові синтетики (хлоровані біфеніли), побічні продукти хімічного синтезу (діоксини). Також до основних представників стійких органічних сполук належать і нафта, і нафтопродукти, а також синтетичні поверхнево активні речовини (СПАР);

3) **природні токсини** – білкові речовини, які є продуктами життєдіяльності бактерій, грибів, рослин і тварин і здатні при потрапленні до організму інших живих істот викликати їх захворювання або ж загибель.

14.2. Типізація забруднень водойм

Забруднення у загальному розумінні, – це надходження у довкілля або виникнення у ньому нових нехарактерних хімічних сполук чи незвичних надлишкових кількостей речовин, що існували раніше, які мають негативний вплив на людину і екосистеми. Останні не можуть їх позбутися за допомогою самоочищення. Надлишок одних речовин або наявність інших призводить до змін екологічних чинників, які визначають якість екосистем і закономірності їх функціонування. При цьому порушується колообіг речовин і енергії, знижується інтенсивність асиміляції продуцентів і біопродуктивність біоценозів загалом.

Існують різні принципи класифікації забруднень. Розглядаючи процес забруднення біосфери у широкому розумінні з позицій теорії перешкод, Г.В. Стадницький і А.І. Радіонов запропонували класифікувати їх наступним чином (рис. 14.1): **інгредієнтне забруднення** – як сукупність речовин, які за кількісними або якісними показниками є чужорідними для екосистеми; **параметричне** – спричинене зміною якісних параметрів екосистеми чи довкілля загалом; **стаціонально-деструктивне** – зміна ландшафтів і екологічних систем під час природокористування з метою оптимізації їх в інтересах людини. Вони виділяють ще **біоценотичне забруднення** – вплив на склад і структуру популяцій видів: комплексний чинник занепокоєння, порушення балансу відтворення і елімінації особин популяції, випадкова чи цілеспрямована інтродукція і акліматизація нових видів, нерегульований збір, вилов, відстріл особин різних видів, браконьєрство, перепромисел.

Ця класифікація підходить і для забруднень водного середовища, однак використовується вона зрідка, оскільки потребує поділу кожного типу на декілька підгруп, а підгрупи достатньо проблемно поєднуються у групи. Найчастіше ж для типізації забруднень водних екосистем використовується їх класифікація за природою діючих агентів (рис. 14.2):

Органічне забруднення (сапробізація) – надлишкове надходження і накопичення у водних екосистемах продуктів життєдіяльності і відмерлих решток рослинних і тваринних організмів.

Біогенне забруднення (евтрофікація) – надлишкове надходження у водойми біогенних елементів (N, P, K, Ca та ін.), які не мають прямої токсичної дії на гідробіонтів, але викликають посилений розвиток окремих їх екологічних груп, у результаті чого відбувається розбалансування продукційно-деструкційних процесів у водоймах, порушується екологічна

рівновага і розвивається вторинне забруднення водного середовища продуктами життєдіяльності гідробіонтів та їх відмерлими рештками.



Рис. 14.1. Класифікація забруднення довкілля (за Г.В. Стадницьким і А.І. Радіоновим (Дудник, Євтушенко, 2013))



Рис. 14.2. Основні типи забруднення водойм за природою діючих агентів (Дудник, Євтушенко, 2013)

Токсичне забруднення (токсифікація) – набуття водним середовищем токсичних здатностей по відношенню до гідробіонтів внаслідок скидання у водойми стічних вод різних галузей промисловості, енергетики, сільського і комунального господарства, або у результаті надходження у водну товщу значної кількості природних токсинів.

Кислотне забруднення (ацидофікація) – надходження у водойми токсичних агентів, які здатні змінювати активну реакцію середовища у бік підкиснення (кислотні стоки хімічної промисловості, кислотні дощі завдяки конденсації шкідливих викидів в атмосферу). Кислотне забруднення є різновидом токсичного забруднення.

Радіаційне забруднення (нуклідизація) – надходження у водойми радіонуклідів при скиданні технологічних вод атомних електростанцій, видобувних уранових підприємств чи аварій на них, або при проведенні випробовування атомної зброї.

Теплове забруднення (термофікація) – скидання у водойми підігрітих вод систем охолодження енергетичних об'єктів, що порушує термічний режим водойм і здатне стимулювати чи інгібувати внутрішньоводоймні процеси.

14.3. Особливості реагування на токсичне забруднення гідробіонтів

Лужні метали

Джерелами забруднення водойм лужними металами насамперед є промислові підприємства, які використовують їх сполуки у своїх технологічних процесах.

Сполуки **літію** здатні накопичуватися в організмі гідробіонтів. Токсичні концентрації для гідробіонтів літій хлориду становлять 1,2–4,0 мг/дм³, літію сульфату – 0,2–5,0 мг/дм³, а найтоксичнішим виявився літію карбонат. ГДК для літію для водойм господарсько-побутового використання становить 0,03 мг/дм³, для водойм рибогосподарського призначення ГДК_{РГ} – 0,15 мг/дм³ (Гранично ..., 1990; Перечень ..., 1999).

При отруєнні **натрій** хлоридом і **натрій** сульфатом у риб через короткий час спостерігається колоподібне плавання, яке переходить у стрімке поштовхоподібне;

порушується ритм дихання, поступово розвивається стан, подібний наркотичному (Лукьяненко, 1983). При цьому риби погано реагують на механічні подразники, перекидаються на бік, або плавають вверх черевом. Розвиваються явища паралічу, які призводять до смерті. Руйнується респіраторний епітелій зябер. Спостерігається лізис еритроцитів і у полі зору мікроскопа виявляються лише їх ядра. Характерною ознакою отруєння риб солями натрію є темне забарвлення тіла. За концентрації 15 г/дм^3 натрій хлорид є токсичною речовиною для коропів масою $100\text{--}150 \text{ г}$, 10 г/дм^3 – нешкідливою для різних видів риб і їх мальків у стадії жовткового мішка навіть за тривалої експозиції. ГДК для натрію становить 200 мг/дм^3 , ГДК_{РГ} – 120 мг/дм^3 .

Токсичними для гідробіонтів є і концентровані розчини солей **калію** – хлоридів, нітратів, сульфатів і фосфатів. Розвиток інтоксикації подібний до отруєння риб солями натрію. Характерною і відмінною ознакою отруєння риб солями калію є знебарвлення, поблідіння зовнішніх покривів. ГДК_{РГ} калію становить 50 мг/дм^3 .

Лужноземельні метали

Значна кількість **кальцію** надходить у водойми зі стічними водами силікатних, складуваних, металургійних і хімічних підприємств і зі стоком із сільськогосподарських угідь, де використовуються кальцієвмісні мінеральні добрива. У підвищених концентраціях у воді кальцій токсичний для безхребетних і риб, викликаючи порушення процесів регенерації і відтворення. ГДК_{РГ} для кальцію становить 180 мг/дм^3 .

Значна кількість **магнію** надходить у водойми зі стічними водами силікатних, текстильних і металургійних підприємств. Підвищений вміст магнію у воді викликає отруєння і загибель гідробіонтів через блокування діяльності нервової системи і зниження активності ферментів. ГДК_{РГ} для магнію становить 40 мг/дм^3 .

Всі сполуки **барію** і **берилію** отруйні для гідробіонтів і викликають їх загибель у низькій концентрації. ГДК для барію становить $0,1 \text{ мг/дм}^3$, ГДК_{РГ} – 2 мг/дм^3 , а для берилію відповідно $0,0002$ і $0,0003 \text{ мг/дм}^3$.

Радій – високорадіотоксичний елемент, який накопичується у кістковій і кровотворній тканинах, викликаючи остеопороз і розвиток злоякісних пухлин. Небезпечним для гідробіонтів є і **радон** – газоподібний радіоактивний продукт розщеплення радію. Найчастіше зустрічаються ізотопи ^{223}Ra , ^{224}Ra , ^{226}Ra . Допустимі концентрації цих ізотопів у воді становлять відповідно $13,44$; $1,99$ і $3,26 \text{ Бк/дм}^3$.

Важкі метали

З одного боку, за певних концентрацій іони важких металів необхідні для нормальної життєдіяльності гідробіонтів, оскільки виконують роль ініціаторів і активаторів біохімічних процесів у організмі. З другого боку, при досягненні певного граничного рівня накопичення вони спричиняють токсичний вплив на живі організми, являючись отрутами локальної дії. При цьому іони важких металів можуть викликати порушення обмінних процесів і повне пригнічення життєво важливих функцій прісноводної біоти. Високий рівень забруднення водного середовища важкими металами призводить до пониження видового різноманіття гідробіонтів.

Основними чинниками, які визначають ступінь впливу **ртуті** на певний водний об'єкт, є її глобальне перенесення з атмосфери і випадіння з опадами на водозбірну площу, звідки вона з дифузним поверхневим стоком надходить у водойми. В атмосферу ртуть потрапляє у складі промислових викидів, у результаті згорання різних видів палива, із продуктами вулканічної діяльності. Потужними джерелами забруднення водойм солями ртуті виступають і поверхневий змив із сільськогосподарських угідь, де використовуються ртутні пестициди (каломель HgCl , сулема HgCl_2 , ртутьорганічні комплексні сполуки), і стічні води хімічної і медичної промисловості. Ртуть має пряму токсичну (гонадотоксичну, нейротоксичну, канцерогенну) дію на гідробіонтів і опосередкований негативний вплив на стан гідробіоценозів через зміну якості води. Цей елемент здатен до високої акумуляції у живих організмах і передається через ланки трофічних ланцюгів до вершини трофічної

піраміди. Оскільки на вершині трофічної піраміди водойм знаходяться риби, вони і є найбільш забрудненими ртуттю біоресурсами, споживаючи які людина наражається на небезпеку отруєння. Країни Європейського Союзу запропонували ввести контроль за рівнем ртутного забруднення рибних продуктів. За результатами нормування ГДК для ртуті для рибопродуктів становить 0,5 мг/кг (Дудник, Євтушенко, 2013).

У водному середовищі ртуть (Hg^{2+}) перетворюється мікроорганізмами у високотоксичну метилову ртуть ($\text{Hg}(\text{CH}_3)_2$), яка більш активно поглинається тканинами гідробіонтів і накопичується у жирових клітинах. Приблизно 95% метилової ртуті надходить в організм риб через зябра і акумулюється у жировій тканині, лише 1% виводиться назовні. Концентрація ртуті у воді від 5–10 мкг/дм³ і більше спричиняє порушення ембріогенезу риб, зниження швидкості їх росту, блокування клітинного дихання і ферментативної активності печінки завдяки зв'язуванню сполук Hg з сульфгідрильними групами білкових молекул. Хронічна дія низької концентрації Hg на риб може проявлятися у пригніченні синтезу ферментів і протеїнів у печінці, нирках і головному мозку; у структурних змінах епідермального слизу; у зниженні життєздатності сперми, затримці ембріогенезу і зниженні виживаності другого покоління мальків; у погіршенні нюхової рецепції, зору і дихання дорослих особин; у порушенні осморегуляторних процесів. Дослідження стійкості різних стадій онтогенезу риб до ртутної інтоксикації виявило найбільшу вразливість ікри і ранніх етапів постембріогенезу. Поріг токсичної дії ртуті становить 0,01 мкг/дм³, ГДК – 0,0005 мг/дм³, ГДК_{РГ} – 0,00001 мг/дм³.

Кадмій має високу екологічну небезпеку для оточуючого середовища. Він затримується у ґрунті тривалий час (протягом століть) після надходження навіть очищених стічних вод промисловості. За підвищеного вмісту кадмію у ґрунті його концентрація у наземній частині рослин зростає у 20–30 разів, створюючи загрозу трофічних отруєнь. У водоймах він викликає отруєння безхребетних і риб, маючи гемолітичну, ензиматичну, канцерогенну і тератогенну дію. Підвищення його токсичності спостерігається у низько мінералізованих водах зі зниженим рівнем рН. Гідробіонти накопичують кадмій у своєму організмі у значній кількості і під час масової загибелі є джерелом вторинного забруднення водних екосистем цим важким металом. Двостулкові молюски здатні збільшувати його концентрації у мільйони разів порівняно із вмістом у воді, риби концентрують його у 50 разів більше, однак явищ магніфікації не спостерігається. Сполуки кадмію, які потрапили у водойми, гальмують процеси їх самоочищення.

Поріг токсичної дії кадмію на гідробіонтів становить 0,15 мкг/дм³, допустимий вміст його у рибопродуктах – 0,1 мг/кг сирової маси, ГДК – 0,001 мг/дм³, ГДК_{РГ} – 0,005 мг/дм³.

У водному середовищі більшість сполук **плюмбуму (свинцю)**, такі як галоїди, сульфати, фосфати, гідроксиди, – нерозчинні і тому мають відносно низьку токсичність. Розчинені ж сполуки Pb високотоксичні і за ступенем ушкодження біологічних систем займають проміжне місце між слабкими і сильними кислотами. Вони специфічно взаємодіють з кисневмісними і сульфурвмісними лігандами, порушуючи функціонування ферментів та інших макромолекул. Це спричиняє руйнування клітинних органоїдів, наприклад пошкодження мітохондрій із збільшенням щільності рибосом і зменшенням полірибосомної щільності через порушення синтезу протеїнів. Найбільші відхилення виявлено серед ферментів печінки (Головенко, Карасева, 1983). Хронічна дія сублетальних концентрацій Pb викликає зміни структури специфічних тканин – уповільнення дозрівання еритробластів, ушкодження еритроцитів. Надходження Pb в організм коропових видів риб зміщує їх азотистий обмін у бік активації процесу катаболізму білків, що призводить до пониження маси тіла, виснаження. При цьому токсичність Pb зростає як з підвищенням температури води, так і при її пониженні за межі оптимуму.

В організмі риб Pb виступає аналогом кальцію і включається в обмінні процеси, надходячи через зябра по кальцієвому каналу. Акумуляція Pb інтенсивно відбувається у кістковій тканині, що викликає сколіози, лордоза та інші викривлення хребта, які

проявляються у вигляді синдрому «зламана спина». Неадаптогенні концентрації свинцевих іонів ушкоджують сенсорні клітини бічних ліній, що перешкоджає швидкому виявленню рибами забруднення води сполуками свинцю і зменшує вірогідність їх відходу у чисті зони. Найбільша токсичність Pb проявляється на ранніх стадіях розвитку риб.

Комплексна токсична дія Pb на гідробіонтів загалом і риб зокрема, свідчить про високий рівень його небезпеки для водних екосистем і людини як споживача гідробіоресурсів. Поріг токсичної дії свинцю становить 0,3 мкг/дм³, ГДК – 0,03 мг/дм³, ГДК_{РГ} – 0,1 мг/дм³, допустимий вміст його у рибопродуктах – 1 мг/кг сирової маси.

Особливості токсичної дії **арсену** (миш'яку) на мешканців водойм пов'язані з його здатністю заміщувати фосфор у біосполуках і внаслідок цього змінювати перебіг біохімічних процесів. Його токсичний вплив проявляється за такими основними напрямками:

1) порушення тканинного дихання і зниження енергетичних ресурсів клітин у результаті метаболічного роз'єднання окисного фосфорилування;

2) загальний ацидоз, який розвивається внаслідок пригнічення окисних процесів і накопичення у тканинах молочної, пірвовиноградної та інших кислот;

3) порушення гемодинаміки через параліч капілярів і збільшення пористості стінок кров'яних судин, розлад серцевої діяльності, гемоліз формених елементів крові, накопичення As у еритроцитах і лейкоцитах, перешкоджання транспорту кисню через включення у молекулу гемоглобіну;

4) порушення осморегуляції і виділення;

5) індукування бластомогенних процесів і розвиток злоякісних пухлин внаслідок заміщення арсеном фосфору у молекулах ДНК, що призводить до зміни конфігурації хроматичного матеріалу;

6) гонадотоксичний (агенез гонад), ембріотоксичний і тератогенний (дефекти нервової системи, відсутність очей, агенез нирок, інші морфологічні аномалії) вплив;

7) дегенеративне і некротичне ураження тканин у місцях контакту з As.

Висока токсичність арсену вимагає жорсткого нормування його вмісту у довкіллі взагалі і у водних ресурсах зокрема. Поріг токсичної дії арсену становить 0,3 мкг/дм³, ГДК і ГДК_{РГ} – 0,05 мг/дм³, допустимий вміст його у рибопродуктах – 1 мг/кг сирової маси.

Надмірні концентрації **купрум** (міді) мають токсичний вплив на гідробіонтів, блокуючи фотосинтетичні процеси, білковий і вуглеводний обмін, викликаючи атрофію, ендемічну анемію, порушення кровотворення, ураження нервової системи.

У водному середовищі Cu може знаходитись в іонному вигляді і у вигляді комплексних сполук з мінеральними чи органічними речовинами. Форма існування визначає рівень токсичності даного елемента для живих організмів. Комплексні сполуки купрум не мають токсичного впливу на живі організми, іони ж купрум для прісноводних риб, зазвичай, більш токсичні, ніж іони всіх інших, окрім ртуті, металів. За умов гострої інтоксикації риб купрумом спостерігається зменшення окисної активності зябер, жирова дегенерація печінки, некроз клітин нирок, відмічені випадки крововиливів у мозок.

Для Cu характерне підвищення токсичності у суміші з цинком, кадмієм чи нікелем. За наявності ж у воді значної кількості кальцію токсична дія купрум на гідробіонтів знижується. Поріг токсичної дії Cu на гідробіонтів становить 1,5 мкг/дм³, ГДК – 1 мг/дм³, ГДК_{РГ} – 0,005 мг/дм³.

Суть токсичного впливу **цинку** на гідроекосистеми полягає, насамперед, у гальмуванні фотосинтезу фітопланктону, що знижує первинну продукцію водойм і підриває кормову базу зоопланктону і риб. Він має гонадотоксичну дію, знижуючи рухливість сперматозоїдів; а також мутагенну і онкогенну небезпеку.

Токсичність цинку для риб у багато разів вище, ніж для теплокровних тварин. У райдужної форелі, наприклад, за високих концентрацій Zn порушуються іонообмінні процеси, зокрема кінетика надходження кальцію через апікальні канали та інгібування Са²⁺-АТФ-ази. У зябрах спостерігається відшарування респіраторного епітелію, зменшення

кількості ламел, що знижує споживання кисню. З розвитком інтоксикації знижується рівень рН крові внаслідок активації синтезу пуринової і молочної кислот. Порушення обмінних процесів спричиняє зниження темпів росту риб, зменшується їх плодючість, порушуються репродуктивні функції, рефлекторні і поведінкові реакції. ГДК цинку становить 1 мг/дм^3 , ГДК_{РГ} – $0,01 \text{ мг/дм}^3$.

Джерелами забруднення водою **хромом** є викиди і стічні води гальванічних цехів машинобудівних, автомобільних і авіаційних заводів, текстильних та хімічних підприємств. За підвищених концентрацій у воді **хром** є токсичним. Шкодочинність його сполук залежить від валентності: найтоксичніші сполуки хрому (VI), високотоксичні сполуки хрому (III), металічний хром і хром (II) менш токсичні. За наявності у воді іонів хрому у концентрації вище 2 мг/дм^3 спостерігається пригнічення розвитку мікроорганізмів, фітопланктону, перифітону, у рослин порушується фотосинтез і спостерігається хлороз. У тварин вражається центральна нервова система, порушуються процеси формування статевих продуктів, розвиваються злякисні новоутворення у печінці, нирках та ін. Відомий поріг токсичної дії хрому становить $0,02 \text{ мг/дм}^3$. ГДК Cr (III) становить $0,5 \text{ мг/дм}^3$, ГДК_{РГ} – $0,005 \text{ мг/дм}^3$, Cr (IV) – відповідно $0,05$ і $0,001 \text{ мг/дм}^3$.

У водоймах концентрації **кобальту** $1,0 \text{ мг/дм}^3$ і вище гальмують розмноження найпростіших, актиноміцетів, водоростей. Дуже чутливі до забруднення води кобальтом ракоподібні. Підвищений вміст Co токсичний для коропів, линів, струмкової і райдужної форелі. Отруєння кобальтом викликає анорексію, пригнічення росту, порушення координації рухів, м'язовий тремор, блокування центральної нервової системи. Відомо, що Co належить до групи металів, здатних блокувати канали надходження в організм Ca, порушуючи кальцієвий метаболізм гідробіонтів, особливо у м'якій воді. Основним шляхом надходження його до організму риб є зябра. Крім всього вище перерахованого, токсичність кобальту обумовлюється і його високою здатністю до акумуляції у тканинах і органах гідробіонтів. ГДК кобальту становить $0,1 \text{ мг/дм}^3$, ГДК_{РГ} – $0,005 \text{ мг/дм}^3$.

Манган відноситься до помірно токсичних елементів і виступає антагоністом купруму і алюмінію. Він є окисником пероксидних радикалів, які викликають злякисні пухлини.

За підвищеного вмісту у довкіллі манган викликає отруєння гідробіонтів, здатен до акумуляції у їх тканинах і органах, найчастіше у печінці, нирках і гонадах, може спричинити загибель. Токсична дія цього металу проявляється для рослин – у порушенні азотистого обміну і синтезу білків; для тварин – у блокуванні діяльності центральної нервової системи, порушенні обміну вітамінів (насамперед B₁), діяльності органів кровотворення і кровообігу. Манган має гонадотоксичну дію. Для нього характерний мутагенний вплив на гідробіонтів.

Іони важких металів (купруму, цинку, мангану) як потенційні забруднювачі водного середовища пригнічують фільтраційну активність черевоного молюска калюжниця болотяної *Viviparus contectus*, що призводить до негативних наслідків для самоочисного потенціалу екосистем (Уваєва, 2018). ГДК мангану становить $0,1 \text{ мг/дм}^3$, ГДК_{РГ} – $0,01 \text{ мг/дм}^3$.

Ферум (залізо) за надмірного вмісту у воді чи за умов надходження значної кількості в організм гідробіонтів має токсичну дію. Наявність окисного заліза у водному середовищі супроводжується зв'язуванням кисню і утворенням закисного **феруму**, внаслідок чого формується кисневий дефіцит і гідробіонти гинуть від задухи. Нерозчинні гідроксиди **феруму** осідають на поверхні зябер ракоподібних і риб, блокуючи дихання. Хлориди і сульфати **феруму** порушують обмінні процеси в організмі риб і викликають їх загибель. Вода з підвищеним вмістом залізовмісних сполук чи іонів заліза непридатна для інкубації ікри, оскільки викликає значну елімінацію ембріонів. До вмісту феруму у воді чутливий фітопланктон, зоопланктон і зообентос (Константинов, 1986; Пелешенко, Хільчевський, 1997).

Джерелами забруднення водою **ферумом** є процеси вивітрювання і вилуговування ферумовмісних гірських порід, викиди і стоки металургійних, металообробних і переробних підприємств, машинобудівної, нафтопереробної, хімічної, медичної, фармакологічної і

текстильної промисловості. Забруднюють середовище продукти корозії залізних конструкцій, викиди транспорту та ін. ГДК феруму становить $0,3 \text{ мг/дм}^3$, ГДК_{РГ} – $0,1 \text{ мг/дм}^3$.

Нафта і нафтопродукти

Наймасштабніша за останні роки катастрофа з витоком нафти сталася 20 квітня 2010 р. на платформі Deepwater Horizon (British Petroleum) у Мексиканській затоці біля США. Через пошкодження труб свердловини на глибині 1500 м у Мексиканську затоку протягом 152 днів вилилося близько 5 млн барелів нафти, нафтова пляма досягла площі 75 тис. км².

Для України наймасштабніше забруднення нафтопродуктами її територіальних вод Азовського і Чорного морів було відбулося внаслідок аварії теплоходу «Волгонефть-139» з більш ніж 4000 т нафти на борту, баржі «Дика» з більш ніж 4 т мазуту і витоків пального ще у 5 суден, які потерпіли від шторму у 5–6 балів із силою вітру до 35 м/с у Керченській протоці 10–11 листопада 2007 р.

Значний обсяг нафти надходить у моря з річковими, ливневими і побутовими стоками. Об'єм забруднення з цього джерела становить близько 2 млн т за рік. Зі стоками промисловості щорічно надходить ще 0,5 млн т нафти. У зв'язку зі швидким розвитком хімічної і нафтохімічної промисловості потреба у нафті збільшується не лише з метою нарощування обсягів виробництва палива і мастил, а й для отримання сировини для виробництва синтетичних каучуків, волокон, пластмас, поверхнево-активних речовин, миючих засобів, пластифікаторів, присадок для пального, барвників та ін.

Нафтове забруднення водойм має багатовекторну дію на водні екосистеми і настільки глибоко відбивається на їх функціонуванні і рибному господарстві, що вважається найнебезпечнішою (Патин, 2001). Надходячи у водне середовище, нафта спочатку розтікається по поверхні води у вигляді різнокольорової плівки, яка порушує газообмін на межі розділення фаз, формуючи кисневий дефіцит у водоймі і змінює склад спектру та інтенсивність проникнення світла у водну товщу. Через тонкі плівки сирової нафти проходить 1–10% світла з довжиною хвилі 280 нм і 60–70% з довжиною хвилі 400 нм. Плівка товщиною 30–40 мкм повністю поглинає інфрачервоне випромінювання.

Нафта і нафтопродукти високотоксичні для всіх екологічних груп гідробіонтів. У забруднених акваторіях відсутній фітопланктон. Токсична дія нафти на фітопланктон проявляється вже за концентрації $10\text{--}10 \text{ мг/дм}^3$, а саме: уповільнення або припинення поділу клітин і зниження первинної продукції. За даними С.О. Патіна (2001), первинна продукція морського фітопланктону за хронічного впливу нафтового забруднення за концентрації нафтопродуктів у воді $0,05\text{--}0,50 \text{ мг/дм}^3$ може знижуватися на 50%. Донні рослини витримують концентрацію нафти порядку $10^{-4}\text{--}10^{-5} \text{ мг/дм}^3$. Приблизно такий же рівень стійкості характерний для найпростіших. Гіллястовусі ракоподібні гинуть за концентрації цих поліютантів $0,1 \text{ мг/дм}^3$, гаммариди – 1,0, хірономіди – $1,4 \text{ мг/дм}^3$. Риби уникають забруднених нафтою місць, концентрації ж нафтопродуктів у воді більше $1,6 \text{ мг/дм}^3$ викликають їх загибель, $1,2 \text{ мг/дм}^3$ – убивають личинок і мальків. За концентрації $0,1\text{--}0,5 \text{ мг/дм}^3$ відмічаються відхилення у розвитку ікринок з етапу дроблення, які виражаються у порушенні синхронності дроблення клітин і утворенні бластомерів різних розмірів і форми. У забрудненій воді викльов зародків з оболонки ікринок проходить передчасно, а ембріони мають цілу низку незворотних вад – неправильну форму тіла, недорозвинення ротового заглиблення, грудних плавців, серця викривлення хорди, водянку перикардіальної порожнини, відсутність кровообігу та ін.

Гостра токсичність нафти і нафтопродуктів для гідробіонтів пов'язана з тим, що нафтові вуглеводні легко змочують поверхню їх тіла, розчиняють ліпоїдні фракції клітинних оболонок і мембран, руйнуючи їх цілісність і змінюючи проникливість, взаємодіють з ліпопротеїдними комплексами цитоплазми, змінюючи її фізико-хімічні властивості і порушуючи узгодженість біохімічних процесів.

Є дані про генотоксичну дію нафти і нафтопродуктів, яка проявляється у блокуванні синтезу РНК і ДНК і хромосомних абераціях у гідробіонтів різного рівня організації – від найпростіших до риб і водних ссавців.

Нафтопродукти псують якість рибної продукції. Наявність у водоймі навіть незначних кількостей нафти ($0,1 \text{ мг/дм}^3$) надає м'ясу риби запаху і присмаку нафтопродуктів, який не знищується ніякими технологічними обробками. Така риба непридатна навіть для згодовування тваринам і підлягає знищенню.

Мідії відносяться до стійких до нафтового забруднення гідробіонтів. Вони, фільтруючи морську воду, звільняють її від емульсії нафти, перетворюючи у псевдофекалії, які осідають на дно і адсорбуються донним мулом. Однак хронічна дія нафтового забруднення спричиняє у них уповільнення росту і розвитку, підвищує рівень смертності у популяції, знижуючи загальну чисельність. Мідії із забруднених морських зон не можна вживати у їжу.

ГДК для нафти і нафтопродуктів становить $0,3 \text{ мг/дм}^3$, ГДК_{РГ} – $0,05 \text{ мг/дм}^3$.

Фенольні сполуки

Стічні води, які містять такий поллютант як фенол, утворюються на підприємствах з термічної переробки різних видів твердого палива – кам'яного і бурого вугілля, антрациту, сланців, сухої перегонки деревини. Трапляються вони і у стоках нафтопереробних і хімічних заводів з виготовлення пластмас, штучних смол і барвників. Вміст фенолу у таких стічних водах варіює від 60 (деревопереробні фабрики) до 3800 мг/дм^3 (виробництво пентану). Детальне дослідження стічних вод коксобензолних заводів виявило такий вміст фенольних похідних: $4,7 \text{ г/дм}^3$ фенолу, $2,6$ крезолу, $1,4$ пірокатехіну, $1,2$ ксиленолу, $1,2$ похідних резорцину, $0,9$ похідних гідрохінону, $0,4 \text{ г/дм}^3$ флороглюцину і $1,6 \text{ г/дм}^3$ не ідентифікованих вищих фенолів. Стічні води газогенераторних станцій і коксохімічних заводів містять до $2,5 \text{ г/дм}^3$ фенолів. Об'єм фенольних стічних вод, який залежить від виду і потужності виробництва, нараховує сотні і тисячі кубічних метрів за добу з концентраціями фенольних сполук від $0,7$ до $2,0 \text{ г/дм}^3$. Забруднення водойм такими стічними водами є стійким і поширюється у річках на сотні кілометрів від місця їх скидання, а на водосховищах – на десятки кілометрів.

При надходженні фенольних сполук у водойми вода набуває бурого кольору, стає каламутною, покривається плівкою, набуває запаху карболової кислоти і гіркокого присмаку. За наявності у стоках значної кількості недоокисненої органіки у водоймі формується кисневий дефіцит і зростає біохімічне споживання кисню (БСК₅).

Фенольне забруднення водойм спочатку викликає псування товарної якості риби та інших біоресурсів. Навіть дуже низькі концентрації фенолу у воді надають м'язовим і жировим тканинам гідробіонтів специфічного запаху, який не зникає за термічної обробки. Запах особливо посилюється за одночасного вмісту у воді фенолу і хлору внаслідок утворення моно-, ди- і поліхлорфенолів. У такому випадку неприємний присмак у воді відмічається вже за вмісту фенолу на рівні $0,0013 \text{ мг/дм}^3$.

На початкових етапах забруднення водойм риби здатні виявляти брудні зони за запахом і рухатись у напрямку чистої води. За тривалої дії забруднення або за високої концентрації фенолу у воді здатність виявляти забруднені зони у риб втрачається внаслідок ушкодження рецепторного апарату. З часом у них розвивається фенольна інтоксикація і спостерігається масова загибель. Феноли відносяться до резорбтивних отрут нервово-паралітичної дії. Симптомокомплекс отруєння проявляється у зміні поведінкових реакцій (Лукьяненко, 1983). Отруєння характеризується фазами, змінюючих одна одну: *фаза I – занепокоєння*: риба веде себе неспокійно, широко розкриває рот, розправляє плавці, підвищується дихальний ритм; довготривале занепокоєння, більше 10–20 хв, може бути першим показником дії отрути; *фаза II – розлад чутливості*: реакція на зовнішні подразники зникає – риба безвільно рухається у воді або зноситься течією, чи навпаки спостерігається гіперреакція на подразнення у вигляді намагання вистрибнути з води; дихання поверхневе неритмічне, дрижать щелепи і плавці; *фаза III – розлад рівноваги*: спостерігається перевертання на бік,

дуже напружуються плавці, що викликає втрату здатності до руху (атаксію); параліч плавального міхура; *фаза IV – агонія*: повна втрата рівноваги приводить до повної нерухомості, блокування дихання і смерті; змінюється забарвлення тіла – риба має тускле забарвлення, тіло вигнуте внаслідок одностороннього скорочення м'язів тулуба; *фаза V – трупне залякнення* – повне затвердіння тіла і всіх плавців, хроматофори зникають, потім знову з'являються, утворюючи трупні плями. У рослиноїдних риб (карась, короп, плітка, лящ) різні стадії отруєння фенолами тривають довше, ніж у хижих і напівхижих (щука, миньок, йорж, окунь, форель).

Спостереження за розвитком токсичного процесу з констатацією змін поведінки протягом тривалого часу дозволяє точно діагностувати причину отруєння риб. Використання поведінкових реакцій для діагностики отруєння риб чи кормових організмів обумовлене високою чутливістю даного показника до впливу токсикантів. Зміна поведінкових реакцій має місце задовго до загибелі гідробіонтів і дозволяє виявити отруєння на ранніх стадіях, коли можливе обернення токсичного процесу.

Встановлено, що бактерії, водорості, найпростіші, ракоподібні і молюски більш стійкі до фенольного отруєння, ніж риби. Порогова концентрація фенолів для *Dafnia magna* становить 7 мг/дм³. Прісноводні молюски і личинки струмковиків витримують концентрацію фенолів 10 мг/дм³. Ушкоджуюча концентрація фенолу за температури 15°C для струмкової форелі становить 9 мг/дм³, для річкового окуня – 12 мг/дм³. З підвищенням температури токсичність фенолів різко зростає.

Стійкість риб до фенольного отруєння знижується з віком – найбільш стійкі цьогорічки, найменш – плідники. Зі збільшенням концентрації фенолу у воді вікова різниця у стійкості нівелюється.

У загиблих від фенольного отруєння риб у черевній порожнині накопичується кров'янистий трансудат. Найбільша концентрація фенолу виявляється у печінці, селезінці, у крові і порожнинних рідинах, м'язах. Печінка має нещільну консистенцію і сіре забарвлення, її паренхіма гіперемована. У серцевому м'язі, селезінці і нирках спостерігається накопичення жовтого пігменту (гематоїдину). Кишечник заповнений слизом жовто-солом'яного кольору.

ГДК і ГДК_{рг} для фенолів становлять 0,001 мг/дм³. Контроль рівня фенольного забруднення водойм здійснюють з використанням методів газової хроматографії після екстрагування згідно ISO 8165-1:1992 Якість води. Визначення вмісту виділених одноатомних фенолів (частина 1 і 2) (Фомин, 2000). Виділення фенолів із води і біологічного матеріалу проводять шляхом перегонки з водяною парою (Вергейчик, 2012).

Пестициди

Після застосування на сільськогосподарських угіддях або в інших місцях отрутохімікати з поверхневими змивами чи у складі стічних вод потрапляють у водойми. Основним джерелом забруднення водойм пестицидами є стік талих, дощових і ґрунтових вод з оброблених площ.

Токсична дія пестицидів на водні екосистеми різноспрямована і проявляється у зміні фізико-хімічних властивостей води – порушенні кисневого режиму, набутті водою специфічного запаху і присмаку; зменшенні кількості фіто- і зоопланктону, що зменшує кормову базу риб; прямій токсичній дії на іхтіофауну; поступовій втраті тургору і відмиранні вищої водяної рослинності.

Найбільш токсичні для водних екосистем **хлорорганічні пестициди**, найвідомішим представником яких є ДДТ (дихлордифенілтрихлоретан). Ця речовина, синтезована ще у 1874 р., отримала широке використання з 1938 р., коли випадково швейцарським хіміком П. Мюллером було встановлено інсектицидні здатності ДДТ. За таке відкриття автор через 10 років його практичного застосування отримав Нобелівську премію у галузі медицини і фізіології. ДДТ набув широкого використання як високоефективний інсектицид для боротьби з комахами, що розповсюджували смертельно небезпечні хвороби (малярію і висипний тиф). Однак подальші спостереження за наслідками використання ДДТ показали,

що дана ХОС має надвисокий коефіцієнт біоаккумуляції, тривалий період розкладання, здатна викликати мутації, порушувати ембріональний розвиток і є канцерогеном. З 1970 р. використання ДДТ заборонено на території СРСР крім Узбекистану, Сибіру і проведення карантинних заходів. З 2001 р. діє міжнародна заборона від ООН на використання даного пестициду. Серед інших представників ХОС широко відомі хлорпохідні багатоядерних вуглеводнів (аналоги ДДТ – мірекс, метоксихлор), циклопарафінів (гексахлорциклогексан), бензолу (гексахлорбензол), сполук дієнового ряду (гептахлор, хлордан, альдрин, дильдрин, ендрин, гексахлорбутадиєн), терпенів (поліхлоркамфен), аліфатичних карбонових кислот (пропанід) та ін.

Розповсюдження хлорорганічних пестицидів у довкіллі відбувається як фізичним способом – розсіювання за допомогою вітру в атмосфері і поширення через водотоки, так і біологічним – перенесення живими організмами по трофічних ланцюгах. До вищих ланок трофічного ланцюга концентрації ХОС зростають. Коефіцієнт накопичення цих речовин становить у ґрунті – 100, у зоопланктоні і бентосі – від 100 до 300, у рибах – від 300 до 3000 і більше. За цим показником ХОС відносяться до групи речовин з надвисокою кумуляцією. Вони погано розчиняються у воді і добре в органічних розчинниках, особливо у жирах і мастилах. В акваторіях, забруднених нафтою, через це виникає небезпека концентрування ХОС у пливці і донних осадах, а за умов потрапляння у організм гідробіонтів – депонування у жировмісних тканинах.

У гідросфері і гідробіонтах ХОС повільно розкладаються з утворенням метаболітів, багато з яких мають вищу токсичність, ніж вихідні сполуки. Дуже чутливі до забруднення водою хлорорганічними сполуками є кормові безхребетні – гіллястовусі і веслоногі ракоподібні, коловертки, менш чутливі олігохети, деякі види хірономід, моллюски.

Токсичність ХОС для риб більше, ніж для наземних тварин і дещо нижче, ніж для кормових організмів у зв'язку з наявністю у них низки детоксикаційних механізмів. В організм риб ХОС надходять осмотично через зябра і з кормом через травний тракт. Інтенсивність їх поглинання збільшується за підвищення температури води. Акумуляються ХОС здебільшого у вісцеральному жирі, пілоричних додатках і статевих продуктах, печінці і нирках. З віком риб відмічається збільшення їх концентрації.

За необхідності підвищення інтенсивності метаболічних процесів, особливо у нерестовий період, а також у період активних міграцій чи голодування, коли починають використовуватися жирові запаси, акумуляовані у них пестициди надходять у кров'яне русло і викликають гостре отруєння риб. ХОС відносять до отрут політропної дії з ураженням переважно центральної нервової системи і паренхіматозних органів, особливо печінки. Крім того, вони викликають розлад функцій ендокринної і серцево-судинної системи, нирок. ХОС також різко пригнічують активність ферментів дихального ланцюга, порушують тканинне дихання. Деякі препарати блокують SH-групи тіолових ферментів. ХОС небезпечні для риб своїми віддаленими наслідками: ембріотоксичною, мутагенною і тератогенною дією. Вони знижують імунну реактивність і підвищують уразливість риб до інфекційних захворювань.

Серед цієї групи пестицидів більшість сполук на сьогодні увійшли до переліку найнебезпечніших забруднювачів довкілля, які повинні бути вилучені зі всіх сфер їх використання, а залишки підлягають знешкодженню. Наявність хлорорганічних сполук у воді рибогосподарських водойм неприпустима. Для контролю рівня забруднення водою хлорорганічними пестицидами використовується метод газової хроматографії з електронно-захоплюючим детектуванням після рідинної екстракції (ДСТУ ISO 6468-2002).

Оскільки використання хлорорганічних пестицидів жорстко обмежується, їх місце займають отрутохімікати, які здатні виконувати ті ж функції селективного пригнічення розвитку небажаних біологічних об'єктів, але з менш негативними наслідками для довкілля. Перевага надається пестицидам з низькою здатністю до акумуляції у біологічних об'єктах і високою здатністю до швидкої і безпечної трансформації у довкіллі.

Останнім часом все більш широкого використання набувають **фосфорорганічні**

пестициди (ФОС), які є складними ефірами фосфонової, фосфорної, тіофосфорної, дитіофосфорної і пірофосфорної кислот – хлорофос, параоксан, метафос, карбофос, оксаметил. Токсичність фосфорорганічних пестицидів проявляється у пригніченні ферментативної активності ацетилхолінестерази та інших естераз, що спричиняє накопичення у синапсах нейромедіатора ацетилхоліну і блокує передачу нервових імпульсів, і супроводжується дистрофічними змінами і загибеллю нервових клітин від гіпоксії. За важкого отруєння активність ацетилхолінестерази знижується на 80–90%, за середнього – на 60–70%, за легкого – на 40–50%. Спостерігаються також гіперглікемія, слабка анемія і стійка лейкопенія, знижується вміст глікогену у печінці (Лукьяненко, 1983; Крамаренко, 1989). Хронічне отруєння супроводжується зниженням темпів росту, виснаженням, анемією, гідратацією м'язової тканини і атрофією печінки, екзопаразитарними інвазіями і сапролегніозом.

Гостротоксичні концентрації хлорофосу для чутливих видів риби – форелі, щуки, окуня – становлять 0,75–1,00 мг/дм³, для коропових – від 100 до 300 мг/дм³ (Моисеєнко, 2009). Дафнії і водорості гинуть за концентрацій 0,5 мг/дм³ протягом 24 год. ГДК встановлюється для кожної ФОС окремо.

Поліциклічні ароматичні вуглеводні

Основне навантаження на водні екосистеми формують техногенні джерела поліциклічних ароматичних вуглеводнів (ПАВ) у вигляді технологічних викидів і стічних вод підприємств енергетичного комплексу, хімічної, коксохімічної і нафтопереробної промисловості, автомобільний і водний транспорт та ін. В основі майже всіх техногенних джерел ПАВ лежать термічні процеси, пов'язані зі спалюванням і переробкою органічної сировини, нафтопродуктів, вугілля, сміття, харчових продуктів та ін.

Особливості впливу ПАВ на біологічні об'єкти залежать від структури самого вуглеводню і можуть змінюватися у дуже широких межах. Більшість із ПАВ є канцерогенами. Такі сполуки як бенз(а)антрацен, бенз(а)пірен і овален мають мутагенну і тератогенну дію.

Синтетичні поверхнево-активні речовини (СПАР)

У водні об'єкти у значній кількості надходять СПАР з господарсько-побутовими (використання синтетичних миючих засобів у побуті) і промисловими стічними водами (текстильна, нафтова, хімічна промисловість, виробництво синтетичних каучуків), а також зі стоком із сільськогосподарських угідь (використання у складі інсектицидів, фунгіцидів, гербіцидів і дефоліантів як емульгаторів). Включаючись у колообіг речовин у водних екосистемах, вони зазнають біохімічного окиснення, сорбуються зависами і донними субстратами, внаслідок чого концентрація СПАР у воді знижується. Ступінь їх біохімічного окиснення залежить від хімічного складу і структури речовини і умов середовища.

Як і інші стійкі органічні полютанти, СПАР мають багатовекторний токсичний вплив на гідроекосистеми. Насамперед вони змінюють органолептичні властивості води і понижують вміст розчиненого у воді кисню. За концентрацій СПАР 0,6–180 мг/дм³ вода набуває специфічного запаху, за 60–11000 мг/дм³ – отримує гіркий присмак. Піноутворення спостерігається вже за 0,1–0,5 мг/дм³. Кисневий режим погіршується внаслідок одночасного зменшення дифузії кисню у воду через зниження її поверхневого натягу і посиленого використання наявних запасів розчиненого O₂ для окиснення СПАР. Під час розкладання поверхнево-активних речовин (ПАР) змінюється співвідношення катіонів і аніонів у водному розчині, що порушує гідрохімічний режим водойм. Також СПАР мають пряму токсичну дію на представників біоти водойм: аніоно- і катіоноактивні діють як резорбтивні нервово-паралітичні і гемолітичні отрути, неіоногені – як локальні отрути. Доведена мембранотропна дія (зміна структури і проникливості мембран клітин) для всіх СПАР.

Незначна концентрація СПАР зменшує резистентність риби до хвороб, що спричиняє розвиток на їх тілі екзопаразитів і грибкових уражень, які викликають повне руйнування плавців і пошкодження шкіряних покривів (Лукьяненко, 1983).

СПАР слід розглядати як потенційну загрозу очищувальному потенціалу водних екосистем. Адже у літературі є відомості про інгібуючий вплив синтетичних миючих засобів (СМЗ) на фільтраційний потенціал молюсків. Так, С.А. Остроумов (2001), дослідивши вплив СМЗ на фільтраційну роботу морських двостулкових молюсків, зокрема мідій *Mytilus edulis*, *M. galloprovincialis* та устриці *Crassostrea gigas*, виявив зниження їх фільтраційного потенціалу у затруєному середовищі. Зростання концентрації ПАР призводить до закономірного збільшення ступеня інгібування швидкості фільтрації. З'ясовано, що СМЗ як потенційні забруднювачі водного середовища пригнічують фільтраційну активність червоного молюска калужниці болотяної *Viviparus contectus*, що призводить до негативних наслідків для самоочисного потенціалу екосистем. З'ясовано, що ПАР пригнічують фільтраційну роботу декількох видів коловерток (Остроумов, 2003).

За збільшення концентрації до рівня сублетальної у 2–3 рази підвищується частота дихання у риби, зростає споживання кисню, у подальшому порушується рівновага. З розвитком інтоксикації дихальний ритм уповільнюється, риба гине з широко розкритим ротом і зябровими кришками, тулуб покривається значною кількістю слизу, спостерігається вигин угору у хвостовому відділі, у зябрах – запалення, застій крові і набряки, потовщення і нарости респіраторного епітелію з наступним його відшаруванням. Відбувається також руйнування бокаловидних клітин в епідермісі шкіри. При патолого-анатомічному огляді загиблої від отруєння СПАР риби відмічається збільшення розмірів внутрішніх органів, точкові крововиливи у печінці і нирках. Аналіз крові має таку картину: зростання рівня гемоглобіну на 17–23%, збільшення кількості еритроцитів, дистрофічні зміни у еритроцитах – деформація, пікноз, каріопікноз, лейкопенія.

За хронічного отруєння риб СПАР спостерігається їх акумуляція у внутрішніх органах і виснаження організму. Місцями локалізації виступають зябра, шлунково-кишковий тракт (вище жовчної протоки). У незначній кількості вони накопичуються у гонадах.

ГДКрг для СПАР становить 0,2 мг/дм³.

14.4. Самозабруднення і самоочищення водойм

Під *самозабрудненням* розуміють надмірний рівень продукції органічної речовини, яка викликає пониження якості води у водному об'єкті. Воно найчастіше пов'язане з масовим розвитком фітопланктону до рівня «цвітіння» води. Самозабруднення спричиняється самою біомасою водоростей і продуктами її деструкції. Розклад біомаси у таких випадках призводить до виходу у воду великої кількості органічних, мінеральних, зокрема і токсичних речовин, які істотно погіршують якість води за значною кількістю показників. Серед токсичних речовин виявляють поліпептиди, феноли, індол, скатол, сірководень та інші. На відміну від алохтонного надходження забруднень, таке явище отримало назву *біологічного* (вторинного) забруднення, або *самозабруднення*. Воно може відбуватись і внаслідок десорбції органічних і мінеральних речовин, накопичених у донних відкладах. Такі процеси більш інтенсивно протікають при дефіциті кисню і підкисленні водного середовища в анаеробних умовах (Романенко, 2001).

Природні токсини

Токсини – отруйні речовини, які утворюються живими організмами, а потрапляючи в інший організм, здатні викликати його хворобу або загибель.

На сьогодні відомо багато бактеріальних, грибових, рослинних і тваринних токсинів, які мають потужну отруйну дію на гідробіонтів, а через них і на людину, як споживача гідробіоресурсів і води. Природні токсини можуть бути продуктами метаболізму живих організмів, а можуть синтезуватися ними цілеспрямовано для захисту від ворогів і кормових конкурентів чи для атаквальних дій на кормові об'єкти.

Найважливіше екологічне і токсикологічне значення для водних екосистем мають токсини синьо-зелених водоростей (відділ Cyanophyta).

Прижиттєві і посмертні виділення синьо-зелених водоростей виступають найсильнішими

отрутами, які поєднуються під загальною назвою *ціанотоксини*.

Найбільш відомими є *анатоксини*, виділені із синьо-зеленої водорості *Anabaena flos-aquae*. Найбільш дослідженим токсичним ефектом в організмі риб, що розвивається під впливом токсинів синьо-зелених водоростей, є специфічний В₁-авітаміноз. Токсини водоростей, надходячи до організму риб через шкіряні покриви, зябра і кишково-шлунковий тракт активують тіаміназу їх тканин і органів.

У нормально функціонуючих водних екосистемах перебіг процесів продукції, засвоєння і деструкції автохтонних речовин за участю гідробіонтів збалансований. Завдяки цьому підтримується певний рівень якості води.

Процес розкладу і виведення забруднюючих речовин з колообігу водного середовища внаслідок взаємодії механічних, фізичних, хімічних, фізико-хімічних і біологічних чинників отримав назву *самоочищення* вод.

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

Хімічне і фізико-хімічне самоочищення пов'язане з утворенням комплексних сполук, реакціями між окремими речовинами, сорбцією завислих частинок мулом, глиною, піском та іншими донними відкладами, окисненням нестійких речовин розчиненим киснем (небіотичного походження). **Біологічне** самоочищення вод включає такі складові: біофільтрацію, мінералізацію органічних речовин, фотосинтетичну аерацію – реаерацію, біоаккумуляцію і біодетоксикацію.

Біофільтрацію здійснюють організми-фільтратори, здебільшого двостулкові молюски і планктонні ракоподібні. Пропускаючи через своє тіло велику кількість води і очищаючи її від завислих частинок, вони використовують органічні і деякі мінеральні речовини як корм, а решту виводять у воду у вигляді слизових грудок, що осідають на дно. Завдяки цьому відбувається освітлення води і зменшується концентрація забруднюючих речовин у ній.

Гідробіонти здатні накопичувати в організмі забруднюючі речовини, які знаходяться у воді. При цьому коефіцієнт накопичення забрудників може зростати порівняно з водою у тисячі-десятки тисяч і більше разів. Таке явище отримало назву *біоаккумуляція*, або *біоконцентрування* (*bios* – життя, *accumulation* – накопичення). Накопичення забруднюючих речовин у тілі гідробіонтів зростає при проходженні по трофічних ланцюгах.

Завдяки біоаккумуляції у водному середовищі поступово зменшується концентрація як органічних, так і неорганічних забруднюючих речовин. Деякі з них можуть повертатись у воду після загибелі гідробіонтів, але значна їх частина руйнується під дією ферментативних систем або переходить у неактивну форму. Руйнування і біоконцентрування токсичних речовин у водному середовищі під дією водяних організмів характеризується як біологічна детоксикація.

Мінералізація органічних речовин пов'язана із життєдіяльністю гідробіонтів, насамперед, бактерій різних фізіологічних груп. У зв'язку з цим якість води можна характеризувати за бактеріологічними показниками, зокрема, за загальною чисельністю бактеріопланктону, кількістю бактерій групи кишкової палички (колі-титр і полі-індекс) і сапрофітів. При органічних забрудненнях чисельність бактерій у воді зростає. Зокрема, наявність кишкової палички у воді свідчить не лише про антропогенне фекальне забруднення, а і про підвищений вміст органічних речовин, що виникає внаслідок відмирання гідробіонтів, здебільшого фітопланктону і водяних макрофітів.

Фотосинтетична аерація – це насичення води киснем, що утворюється рослинами під час фотосинтезу (на відміну від розчиненого кисню, що надходить у воду шляхом евазії з атмосфери). Утворений кисень окиснює розчинені органічні речовини і підтримує кисневий режим забруднених вод (фотосинтетична реаерація). Цей процес знаходить широке використання у системах очищення стічних вод у так званих біологічних ставках, де масово розвиваються хлорококові водорості – фотосинтетики.

Реаерація пов'язана з відновленням газового режиму забруднених вод при надходженні у них кисню біогенного походження.

Розвиток бактерій у водоймах, забруднених органічними речовинами, залежить від вмісту органічних сполук автохтонного і алохтонного походження. Він відображає надходження забруднень з прилеглих територій і джерел водопостачання, кількісний і якісний склад завислих речовин, ступінь розвитку і фізіологічний стан фітопланктону, фітобентосу, вищих водяних рослин. На їх вміст у воді впливають мулисті відклади і їх змучування під час вітрового перемішування води. При значному надходженні легкодоступних органічних речовин різко підвищується чисельність сапрофітних бактерій. Зростає чисельність бактеріопланктону і у водоймах, каламутність яких пов'язана із завислими частинками. У теплі літні дні, коли масового розвитку набувають синьо-зелені водорості, спостерігається і спалах чисельності бактеріопланктону. Водночас при весняному масовому розвитку деяких інших водоростей чисельність бактерій може навіть зменшуватись внаслідок пригнічення екзаметаболітами водоростей.

Послідовний хід процесів самоочищення у водотоках супроводжується відповідно зміною зон сапробності – від полісапробної до α -мезосапробної, а далі до β -мезосапробної і олігосапробної.

Зони сапробності найбільш чітко виділяються у малих річках з уповільненою течією (при наявності одного джерела забруднення). За течією формуються послідовно полі-, альфа- і бетамезосапробна зони. За відсутності додаткових джерел забруднення остання поступово переходить в олігосапробну.

Якщо на річці є ще інші джерела забруднення, то відновлюється знову зона високого забруднення (полі- чи α -мезосапробна). Знесені течією планктони – показники високої якості води – можуть змішуватись з індикаторами нижчого рівня забруднення. Тому більш показовими як індикатори забруднення у таких випадках можуть бути прикріплені форми (перифітон), обростання підводних споруд, нитчасті водорості і макрофіти, а також зообентос, оскільки ці біоценози відображають не мінливий рівень забруднення, як фіто-, зоо- і бактеріопланктон, а середні умови забруднення за тривалий період.

Тому сучасна методика санітарно-біологічного дослідження водних об'єктів передбачає обов'язковий аналіз складу перифітону, інших обростань і бентосу, а не лише планктону.

В озерах і водосховищах потік забруднень від стічних труб та інших точкових джерел поширюється концентрично, по радіусах, тому зони сапробності тут формуються за кільцевою схемою, а при штормовому і турбулентному перемішуванні вод межі між зонами сапробності стираються. Забруднення можуть розноситися локальними течіями, тому зони високої і низької сапробності чергуються мозаїчно і несистемно. Отже, для правильного встановлення зон сапробності необхідно розміщувати місця відбору проб відповідно до гідрологічних особливостей водного об'єкта.

У зарегульованих великих річках і гігантських водосховищах типу Каховського чи Кременчуцького процеси органічного забруднення-самоочищення досліджені ще недостатньо.

ЗАПИТАННЯ ДЛЯ САМОПЕРЕВІРКИ

1. Які Вам відомі сучасні класифікації токсичних речовин водного середовища?
2. Назвіть типи забруднення водойм.
3. Охарактеризуйте негативний вплив металів на гідробіонтів.
4. В чому полягає негативний вплив нафти і нафтопродуктів на живі організми.
5. Назвіть найбільш токсичні для гідробіонтів хлороорганічні пестициди.
6. Які джерела надходження у водні об'єкти синтетичних поверхнево-активних речовин.

РОЗДІЛ 15. ОХОРОНА ГІДРОБІОНТІВ І АКВАКУЛЬТУРА

15.1. Біологічні ресурси гідросфери та їх освоєння

Організми, що є об'єктами промислу, утворюють біологічні ресурси гідросфери. Серед гідробіонтів лише незначна частина представників фауни і флори використовуються людиною як біологічна сировина. Це пояснюється тим, що водяні рослини і тварини становлять усього близько 3% у харчовому раціоні людини (за сирою масою). Хоча первинна продукція гідросфери лише у 3 рази менша, ніж суші. Виходячи із перспектив майбутнього, оцінка біологічних ресурсів гідросфери повинна враховувати не лише обсяг можливого промислу об'єктів, що добуваються на сьогодні, а і залучення нових представників гідробіонтів як промислових об'єктів. У зв'язку зі збільшенням народонаселення посилюється процес удосконалення технічних можливостей освоєння біологічної сировини гідросфери (нові способи її добування, зберігання і переробки). Наприклад, на сьогодні успішно розробляється промислове освоєння криля, продукція якого у Світовому океані, можливо, не нижча, ніж усіх риб загалом (Боярин, Нетробчук, 2016).

На відміну від корисних копалин, біологічні ресурси належать до тих, що самі відтворюються. Отже, їх обсяг у гідросфері визначається не кількістю наявних промислових організмів, а їх приростом, тобто продукцією.

Об'єм промислу водяних організмів визначається значенням їх природного відтворення. Тому він не повинен перевищувати природний приріст популяції та враховувати особливості процесу їх відтворення (терміни, місця, знаряддя вилову та ін.). Охорона і підвищення ефективності природного відтворення є важливим засобом зміцнення сировинної бази промислу, так само, як і збагачення водойм новими промисловими об'єктами завдяки акліматизації. Завдяки цим двом напрямкам відбувається перехід від використання біоресурсів до виробництва біосировини, коли об'єкти, що відловлюються у природних водоймах, тією чи іншою мірою стають продуктами праці. Збільшення об'єму сировинної бази морського і озерного промислу відбувається також у результаті проведення акліматизаційних робіт. Використання біоресурсів поступово доповнюється виробництвом біологічної сировини, тому важко визначити, з якою із двох форм людської діяльності ми маємо справу, якщо вони супроводжують одна одну. Отже, промисел історично переходить в аквакультуру, одночасно співіснуючи з ним.

Світовий промисел гідробіонтів. Світовий промисел гідробіонтів був найінтенсивніший у 1980 р. – вилов водяних організмів досягнув більше 75,4 млн т, серед яких на риб припадало приблизно 65 млн т. (89%) від усього вилову, 8 млн т. (11%) – від нерибних об'єктів. Серед останніх найбільше значення за масою мали *молюски* (3,4 млн т), *кити* (4,5 млн т), *ракоподібні* (1,8 млн т) і *гідрофіти* (1 млн т). У 2000 р. світова здобич гідробіонтів сягнула 130–140 млн т. Вилов риби у Світовому океані підвищився приблизно на 30 млн т завдяки більшому використанню ресурсів океанічної епіпелагіалі, бентопелагіалі, меж піднятого океанічного ложа (до глибини 2–3 км). Значно зріс вилов безхребетних і водоростей (до 20–30 млн т), 45 млн т отримано завдяки морським фермам і крилю.

Промисел риби. На його частку припадає приблизно 90% від усього вилову гідробіонтів, причому 90% риби виловлюється у морях і близько 10% – у прісних водоймах.

Розподіл промислу у Світовому океані вкрай неоднаковий, що, з одного боку, залежить від стану сировинної бази, а з іншого – ступеня промислового засвоєння акваторій.

Найбільша кількість риб виловлюється у пелагічно-нерестових районах, а найменша – у придонних шельфових районах, придонних районах материкового схилу й у відкритих районах пелагіалі. У першому районі вагоме значення в промислі мають *анчоусові* – 3,6 млн т, *оселедцеві* (без сардини) – 2,5 млн т, *сардини* – 2,8 млн т, *скупбрієві* і *ставридові* – 5,3 млн т, *мінтаї* – 4,6 млн т, *мойва* – 2 млн т. Серед донних риб на шельфі здебільшого ловлять *тріску* – 2,7 млн т, *мерлузу* – 2,5 млн т, *камбалу* – 1,3 млн т. У придонних районах

схилу та піднятого океанського дна найбільше промислове значення мають *морські окуні* – 0,6 млн т, у районах відкритої пелагіалі – *тунці* – 1,9 млн т і *макрелешуки* – 0,5 млн т.

Для розвитку промислу у Світовому океані має значення його зміщення з Північної півкулі у Південну, із прибережних районів у відкриті, із поверхневих вод у глибинні. Серед частки виловлених риб перше місце займають планктофаги (53%), друге місце – хижакі (22%) і третє – бентофаги (5,5%). Із морських риб найбільший вилов серед оселедцевих, тріскових, скумбрієвих, тунцевих, ставридових і камбалових. Із прохідних у промислі домінують лососеві.

Велику роль у промислі відіграють *тріскові* (тріска, мінтай, хек, пікша), *оселедцеві* (оселедець, кільки, сардина, салака), *скумбрієві* (скумбрія), *ставридові* (ставрида), *камбалові* (камбала, палтус), *окуневі*, *лососеві*.

Середня рибопродуктивність Світового океану становить приблизно 1,7 кг/га за рік. В області підйому глибинних вод, що займають не більше 0,1% площі Світового океану, добувають близько половини всього вилову. Низька рибопродуктивність основної акваторії океану пояснюється нестачею біогенів у трофогенному шарі. У тропіках і субтропіках їй перешкоджає стабільне термічне розшарування води. У бореальній зоні рибопродуктивність вища завдяки конвекційному перемішуванню води. Головною причиною підйому глибинних вод у жаркій зоні є пасати, що спричиняють зниження рівня води поблизу західного узбережжя континентів. Високу рибопродуктивність мають континентальні шельфи, які займають 9,9% акваторії Світового океану і на яких виловлюється близько половини всієї риби або у перерахунку на 1 га 8,5 кг.

Промисел нерибних об'єктів. До цього часу вилов водних безхребетних і рослин залишається невеликим і лише незначною мірою відображає потенційні можливості промислу. Це пояснюється звичаями деяких країн, коли цінні гідробіонти у харчовому значенні не використовуються населенням, хоча інші народи їх охоче споживають. Однак лише водні ссавці, зокрема кити, виловлювалися у такій кількості, що допускалося сировинною базою. Серед них найбільше значення у промислі мали кашалоти і кити-фінвали. Їх виловлено у 1976 р. більше 30 тис. голів. Понад 70% виловлювалося у водах Антарктики, близько 20% – в інших районах Південної півкулі і лише близько 5% – у водах Північної півкулі. Окрім китоподібних, виловлюються різні види ластоногих: вухаті тюлені (морський котик), безвухі тюлені, моржі. У північних морях найбільше промислове значення серед тюленів мають гренландські і каспійські.

Світовий вилов безхребетних (рис. 15.1) досяг 5,5 млн т, зокрема молюсків – 3,5 млн т і ракоподібних – 2 млн т. Серед молюсків найбільше значення мають *головоногі* (1050 тис. т), *устриці* (762 тис. т), *морське вушко* (625 тис. т), *мідії* (400 тис. т) і *гребінці* (230 тис. т). Окрім їстівних молюсків, значне місце у промислі займали деякі двостулкові, із яких видобували перли і виготовляли перламутр. Світовий вилов молюсків може значно зрости, зокрема завдяки вилову кальмарів – до 10 млн т і більше.

Серед ракоподібних здебільшого виловлюють *креветки* (1241 тис. т), *краби* (400 тис. т), *омари* і *лангусти* (140–180 тис. т). Усе більше розвивається промисел *антарктичного криля* (щорічно добувають близько 400 тис. т), біомаса якого у Антарктичному океані оцінюється у 0,1–5 млрд т, а можливий річний вилов – у 100 млн т і більше. Із крабів найбільше значення має камчатський. Світовий промисел голкошкірих становить понад 40 тис. т. Найбільше значення серед них мають їстівні їжаки.

Із рослин у великій кількості добуваються водорості, як харчові об'єкти і технічна сировина, світовий промисел яких у 2005 р. досягав 1316 тис. т, зокрема бурих – 658, червоних – 526,4 і зелених – 131,6. Для харчових цілей використовуються **червоні** водорості *Laurencia pinnatifida*, *Porphyra lacininiata* і *Rhodymenia palmata*, з **бурих** – *Laminaria*, *Alaria esculenta* і *Chondrus crispus*, із **зелених** – *Uvalactuca*.

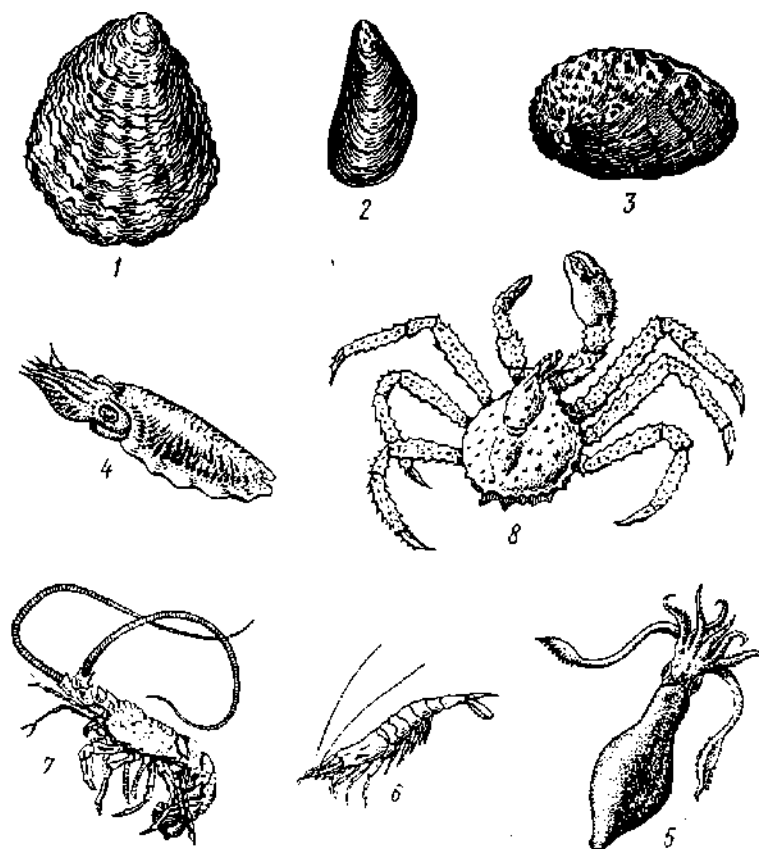


Рис. 15.1. Найважливіші промислові безхребетні: 1 – устриця, 2 – мідія, 3 – галіотис, 4 – сепія, 5 – кальмар, 6 – креветка, 7 – лангуст, 8 – камчатський краб (за Зенкевічем) (Боярин, Нетробчук, 2016)

Також вони використовуються в їжу у свіжому, сушеному і вареному вигляді. Із червоних водоростей видобувають агар, із бурих – поташ, йод та інші хімічні речовини, а також різні вітаміни. Людина погано перетравлює вуглеводи водоростей, але у деяких народів, котрі харчуються цією їжею регулярно, з дитинства, як це, наприклад, характерно для Японії, у кишечнику створюється специфічна бактеріальна флора, здатна їх засвоювати. Найбільше промислове значення серед рослин мають ламінарія, філофлора і анфельція. Із вищих рослин для приготування паперу, тканин, оббивних матеріалів і добрив використовуються морська трава, морський льон, очерет та інші макрофіти. Світовий збір водяних рослин можна підвищити до 18 млн т, зокрема бурих водоростей – до 15 млн т і червоних – до 2,6 млн т.

15.2. Заходи щодо охорони природного відтворення промислових гідробіонтів

Оцінка сучасного стану водних живих ресурсів і ефективності розроблених заходів, спрямованих на збереження біорізноманіття, є перехідною ланкою до поглибленого вивчення проблем, пов'язаних з відновленням насамперед промислово цінних видів риб, зокрема, аборигенної іхтіофауни, а також відтворення рідкісних, зникаючих і червонокнижних видів риб та інших водних організмів.

На сьогодні рівень використання біоресурсів гідросфери відносно інших традиційних об'єктів промислу досягнув значень, близьких до граничної. У багатьох випадках спостерігається перевиллов гідробіонтів, унаслідок чого відтворення популяцій уже не може компенсувати спад промислу.

Так, у 1770 р. убито останнього екземпляра чудового рослиноїдного ссавця – *стеллерову (морську) корову*. Майже зник гренландський кит, узятий під охорону надто пізно, під загрозою зникнення перебуває синій кит. Серед більшості риб перевиллову зазнали камбала,

оселедець. У надзвичайно напруженому стані перебувають деякі ареали поширення крабів. Тому надзвичайно актуальні питання щодо охорони і підвищення ефективності природного відтворення біоресурсів.

Захист від забруднення біологічних ресурсів водойм є одним із найважливіших заходів охорони природного відтворення, адже забруднення водойм може спричинити отруєння промислових гідробіонтів, унаслідок загибелі яких знизиться їх чисельність. Окрім цього, забруднення погіршує газовий режим водойм, зокрема призводить до зниження концентрації кисню, що також погіршує умови існування гідробіонтів. Особливо великої шкоди відтворенню гідробіонтів завдає забруднення водойм нафтою та її продуктами, пестицидами, солями важких металів, радіонуклідами, детергентами.

Серйозним недоліком у відтворенні промислових гідробіонтів водойм суші є *гідротехнічне будівництво*, зокрема спорудження гребель, що перерізують природні міграційні шляхи прохідних риб. Велика кількість малька риб гине, потрапляючи у зрошувальні системи або турбіни електростанцій. Отже, будь-яке гідробудівництво повинно проводитись з урахуванням інтересів промислу гідробіонтів. Зокрема, споруда греблі має супроводжуватися створенням рибопідйомників, рибоходів або інших пристроїв, що дають можливість прохідним риbam потрапляти з нижніх б'єсів греблі у верхні. Досить часто вживаються заходи щодо збереження природних нерестовищ, що зникають у результаті підняття рівня води, або шукають шляхи їх біологічної заміни. Для попередження потрапляння малька у канали зрошувальних систем і турбін електростанцій створюють рибозахисні споруди, зокрема електричні.

Зменшення природного відтворення промислових гідробіонтів пов'язано з:

- ✓ скороченням природних нерестових субстратів;
- ✓ порушенням міграційних шляхів;
- ✓ зарегулюванням стоку річок і змінами рівневого режиму;
- ✓ будівництвом гребель у гирловій частині річок;
- ✓ скороченням чисельності нерестової частини стад;
- ✓ погіршенням умов переднерестового нагулу та ін.

У зв'язку з цим потрібне науково обґрунтоване регулювання промислу, що має полягати не лише у визначенні допустимого об'єму вилову, але і у встановленні термінів і місць промислу, регламентації способів, знарядь лову і промислової міри з таким розрахунком, щоб збиток природному відтворенню не виходив за межі властивостей саморегульованих видів.

Проблема охорони і підвищення ефективності природного відтворення біоресурсів ускладнюється тим, що її доводиться розв'язувати за умов комплексного використання водойм, враховуючи інтереси різних галузей народного господарства, пов'язаних із використанням водойм. Інтереси енергетики, зрошувального землеробства, навігації, питного водопостачання, рибного господарства, рекреації та ін. потрібно, за можливості, гармонійно поєднувати один з одним, знаходячи оптимальне вирішення масштабів різних дій. Завдання збереження біоресурсів стає одним з елементів проблеми комплексного використання водойм як природних тіл на користь усього народного господарства.

Одним з конкретних механізмів реалізації заходів щодо охорони і відновлення фауни водойм, збереження біорізноманіття гідробіонтів і підвищення біо-і рибопродуктивності водних екосистем є акліматизація гідробіонтів.

15.3. Аквакультура

Аквакультура (*aqua* – вода, *culture* – розведення, вирощування) – це вид сільськогосподарської діяльності, що пов'язаний зі штучним розведенням, утриманням і вирощуванням гідробіонтів у повністю або частково контрольованих умовах для одержання продукції аквакультури. Тому характерною особливістю діяльності у сфері аквакультури, порівняно з іншими напрямками сільського господарства, є використання водних ресурсів, і

відповідно підставою для ведення аквакультури є право користування водними ресурсами (Шарило та ін., 2016).

Законодавство України регламентує зміст аквакультури, який визначається наступними аспектами:

- державне стимулювання виробництва рибопродукції;
- раціональне використання національного ресурсу;
- охорона екосистем;
- забезпечення продовольчої безпеки.

Ефективне поєднання вище перерахованих складових і є запорукою успіху цього бізнесу.

На території України є понад 49 тис. водних об'єктів, які належать до рибогосподарських. Стави, озера, водосховища (крім водосховищ комплексного призначення), технологічні водойми складають потужний потенціал для розвитку аквакультури. Також одним із перспективних напрямків вітчизняної аквакультури розглядаються садкові рибницькі господарства (рис. 15.2).

Останнім часом все більш популярним є напрямок аквакультури із застосуванням установок замкнутого водопостачання (УЗВ) або *рециркуляційних аквакультурних систем* (РАС). Це високотехнологічний, сучасний і перспективний напрямок вирощування гідробіонтів, що дозволяє значно розширити видовий склад об'єктів аквакультури.

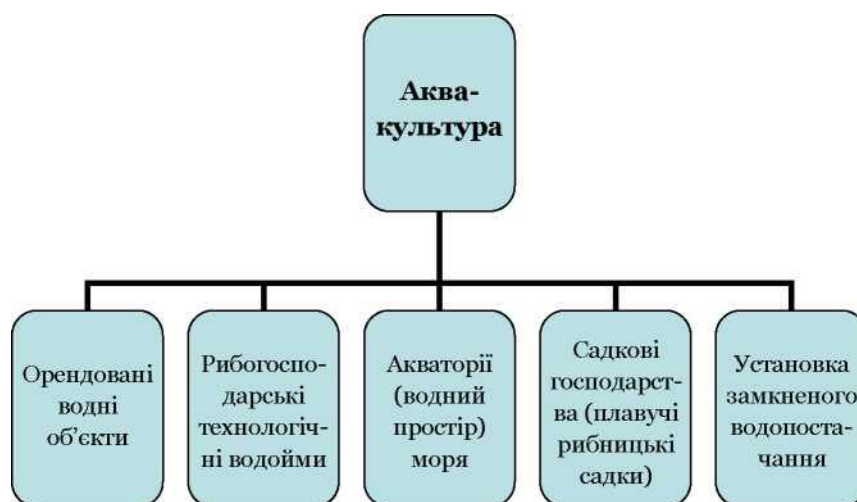


Рис. 15.2. Способи застосування в аквакультурі водних об'єктів або водних ресурсів (Шарило та ін., 2016)

Тому перш ніж розпочати бізнес у сфері аквакультури (або аквабізнес) необхідно визначити з напрямком аквакультури: це може бути вирощування товарної продукції, рибопосадкового матеріалу або надання рекреаційних послуг.

Відповідно до ст. 14 закону України «Про аквакультуру» для ведення аквакультури юридичним або фізичним особам можуть надаватись водні об'єкти, рибогосподарські технологічні водойми, частини водних об'єктів (лише для розміщення садкових господарств) і акваторії (водний простір) внутрішніх морських вод, територіального моря, лише (морської) економічної зони України.

Аквакультура за напрямами поділяється:

- **товарна** – вирощування товарної риби та її реалізація;
- **відтворення водних біоресурсів** – діяльність суб'єктів аквакультури, що пов'язана з вселенням у водні об'єкти гідробіонтів для відновлення їх популяцій і поповнення запасів риби;

- **надання рекреаційних послуг** – діяльність, пов'язана з організацією відпочинку громадян, надання права спортивного і любительського рибальства, зелений туризм та ін.

Аквакультура за рівнем інтенсифікації виробництва і організаційно-технологічних показників може бути:

- **інтенсивна** – застосовується повний комплекс засобів інтенсифікації вирощування риби, а саме створення умов, годівля, лікування, підвищення природної кормової бази водойми та ін. Інтенсивна технологія застосовується завжди для індустріальної аквакультури, і може використовуватися для ставкової аквакультури.

- **екстенсивна** – організаційно-технологічна форма аквакультури, яка передбачає використання природних кормових ресурсів, засоби інтенсифікації за такою формою не використовують. Застосовується лише у ставковій аквакультурі.

- **напівінтенсивна** – частково поєднує інтенсивну і екстенсивну форми аквакультури. Застосовується лише у ставковій аквакультурі.

Інтенсивна форма є найбільш технологічною, дозволяє отримувати найбільші результати, але потребує значних капіталовкладень, фахової підготовки суб'єктів аквакультури та ін.

Екстенсивна форма характеризується отриманням органічної продукції, невеликими капіталовкладеннями у виробництво, але має невисоку рибопродуктивність, значні ризики пов'язані з хворобами риб, недостатню кількість і якість природних кормів та інші зовнішні умови.

Саме тому, напівінтенсивна форма аквакультури на сьогодні в Україні є найбільш поширеною.

Товарна аквакультура поділяється на такі види:

Випасна аквакультура – це екстенсивна форма виробництва рибопродукції, за допомогою зариблення різновікових груп риб, отриманих за умов аквакультури, для підвищення їх рибопродуктивних характеристик. Здійснення випасної аквакультури відбувається лише за відсутності негативного впливу природного середовища.

Ставкова форма – це розведення риб з використанням рибницьких ставів. Також до ставкової аквакультури належать рибницькі господарства штучно створених водойм (садків, басейнів, лиманів, обводнених торфових кар'єрів та ін.). За способом побудови ставки є – руслові, балкові і одамбовані.

Індустріальна форма – це діяльність розведення рибопродукції із використанням рибницьких і плавучих садків, рибницьких басейнів, акваріумів, рециркуляційних аквакультурних систем. Ця форма характеризується найбільшою капіталоемністю, ступенем контролю за процесом виробництва і найбільшою продуктивністю. В індустріальній формі, здійснюється і *марикультура*, тобто вирощування гідробіонтів з використанням морської води. Крім риб у марикультурі культивується вирощування молюсків (мідій, устриць) і ракоподібних (омарів, креветок та ін.).

Марикультура здійснюється у плавучих садках, інших технологічних пристроях, наприклад, колекторах для молюсків.

Основні *ризики і проблеми*, з якими можуть стикатися не лише початківці, а і досвідчені аквафермери:

- ✓ **хвороби** різного походження: паразитарного, грибкового, бактеріального і вірусного;
- ✓ **технічні збої**: припинення постачання електроживлення, руйнування гідротехнічних споруд, зупинка основних насосів, компресорів, засмічення датчиків, відмова автоматики та ін.;

- ✓ **неякісні корми**;

- ✓ **загальна ефективність проекту**.

ТРАДИЦІЙНІ ОБ'ЄКТИ АКВАКУЛЬТУРИ

Риби є найбільш чисельною за видовим різноманіттям групою тварин, яка включає до свого складу близько 22 тис. представників. Умови середовища життя у процесі еволюції

зумовлюють появу у риб низки специфічних адаптацій, які характерні для кожного виду. Середовище існування риб формує особливості будови тіла, визначає функції окремих систем органів та ін. Саме тому ефективність ведення аквакультури визначається біологічними особливостями і технологічними якостями культивованих видів риб.

Основними об'єктами аквакультури ставкового рибництва на сьогодні є короп, білий і строкатий товстолобики, білий амур. Поряд з основними об'єктами аквакультури у рибництві, як додаткові об'єкти полікультури, використовуються буффало, кларієвого сома, піленгаса, веслоноса, щуку, європейського сома, лина, чорного амура та ін.

В аквакультурі є низка стадій розвитку і окремі вікові групи того чи іншого виду риб, які характеризуються такими ознаками:

Личинки (0) – від початку функціонування дихальної, травної та інших систем. Живлення спочатку змішане, далі – повний перехід на зовнішнє споживання їжі.

Мальки – молодь досягає форми дорослої риби, з'являється луска.

Цьогорічки (0+) – риба, вирощена на першому році життя (риба цього літа).

Однорічки (1) – цьогорічки, що перезимували (їм виповнився 1 рік).

Дволітки (1+) – риби, які прожили 1 рік і ще одне літо (2 літа).

Дворічки (2) – дволітки, які перезимували і їм виповнилося 2 роки.

Трилітки (2+) – риби, які прожили 2 роки і ще одне літо (три літа).

Трирічки (3) – трилітки, які перезимували і їм виповнилося 3 роки.

Короп

Короп *Cyprinus carpio* – окультурена форма сазана, найпоширеніший об'єкт аквакультури в Україні завдяки швидкому росту, особливостям живлення і розробленій технології відтворення і вирощування. Має добру м'ясистість, м'ясо коропа високої якості.

Короп – риба теплолюбна. Найкращий приріст відбувається за температури води 20–28°C. Статеве дозрівання коропа відбувається на 3–4 році життя. Для нересту необхідна температура води 17–20°C.

Короп – риба всеїдна, але перевагу надає донним організмам. Товарної маси (близько 1000 г) короп може досягати на 2–3-му роках життя.

Вирощування коропа характеризується високою продуктивністю і технологічністю, існують наукові підходи з інтенсифікації виробництва, а споживання коропа для українців є традиційним.

Білий і строкатий товстолобики, білий амур

Білий товстолобик *Hypophthalmichthys molitrix*, строкатий товстолобик *Aristichthys nobilis* і білий амур *Stenopharyngodon sdellao* відносяться до рослиноїдних видів риб. Ці види є вихідцями Далекого сходу, поширені у басейні р. Амур, акліматизовані у наших водоймах.

Товстолобик – велика пелагічна прісноводна риба, маса якої досягає 16 кг, довжина – 1 м.

Статевій зрілості товстолобики досягають у віці 5–6 років. Нерест може відбуватися під час літнього паводку за температури води понад 20°C. Саме ця особливість не дає змоги товстолобикам нереститися у наших водоймах, в аквакультурі здійснюється штучний нерест рослиноїдних видів риб.

Білий товстолобик живиться поліциклічними мікроскопічними водоростями – фітопланктоном, а також детритом. Білий товстолобик не є конкурентом коропа у сфері живлення, навпаки спостерігається взаємний позитивний вплив при їх сумісному вирощуванні.

Строкатий товстолобик – частково рослиноїдний вид, поряд з фітопланктоном і детритом живиться і зоопланктоном. При значному перевищенні норм посадки може становити трофічну конкуренцію коропу.

Білий амур – велика прісноводна риба, досягає 32 кг, довжиною до 122 см. Живиться вищою водною рослинністю. За недостатньої кількості рослин може живитися комбікормом.

Згадані вище рослиноїдні риби є біологічними меліораторами, швидкоростучі, але більш теплолюбні, ніж короп. Загалом рекомендовано вирощувати рослиноїдних риб разом з коропом.

Чорний амур

Чорний амур *Mylopharyngodon piceus* – короповий вид риб. Ареал проживання чорного амура – ріки Далекого Сходу. Характеризується високими смаковими і поживними властивостями.

Статевої зрілості чорний амур досягає у віці 6–8 років за маси тіла до 18 кг. Процес розмноження такий же як і у рослиноїдних видів. У ранньому віці молодь живиться зоопланктоном, потім личинками хірономід. Це єдина велика амурська риба, що живиться бентосом. Приблизно з 2-го року життя у живленні чорного амура домінують молюски, чисельність і маса яких і визначають темпи його росту у даній водоймі.

Для успішного зариблення чорного амура слід вибирати водойми, де велика чисельність і біомаса молюсків. Велике значення чорного амура як біологічного меліоратора. Поїдання молюсків зменшує ризик виникнення інвазійних захворювань, викликаних трематодами, проміжним хазяїном яких є молюски.

Чорний амур також цікавий як об'єкт любительського або спортивного рибальства.

Карась

У водоймах України відомі 2 види карася: золотий або звичайний *Carassius carassius* і срібний *C. auratus gibelio*.

Золотий карась полюбає замулені, добре прогріті водойми, невибагливий і витривалий. Незамінний у водоймах з недостатнім кисневим режимом. Ріст – уповільнений.

Статева зрілість у золотого карася настає на 4-му році життя, коли довжина його становить 10–15 см. Нерест починається за температури 13–15 °С, зазвичай розтягнутий на 4–5 етапів.

Золотий карась – фітофіл.

На жаль, останнім часом популяція цієї цінної риби майже зникла з водойм України, є необхідність її відновлення.

Срібний карась поселяється у ріках із уповільненою течією, водосховищах, ставках і озерах з добрим водообміном.

Статеве дозрівання срібного карася настає на 3–4 рік. Часто зустрічаються одностатеві популяції, що складаються лише із самок. При різкому збільшенні чисельності і темпів росту кількість самців може становити до 50%.

Нерест проводять у нерестових ставках за температури 20–22 °С.

Срібний карась живиться різноманітною їжею.

Лин

Лин *Tinca tinca* – цінна ставкова риба, об'єкт у полікультурі. Досягає маси тіла 7,5 кг, довжини – 60 см.

Висока якість лина як продукту харчування і невибагливість до умов утримання робить цей об'єкт аквакультури цінним і бажаним у рибницьких господарствах. На жаль, у сучасній аквакультурі цей об'єкт рибництва незаслужено забутий.

Лина можна вирощувати у полікультурі з коропом. Нерест лина проводиться за температури води 22 °С. В аквакультурі нерест лина частіше здійснюють заводським способом в інкубаційних апаратах Вейса.

Веслоніс

Веслоніс *Polyodon spathula* адаптований до різних умов проживання від субтропіків до різкоконтинентального клімату, є єдиним представником ряду осетроподібних, завезений до України з Північної Америки. М'ясо та ікра мають високі смакові якості.

Особливий інтерес до культивування веслоноса полягає у можливості введення в іхтіокомплекси внутрішніх водойм риб сестонофагів, що не потребують штучної годівлі, характеризуються прискореним ростом у поєднанні з високою його харчовою і дієтичною

якістю.

Основу живлення веслоноса становлять планктонні організми, здебільшого нижчі ракоподібні. Це швидкозростаюча риба, що досягає маси тіла понад 70 кг і довжини понад 2 м.

Статева зрілість веслоноса настає у самців на 6–8 році життя, у самок – на 7–14 році. Нерест веслоноса відбувається за температури води 13–16°C.

Веслоніс більш вимогливий до кисневого режиму водойми, ніж короп або рослиноїдні риби. Вміст кисню у воді має бути не менше 5 мг/дм³. Водночас він порівняно добре витримує тимчасове пониження концентрації кисню у воді до 1,5–2,0 мг/дм³.

Веслоніс успішно зимує у корошових зимувальних ставках.

Ікру веслоноса інкубують у тих же апарат, що й ікру осетрових риб (апарат «Осетр»). Оптимальна температура інкубації веслоноса – 14–18°C.

Європейський сом

Звичайний або європейський сом *Silurus glanis* є цікавим для товарного вирощування у монокультурі, а також використання як біологічного меліоратора у ставках і водосховищах.

Статева зрілість у сома настає на 4–5 році життя, у цей час маса його становить 1–2 кг, довжина тіла – 60 см.

Нерест сома відбувається у кінці травня–початку червня за температури води 20–23°C.

Щука

Щука *Esox lucius* поселяється у зарослих, слабкопроточних або стоячих водоймах Європи, Азії, Північної Америки, тримається поблизу водної рослинності бровки (берегової лінії). Маса щуки досягає 5,5 кг, довжина – 80 см.

Самці дозрівають на 2–3 рік, самки на 3–4 рік життя, нерест відбувається одразу після танення льоду на водоймі за температури 6–10°C на міліні і зарослих місцях.

Щука – хижак.

Особливістю нересту щуки є те, що на 13–14 добу, через 2–3 дні після початку активного плавання, мальків щуки необхідно відловлювати. Якщо вчасно не здійснити вилов мальків щуки, то їх можуть поїсти плідники і більш крупні мальки. При вирощуванні разом з коропом вихід товарних цьоголіток становить 20% від кількості внесених особин, середня маса цьоголіток становитиме 200–300 г.

Заводським способом личинку щуки інкубують в апаратах Вейса.

ПЕРСПЕКТИВНІ ОБ'ЄКТИ АКВАКУЛЬТУРИ

Форель

Смачна риба, яку залюбки вживають всі вікові групи людей. Форель вважається вишуканим делікатесом і користується великим попитом у всіх верств населення.

Для розведення в умовах РАС зазвичай використовують *райдужну форель Oncorhynchus mykiss*. Батьківщиною цього виду риби є Північна Америка. Найбільш сприятливі умови для форелі – це швидкі прохолодні річки з великою кількістю розчиненого кисню.

Форель дуже вибаглива до кількості розчиненого кисню у воді, мінімальна концентрація – 7 мг/дм³. Якщо вона нижче, то риба вже починає погано себе почувати і шукати джерела кисню. У цьому і полягає складність вирощування форелі у невеликих РАС.

Також у цього виду риби є певні вимоги до якості корму. Форель – хижак, тому важливо годувати її збалансованим штучним кормом. Вартість такого корму варіює від 1,8 до 2,2 долара за кг. Усі корми, які є в Україні, імпортуються з Європи. Кормовий коефіцієнт такого корму може становити 0,95–1,10. Тобто на одиницю маси вирощеної продукції потрібно витратити 0,95–1,10 кг корму. Вартість вирощування форелі за умов РАС варіює від 2,2 до 3,5 доларів. Нині оптова ціна форелі в Україні становить 4 долари за кг. У роздріб її продають за 5–8 доларів.

Для вирощування рекомендують купувати мальків розміром 8–10 см, масою близько 10 г. Всього за 6–7 місяців мальки можуть вирости до розмірів столової риби (250–350 г). Під час росту обов'язково рибу потрібно сортувати за розмірами. Це дозволить збільшити відсоток виходу риби і понизити можливий канібалізм. Найкрупніших особин можна

вирощувати до 2,5–3,0 кг. На фінальній стадії вирощування цієї риби використовують спеціальний корм (з натуральним барвником астаксантіном), які надають рибі червоного забарвлення. Форель ідеально підходить для філетування, засолювання, копчення та ін.

Особливо вигідно вирощувати форель у відкритих суперінтенсивних РАС біля ресторанних комплексів. Хороший рибний ресторан може щорічно продавати мінімум 10000 кг риби на рік. При цьому реалізуючи вирощену рибу за ціною у 810 доларів, що дозволяє дуже швидко окупити витрати на будівництво РАС.

Кларієвий сом

Один із найневибагливіших видів риби для вирощування за умов аквакультури. Є відомості, що його можна вирощувати при дуже щільній посадці – більше як 300 кг на 1000 л води (Шарило та ін., 2016). Він абсолютно невимогливий до кисню, бо у нього у процесі еволюції розвинувся орган, який дозволяє засвоювати атмосферний кисень.

Сом – всеїдний, його можна годувати боєнськими відходами, дешевою дрібною рибою, фаршем та ін. Кормовий коефіцієнт такого корму дуже низький (на 1 кг приросту потрібно 2–2,5 кг), але це реально дозволяє зменшити витрати. Комерційні корма для сома українського виробництва обійдуться близько 0,8–0,9 доларів за 1 кг. Імпорتنі – до 2 доларів, що робить їх неконкурентоспроможними.

Модуль складається з 2-х басейнів по 1000 л, барабанного фільтра, біофільтра на 5000 л, насоса, компресора та ін.

Осетрові

З малька масою 10 г осетрові можуть вирости до комерційно цінної риби 1000 г через 8–10 місяців. У віці 15 місяців ця риба повинна важити до 2 кг. Потенціал росту осетрових досить непоганий, на рівні форелі. Але порівняно з тиліпією і кларієвим сомом, це повільно. Тому ціна на осетер значно вища.

Хороший вихід у риб масою 3–4 кг, а її необхідно вирощувати 2,5–3 роки.

Корм для цієї риби потрібен спеціальний. Хоча виробники і великих осетрів годують дешевою мороженою рибою. Щоб отримати 1 кг приросту потрібно згодувати 5–6 кг риби. Такий тип корму більше підходить для садкового господарства, тому що він дуже забруднює воду у закритій системі. Вартість імпортного корму у межах 2,5–3,0 доларів за кг. КК (кормовий коефіцієнт) – 1,1.

Осетер досить вибагливий до розчиненого кисню (мінімальне значення – 5,5–6,0 мг/дм³), і загалом до якості води. Він знаходиться на другому місці після форелі за вимогливістю і труднощами вирощування. За сприятливих умов можна вирощувати до 25–30 кг осетрів у 1000 л води. За допомогою примусового додавання чистого кисню, щільність риби можна збільшити у 2–2,5 рази.

Собівартість вирощування риби – 5–7 доларів за кг. Оптова ціна – 7–8 доларів. Роздріб відповідно близько 2 доларів за кг. Тобто зарібок на осетрових мінімальний. Одним з перспективних способів збільшення доданої вартості – це виробництво копченого балику і тушки. Для балику потрібні особини масою не менше 5–6 кг.

Для вирощування за умов РАС найкраще підходять *бестер* (гібрид білуги і стерляді), *ленський* і *російський осетри*. Стерлядь досить повільно росте.

Баррамунді

Цікавий і перспективний об'єкт для вирощування в Україні. Баррамунді *Lates calcarifer* (латес, білий морський окунь, австралійський сібас) – належить до ряду окунеподібних. Це хижак, у природних умовах живиться дрібною рибою і ракоподібними. Поширений баррамунді від Перської затоки до Індокитаю і Австралії.

Є об'єктом промислового вирощування у країнах Південної Азії, Австралії. Останнім часом цей вид активно вирощують у системах УЗВ в Європі, США та інших країнах. За рік у природних умовах риба може вирости довжиною більше, ніж 45 см і масою 3–5 кг.

В Австралії є одним з найголовніших об'єктів для спортивної і аматорської риболовлі: риба дуже потужна, часто досягає розмірів більше ніж 100 см і масою до 40 кг. Також дуже

часто баррамунді вирощується в домашніх міні-РАС для вживання в їжу.

Риба чудово почуває себе і у повністю морській воді, а також підсоленій і прісній. Тому прекрасно підходить для вирощування у РАС. Риба теплолюбна, тому комфортною і оптимальною температурою для вирощування у РАС буде 27–29⁰С.

Ще кілька цікавих фактів про баррамунді. У перші 3–4 роки свого життя всі баррамунді є особами чоловічої статі. Після досягнення розміру 70–80 см вони перетворюються на самок. Тому при розведенні потрібно постійно стежити за тим, щоб у матковому стаді були самці. Риба добре розводиться у штучних умовах за допомогою гормональних ін'єкцій. Одна доросла самка може дати більше 30 млн ікринок на рік.

Також в азіатських країнах вірять в те, що ця риба має унікальні якості (афродизіак), які позитивно діють на статевий потяг людей. Недарма багато хто називає цю рибу «пристрасна риба (Passion fish)». Риба вважається делікатесом, тому високо цінується на ринку. Патрана тушка (рибне філе) продається від 30 до 50 доларів за кг.

Технологія вирощування цієї риби подібна до осетрової РАС.

Вугор

Європейський вугор *Anguilla anguilla* – одна з найсмачніших і цінних видів риб на світовому ринку. Копчений вугор – один із найсмачніших делікатесів. Крім того, вугор має «відновлювальні» здібності, тому користується великим попитом у країнах Азії, де в їжу вживають велику кількість різних цікавих видів тварин.

В європейських країнах довгий час існувало табу на вживання вугра через його подібність на змію. Саме це і врятувало його від цілковитого знищення в європейських країнах. Тепер вугор занесений до Червоної книги, тому його краще вирощувати на спеціальних фермах у РАС. У вугрів дуже складна схема розмноження, пов'язана з проходженням дуже непростого метаморфозу від личинки до малька, тому вчені проводять дослідження щодо вирощування вугрів у неволі.

Виловлену личинку вугра (скляний вугор) поміщають у спеціальні умови, де на штучних кормах мальки досягають розміру 57 см і можуть вже вирощуватися за умов звичайних РАС.

У нашій країні вугра можна зустріти на озері Світязь (Шацькі озера) і у багатьох річках. Однак трапляється він досить рідко.

Нефритовий окунь

Нефритовий окунь – майбутнє аквакультури. Нефритовий окунь *Scortum barcoo* – риба з родини Tegarontidae, ендемік Австралії. Його можна зловити в більшості великих річок Зеленого континенту, включаючи і р. Барку. Саме ця річка і дала ім'я цій цікавій рибі.

У природі всеїдний, полює на ракоподібних, молюсків, комах, риб. Росте до 35 см, масою до 3 кг. Тіло коричнево-зеленого кольору з чорними плямами. Саме за зеленуватий колір шкіри окуня його і назвали нефритовим. Риба має дуже велике лещепобідне тіло і маленьку голову.

На сьогодні спостерігається справжній бум по вирощуванню цієї цікавої риби. Риба відрізняється невибагливістю до умов середовища, дуже швидким ростом (1,5 кг за 12 місяців). Завдяки накопиченню внутрішнього жиру м'ясо цієї риби дуже ніжне, вважається справжнім делікатесом не лише в Австралії, але і у країнах Азії, Америки і Європи. Риба містить 18 важливих для харчування людини амінокислот, а також жирні кислоти – омега-3, омега-6, вітаміни. Кількість ненасичених жирних кислот у нефритовому окуні найвища серед усіх відомих прісноводних видів риб.

За темпами росту в умовах аквакультури випереджає навіть тиліпю.

Технологія вирощування нефритового окуня подібна до такої у тиліпії. Нефритовий окунь надає перевагу температурі води у межах 24–26⁰С (тиліпія краще росте при 28–30⁰С), корм споживає такий як і тиліпія. Щільність посадки трохи нижче від щільності посадки тиліпії (з оксигенацією): нефритовий окунь – 80–100 кг на м³, тиліпія – до 140 кг на м³.

Переваги нефритового окуня над іншими об'єктами аквакультури:

- високий темп росту;

- найвищий рівень кислот омега-3 і омега-6;
- невибагливість до умов утримання;
- споживає недорогий корм.

Мінімальний проект з вирощування цього виду риби – 20000 кг на рік. Вартість капітальних витрат – близько 200000 євро.

Культивування водоростей. Значна увага у різних країнах приділяється культивуванню прісноводних водоростей, що належать до родів *Chlorella*, *Scenedesmus* і *Lagerheimia*. Їх розводять у наземних установках відкритого або закритого типу, у яких міститься чиста культура водоростей. Вони забезпечуються мінеральним живленням і проріджуються періодичними обловами, які одночасно є і формою забору продукції. Відкриті установки – басейни або ставки, що заповнюються водою глибиною 20–30 см і періодично удобрюються мінеральними речовинами. Продукція водоростей становить близько 10 г/м² на добу, або 30 т/га у рік. При вирощуванні полікультури діатомових водоростей у ставках, які наповнювались морською водою з додаванням очищених побутових стоків (Флорида, США), щодобовий збір водоростей сягав у сухій масі 24 г/м² за добу, тобто не поступався врожаю найпродуктивніших сільськогосподарських культур.

МАРИКУЛЬТУРА

Марикультура (морська аквакультура) – діяльність з розведення, утримання і вирощування об'єктів аквакультури у внутрішніх морських водах, територіальному морі і лише морській економічній зоні країни із застосуванням плавучих садків, інших технологічних пристроїв з використанням морської води. Вирощування морських риб проводиться здебільшого для отримання товарної продукції, рідше – для посилення природного відтворення господарських цінних видів.

Марикультура на сьогодні є одним із найбільш перспективних напрямів риборозведення у всьому світі. Особливістю марикультури є використання морської води і відповідно культивування морських видів гідробіонтів. Серед об'єктів аквакультури, які культивувались на території України за радянських часів можна виділити: калкан, сталеголовий лосось, камбала Глоса, лаврак, кефаль, піленгас, риби родини осетрових.

Цікавий і перспективний напрямок марикультури – **малакокультура** або вирощування *молюсків* (устриці, мідії, морських гребінців і головоногих та ін.) у спеціальних пристроях (колекторах).

Світова продукція *устриць*, зокрема тихоокеанської устриці *Crassostrea gigas*, на яку припадає 95% всіх устриць, перевищує 800 тис. т. Для найбільш інтенсивної форми вирощування молюсків-виробників, що містяться у басейнах або проточних садках, потрібно підвищувати температуру, що стимулює їх розмноження. Личинки, які з'являються, живляться водоростями, потім вони осідають на субстрат. Далі личинок (спат) переносять у вирощувальні садки. Через рік устриць, які підросли, розселяють і вирощують далі. Через 2–3 роки вони досягають товарних розмірів. Перед продажем устриці поміщають в очисні басейни, їх не годують, через декілька днів вони звільняються від вмісту кишечника. Продукція досягає 90 т/га.

Особливо висока продукція устриць у зонах спуску підігрітих міських стоків. Наприклад, в Іспанії у таких зонах вона досягає 130 т/га, оскільки добриво стимулює розвиток фітопланктону – корму устриць (Боярин, Нетробчук, 2016).

Світове виробництво *мідії* (на мідію їстівну *Mytilus edulis* припадає 85%) – 420 тис. т на рік. Вирощуються вони 3 способами: на сваях, на дні і на плаваючих канатах. Личинки здебільшого збираються у морі, товарного розміру (4–5 см) досягають через 45 місяців. Мідії використовують фітопланктон економічніше, ніж устриці, і дають велику продукцію – у Таїланді до 180 т/га (3 врожаї на рік). В Україні мідієве господарство успішно розвивається у Керченській протоці.

Чи не найбільш прибутковий бізнес у південно-східній Азії – вирощування *креветок*. Цей напрямок марикультури може бути з успіхом запроваджений і в Україні. До того ж

креветки є як морські, так і прісноводні.

На сьогодні найбільш популярними для вирощування за умов аквакультури є такі види креветок: тигрова *Penaeus monodon*, білонога тихоокеанська *Penaeus vannamei* і малайзійська *Macrobrachium rosenbergii*. Дві перші – це морські, а остання – прісноводна. Крім цих видів ще вирощують індійську *P. indicus*, східну блакитну *P. stylirostris* і ще декілька видів.

Для вирощування солоноводних креветок потрібна вода з солоністю від 15 до 35 ‰ (15–35 кг солі на 1000 л води). Температура вирощування від 17 до 34 °С (оптимальна – 28–30°C), потреба у кисні – не нижче 4 мг/дм³. Для прісноводної креветки умови щодо температури і кисню майже не відрізняються, а от для їх вирощування потрібна прісна вода.

Основні параметри при вирощуванні креветок:

- температура води;
- морська або прісна вода;
- наявність кисню;
- наявність якісних кормів;
- перероблення продуктів життєдіяльності.

Марикультура ракоподібних найбільш розвинена у країнах Південно-Східної Азії. У Японії продукція креветок досягає близько 300 тис. т. Продуктивність їх становить до 80–160 ц/га у рік. У Таїланді площа креветкових господарств – близько 8 тис. га, продуктивність варіює від 250 до 900 кг/га. Культивування креветок тут обмежується вирощуванням личинок, що запускаються у ставки під час припливу. У В'єтнамі в креветкові ставки перетворено приблизно 1000 га рисових полів, продукція яких становить 20–250 кг/га. У деяких місцях Східної Азії креветки прийнято вирощувати як додатковий об'єкт при культивуванні риби. Окрім креветок, у невеликій кількості розводять омарів, культивування яких ускладнюється тривалістю циклу розвитку (із моменту спарювання до вилуплення личинок проходить близько 2-х років) і канібалізмом. Освоюється культивування лангустів і крабів.

ЗАПИТАННЯ ДЛЯ САМОПЕРЕВІРКИ

1. Охарактеризувати промисел риби.
2. Охарактеризувати промисел нерибних об'єктів.
3. Назвати чинники, що впливають на зменшення природного відтворення промислових гідробіонтів.
4. Дати визначення акліматизації та інтродукції. Назвати види акліматизації.
5. Назвати найбільш відомі акліматизовані рослиноїдні риби в промислі.
6. Як Ви розумієте поняття аквакультури? Назвати форми ведення аквакультури.
7. Розкрийте суть випасної, ставкової та індустріальної аквакультури ?
8. Що таке марикультура і лімнокультура?
9. Назвати основні переваги садкового і басейного вирощування прісноводних риб.
10. Назвати об'єкти і охарактеризувати способи ведення марикультури.
11. Яким водоростям надається перевага в культивуванні?

ПОКАЖЧИК УКРАЇНСЬКИХ І ЛАТИНСЬКИХ НАЗВ ВИДІВ

Макрофіти

Альдрованда пухирчаста *Aldrovanda vesiculosa*
 Валіснерія спіральна *Vallisneria spiralis*
 Вирирниця весняна *Callitriche verna*
 Водопериця кільчаста *Myriophyllum verticillatum*
 Водопериця колосистої *Myriophyllum spicatum*
 Водопериця чергово-квіткова *Myriophyllum alterniflorum*
 Водяна сосонка звичайна *Hippuris vulgaris*
 Водяний горіх плаваючий *Trapa natans*
 Водяний жовтець закручений *Batrachium circinatum*
 Водяний жовтець водний *Batrachium aquatile*
 Водяний жовтець волосистий *Batrachium trichophyllum*
 Водяний жовтець плаваючий *Batrachium fluitans*
 Водяний різак алоевидний *Stratiotes aloides*
 Водяний хрін земноводний *Rorippa amphibia*
 Вольфія безкоренева *Wolffia arrhiza*
 Гірчак земноводний *Polygonum amphibium*
 Глечики жовті *Nuphar lutea*
 Елодея канадська *Elodea canadensis*
 Жабурник звичайний *Hydrocharis morsus-ranae*
 Зизанія широколиста *Zizania latifolia*
 Їжача голівка зринувша *Sparganium emersum*
 Їжача голівка пряма *Sparganium erectum*
 Камка мала *Zostera noltii*
 Камка морська *Zostera marina*
 Куга гострокінцева *Scirpus mucronatus*
 Куга озерна *Scirpus lacustris*
 Куга приморська *Scirpus litoralis*
 Куга Табернемонтана *Scirpus tabernaemontani*
 Куга тригранна *Scirpus triquetus*
 Кушир донський *Ceratophyllum tanaiticum*
 Кушир занурений *Ceratophyllum demersum*
 Кушир підводний *Ceratophyllum submersum*
 Латаття біле *Nymphaea alba*
 Латаття сніжно-біле *Nymphaea candida*
 Лепешняк великий *Glyceria maxima*
 Лепешняк плаваючий *Glyceria fluitans*
 Меч-трава болотна *Cladium mariscus*
 Молодильник озерний *Isoetes lacustris*
 Наяда морська *Najas marina*
 Нітела найтонша *Nitella tenuissima*
 Нітела струнка *Nitella gradilis*
 Нітелопсіс притуплений *Nitelopsis obtusa*
 Образки болотні *Calla palustris*
 Омег водяний *Oenanthe aquatica*
 Очерет звичайний *Phragmites australis*
 Плавун щитолистий *Nymphoides peltata*
 Плавушник болотний *Hottonia palustris*
 Пухирник звичайний *Utricularia vulgaris*
 Пухирник малий *Utricularia minor*

Пухирник середній *Utricularia intermedia*
 Рдесник альпійський *Potamogeton alpinus*
 Рдесник блискучий *Potamogeton lucens*
 Рдесник волосовидний *Potamogeton trichoides*
 Рдесник вузлуватий *Potamogeton nodosus*
 Рдесник гостролистий *Potamogeton acutifolius*
 Рдесник гребінчастий *Potamogeton pectinatus*
 Рдесник довгий *Potamogeton praelongus*
 Рдесник злаколистий *Potamogeton gramineus*
 Рдесник кучерявий *Potamogeton crispus*
 Рдесник маленький *Potamogeton pusillus*
 Рдесник плаваючий *Potamogeton natans*
 Рдесник пронизанолистий *Potamogeton perfoliatus*
 Рдесник сарматський *Potamogeton sarmaticus*
 Рдесник сплюснутий *Potamogeton compressus*
 Рдесник туполистий *Potamogeton obtusifolius*
 Рдесник червонуватий *Potamogeton rutilus*
 Річчія плаваюча *Riccia fluitans*
 Рогіз вузьколистий *Typha angustifolia*
 Рогіз Лаксмана *Typha laxmannii*
 Рогіз маленький *Typha minima*
 Рогіз широколистий *Typha latifolia*
 Рупія великовусикова *Ruppia cirrhosa*
 Рупія морська *Ruppia maritima*
 Ряска мала *Lemna minor*
 Ряска триборозенчаста *Lemna trisulca*
 Сальвінія плаваюча *Salvinia natans*
 Спіродела багатокоренева *Spirodela polyrrhiza*
 Стрілолист стрілолистий *Sagittaria sagittifolia*
 Стрілолист трироздільний *Sagittaria trifolia*
 Сусак зонтичний *Butomus umbellatus*
 Толіпела проліферуюча *Tolypella prolifera*
 Фонтіналіс протипожежний *Fontinalis antipyretica*
 Хара Брауна *Chara braunii*
 Хара витончена *Chara delicatula*
 Хара мохувата *Chara muscosa*
 Хара сивіюча *Chara canescens*
 Хвощ річковий *Equisetum fluviatile*
 Цанікелія болотна *Zannichellia palustris*
 Цанікелія велика *Zannichellia major*

Макробезхребетні

Артемія соляна *Artemia salina*
 Бітинія щупальцева *Bithynia tentaculata*
 Бодяга ставкова *Spongilla lacustris*
 Бокоплав озерний *Gammarus lacustris*
 Вертячка *Gyrinus sp.*
 Веснянка зеленуватокрила *Isoperla grammatica*
 Веснянка облямована *Peria marginata*
 Веснянка сіра *Nemura cinerea*
 Витушка рогова *Planorbium corneum*
 Водомірка елегантна *Hydrometra gracilentia*

Водомірка озерна *Gerris lacustris*
 Водолюб великий *Hydrophilus piceus*
 Водяний вілючок *Asellus aquaticus*
 Водяний скорпіон *Nepa cinerea*
 Волохокрилець великий *Phryganea grandis*
 Волохокрилець жовтовусий *Limnophilus flavicornis*
 Волохокрилець ромбічний *Limnophilus rhombicus*
 Гребінець чорноморський *Flexopecten glaber ponticus*
 Гребляк крапчастий *Corixa punctata*
 Дрейсена (трикутниця) бузька *Dreissena bugensis*
 Дрейсена (трикутниця) річкова *Dreissena polymorpha*
 Жабурниця (беззубка) звичайна *Anodonta cygnea*
 Живородка (калюжниця) звичайна *Viviparus viviparus*
 Комар-пискун *Culex pipiens*
 Корабельний черв (торедо) *Teredo navalis*
 Котушка закручена *Planorbis vortex*
 Крикотопус *Cricotopus sylvestris*
 Лунка річкова *Theodoxus fluviatilis*
 Мідія їстівна *Mytilus edulis*
 Морська качечка *Chaetolepas calcitergum*
 Мотиль звичайний *Chironomus plumosus*
 Нереїс *Nereis diversicolor*
 Одноденка двокрила *Cloeon dipterum*
 Одноденка жовтуватокрила *Potamanthus lutes*
 Одноденка звичайна *Ephemera vulgata*
 Павук доломед торочкуватий *Dolomedes fimbriatus*
 Павук-еріблянка *Argyroneta aquatica*
 Палоло *Eunice viridis*
 Перлівниця звичайна *Unio pictorum*
 Перлівниця овальна *Unio crassus*
 Перлівниця опукла *Unio tumidus*
 Плавт звичайний *Ilyocoris cimicoides*
 Плавунець облямований *Dytiscus marginalis*
 П'явка аптечна *Hirudo verbana*
 П'явка медична *Hirudo medicinalis*
 П'явка несправжньокінська *Erpobdella octoculata*
 П'явка равликова *Glossiphonia complanata*
 П'явка риб'яча *Piscicola geometra*
 Рак довгопалий *Astacus leptodactylus*
 Рак широкопалий *Astacus astacus*
 Ранатра лінійна *Ranatra linearis*
 Ставковик болотяний *Lymnaea palustris*
 Ставковик великий *Lymnaea stagnalis*
 Ставковик вушкоподібний *Lymnaea auricularia*
 Ставковик малий *Lymnaea truncatula*
 Ставковик овальний *Lymnaea ovata*
 Стилярія озерна *Stylaria lacustris*
 Трубочник звичайний *Tubifex tubifex*
 Устриця тихоокеанська *Crassostrea gigas*
 Хетогастер ставковий *Chaetogaster limnaei*
 Хребтоплав звичайний *Notonecta glauca*

Риба

Амур білий *Stenopharyngodon idella*
 Амур чорний *Mylopharyngodon piceus*
 Баррамунді *Lates calcarifer*
 Бичок-гонець *Babka gymnotrachelus*
 Бичок-пуголовка зірчаста *Benthophilus stellatus*
 Бичок-цуцик морський *Proterorhinus marmoratus*
 Веслоніс *Polyodon spathula*
 Вугор річковий (європейський) *Anguilla anguilla*
 Карась золотий або звичайний *Carassius carassius*
 Карась сріблястий *Carassius auratus gibelio*
 Колючка дев'ятиголова *Pungitius pungitius*
 Колючка триголова *Gasterosteus aculeatus*
 Короп *Cyprinus carpio*
 Лин *Tinca tinca*
 Місяць-риба *Mola mola*
 Морська голка пухлощока чорноморська *Syngnathus nigrolineatus*
 Окунь нефритовий *Scortum barcoo*
 Ротань-головешка (ротань амурський) *Perccottus glenii*
 Сазан (короп звичайний) *Cyprinus carpio*
 Сом європейський *Silurus glanis*
 Сомик американський (карликовий) *Ameiurus nebulosus*
 Сомик каналний *Ictalurus punctatus*
 Сонячний окунь (царьок) *Lepomis gibbosus*
 Тиляпія мозамбіцька *Oreochromis mossambicus*
 Товстолобик білий *Hypophthalmichthys molitrix*
 Товстолобик строкатий *Aristichthys nobilis*
 Тюлька чорноморсько-азовська *Clupeonella cultriventris*
 Форель райдужна *Oncorhynchus mykiss*
 Чебачок амурський *Pseudorasbora parva*
 Щука *Esox lucius*

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. **Алимов А.В.** Введение в продукционную гидробиологию. – Л.: Гидрометиздат, 1989. – 342 с.
2. **Березина Н.А.** Гидробиология. – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984. – 360 с.
3. **Боярин М.В., Нетробчук І.М.** Основи гідроекології: теорія й практика : навч. посіб. – Луцьк: Вежа-Друк, 2016. – 365 с.
4. **Бутаков Е.А., Лелеков С.Г.** Принципы создания компьютерных определителей гидробионтов // Гидробиол. журн. – 1993. – Т. 29, № 6. – С. 96–100.
5. **Вергейчик Т.Х.** Токсикологическая химия: учебник. – М.: МЕДпресс-информ, 2012. – 432 с.
6. **Веселов Е.А.** Классификация сточных вод и их компонентов по их действию на водоемы и водные организмы // Известия Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства, 1971. – Т. 78. – С. 43–76.
7. **Вундцеттель М.Ф.** Общая гидробиология. Учеб. пос. – Астрахань: Издательство Астрах. гос. техн. ун-т, 2003. – 155 с.
8. **Головенко Н.Я., Карасева Т.Л.** Сравнительная биохимия чужеродных соединений. – К.: Наукова думка, 1983. – 199 с.
9. **Гранично** допустимі значення показників якості води для рибогосподарських водойм. Загальний перелік ГДК і ОБРВ шкідливих речовин для води рибогосподарських водойм : [№ 12–04–11 чинний від 09–08–1990]. – К.: Міністерство рибного господарства СССР, 1990. – 45 с.
10. **Гриб Й.В., Клименко М.О., Сондак В.В.** Відновна гідроекологія порушених річкових та озерних систем. – Рівне: Волинські обереги, 1999. – Т. 1. – 347 с.
11. **Гриб О.М.** Антропогенний вплив на водні екосистеми: конспект лекцій. – Одеса: Од. держ. еколог. ун-т, 2018. – 194 с.
12. **Гроховська Ю.Р.** Аналіз гідроекологічних процесів у малій річці // Таврійський наук. вісн. – Херсон, 2007. – Вип. 48. – С. 121–129.
13. **Гроховська Ю.Р., Кононцев С.В., Колесник Т.М.** Біологічний моніторинг водного середовища : навчальний посібник. – Рівне: НУВГП, 2010. – 161 с.
14. **Доменюк В.П., Гончаров А.Ю.** Проблемы и перспективы использования молекулярно–генетических методов в гидробиологических исследованиях // Экология моря. – 2005. – Вып. 68. – С. 48–52.
15. **Дорощенко В.В., Коцюба І.Г., Єльнікова Т.О.** Водні ресурси та їх охорона. Навчальний посібник. – Житомир: ЖДТУ, 2017. – 262 с.
16. **Дудник С.В., Євтушенко М.Ю.** Водна токсикологія: основні теоретичні положення та їхнє практичне застосування. – К.: Вид-во Українського фітосоціологічного центру, 2013. – 297 с.
17. **Євтушенко М.Ю., Дудник С.В., Глебова Ю.А.** Акліматизація гідробіонтів. – К.: Вид-во Укрфітосоціологічного центру, 2012. – 146 с.
18. **Євтушенко М.Ю., Глебова Ю.А.** Біологічні ресурси гідросфери. Монографія. – К.: Вид-во Українського фітосоціологічного центру, 2013. – 179 с.
19. **Єльнікова Т.О., Подчашинський Ю.О.** Автоматизоване вимірювання геометричних параметрів та моделювання процесів розвитку фітопланктону у водоймах: монографія. – Житомир: Державний університет «Житомирська політехніка», 2019. – 180 с.
20. **Жуков П.И.** Рыбные богатства Белоруссии. – Минск : Наука и техника, 1974. – 152 с.
21. **Жуков П.И.** Справочник по экологии пресноводных рыб. – Минск : Наука и техника, 1988. – 310 с.
22. **Запольський А.К., Салюк А.І.** Основи екології: підручник / за ред. К.М. Ситника. –

К.: Вища школа, 2003. – 358 с.

23. **Захарова М.В.** Гідроекологічні основи водного господарства: практикум. – Одеса: Екологія, 2010. – 110 с.

24. **Зилов Е.А.** Гидробиология и водная экология (организация, функционирование и загрязнение водных экосистем) : учеб. пособие. – Иркутск: Изд-во Иркут. гос. Ун-та, 2009. – 147 с.

25. **Зилов Е.А.** Общая лимноэкология. В 2-х томах. Т. 1. – Иркутск: Изд-во ИГУ, 2013. – 122 с.

26. **Іваненко О.Г., Бєлов В.В., Гриб О.М.** Практична гідроекологія: навчальний посібник. – Одеса: ТЭС, 2009. – 75 с.

27. **Калайда, М.Л., Хамитова М.Ф.** Гидробиология: учебное пособие. – СПб.: Проспект Науки, 2013. – 192 с.

28. **Кіреєва І.Ю.** Гідроекологія. Навчальний посібник. – Київ: «Центр учбової літератури», 2018. – 664 с.

29. **Клименко М.О., Трушева С.С., Гроховська Ю.Р.** Відновна гідроекологія порушених річкових та озерних систем. – Рівне: НУВГП, 2004. – Т. 3. – 211 с.

30. **Клименко М.О., Пилипенко Ю.В., Гроховська Ю.Р., Лянзберг О.В., Бедункова О.О.** Гідроекологія: підручник. – Херсон: ОЛДІ-ПЛЮС, 2015. – 272 с.

31. **Колмаков В.И.** Гидробиология. Избранные главы : учебное пособие – Красноярск : КрасГУ, 2006. – 89 с.

32. **Константинов А.С.** Общая гидробиология. – М.: Высшая школа, 1986. – 472 с.

33. **Корлюм А.Б.** Водногоосподарські та гідроекологічні проблеми Дністра в сучасних умовах // Гідрологія, гідрохімія і гідроекологія. – К., 2003. – Т. 5 : Географічному факультету – 70 років. – С. 128–136.

34. **Коцюба І.Г., Сльнікова Т.О., Шлапак В.О.** Екологічна експертиза: навчальний посібник. – Житомир: Вид. О.О. Євенок, 2018. – 244 с.

35. **Крамаренко В.Ф.** Токсикологическая химия. – К.: «Вища школа», 1989. – 448 с.

36. **Курілов О.В.** Гідробиологія: конспект лекцій. Ч. I. – Одеса, 2008. – 129 с.

37. **Курілов О.В.** Гідробиологія: конспект лекцій. Ч. II. – Одеса, 2009. – 206 с.

38. **Куценко С.А.** Основы токсикологии. – Санкт-Петербург, 2002. – 395 с.

39. **Лаврик В.И., Никифорович Н.А.** Математическое моделирование в гидроэкологических исследованиях. – К.: Фитосоциоцентр, 1998. – 288 с.

40. **Леонтьев В.В.** Краткий курс лекций по гидробиологии: учебное пособие для студентов–бакалавров биологических направлений. – Елабуга: Изд-во Елабуж. ин-та К(П)ФУ. – 2015. – 90 с.

41. **Лико С.М., Суходольська І.Л.** Гідроекологія: навчальний посібник. – К.: Кондор-Видавництво, 2017. – 186 с.

42. **Лукьяненко В.И.** Общая ихтиотоксикология. – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983. – 320 с.

43. **Мальцев В.І., Карпова Г.О., Зуб Л.М.** Визначення якості води методами біоіндикації: науково-методичний посібник – К., 2011. – 112 с.

44. **Метелев В.В., Канаев А.И., Дзасохова Н.Г.** Водная токсикология. – М.: Колос, 1971. – 247 с.

45. **Методы определения продукции водных животных / Под ред. Г. Г. Винберга.** – Минск: Вышэйш. шк., 1968. – 240 с.

46. **Моисеев Д.В.** Изучение морских экосистем с помощью ГИС / «Комплексные гидробиологические базы данных: ресурсы, технологии и использование»; «Адаптации гидробионтов» : Материалы молодежных школ (г. Азов, октябрь 2005 г.) Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 2005. – С. 70–78.

47. **Моисеенко Т.И.** Водная экотоксикология: Теоретические и прикладные аспекты. – М.: Наука, 2009. – 400 с.

48. **Мокін В.Б., Мокін Б.І.** Математичні моделі та програми для оцінювання якості річкових вод. – Вінниця: УНІВЕРСУМ-Вінниця, 2000. – 152 с.
49. **Николаев И.И.** Последствия непредвиденного антропогенного расселения водной фауны и флоры // Экологическое прогнозирование. – М. : Наука, 1979. – С. 76–93.
50. **Оксиюк О.П., Жукинський В.Н., Брагинський Л.П.** и др. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши// Гидробиол. журн. – 1993. – 29, № 4. – С. 62–77.
51. **Остроумов С.А.** Биологические эффекты при воздействии поверхностно-активных веществ на организмы. – М.: МАКС-Пресс, 2001. – 334 с.
52. **Остроумов С.А.** О функции живого вещества в биосфере // Вестн. Российской Акад. наук. 2003. – Т. 73, № 3. – С. 232–238.
53. **Павлюченко О.В., Уваєва О.І.** Зоологія безхребетних. Навчально-польова практика: навч. посібник. – Житомир : Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2014. – 356 с.
54. **Патин С.А.** Нефть и экология континентального шельфа. – М.: Изд-во ВНИРО, 2001. – 247 с.
55. **Пелешенко В.І., Хільчевський В.К.** Загальна гідрохімія. Підручник. – К.: Либідь, 1997. – 384 с.
56. **Перечень** рыбохозяйственных нормативов: предельно допустимых концентраций (ПДК) и ориентировочно безопасных уровней воздействия (ОБУВ) вредных веществ для водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение. – Москва : Изд. ВНИРО, 1999. – 304 с.
57. **Погребенник В.Д., Шибанова А.М., Політило Р.В.** Гідроекологія: навч. посібник. – Львів: Видавництво Львівської політехніки», 2016. – 200 с.
58. **Поліщук В.В., Трав'янюк В.С., Коненко Г.Д., Гарасевич І.Г.** Гідробіологія і гідрохімія річок правобережного Придніпров'я. – К.: Наукова думка, 1978. – 270 с.
59. **Посудін Ю.І., Грицай В.Й.** Біофізика водного середовища: Навчальний посібник. – К.:, 2011. – 127 с.
60. **Практическая** гидробиология. Пресноводные экосистемы: учебник / под ред. В.Д. Федорова, В.И. Капкова. – М.: ПИМ, 2006. – 367 с.
61. **Протасов А.А.** Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии. – К.: Академперіодика, 2011. – 704 с.
62. **Романенко В.Д.** Основи гідроекології : підручник. – К.: Обереги, 2001. – 728 с.
63. **Сафранов Т.А.** Екологічні основи природокористування: навч. пос. – Львів: Новий світ-2000, 2003. – 248 с.
64. **Семерной В.П.** Санитарная гидробиология: Учеб. пособие по гидробиологии. 2е изд., перераб. и доп. – Ярослав. гос. ун-т. Ярославль, 2002. – 147 с.
65. **Семерной В.П.** Общая гидробиология: Текст лекций. – Ярославль: ЯрГУ, 2008. – 184 с.
66. **Спирина, Е.В.** Практикум по дисциплине «Прикладная гидробиология» : учебное пособие для студентов высших аграрных учебных заведений, обучающихся по направлению 111400.62 «Водные биоресурсы и аквакультура». – Ульяновск : УГСХА, 2012. – 187 с.
67. **Уваєва О.І.** Моллюски підродини Planorbinae України: Моногр. – Черкаси: Чабаненко Ю. А., 2007. – 228 с.
68. **Уваєва О.І., Павлюченко О.В.** Посібник для лабораторних занять з фізіології людини і тварин: Навчальний посібник. – Житомир: Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2010. – 358 с.
69. **Уваєва О.І.** Моллюски родины Viviparidae (Gastropoda, Pectinibranchia): структурно-функціональна організація популяцій, біоіндикаційні можливості та роль в очищенні водойм Українського Полісся. – Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук зі спеціальності 03.00.17 «Гідробіологія». – Одеса, 2018. – 347 с.
70. **Хижняк М.І., Євтушенко М.Ю.** Методологія вивчення угруповань водних організмів. Навчальний посібник. – К.: Український фітосоціологічний центр, 2014. – 269 с.

71. **Хижняк М.І., Євтушенко М.Ю.** Гідробіологія (частина 1). – К.: Центр учбової літератури, 2018. – 461 с.
72. **Хижняк М.І., Євтушенко М.Ю.** Біопродуктивність водних екосистем. – К.: Центр учбової літератури, 2017. – 224 с.
73. **Хорбут Н.С., Костышин С.С.** Использование микрокосмов для исследования экологического состояния гидроэкосистем под воздействием загрязнения нефтепродуктами // Гидробиол. журн. – 1993. – Т. 44, № 3. – С. 89–94.
74. **Федоровский А.Д., Сиренко Л.А.** Роль космической информации в решении водохозяйственных и гидроэкологических задач // Гидробиол. журн. – 1998. – Т. 34, № 4. – С. 3–15.
75. **Фомин Г.С.** Вода. Контроль химической, бактериальной и радиационной безопасности по международным стандартам. Энциклопедический справочник. – М., 2000. – 848 с.
76. **Шарило Ю.Є., Вдовенко Н.М., Федоренко М.О.** та ін. Сучасна аквакультура: від теорії до практики. Практичний посібник. – К.: «Простобук», 2016. – 119 с.
77. **Шевченко В.Ю.** Аквакультура перспективних об'єктів: навчальний посібник. – Херсон: ОЛДІ-ПЛЮС, 2018. – 402 с.
78. **Boysen-Yensen P.** Valuation of the Limfjord I. Studies on the Fish-Food in the Limfjord 1909–1917 // Rep. of the Danish Biol. St. XXVI. – 1919. – P. 1–44.
79. **Carlton J.T.** Invasion in the world seas: six centuries of reorganizing earth's marine life // Proc. of the Norway/UN Conference on Alien species, Trondheim, 1996. – P. 99–102.
80. **Giziński A.** Hydrobiologia stosowana: ochrona wód powierzchniowych. – Wyższa Szkoła Humanistyczno-Ekonomiczna we Włocławku. 2003. – 194 s.
81. **Sládeček V.** System of water quality from the biological point of view // Archiv für Hydrobiologie, 1973. – № 7. – P. 1–218.
82. <http://www.prospektnauki.ru/index.php?rub=35&art=285>
83. http://uk.wikipedia.org/.../Трансмiсiйний_електронний_мiкроскоп
84. http://uk.wikipedia.org/.../Скануючий_електронний_мiкроскоп
85. http://www.beckmancoulter.ru/clinical.../flow_cytometry.asp
86. http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cytometer_ru.svg?uselang=ru