

А.С. КОНСТАНТИНОВ

ОБЩАЯ
ГИДРО-
БИОЛОГИЯ

*учебник
для вузов*



ББК 28.2
К 65
УД5 574.5

Рецензент:
кафедра гидробиологии и ихтиологии Томского государственного
университета им. В. В. Куйбышева
(зав. кафедрой проф. Б. Г. Иоганзен)

Константинов А. С.

К65 Общая гидробиология: Учеб. для студентов биол. спец. ву-
зов. — 4-е изд., перераб. и доп.— М.: Высш. шк., 1986. —
472 с.: ил.

В книге рассмотрены условия существования, видовой состав, жизненные формы и экологические основы жизнедеятельности гидробионтов. Даются сведения о популяциях гидробионтов, водных биоценозах и гидроэкосистемах. Изложены экологические основы рационального освоения гидросферы и ее охраны.

В 4-м издании (3-е — в 1979 г.) учтены последние достижения гидробиологии, переработаны многие главы. Заново написаны глава «Рост, развитие и энергетика гидробионтов», некоторые разделы других глав.

К $\frac{2001050100-247}{001(01)-86}$ 100-86

ББК 28.2
57.026

© Издательство «Высшая школа», 1979

© Издательство «Высшая школа», 1986, с изменениями

ПРЕДИСЛОВИЕ

В последние годы резко возросло народнохозяйственное значение экологических, в частности гидробиологических, знаний, особенно в качестве научной основы рационализации природопользования и охраны окружающей человека среды. В решениях партии и правительства развитие экологии отнесено к числу важнейших проблем, на разработке которых необходимо сосредоточить усилия науки.

Стремительный рост потребностей в экологических знаниях привел к быстрому накоплению новых фактов, появлению новых концепций и представлений, что вызывает необходимость стратить их в учебной литературе. С учетом этого готовилось четвертое издание учебника, которое заметно отличается от третьего не только новым фактическим материалом, но и структурой, более адекватно отражающей взаимосвязь и масштабность различных проблем современной гидробиологии. В текст введена новая глава «Рост, развитие и энергетика гидробионтов»; ее материалы позволяют яснее видеть перспективу повышения продуктивности водоемов — вопрос, имеющий важнейшее значение для решения Продовольственной программы. Соответственно в значительной мере модернизирована глава «Биологическая продуктивность водных экосистем и пути ее повышения», где привлечены современные данные по аквакультуре. Учитывая резко возросшее внимание к вопросам природопользования и охраны окружающей среды, расширена глава «Экологические аспекты проблемы чистой воды и охраны водных экосистем». Коренным образом переработано содержание глав «Водосолевой обмен

гидробионтов» и «Дыхание гидробионтов», существенные изменения внесены во все остальные главы.

Работая над новым текстом учебника, автор старался в максимальной степени учесть замечания специалистов, высказанные в опубликованных рецензиях или в устной форме на предыдущее издание, а также многие полезные советы рецензента настоящего издания учебника. Пользуюсь случаем выразить искреннюю признательность всем, кому учебник в новом издании обязан совершенствованием содержания и стиля изложения. С благодарностью будут приняты все новые критические замечания, позволяющие автору лучше видеть пути дальнейшего улучшения учебника.

Автор

ВВЕДЕНИЕ

Население Земли, образующее вместе с субстратом, в котором оно обитает, *биосферу (биогеосферу)* нашей планеты, сконцентрировано в газообразной оболочке — *атмосфере*, твердой — *литосфере* и жидкой — *гидросфере*, причем последняя представляет собой наиболее широкую арену жизни. Из общей площади поверхности нашей планеты, равной приблизительно 510 млн. км², около 362 млн. км², т. е. более 70,5%, приходится на долю водного мира, а если принять во внимание и подземные воды, распространенные почти повсеместно, то окажется, что водная оболочка практически покрывает всю Землю.

Гидросфера вместе с ее населением играет в жизни человека огромную роль, которая с прогрессом цивилизации непрерывно возрастает. Водоемы все интенсивнее используют для питьевого и технического водоснабжения, как рыбохозяйственные угодья и зоны рекреации, для целей энергетики, навигации и во многих других отношениях. Поэтому по мере освоения гидросферы все большее значение приобретает ее биологическое изучение в интересах рационального природопользования и охраны среды. Такое изучение составляет предмет экологической науки *гидробиологии* (от греч. «hydro» — вода, «bios» — жизнь, «logos» — слово, наука).

Предмет, методы и задачи гидробиологии

Как наука экологическая гидробиология изучает взаимодействие обитателей вод — *гидробионтов*, их популяций и сообществ — *биоценозов* друг с другом и с неживой природой. На первых этапах развития гидробиологии наибольшее внимание уделялось экологическому изучению особей отдельных видов. Такое *аут(о)экологическое* направление сохранилось и в современной гидробиологии, но уже занимает подчиненное положение. На первый план выдвигаются *популяционные (демэкологические)* и *синэкологические (биоценологические)* исследования — изучение популяций и биоценозов с их надорганизменных форм жизни с характерными структурами и функциональными особенностями. Особенно интенсивно в современной гидробиологии изучаются водные *экосистемы* — элементарные субъединицы («ячейки») биосферы, представляющие собой единства биоценозов с их средой. Выдвижение исследований на план биоценологических исследований резко усилило системный подход с использованием всех средств системного анализа.

Применительно к отдельным организмам гидробиология ограничивается анализом их взаимодействия с окружающей средой без рассмотрения морфологии и физиологии самих организмов, поскольку этим занимаются специальные науки. Иной подход потребовался к демэкологическим и синэкологическим исследованиям, поскольку специальных наук, изучающих морфологию и физиологию надорганизменных систем, нет. В соответствии с этим гидробиологи должны изучать не только взаимодействие популяций и биоценозов с окружающей средой, но также выяснять их структуру и внутрисистемные взаимосвязи. Изученность надорганизменных систем пока еще очень невелика, так как концепция уровней организации живой материи, представляющая собой крупнейшее завоевание современной биологии, достаточно четко сформировалась только в последнее время. Вместе с тем совершенно ясно, что главный путь к управлению живой природой лежит через познание закономерностей существования и взаимодействия надорганизменных систем, для чего необходимо их изучение в структурном и функциональном отношении. По этой причине оно стало центральной задачей современной экологии и соответственно гидробиологии. Однако не исчезла необходимость и в экологическом изучении отдельных организмов как компонентов более сложных биологических систем. Это тем более справедливо, что для новых концепций в экологии, связанных с изучением надорганизменных систем, требуется много новых сведений аутэкологического характера.

В экологическом аспекте гидробиология изучает тот участок биосферы, который лежит в пределах водной оболочки Земли и может быть назван *биогидросферой*. Познание биогидросферы во всей полноте — задача не только гидробиологии, но и таких наук, как гидрология, гидрохимия, гидрофизика, гидрогеология и ряда других, с которыми она тесно контактирует.

Особенно близко гидробиология соприкасается с *океанологией* и *лимнологией* — географическими дисциплинами, изучающими соответственно морские и континентальные водоемы. Анализируя внутриводоемные процессы, океанологи и лимнологи должны учитывать функциональные особенности живого компонента, т. е. располагать нужными экологическими (гидробиологическими) сведениями. В свою очередь для гидробиолога экологический анализ невозможен без знания многочисленных гидрологических характеристик, определяющих условия существования водных организмов, их функциональный облик, особенности их взаимодействия друг с другом и с неживым окружением. Однако, тесно контактируя с океанологией и лимнологией, гидробиология как наука — биологическая по своим целям и задачам — коренным образом отличается от этих дисциплин географического профиля.

Из биологических дисциплин наиболее тесно связаны с гидробиологией зоология, ботаника, микробиология, физиология и биогеография. Опираясь на них, гидробиолог получает представление о составе населения водоемов и ряд других сведений, используе-

маз при экологическом анализе. В свою очередь развитие перечисленных и многих других биологических дисциплин в настоящее время невозможно без учета данных по экологии водного населения.

К основным методам гидробиологии относится учет количества (концентрации) различных групп гидробионтов в пределах своего существования, оценка функциональной роли этих групп в экосистемах и моделирование экосистем с целью прогноза их состояния и управления ими. Учет численности и *биомассы* (суммарной массы) особей, с одной стороны, позволяет уточнить представление об их экологии. Например, сравнивая численность особей одного вида (возраста, состояния) на разных грунтах, можно выявить, какому из них и в какой степени отдается предпочтение; подобным образом можно выявить отношение особей к температуре, солености и другим факторам среды. С другой стороны, определение численности и биомассы разных групп населения, судят о структуре популяций и биоценозов, динамике их состояния, локальной изменчивости. Наконец, данные о количестве тех или иных организмов необходимы для суммарной оценки их роли в различных экосистемных процессах.

Для количественного учета населения используют самые разнообразные приборы, обычно погружаемые в водоем с борта судна (инвертиртели, драги, планктонные сети, планктоночерпатели, батометры и др.). С их помощью облавливаются определенные участки воды, грунта или других субстратов, устанавливается видовой состав, численность и биомасса организмов, найденных в пробах, с последующим пересчетом на единицу площади или объема.

В ряде случаев для оценки количества организмов в водоемах используют биофизические и биохимические методы. Например, по концентрации хлорофилла и АТФ судят соответственно о количестве водорослей и бактерий; по спектральному составу выходящего из воды света (дистанционная спектроскопия) — о содержании хлорофилла. Подводные и надводные телевидение, фотографирование, эхолокация, а также визуальные наблюдения, выполняемые с самолетов, подводных лодок, батискафов, с помощью аппаратуры и в стационарных подводных лабораториях, дополняют перечисленные методы, с помощью которых получают представление о пространственной и распределении водного населения, о структуре биоценоза и гидробиоценозов. В последнее время к перечисленным методам добавляются и приобретают особую перспективность методы зондирования из космоса, позволяющие почти одновременно измерять многие параметры состояния гидросферы и ее населения.

Чтобы оценить функциональную роль отдельных групп населения водоемов, исследователи изучают их значение в трансформации веществ и энергии. С этой целью используют физиологические, микробиологические, биохимические, биофизические, токсикологические и другие группы методов. Для моделирования процессов взаимодействия между различными компонентами экосистем, прогноза

их состояния и поведения в тех или иных возможных ситуациях применяют методы математики и системного анализа.

Основная задача гидробиологии — изучение экологических процессов в гидросфере в интересах ее освоения, нахождения тех форм отношения людей к водным экосистемам, при которых польза от экосистем была бы наибольшей, а вред — наименьшим. Биологические основы освоения гидросферы разрабатываются применительно к условиям комплексной эксплуатации водоемов, когда интересы различных форм водопользования и водопотребления тесно увязываются друг с другом в соответствии с перспективами наиболее рационального природопользования.

Из конкретных практических задач гидробиологии прежде всего можно назвать ту, которая связана с повышением биологической продуктивности водоемов, получением из них наибольшего количества биологического сырья. Вторая не менее важная задача гидробиологии — разработка биологических основ обеспечения людей чистой водой, поскольку потребность в ней с ростом цивилизации непрерывно увеличивается, а имеющиеся природные запасы истощаются, особенно в результате загрязнения водоемов.

Гидробиологи принимают участие в оптимизации экосистем, создаваемых для промышленной очистки питьевых и сточных вод, для обеспечения космонавтики и в некоторых других целях. К исключительно важным задачам гидробиологии, приобретающим все большее значение, относится экспертная оценка экологических последствий зарегулирования, перераспределения и переброски стока рек, антропогенного изменения гидрологического режима озер и морей. К этому же кругу задач относится гидробиологическая экспертиза, оценивающая значение вновь создаваемых промышленных, сельскохозяйственных и других предприятий для водных экосистем с целью охраны последних от недопустимых повреждений.

Общая гидробиология изучает биогидросферу в экологическом аспекте. Специфику экологии водоемов разного типа (морей, озер, рек и др.) рассматривает частная гидробиология. В прикладном аспекте выделяют гидробиологию *продукционную* (биологические основы повышения продуктивности водоемов), *санитарную* (участие в решении проблем чистой воды), *техническую* и *навигационную* (изучение биологических явлений в воде, с которыми необходимо считаться соответственно промышленности и навигации). В последнее время формируются новые разделы прикладной гидробиологии. В частности, один из них связан с выявлением состояния водных объектов и тенденцией их изменений под влиянием антропогенных воздействий, другой — с прогнозом изменений гидроэкосистем при гидростроительстве и экологической экспертизой проектов различных сооружений.

В связи с разработкой некоторых общих проблем в гидробиологии обособились отдельные направления, из которых главные — *трофологическое* (пищевые связи, биологическая трансформация веществ), *энергетическое* (поток энергии, ее биологическая транс-

формации), *экологическое* (поведение гидробионтов), *токсикологическое* (влияние токсикантов на гидробионтов и экосистемные процессы), *радиологическое* (вопросы, связанные с поступлением и потоками радионуклидов), *палеогидробиологическое* (выявление исторических изменений водных экосистем) и ряд других.

Одно из наиболее молодых направлений гидробиологии — *системное* — представляет собой приложение общей теории систем и ее методов к водной экологии. Оно рассматривает общие проблемы организации биосистем в гидросфере, их поведение, самоорганизацию, саморегуляцию и управление, разрабатывает моделирование как специфический подход к изучению и описанию биосистем, прогнозу их состояния при изменениях окружающей среды. Помимо перечисленных направлений развиваются и некоторые другие, выдвигаемые запросами жизни и логикой развития науки.

Общие принципы и понятия гидробиологии

Как наука экологическая гидробиология прежде всего исходит из представления о том, что живое, возникшее из неживого, остается в тесной взаимосвязи с последним, находится с ним в структурно-функциональном единстве. Это в равной степени относится как к организмам, так и к другим формам жизни — видам, популяциям, биоценозам. На всех уровнях организации живое существует только как часть противоречивого целого — биокосного тела в его взаимосвязях со всей совокупностью окружающих условий.

Организмы, популяции, виды и биоценозы, представляющие собой различные уровни организации живой материи, — биологические системы разного ранга. Как любые системы, они являются совокупностью элементов, взаимодействующих друг с другом и с окружающей средой с выполнением общей функции. Биосистема взаимодействует с внешним миром как единое целое, сохраняя общую структуру взаимодействия элементов при изменении внешних условий и своего внутреннего состояния. Входные переменные преобразуются биосистемой в выходные в соответствии с ее функцией. Все биосистемы относятся к *самоорганизующимся* (накапливающим негэнтропию), способны к самовоспроизведению и целесообразной саморегуляции, направленной на достижение устойчивого термодинамического неравновесия. Организованность и упорядоченность биосистем определяется степенью их отклонения от максимально неупорядоченного состояния системы молекул, пребывающей в термодинамическом равновесии. Все биосистемы относятся к классу *вероятностных*, характеризующихся (в отличие от *детерминированных*) тем, что их элементы находятся под влиянием необычайно большого числа воздействий, и поэтому результаты их взаимодействия точно не предсказуемы.

Подорганизменные биосистемы отличаются от организменных основной подвижностью связей между элементами, не обладают

жестко запрограммированным развитием, имеют много ярусов управления (популяционный, видовой, биоценотический), которые построены в основном на *статистическом типе*. В отличие от *структурированного* управления, свойственного организмам и осуществляющегося по определенным каналам связи, статистический тип формируется за счет того, что элементы систем вступают в случайные взаимоотношения путем обмена информацией или совместных действий. При таком типе управления по сравнению со структурным значение помех возрастает, а быстрота действия снижается, поскольку хранение информации становится функцией среды, одновременно осуществляющей функцию каналов связи между элементами системы, функцию «биологического сигнального поля» (Наумов, 1977).

Все биологические системы существуют не изолированно, а в тесном взаимодействии с различными элементами внешнего по отношению к ним мира — средой. Среда — это не все элементы внешнего мира, а лишь те, с которыми данная биологическая система взаимодействует непосредственно и к воздействию которых адаптирована исторически. Например, грунт — элемент среды для дошных организмов, но не для обитателей толщи воды, хотя косвенно может влиять на них; так же популяции китов и водорослей не элементы среды друг для друга, так как они не взаимосвязаны непосредственно между собой. Существует и другое понимание среды, определяемой как совокупность всех элементов внешнего мира, окружающего живое.

Для организмов каждого вида характерно определенное *местообитание* — место, где они живут, встречаются. Более широкое понятие — *экологическая ниша*. Сначала она понималась как единица распределения, в пределах которой вид удерживают его структурные и инстинктивные ограничения. Позже Ч. Элтон (1928), развил представление о нише вида, обосновав его функциональную роль в сообществе. В 1957 г. Г. Хатчинсон показал, что экологическую нишу можно рассматривать как некоторое экологическое пространство (по Хатчинсону *гиперпространство*), в котором условия среды определяют неограниченно долгое существование особей вида. При этом автор различает *фундаментальную нишу* — наибольшее гиперпространство, способное заселяться видом в отсутствие конкуренции, и *реализованную нишу* — меньшее гиперпространство, занимаемое им в условиях биотических ограничений. Например, бокоплав *Gammarus duebeni*, населяющий в Великобритании только солоноватые воды, в Ирландии живет и в пресной воде, где занял экологическую нишу *G. pulex*.

Учитывая различные аспекты рассмотрения экологической ниши, Ю. Одум (1975) включает в это понятие физическое пространство, занимаемое организмом, его функциональную роль в сообществе и положение относительно градиентов внешних факторов. Как образно выражается Ю. Одум, местообитание — это как бы «адрес» организма, а экологическая ниша — его биологическая «профессия». Вместе с тем ниша — это совокупность всех условий, необхо-

димых для существования вида, его неограниченного сохранения во времени и пространстве. Совокупность всех ресурсов, необходимых для обеспечения какой-либо отдельной функции организмов данного вида, называют *частной нишей*.

Гидросфера как среда жизни подразделяется на более или менее отграниченные друг от друга участки — *биотопы*, или *экотопы*. Каждый из них осваивается популяциями разных видов, обуславливая формирование того или иного биоценоза. Биоценоз и его топ, составляя единое целое, не могут рассматриваться самостоятельно, будучи разными компонентами *экосистемы*. Как подчеркивает Б. Г. Иоганзен (1967), биотоп одновременно и участок жизненной арены, и совокупность условий существования для своих обитателей.

Обитатели того или иного биотопа вне зависимости от их систематического положения конвергентно приобретают сходные адаптации к существованию в пределах своего местообитания, образуя характерные *жизненные формы*.

К наиболее крупным биотопам водоемов относятся их толща, или *пелагиаль* (pelagos — открытое море), дно с прилегающим к нему слоем воды, или *бенталь* (bentos — глубина), и поверхностный слой воды, граничащий с атмосферой, или *нейсталь* (neip — плавать). Жизненные формы, соответствующие этим биотопам, называются *пелагосом*, *бентосом* и *нейстоном*. К *пелагобентосу* относятся гидробионты, способные попеременно вести то пелагический, то бентосный образ жизни. Совокупность организмов, поселяющихся на различных предметах и живых телах, находящихся в толще воды, получила название *перифитона* (peri — вокруг, phyton — растение). Среди населения пелагиали различают представителей *планктона* и *нектона* (planktos — парящий, nekτος — плавающий). К первому относятся формы, либо не способные к активным движениям, либо обладающие ими, но не могущие противостоять токам воды, которыми переносятся с места на место (водоросли, простейшие, коловратки, рачки и другие мелкие животные). К нектонным формам принадлежат крупные животные, двигательная активность которых достаточна для преодоления водных течений (например, рыбы, кальмары, млекопитающие). Пелагические организмы, часть тела которых находится в воде, а часть — над ее поверхностью, получили название *плейстона* (pleistos — плавать). К типичным плейстонам относятся сифонофоры, ряска и другие плавающие растения.

Терминология в отношении гидробионтов разных жизненных форм еще не упорядочена. Акад. С. А. Зернов (1949) представителей планктона называет *планктонтами*. По аналогии организмы бентоса, нейстона, нектона, плейстона и перифитона целесообразно называть соответственно *бентонтами*, *нейстонтами*, *нектонтами*, *плейстонтами* и *перифитонтами* (Константинов, 1972). Совокупность взвешенных в воде органоминеральных частиц (*детрит*) и планктонных организмов называют *сестоном* (sestos — просеянный).

Наряду с *гологидробионтами* — видами, адаптированными к жизни только в водной среде, гидробиология изучает также формы, которые могут существовать как в воде, так и на суше. Некоторые из них (водный лютик, земноводная гречиха, стрелолист и др.) одинаково хорошо живут в обеих средах, другие (лягушки, тритоны, некоторые раки и рыбы) преимущественно адаптированы к жизни в воде, но могут значительное время пребывать вне ее. Все перечисленные формы, приспособленные к жизни как в водной, так и в воздушной среде, называют *амфибионтными* или *мерогидробионтами*. Среди них в особую группу выделяют *полуводные организмы*, часть тела которых находится в воде, а часть — на воздухе (камыш, тростник, осока и др.). К мерогидробионтам относятся и водные стадии *гетеротопных*, или *воздушно-водных, организмов*, часть жизненного цикла которых осуществляется в воздушной, а часть — в водной среде (например, многие насекомые, ведущие в имагинальной стадии воздушный образ жизни, а в личиночной — водный).

Элементы среды, непосредственно влияющие на существование населения, называются *факторами воздействия* или просто *факторами*. По своей природе их разделяют на *абиотические* — физико-химические воздействия неживой среды, *биотические* — воздействия одних элементов населения на другие и *антропогенные* (точнее, *антропические*) — влияния человека на живую природу как сознательные, так и невольные.

Особь каждого вида могут существовать только в определенном пределе изменчивости отдельных элементов среды. Диапазон колебаний фактора, который может выдерживать вид, называется его *экологической валентностью*. Формы с широкой экологической валентностью обозначают как *эврибионтные*, с узкой — как *стенобионтные* (eury — широкий, stenos — узкий). Примером стенобионтных форм могут служить мадрепоровые кораллы, обитающие только в морях на твердых грунтах при температуре не ниже 2°C и не выносящие даже легкого опреснения воды. В качестве эврибионтного вида можно назвать корненожку *Cyphoderia ampullata*, которая встречается в морях, засоленных болотах и пресных водоемах, в теплых и холодных озерах. Виды с очень высокой степенью эврибионтности, вроде указанной корненожки, называются *убиквистами* (ubique — везде).

Степень экологической валентности вида можно оценивать не только в отношении широкого комплекса факторов (эври- или стенобионтность), но и применительно к каждому из них в отдельности, добавляя к названию соответствующего фактора греческое «эври» или «стено». Например, голотурия *Elpidia glacialis*, не встречающаяся в воде с температурой выше 1°C, представляет собой *стенотермную* форму, а упоминавшаяся корненожка *C. ampullata* — *эвритермную* (thermos — тепло).

Виды, стенобионтные в отношении какого-то фактора, существуют при его высоких или низких абсолютных значениях. Если они нуждаются в высоких значениях какого-то фактора, то к рус-

скому названию последнего добавляется «любивый», а к греческому «фильный» (fileo — люблю). Например, стенотермные формы, обитающие в теплых водах, будут называться теплолюбивыми или *термофильными*, в холодных — холодолюбивыми или *криофильными* (krios — холод). Если особи вида избегают высоких значений фактора, это обозначают термином, образованным из названия данного фактора с добавлением греческого «фобный» (phobos — боязнь). Например, формы, не терпящие заметного осолощения воды, будут обозначаться *галофобными* (gals — соль). Иногда используют другую терминологию: виды, обитающие в условиях высокой выраженности данного фактора, называют его *опитом*. Так, формы, населяющие соленые воды, именуют *галоопитами*, обитающие на течении, — *реоопитами* (гео — теку) и т. п.

Экологическая валентность вида тем шире, чем изменчивее его среда. По этой причине, например, в морях прибрежные формы, как правило, более эвритермны и эвригалинны, чем обитатели открытой зоны, где температурные и солевые условия устойчивее. Точно так же обитатели поверхностного слоя воды эвритермнее и эвригалиннее глубоководных форм, живущих в условиях значительного постоянства температурного и солевого режима. Чем переменчивее условия жизни в водоеме, тем разнообразнее его население.

Организмы, популяции, виды и биоценозы — не жесткие системы, разрушающиеся при состояниях среды, уклоняющихся от оптимальных. Они способны адаптироваться к среде, т. е. сохранить свою структурную целостность и функциональную устойчивость в изменчивых (до определенного предела) условиях внешних воздействий. Все адаптации проявляются в том, что, регулируя приток и (или) потерю энергии, они обеспечивают энергетический баланс биологических систем при разных состояниях внешней среды.

По способу осуществления различают адаптации биохимические, физиологические, поведенческие, морфологические и некоторые другие. Обычно они, сосуществуя, укрепляют друг друга, усиливая адаптационный эффект. Например, образование подкожного слоя жира (морфологическая адаптация) снижает действие температурных колебаний. Одновременно той же цели может служить выбор участков с предпочтительными температурами (поведенческая адаптация) или соответствующие сдвиги в работе ферментной системы (биохимическая адаптация).

В зависимости от дозировки того или иного фактора условия существования биологических систем могут быть *оптимальными* (optimus — наилучший), *пессимальными* (pessimus — наихудший) или иметь какое-то промежуточное значение. Оптимальны те условия, при которых нормальное функционирование системы в целом обеспечивается минимумом энергетических затрат. Условия, оптимальные для существования отдельных компонентов в биологической системе и протекающих в ней тех или иных процессов, могут

заметно отличаться друг от друга. Поэтому понятие оптимума отражает интегральную оценку благоприятности условий, в которых находится и функционирует рассматриваемая система в целом. Такой генеральный подход не исключает частных оценок оптимума применительно к жизнедеятельности отдельных компонентов системы или осуществлению каких-то функций.

Оптимальные и критические значения тех или иных факторов не имеют жестких значений для отдельных организмов, популяций и видов, являясь, в частности, результатом адаптаций к конкретным условиям существования. Например, терморезистентность, устойчивость к дефициту кислорода, высыханию, перемене солености и другим неблагоприятным факторам неодинакова у организмов, находящихся в разных условиях, у особой популяции из экологически отличающихся участков видового ареала.

Большое экологическое значение имеет не только абсолютная величина того или иного фактора, но и скорость его изменения. Если она невелика, приспособление к новым условиям (*акклимация*) происходит легче. Резкие воздействия на биологические системы, вызывающие их переапряжение, получили название *стрессовых*. Применительно к отдельным воздействиям можно говорить, например, о температурном стрессе при быстром нагревании или охлаждении водоема, солевом стрессе, вызываемом резким изменением солености воды, и т. п.

Население отдельных участков гидросферы неодинаково, поскольку они различаются по физико-химическим и другим характеристикам. Каждый вид нуждается для своего существования в определенных условиях и не может процветать там, где их нет. Факторы среды, исключают или ограничивают процветание вида, называют *лимитирующими*. В 1840 г. Ю. Либих сформулировал принцип, названный впоследствии «законом минимума», согласно которому величина урожая (продукции) зависит от количества питательных веществ, находящихся в минимуме. Этот принцип нуждается в ряде ограничений. Нередко дефицитное вещество может быть заменено другим (например, кальций стронцием при построении раковин моллюсков) или эффект дефицита в той или иной мере снимается благоприятной комбинацией других факторов («закон совокупного действия факторов» Е. Митчерлиха). «Закон» Либиха не применим к системам с неустойчивым состоянием, когда поступление в них различных веществ закономерно меняется и лимитирующими попеременно или одновременно становятся многие факторы.

Принцип «минимум», сформулированный Ю. Либихом применительно к питательным веществам, в дальнейшем был распространен и на другие абиотические факторы, а затем дополнен принципом «максимума». В 1913 г. В. Шелфорд сформулировал «закон толерантности», согласно которому лимитирующее влияние фактор способен оказать, находясь не только в минимуме, но и в максимуме (избыток каких-то веществ, высокие температуры и т. п.).

Лимитирующее значение факторов проявляется не на всех, а только на некоторых стадиях развития организма, когда экологическая валентность минимальна. Эта особенность отражена в принципе А. Тинеманна (1926): «Тот из необходимых факторов окружающей среды определяет плотность популяции данного вида живых существ (от нуля до максимального развития ее), который действует на стадию развития данного организма, имеющую наименьшую экологическую валентность, притом действует в количестве или в интенсивности наиболее далеких от оптимума». Наименьшая экологическая валентность у гидробионтов обычно наблюдается на ранних стадиях развития, и лимитирующая роль биотических факторов в это время проявляется в наибольшей степени.

В природных условиях отдельные факторы действуют не изолированно, а совокупно, и при этом их роль может сильно трансформироваться. Например, оптимум освещенности для организмов сильно меняется в разных температурных условиях в зависимости от концентрации кислорода, активной реакции среды и ее окислительно-восстановительного потенциала. Повышение температуры, ускоряющее обмен веществ и одновременно ослабляющее связывание кислорода гемоглобином, благоприятно для гидробионтов, когда вода хорошо аэрирована, и губительно, если респираторные условия хуже. Чем сильнее меняется данный элемент среды в пространстве и во времени, тем обычно больше его экологическое значение. Существенную роль играет и степень регулярности воздействия данного фактора на население, регулярность его изменения во времени. В соответствии с этим следует различать факторы, изменяющиеся с закономерной периодичностью и без закономерной периодичности. Факторы, изменяющиеся с закономерной периодичностью, обуславливают формирование у видов характерных для них биологических циклов (суточные, сезонные, годовые и др.), специфические типы динамики численности и некоторые другие видовые признаки. Факторы, изменяющиеся без закономерной периодичности, главным образом влияют на распространение вида и на его численность.

Влияние факторов на население может зависеть или не зависеть от его плотности. Первый случай более характерен для действия биотических факторов. Например, результат влияния хищника на популяцию жертвы в сильнейшей мере зависит от плотности последней. Та же картина наблюдается при воздействии паразитов на их хозяев. Абиотические факторы, особенно резкие изменения физических условий (штормы, резкие похолодания и др.), как правило, влияют на население вне зависимости от его плотности, хотя в отдельных случаях и здесь обнаруживается связь. Например, в прибрежных зонах водоемов, в частности морей, дождевые макрофиты, находящиеся в зарослях, легче переносят прибой, чем одиночные растения. Рыбы в скоплениях проявляют большую устойчивость к токсическому действию некоторых вредных веществ, нейтрализуя их массой выделяемой слизи. Оба при-

мера иллюстрируют возможности населения кондиционировать свою среду, т. е. делать ее более пригодной для своих жизненных потребностей.

Возникновение и развитие гидробиологии

Становление гидробиологии как самостоятельной науки относится к середине прошлого века. До этого времени биологические ресурсы водоемов, особенно морей, многим казались неисчерпаемыми, забота о воспроизводстве промысловых организмов — излишней, а их экологическое изучение — ненужным для практики. В середине прошлого века жизнь заставила отказаться от такой успокоительной точки зрения даже применительно к морским водоемам: китобойный промысел в северном полушарии начал резко сокращаться, траулеры стали покидать места, ранее изобиловавшие рыбой, подорванным оказался промысел устриц. Возникла необходимость в реальной оценке запасов промысловых организмов, в выяснении особенностей их естественного воспроизводства, образа жизни, т. е. в экологическом изучении гидробионтов.

Интересы промысла водных организмов были важным, но не единственным стимулом к возникновению гидробиологии. Развитие промышленности и транспорта повлекло за собой загрязнение водоемов, особенно пресных, ставшее весьма заметным во второй половине прошлого века и выдвинувшего на первый план проблему чистой воды. Вместе с тем в 1869—1870 гг. А. Мюллер и Ф. Кон обратили внимание на огромную роль гидробионтов в процессах самоочищения водоемов. В дальнейшем Р. Кольквитцем и М. Марссоном, Я. Я. Никитинским, Г. И. Долговым и С. Н. Строгановым была уточнена роль отдельных организмов в процессах биологического самоочищения водоемов и разработан принцип индикации их загрязнения по присутствию в них различных гидробионтов с разной потребностью к чистоте воды. Стало ясно, что изучение вопросов загрязнения и самоочищения водоемов нельзя вести без учета роли гидробионтов, без знания их экологии. Это послужило другим важным стимулом к возникновению и развитию гидробиологии.

Большую роль в становлении гидробиологии сыграло создание во второй половине XIX в. большого числа морских и пресноводных биологических станций. Одна из первых морских биологических станций была основана в Севастополе в 1872 г. по инициативе А. О. Ковалевского и существует до настоящего времени (Институт биологии южных морей АН УССР). В 1872 г. открывается морская станция в Неаполе, основанная А. Дорном, в 1876 г. — Ньюпортская станция на атлантическом побережье США, основанная А. Агассизом. Несколько позже стали создаваться пресноводные биологические станции: в 1890 г. — на оз. Плен (Германия), в 1891 г. — на оз. Глубокое (Московская обл.), в

1894 г. — на р. Иллинойс (США). В 1900 г. на Волге в Саратове открылась первая в Европе речная биологическая станция.

Важной вехой в становлении гидробиологии как экологической дисциплины стало создание и применение орудий, необходимых для учета концентрации гидробионтов. Работая в Северном море, В. Гензен в 1887 г. впервые использовал для учета количества организмов в единице объема воды специальную коническую сеть из мелкоячеистого шелкового сита («газа»). Несколько позже, в 1909 г., И. Петерсен сконструировал и применил для учета концентрации донных организмов прибор *дночерпатель*. К этому времени по существу завершается становление гидробиологии как самостоятельной науки.

Большое значение для развития гидробиологии имело образование Международного совета по изучению морей (1899) и Международной ассоциации теоретической и прикладной лимнологии (1922), существующих до настоящего времени.

В России первое крупное изучение биологии морей было осуществлено научно-промысловой экспедицией по изучению рыболовства и рыбных запасов в Каспийском море, проведенной в 1853—1856 гг. под руководством К. Бэра и Н. Данилевского. В 1899—1906 гг. большие исследовательские работы на Баренцевом море выполнила экспедиция под руководством Н. М. Книповича. Примерно в это же время экспедиция, организованная И. Андрусовым, А. Остроумовым, Ш. Шпиндлером и А. А. Лебединцевым, исследовала Черное море и, в частности, открыла факт насыщения его глубинных слоев сероводородом. Несколько позже С. А. Зернов углубленно изучал биоценозы Черного моря. В 1912—1913 гг. огромный гидробиологический материал собрала на Каспийском море экспедиция во главе с Н. М. Книповичем. На дальневосточных морях крупные исследования сделаны В. К. Бражниковым (1899—1904), П. Ю. Шмидтом (1900—1901) и В. К. Солдатовым (1907—1913).

Резко усиливается размах гидробиологических исследований на морях в советское время.

В начале 20-х годов по распоряжению В. И. Ленина начала работать Азово-Черноморская научно-промысловая экспедиция под руководством Н. М. Книповича. Большую роль в расширении морских биологических исследований сыграла организация в 1921 г. по декрету, подписанному В. И. Лениным, Плавучего морского научного института (Плавморин). Экспедиционный корабль этого института «Персей» начиная с 1923 г. совершил более 100 экспедиций в Баренцевом, Белом, Карском, Гренландском и Норвежском морях, во время которых участники исследований собрали богатейший материал. В 1922 г. организуется Государственный гидробиологический институт с большим гидробиологическим отделом под руководством К. М. Дерюгина. В начале 30-х годов создается ВНИИ морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), который в настоящее время располагает обширной сетью филиалов и отделений на всех морях СССР.

В 30-х годах К. М. Дерюгин с сотрудниками осуществляет обширную программу гидробиологического исследования морей Дальнего Востока. С 1949 г. на протяжении 20 лет под руководством Л. А. Зенкевича и В. Г. Богорова совершаются рейсы экспедиционного судна «Витязь», специально оборудованного для изучения морских глубин. Многочисленные исследования, в частности десятки тралений на глубинах до 10 км, выполненные с помощью этого судна в водах Тихого океана, значительно расширили представления о жизни гидросферы.

Параллельно морским биологическим исследованиям в нашей стране развивалось и гидробиологическое изучение пресных вод. В 1867 г. Московское общество любителей естественной организации обследовало озер Московской губернии, примерно в это же время В. И. Дыбовским изучается фауна оз. Байкал, К. Ф. Кесслером — ихтиофауна Волги, Невы, Ладожского и Онежского озер. Большой вклад в развитие лимнологии внесли исследования, развернувшиеся в конце прошлого века на Глубокоозерной станции.

В начале нашего века происходит дальнейшая интенсификация гидробиологических исследований пресных вод: крупные работы проводят В. П. Зыков и А. Л. Бенинг на Волжской биологической станции, А. С. Скориков и Е. Е. Болохонцев — на Ладожском озере, Д. О. Свиренко — на организованной в 1909 г. Днепровской станции в Киеве, А. А. Лебединцев и И. Н. Арнольд — на Никольском рыбноводном заводе (оз. Пестово). Я. Я. Никитинский, Г. И. Долгов и С. Н. Строганов в конце прошлого и начале настоящего века закладывают основы отечественной санитарной гидробиологии.

Пресноводные гидробиологические исследования резко усиливаются при Советской власти. Начиная с 1917 г. одна за другой открываются Байкальская, Окская, Пермская, Болшевская, Костромская, Чистопольская, Севанская и Косинская биологические станции, активизируется работа на Волжской, Звенигородской, Бородинской, Глубокоозерской, Днепровской и Северодонецкой станциях. В 1924 г. в Зоологическом институте АН СССР С. А. Зернов создал крупный гидробиологический отдел (с 1932 г. возглавлялся В. И. Жадиным), в 1928 г. Ю. Г. Верещагин организует Байкальскую лимнологическую станцию (ныне Институт лимнологии СО АН СССР). С начала 30-х годов во все возрастающем масштабе проводит гидробиологические исследования ВНИИ озерного и речного рыбного хозяйства (ВНИОРХ, позже ГосНИОРХ) с сетью своих отделений. Знаменательными событиями в дальнейшем развитии пресноводной гидробиологии были организация Института гидробиологии АН УССР (1939) и Института биологии внутренних вод АН СССР (1956).

В настоящее время, помимо перечисленных гидробиологических учреждений, разносторонние исследования на морях и пресных водоемах проводят многие институты АН СССР и республиканских академий, ряд университетов и других организаций. Особенно

следует отметить работу сети учреждений Общегосударственной гидробиологической службы, созданной в 1972 г. Большое значение для развития гидробиологии в нашей стране имело образование в 1947 г. по инициативе Л. А. Зенкевича Всесоюзного гидробиологического общества и создание в 1964 г. по инициативе Г. В. Никольского Научного совета АН СССР по проблемам гидробиологии, ихтиологии и использования биологических ресурсов водоемов.

На первых этапах развития гидробиологии экология водного населения была еще крайне слабо исследована в отношении его систематики и фаунистики, скудные сведения имелись по морфологии и физиологии водных организмов.

По мере развития смежных наук гидробиология постепенно становится чисто экологической дисциплиной, все более концентрирующей свое внимание на вопросах аутэкологического, демэкологического и синэкологического изучения водного населения, причем в настоящее время на первый план все больше выдвигается исследование функциональных особенностей и структуры надорганизменных систем в интересах разработки проблем биологического продуцирования и охраны биогидросферы. Последняя проблема становится для человечества все более актуальной, привлекая к себе все большее внимание. Исключительно важное общегосударственное значение ей придается в нашей стране, в частности, действуют имеющие силу закона «Правила по охране поверхностных вод от загрязнения сточными водами», обеспечивающие профилактику загрязнения водных объектов.

ГИДРОСФЕРА КАК СРЕДА ЖИЗНИ И ЕЕ НАСЕЛЕНИЕ

ГЛАВА I

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ ГИДРОБИОНТОВ

Из огромного количества физико-химических факторов, влияющих на водное население водоемов гидросферы, сравнительно немногие имеют ведущее экологическое значение. К таким факторам прежде всего относятся физико-химические свойства самой воды и грунта, растворенные и взвешенные в воде вещества, температура и свет, а в последнее время — загрязнение водоемов, вызванное деятельностью человека. Значение этого фактора рассматривается в заключительной главе.

Физико-химические свойства воды и грунта

Вода как физико-химическое тело оказывает непрерывное воздействие на жизнь гидробионтов. Она не только удовлетворяет физиологические потребности организмов (как у обитателей суши), но и служит им опорой, доставляет кислород и пищу, уносит метаболиты, переносит половые продукты и самих гидробионтов. Благодаря подвижности воды в гидросфере возможно существование прикрепленных животных, которых, как известно, нет на суше. Поэтому свойства воды — важнейший фактор абиотической среды водного населения. Для бентосных организмов первостепенное значение приобретают физико-химические особенности населяемого ими грунта.

Химический состав и строение воды. Молекула воды состоит из двух атомов водорода и одного атома кислорода, но так как первые имеют 3 изотопные формы, а вторые — 6, то могут существовать 36 разновидностей воды, из которых в природе встречаются 9. Основную массу природной воды образуют молекулы $^1\text{H}_2^{16}\text{O}$ (99,7%), в значительно меньшем количестве (0,2%) встречаются молекулы $^1\text{H}_2^{18}\text{O}$ и еще реже те, в состав которых входят дейтерий, тритий и тяжелые изотопы кислорода. По своим свойствам *тяжелая вода* (с молекулярной массой более 18) заметно отличается от обычной. Так, вода, содержащая дейтерий, плотнее обычной на 11%, замерзает при $3,8^\circ\text{C}$, кипит при $101,4^\circ\text{C}$, имеет

значительно большую (на 23%) вязкость и наиболее плотна при 11,4°C.

Молекулы воды имеют два отрицательных и два положительных заряда, расположенных по вершинам тетраэдра таким образом, что первые оказываются на одном полюсе, а вторые — на другом. Таким расположением зарядов определяется дипольный характер молекул воды, благодаря чему электролиты в воде легко диссоциируют на ионы. Вода хорошо растворяет не только электролиты, но и большинство органических неэлектролитов, а также кислород, CO₂ и другие газы.

Молекулы воды образуют водородные связи с многочисленными отрицательно заряженными молекулами, в результате чего возникают комплексы различного состава. При высоких температурах вода преимущественно представлена одиночными молекулами — моногидролями, при низких — в основном ди- и тригидролями.

Молекулы, соприкасаясь друг с другом своими разноименными полюсами, образуют слои. Каждая из них связана с тремя другими молекулами, принадлежащими тому же слою, и с одной — из соседнего. При такой структуре возникают многочисленные пустоты размером больше молекулы воды, поэтому плотность льда меньше 1.

При таянии льда часть водородных связей разрушается, оторвавшиеся молекулы размещаются в пустотах исходных агрегатов и плотность пресной воды возрастает. При дальнейшем нагревании до 4°C разрыв водородных связей продолжается, уплотнение воды превышает эффект теплового расширения. Выше 4°C тепловое расширение начинает преобладать над уплотнением, вызываемым продолжающимся разрывом водородных связей, и плотность воды начинает снижаться. Разрыв почти всех связей происходит только при переходе воды в пар; при 20°C сохраняется половина из них. В морской воде картина иная: с понижением температуры плотность непрерывно повышается вплоть до замерзания.

Плотность, вязкость и поверхностное натяжение воды. При 4°C (точнее, при 3,98°C) плотность чистой воды равна 1 г/см³. Плотность природной воды может повышаться за счет растворения в ней различных солей до 1,347 г/см³. Заметно меняется плотность воды с повышением температуры:

Температура, °C	0	4	10	20	30
Плотность, г/см ³	0,99986	1,00000	0,99972	0,99823	0,99567

На первый взгляд, изменения плотности с повышением температуры не так существенны. Однако следует учесть, что плотность гидробионтов обычно отличается от единицы лишь во втором или даже в третьем знаке. Поэтому температурные колебания плотности воды в пределах третьего и четвертого знака означают очень многое в жизни пелагических организмов в смысле изменения условий плавания (различная опорность среды).

Огромное экологическое значение имеет аномальное свойство пресной воды расширяться при охлаждении ниже 4°C. Когда под влиянием нагревания или охлаждения температура поверхностного слоя воды становится ближе к 4°C, чем в близлежащем глубинном горизонте, начинается выравнивание возникших плотностных градиентов. Более плотные поверхностные воды погружаются вглубь, глубинные поднимаются кверху, и происходит их перемешивание, сопровождающееся весьма существенным изменением условий существования гидробионтов. Крайне важно для них и свойство воды расширяться при замерзании. Благодаря этому в зимнее время лед, плавая на поверхности воды, изолирует ее от холодного воздуха и предупреждает промерзание до дна даже не очень глубоких водоемов.

По сравнению с другими жидкостями вода имеет сравнительно небольшую вязкость, что обуславливает ее подвижность и облегчает плавание гидробионтов. С повышением температуры вязкость воды заметно снижается:

Температура, °C	10	20	30
Вязкость воды, Па·с	$1,3 \cdot 10^{-3}$	$1,1 \cdot 10^{-3}$	$0,87 \cdot 10^{-3}$

С увеличением солености вязкость воды несколько возрастает. Изменение вязкости особенно сильно влияет на условия передвижения мелких организмов. С одной стороны, они обладают сравнительно маломощной локомоторной системой, в то время как относительная поверхность, пропорционально которой действуют силы трения, очень велика. С другой стороны, вязкость тормозит движение тем больше, чем ближе находятся смещаемые относительно друг друга слои воды. Для мелких организмов они располагаются на очень небольших расстояниях и потому преодоление сил трения сопряжено со значительными энергетическими затратами.

Огромное влияние оказывает вязкость воды на скорость погружения организмов. При отсутствии трения гидробионты, не обладающие локомоторной системой, лишились бы способности удерживаться в толще воды, а подвижным формам пришлось бы тратить много дополнительной энергии, чтобы избежать погружения на дно. Вязкость воды облегчает организмам парение в ее толще, поэтому у многих гидробионтов выработались специальные адаптации, направленные на увеличение сил трения с водой, особенно летом, когда ее вязкость в связи с повышением температуры снижается.

Вода обладает сравнительно высоким коэффициентом поверхностного натяжения, который в зависимости от температуры и солености лежит в пределах 0,771—0,765 Н/м². Межмолекулярные силы, действующие перпендикулярно к поверхности и обуславливающие образование пленки поверхностного натяжения, играют существенную роль в жизни нейстонтов. Поверхностная пленка предоставляет организмам своеобразную опору, для использования которой вырабатываются специфические адаптации, в частности смачиваемость или несмачиваемость покровов тела. Орга-

низмы с несмачивающимися («не прилипающими» к пленке) покровами, находясь на пленке, поддерживаются ею и, будучи тяжелее воды, не тонут (см. рис. 27). Гидробионты более легкие, чем вода, могут удерживаться в ней, упираясь в находящуюся над ними пленку. Нейстонты со смачивающимися покровами могут подвешиваться к пленке снизу и не тонуть, если даже их плотность заметно выше 1.

В природных водах, как морских, так и пресных, поверхностное натяжение может снижаться из-за присутствия в них растворенных органических веществ. Особенно сильно такое снижение (с $73 \cdot 10^{-5}$ до $53 \cdot 10^{-5}$ Н/см²) выражено иногда в цветущих водоемах или на участках, заросших макрофитами, а также при попадании в воду различных детергентов. Значительное (до $20 \cdot 10^{-5}$ Н/см² и более) снижение величины поверхностного натяжения может вызывать гибель многих нейстонтов.

Термические и оптические свойства воды

По сравнению с почвой и воздухом вода отличается гораздо большей термостабильностью, что благоприятно для существования жизни. Сохранению температурного постоянства воды способствует ее необычайно высокая теплоемкость, равная $4,9 \cdot 10^3$ Дж/кг на 1 К. Такая аномально высокая теплоемкость объясняется тем, что часть получаемой тепловой энергии расходуется на разрыв водородных связей между ассоциированными молекулами. В результате вода медленно охлаждается и нагревается при смене сезонов года, а также времени суток, играя роль важного регулятора температуры.

Поддержанию термостабильности воды способствуют крайне высокие теплота парообразования ($2,26 \cdot 10^6$ Дж/кг, или 539 кал/г при 100°С) и плавления льда ($3,35 \cdot 10^5$ Дж/кг, или 80 кал/г).

Когда поступление тепла в водоемы усиливается и вода начинает нагреваться, возрастает испарение, вследствие чего повышение температуры замедляется. При охлаждении воды ниже 0°С и образовании льда выделяющееся тепло тормозит дальнейшее понижение температуры.

По сравнению с воздухом вода гораздо менее прозрачна, и попадающий в нее свет довольно быстро поглощается и рассеивается. Поглощение света выражается законом Бугера — Ламберта: $I_z = I_0 \cdot e^{-mz}$, где I_z — интенсивность (энергия) световой волны после прохождения ею слоя воды толщиной z , I_0 — исходная интенсивность, m — коэффициент поглощения света, зависящий от длины волны (λ):

λ , нм . . .	820	680	620	580	520	460	400	380
m	2,42	0,455	0,273	0,210	0,016	0,0054	0,0134	0,0255

В природных водах, содержащих большое количество различных взвешенных частиц, коэффициенты поглощения всех лучей заметно выше. Вследствие разницы в поглощении лучей разной

длины волны спектральный состав света по мере прохождения его сквозь толщу воды резко меняется. Очень быстро в нем исчезают инфракрасные лучи (длиннее 820 нм), затем красные (680 нм) и оранжевые (620 нм). Наиболее далеко проходят зеленые (520 нм) и особенно синие (460 нм). Изменение спектрального состава света существенно влияет на условия фотосинтеза и отражается на поведении гидробионтов.

Параллельно поглощению света в толще воды происходит его рассеивание, т. е. отклонение лучей во все стороны от первоначального направления молекулами воды и другими частицами. Ослабление светового потока за счет рассеяния выражается уравнением, аналогичным предыдущему: $I_r = I_0 \cdot e^{-kz}$, где k — коэффициент молекулярного рассеяния, зависящий от длины волны лучей ($k = 0,000156 \times \lambda^{-4}$). Следовательно, коротковолновые лучи рассеиваются молекулами воды сильнее длинных (например, синие в 3 раза сильнее красных). Взвешенные в воде частицы преимущественно рассеивают длинноволновые лучи; рассеивание света взвешенными частицами в природной воде может превосходить молекулярное в десятки и сотни раз. Суммарное ослабление света за счет его поглощения и рассеяния выражают уравнением $I_s = I_0 \cdot e^{-(k+m)z}$, где $(k+m)$ — суммарный коэффициент затухания света.

Под *прозрачностью* воды (F) понимается отношение потока излучения, прошедшего через слой толщиной z (I_z), к вошедшему в него (I_0): $F = (I_z : I_0) = e^{-(k+m)z}$. Хорошей характеристикой прозрачности (Π) служит глубина, на которой становится невидимым белый диск диаметром 30 см (диск Секки). Она тесно коррелирует с коэффициентом поглощения света (k) и, согласно Пулю и Аткинсу, может быть найдена по формуле $\Pi = 1,7 : k$. По-видимому, константа 1,7 в этой формуле несколько завышена и в действительности близка к 1,5 (Walker, 1982).

Цвет воды, как и ее прозрачность, зависит от избирательности поглощения и рассеивания различных лучей, определяясь отношением светового потока, выходящего из воды, к падающему на ее поверхность. От цвета воды следует отличать цвет поверхности водоемов, который в отличие от первого зависит от погодных условий (облачность, ветер, волнение) и угла зрения. Например, близкие участки кажутся более темными, чем удаленные, которые в крупных водоемах сливаются на горизонте по своей окраске с фоном неба. Если смотреть на поверхность водоема вертикально, глаз наблюдателя в основном улавливает световой поток, выходящий из воды (ее собственный цвет). С уклонением от вертикали в глаз попадает все больше отраженного света и соответственно меняется спектральный состав суммарно воспринимаемого светового потока (цвет поверхности воды).

Чистая вода рассеивает преимущественно коротковолновые лучи и потому в соответствии со спектральным составом выходящего из нее светового потока кажется синей. С увеличением в воде количества взвешенных частиц, включая мелкие организмы,

возрастает рассеивание длинноволновых лучей, и ее цвет приобретает желтоватый или коричневый оттенок. Таким образом, по цвету воды можно с известной степенью точности судить о ее чистоте и количестве находящихся в ней мелких твердых частиц и микроорганизмов.

Физико-химические свойства грунтов. Из отдельных физико-химических свойств грунтов наибольшее экологическое значение для донного населения имеют размеры частиц, плотность их прилегания друг к другу и стабильность взаиморасположения, степень смыва течениями и темп аккумуляции за счет оседания взвешенного материала. Физические свойства грунтов прежде всего характеризуются их *механическим*, или *гранулометрическим*, составом, под которым понимают размер зерен, образующих донные осадки.

Мелкозернистые грунты называют *мягкими*. К ним относятся глины (*пелиты*), илы (*селиты*, *алевриты*) и песок, имеющие размер зерен соответственно менее 0,01, 0,01—0,1 и 0,1—1,0 мм. *Жесткие* грунты представлены гравием (0,1—1 см), галькой (1—10 см), валунами (10—100 см) и глыбами (более 1 м).

Мелкозернистые грунты в зависимости от содержания тонких фракций (частиц мельче 0,01 мм) подразделяют на песок, илистый песок, песчанистый ил, ил и глинистый ил (тонких фракций соответственно до 5, 10, 30, 50 и более 50%). Если в грунте присутствуют несколько разноразмерных фракций, его называют смешанным. По отношению к грунтам различают *стен-* и *эвриэдафические* формы (εδάφην — почва, грунт), из которых первые приурочены к какому-либо одному субстрату, а вторые обитают на разных грунтах. Среди стенэдафических форм различают *литофилов*, обитающих на камнях, *псаммофилов*, живущих на песке, *аргиллофилов*, селящихся на глине, и *пелофилов*, жизнь которых связана с илистыми грунтами (lithos — камень, psammos — песок, pelos — ил, argillos — глина).

С переходом от каменистых грунтов к песчанистым и илистым численность донных животных обычно увеличивается, а их средняя масса снижается в результате мельчания представителей эпифауны (уменьшение опорности грунта, невозможность нахождения на нем крупных форм). За счет представителей инфауны общая биомасса бентоса на мягких грунтах может быть выше, хотя биомасса животных эпифауны здесь ниже, чем на жестких грунтах (см. рис. 1).

Находясь на не свойственном им субстрате, бентонты испытывают угнетение или вовсе погибают. Например, полихеты *Nuopia invalida*, посаженные на песок, не строят трубок, в которых обычно обитают, и через 7 дней погибают. На мелком песке эти черви тратили на построение трубок 50—80 мин, через 20 дней в живых оставалось 20% особей; на заиленном песке и иле животные строили трубки соответственно за 35—60 мин и 15—30 мин. Их выживаемость достигала 80 и 100% (Июффе, 1958).

Гидробии активно выбирают грунты, наиболее соответствующие их потребностям. Обычно это осуществляется путем избира-

тельного оседания планктонных личинок донных беспозвоночных на те или иные субстраты, передвижением взрослых форм по грунту или их всплыванием в толщу воды с последующим выбором нового участка дна. Аттрактивность («привлекательность») грунтов определяется не только их гранулометрическим составом, но и многими другими качествами. Мелкозернистые грунты, особенно илстые, имеют различную степень уплотнения и в верхних слоях лежат более рыхло, чем в нижних. По мере уплотнения грунтов внедрение в них становится более затруднительным, и организмы закапываются на меньшую глубину. С другой стороны, слишком мягкие, полужидкие грунты становятся недостаточно опорными и поэтому неблагоприятны для донных организмов. По данным Л. А. Зенкевича (1951), в Баренцевом море с переходом от гравия к песку и илу средняя масса гидробионтов, обитающих на этих грунтах, снижается с 1,34 до 0,31 и 0,05 г. У форм, живущих в толще грунта, наблюдалась обратная картина: в гравии их средняя масса равнялась 3 мг, в иле — 8 мг. Среди крупных частиц, которые трудно раздвигать, мелким организмам передвигаться легче, и этим объясняется разница в размере животных, обитающих в илстом грунте и гравии.

Условиями движения внутри грунта с различным гранулометрическим составом объясняется разница в размерах организмов, обитающих в песке морских пляжей. Так, в песках со средним размером песчинок более 0,4 мм обычно преобладают мелкие и средние инфузории, не имеющие, как правило, явных морфологических приспособлений к жизни в песке; для песков с размерами песчинок 0,12—0,4 мм характерны крупные ползающие инфузории, обычно с вытянутой лентовидной или нитевидной формой тела; в очень плотных песках с размером частиц менее 0,1 мм инфузории, как правило, отсутствуют.

Крайне неблагоприятна для существования донного населения недостаточная стабильность грунтов: оседание частиц, снос поверхностных слоев токами воды и перемещение частиц относительно друг друга. В первом случае обитатели грунта засыпаются слоем наносов, во втором — вымываются и уносятся течением, в третьем — перетираются, не могут укорениться. Наносом и смывом грунта объясняется, например, крайняя бедность бентоса в равнинном течении Сырдарьи, Амударьи, Куры и других рек, в которых идет энергичное размывание русла в одних местах и седиментация взвесей — в других.

Перемешивание грунтов может вызываться не только движением воды, но и деятельностью самих организмов. Например, полихеты *Arenicola* в популяциях с плотностью 40 экз/м² ежедневно пропускают через свои кишечники 1,5 кг грунта, а за год — около 0,25 м³, т. е. перемещают весь грунт в слое глубиной 20—30 см. Энергично перекапывают грунт многие другие полихеты и олигохеты, личинки хирономид, зарывающиеся в дно моллюски, иглокожие, ракообразные и другие животные. Креветка *Axius serratus* роет поры на глубину до 3 м. Пропикая в грунт, она

делает его более пористым и обводненным, перемешивает донные осадки. Несколько схематизируя картину воздействия организмов на грунт, можно говорить о трех процессах: биоседimentации (фекалии, псевдофекалии, трупы и др.), биодислокации (перекапывание грунта, рытье нор, сооружение трубок и т. п.) и биостабилизации (микробное склеивание частиц грунта, укрепление их корнями, ризоидами и др.).

Многие донные животные питаются, пропуская через свои кишечники грунт, и тогда важное экологическое значение приобретает содержание в нем органического вещества, которое образуется в результате попадания в грунт остатков организмов на тех или иных стадиях разложения. Например, в северо-восточной части Тихого океана энергоемкость сухого вещества донных отложений колеблется в пределах 0,3—1,3 Дж/г и прослеживается корреляция между концентрацией в грунте легкоусвояемой органики и биомассой грунтоедов (Метельников, 1973).

Наибольшую пищевую ценность органическое вещество имеет на начальных стадиях разложения, затем его питательная ценность постепенно снижается. Поэтому для экологической оценки грунта важно знать не только содержание в нем общего количества органического вещества, но и состав последнего. Так, органическое вещество океанских осадков иногда на 30—35% представлено гуминовыми кислотами и битумами, которые животные как пищевой материал практически не используют. Точно так же недоступны для них хитин, клетчатка и некоторые другие компоненты органического вещества осадков.

Донные отложения тесно взаимодействуют с водой. Из грунта в воду непрерывно поступают различные соли, газы, твердые компоненты, навстречу этому потоку идет другой, несущий в донные отложения различные минеральные и органические вещества из толщи воды. Процессы взаимодействия между ложем водоема и его водной массой имеют большое значение для жизни гидробиоса.

Вещества, содержащиеся в природной воде

Природная вода существует не в виде химического соединения, состоящего из водорода и кислорода, а представляет собой сложное тело, в состав которого помимо молекул воды входят самые разнообразные вещества. Все они играют ту или иную роль в жизни водного населения. Наибольшее экологическое значение для него имеют степень насыщения воды различными газами, концентрация ионов минеральных солей, водородных ионов и органических веществ, состав и концентрация взвешенных веществ.

Газы. Количество отдельных газов, присутствующих в воде, зависит от их природы, парциального давления в атмосфере и состояния самой воды, в частности ее температуры и солености. То количество газа, которое может раствориться в воде при данных условиях, называется *нормальным*. Иногда количество газа выражается не в абсолютных показателях (объемных или весо-

вых), а в процентах от нормального содержания (степень насыщения воды газом).

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

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

Кислород. Обогащение воды кислородом в основном происходит за счет его *инвазии* (вторжения) из атмосферы и выделения фотосинтезирующими растениями. Убыль газа наблюдается в результате его *эвазии* (выхода) из воды в атмосферу и потребления на окислительные процессы, в частности на дыхание. Иногда содержание кислорода в водоемах может существенно меняться за счет поступления вод с более высокой или низкой концентрацией газа.

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

Кислородный режим водоемов и их отдельных зон зависит от очень большого числа факторов. Так как инвазия кислорода из атмосферы происходит только через поверхность воды и зона фотосинтеза располагается в верхнем слое, последний, как правило, более насыщен кислородом, чем нижележащая толща. Однако на распределение кислорода весьма заметно влияют процессы перемешивания воды, протекающие неодинаково в отдельных водоемах и в разное время года. Во многих континентальных водоемах существенное значение для аэрации грунта имеют соединения марганца и железа. Выпадая на грунт из воды в виде плохо растворяющихся окисных соединений, они, отдавая кислород грунту, переходят в растворимые закисные соединения, которые поступают в воду, окис-

Т а б л и ц а 1. Растворимость атмосферного кислорода в воде в зависимости от температуры и солёности (мл/л)

Температура, $^\circ C$	Солёность, %				
	0	1	2	3	4
0	10,29	9,65	9,01	8,36	7,71
10	8,02	7,56	7,10	6,63	6,17
20	6,57	6,22	5,88	5,53	5,18
30	5,57	5,27	4,96	4,65	4,35

ляются здесь и, снова превращаясь в окиси, оседают в грунт. Если поверхностные и глубинные слои резко отличаются друг от друга по содержанию кислорода, говорят о *кислородной дихотомии*. Равномерное распределение кислорода во всей водной массе называется *гомооксигенией*, которая наблюдается во время энергичного перемешивания, охватывающего всю водную массу. Кислородная дихотомия возникает в период *стагнации* (застоя) водоемов, когда отсутствует вертикальная циркуляция водных масс.

Для водного населения в отличие от наземного кислород представляет собой решающий фактор среды. На суше, где воздух практически всегда содержит много кислорода, животные редко страдают от его недостатка. Иная картина наблюдается в воде. Кислорода в ней достаточно (полное насыщение) далеко не везде и всегда, поэтому респираторная обстановка для гидробионтов часто становится критической. Нередко считают, что условия дыхания в водной среде хуже, чем на суше. Это не совсем точно. Наземные животные обычно получают кислород через дыхательные поверхности, покрытые жидкостью, в которой растворяются атмосферные газы. Жидкости эти насыщаются кислородом не больше, а подчас меньше, чем хорошо аэрированные природные воды, соприкасающиеся с дыхательными поверхностями гидробионтов. Таким образом, респираторные условия у гидробионтов, обитающих в хорошо аэрированной воде, не хуже, чем у наземных животных. Положение резко меняется, когда концентрация кислорода в воде снижается до очень малых величин, что нередко наблюдается на глубине, у поверхности грунта и в его толще.

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

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

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

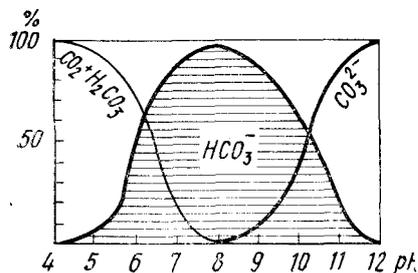
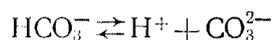
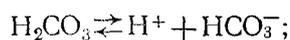


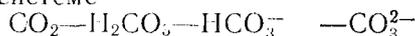
Рис. 1. Соотношение H_2CO_3 , HCO_3^- и CO_3^{2-} в воде при разной величине pH

0,514 мл CO_2 . С повышенном температуры и солёности нормальное содержание CO_2 в воде снижается.

Небольшая часть молекул CO_2 , реагируя с водой, образует угольную кислоту, которая затем диссоциирует:



В системе



соотношение отдельных компонентов зависит от концентрации H^+ (рис. 1).

Ионы HCO_3^- и CO_3^{2-} , реагируя с ионами металлов, образуют соли, из которых в природных водах наибольшее значение имеют карбонаты магния и особенно кальция. Так как растворимость CaCO_3 очень невелика, то уже при небольших концентрациях ионов Ca^{2+} и CO_3^{2-} эта соль выпадает в осадок. Это имеет место, когда вода становится щелочной и количество ионов CO_3^{2-} становится выше некоторого критического. Когда вода подкисляется и количество ионов CO_3^{2-} , образующихся за счет диссоциации угольной кислоты, понижается, они начинают поступать в воду в результате растворения монокарбонатов. Если реакция воды остается кислой, ионы CO_3^{2-} превращаются в ионы HCO_3^- (связывание ионов H^+ , повышение pH), а дефицит первых покрывается образованием дополнительных количеств за счет дальнейшего растворения монокарбонатов. Растворение монокарбонатов будет длиться до тех пор, пока не истощится их запас, не повысится pH среды, подщелачивающейся в результате растворения монокарбонатов. Обратная картина наблюдается в щелочной среде: в результате повышения концентрации ионов CO_3^{2-} (соответствующая диссоциация H_2CO_3) они, соединяясь с ионами Ca^{2+} , образуют осадок CaCO_3 и одновременно среда подкисляется (накопление ионов H^+). Таким образом, в природных водах создается буферная система, предупреждающая заметное изменение pH среды, пока в ней содержатся карбонаты и есть контакт с CO_2 атмосферы. Эту систему подвижного равновесия можно представить в виде схемы. CO_2 воздуха \rightleftharpoons CO_2 воды \rightleftharpoons \rightleftharpoons H_2CO_3 \rightleftharpoons $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ \rightleftharpoons CaCO_3 , растворенный в воде \rightleftharpoons CaCO_3 в осадке. Углекислота, содержащаяся в карбонатах, называется *связанной* в отличие от той, которая растворена в воде и называется *свободной*. Углекислота, содержащаяся в монокарбонатах и по количеству равная той, которая требуется для их превращения в бикарбонаты, называется *недостающей*.

CO_2 служит источником углеродного питания автотрофов; сложнее его значение в жизни гетеротрофов. При высоких концентраци-

ях CO_2 ядовит для животных, и по этой причине они часто отсутствуют во многих родниках с водой, пересыщенной углекислотой. В небольших концентрациях CO_2 нужен животным для регуляции метаболизма и синтеза различных органических веществ. Описан ряд реакций карбоксилирования, с помощью которых углерод разных соединений включается в белки, липиды, углеводы, нуклеиновые кислоты и другие вещества. В опытах на молоди севрюги уже через 5 ч после добавления в воду радиоактивного NaCO_3 меченый ^{14}C обнаруживался сначала в гликогене, несколько позже — в липидах и белках мышц. Используется углекислота и как исходный субстрат в процессах биосинтеза гегеротрофными бактериями.

Выступая как донатор углеродных атомов для построения органических соединений, углекислота одновременно значительно влияет на регуляцию обменных процессов. Так, с повышением в воде концентрации CO_2 до 60 мг/л величина рациона пескарей возрастает, линейный рост резко замедляется, а масса тела увеличивается за счет прогрессирующего обводнения тканей. Темп роста молоди севрюги в воде с концентрацией бикарбонатов 510 мг/л увеличивался на 29% по сравнению с контролем, но снижался на 10%, когда их содержание возрастало до 1022 мг/л. Даже 20-минутное купание мальков растительноядных рыб в 1%-ном растворе бикарбонатов сопровождалось ускорением их роста на 10% и повышением жизнестойкости молоди (Романенко, 1980).

С увеличением концентрации CO_2 в воде возрастает его содержание в жидкостях тела. Например, у карпов эта зависимость в диапазоне 0—2 моль/л CO_2 носит линейный характер (Романенко, 1983). Увеличение концентрации углекислоты в крови вызывает соответствующие сдвиги ее содержания в тканях, сопровождающиеся теми или иными метаболическими эффектами. Таким образом, вопреки имевшимся ранее представлениям углекислота — фактор очень сложного значения в жизни животных.

Сероводород. В водоемах он образуется почти исключительно биогенным путем за счет деятельности различных бактерий. Для водного населения он вреден как косвенно — через снижение концентрации кислорода, идущего на окисление S^{2-} до S , так и непосредственно. Для многих гидробионтов он смертелен даже в самых малых концентрациях. Обитающие в чистой воде полихеты *Nereis zonata*, *Phyllodoce tuberculata*, рачки *Daphnia longispina* и многие другие организмы не переносят даже следов сероводорода. Терпимее к нему формы, живущие среди гниющего ила. Полихета *N. diversicolor* способна жить 6 дней в воде с концентрацией H_2S до 8 мл/л, червь *Capitella capitata* — 8 дней при концентрации до 20,4 мл/л. С возрастом устойчивость к ядовитому действию H_2S у гидробионтов обычно повышается. Так, для молодых, средневозрастных и взрослых рачков *Artemia salina* летальная концентрация H_2S соответственно равна 76,88 и 109 мл/л (Воскресенский и Хайдаров, 1968). Образование больших количеств этого газа может вызывать заморы, как нередко наблюдается летом в Каспийском и Азовском морях во время штелей. Достаточно шторму

перемешать воду, чтобы кислород, насытив водную толщу, окислил сероводород и заморные явления прекратились.

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

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

Освобождение воды от сероводорода происходит за счет окисления, протекающего как абиогенно, так и биогенно, в результате жизнедеятельности бактерий, главным образом серных. Как показали исследования Ю. И. Сорокина, в поверхностных слоях воды, где много кислорода, окисление сероводорода (до сульфата и тиосульфата) осуществляется абиогенно. У верхней границы сероводородной зоны биологическим путем окисляется около трети S^{2-} , глубже деятельность серных бактерий подавляется. Помимо серных бактерий H_2S окисляют фотосинтезирующие пурпурные и некоторые зеленые бактерии, использующие сероводород в качестве донатора водорода.

Метан. Подобно сероводороду, ядовит для большинства гидробионтов. Образуется при микробном разложении клетчатки и других органических веществ. Обычно его объем составляет около 30—50% от всех газов, выделяемых донными отложениями в воду. Скорость образования метана зависит главным образом от количества разлагаемого субстрата и температуры. В водоемах-охладителях АЭС выделяется до 200—300 мл CH_4 на 1 м² в сутки. В р. Саар на загрязненных участках суточный синтез метана в толще воды достигает 1,5 мкмоль/л, в более чистых — 0,2—0,5 мкмоль/л (Zaiss, 1979). На мелководьях тропических морей

из илистых грунтов в сутки выделяется 30—40 мкмоль/м², из крупнодисперсных — примерно в 10 раз меньше. Особенно много метана выделяют грунты прудов и озер с высоким содержанием органических веществ.

Часть образующегося в водоемах метана поступает в атмосферу, часть окисляется микроаэрофильными бактериями (*Pseudomonas* и др.) до H₂CO₃. Количество метанооксиляющих бактерий в толще воды обычно измеряется десятками и сотнями в 1 мл, в грунте — сотнями тысяч в 1 г. Они могут использовать CH₄ даже в очень малых концентрациях (до 0,05 мкмоль/л), препятствуя его накоплению в толще воды. В эвтрофном озере Черное Кичиер интенсивность окисления метана на нижней границе распространения кислорода достигала почти 0,46 мл/л воды в сутки; низкие температуры не лимитируют деятельность метанооксиляющих бактерий (Горленко и др., 1977).

Ионы минеральных солей. Суммарную концентрацию всех минеральных ионов, имеющих в воде, обозначают как ее *соленость*. Наиболее часто соленость пресных вод выражается в миллиэквивалентах, а морских вод — в граммах на 1 кг, или в *промилле* (‰). Значение минеральных ионов в жизни гидробионтов очень многогранно. Одни из них, получившие название *биогенов*, необходимы растениям для обеспечения процессов биосинтеза. К таким биогемам, лимитирующим рост и развитие гидрофитов, в первую очередь относятся ионы, содержащие азот, фосфор, кремний, железо. Другое значение минеральных ионов связано с влиянием на солевой состав гидробионтов (диффузия через их наружные покровы). Суммарная концентрация ионов определяет тоничность внешней среды водных организмов, условия их осморегуляторной работы. Наконец, с повышением солености воды возрастает ее плотность и вязкость, что существенно сказывается на плавучести гидробионтов и условиях их движения.

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

Выяснено, что специфика физиологического действия ионов преимущественно определяется не анионами, а катионами. Некоторые ионы, противоположно влияющие на одну и ту же функцию, называют антагонистами. Их действие может быть полярным, когда один ион действует в противоположном направлении, чем другой, и они взаимно нейтрализуют друг друга (например, Ca²⁺ уплотняет клеточную оболочку, Na⁺ — повышает ее проницаемость). В другом случае, при аполярном антагонизме, действие обоих ионов сходно (например, Ca²⁺ и K⁺), но в присутствии друг друга не проявляется.

По степени солености все природные воды, согласно Венецианской системе, принятой в 1958 г., подразделяют на *пресные* (до

0,5‰), миксогалинные, или солоноватые (0,5—30‰), эугалинные, или морские (30—40‰), и гипергалинные, или пересоленные (более 40‰). Миксогалинные воды в свою очередь подразделяют на олигогалинные (0,5—5‰), мезогалинные (5—18‰) и полигалинные (18—30‰). К пресным водоемам относятся реки и большинство озер, к эугалинным — Мировой океан, к миксогалинным и гипергалинным — некоторые озера и отдельные участки Мирового океана.

Виды, выносящие значительные колебания солености, называют эвригалинными в отличие от стеногалинных, не выдерживающих больших изменений концентрации солей. К типичным эвригалинным формам относятся, например, рачки *Chydovus sphaericus*, ресничный червь *Macrostoma hystrix* и инфузория *Pleuronema chrysalis*, способные жить в солоноватой, пресной и морской воде. В основе эвригалинности лежит способность организмов либо стабилизировать тоничность внутренней среды (гомоосмотичность), либо существовать в условиях ее изменения (пойкилоосмотичность). Тоничность внутренней среды гомоосмотических организмов (осморегуляторы) выше (пресноводные) или ниже (морские), чем в окружающей воде. В первом случае в результате действия физико-химических сил происходит обводнение, во втором — обезвоживание организмов, поскольку их наружные покровы в той или иной степени проницаемы для воды. Диапазон эвригалинности гидробионтов определяется их способностью нейтрализовать процессы гидратации или дегидратации путем удаления физиологическими средствами излишка воды и ее дополнительного потребления при обезвоживании.

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

Водородные ионы и окислительно-восстановительный потенциал.

Концентрация водородных ионов в природных водах довольно устойчива, поскольку эти воды благодаря присутствию карбонатов представляют собой сильно забуференную систему. В отсутствие карбонатов рН воды может снижаться до 5,67, если она насыщена CO_2 . В сфагновых болотах рН нередко достигает 3,4, так как в воде мало карбонатов и присутствует серная кислота. Во время интенсивного фотосинтеза рН иногда поднимается до 10 и более вследствие почти полного исчерпания CO_2 и подщелачивания воды карбонатами. В морских водах рН обычно составляет 8,1—8,4. Воды с рН от 3,4 до 6,95 называются кислыми, с рН от 6,96 до 7,3 — нейтральными, с рН > 7,3 — щелочными. В одном и том же водоеме в течение суток рН может колебаться на 2 единицы и более: ночью вода подкисляется выделяющимся в процессе дыхания CO_2 , днем подщелачивается в результате потребления CO_2 растениями. В грунтах озер и болот рН обычно не поднимается до 7, в морских

остатках он, как правило, выше 7, особенно на участках с достаточно выраженным течением.

Влияние концентрации водородных ионов на организмы сказывается через воздействие на скорость ферментативных процессов, на работу мембранных транспортных систем, на состояние самих мембран. Среди гидробионтов различают формы *стеноионные*, обитающие в водах с колебаниями рН в 5—6 единиц, и *эвриионные*, выдерживающие большие изменения этого фактора. Из эвриионных форм можно назвать личинок комара *Chironomus*, способных выдерживать колебания рН от 2 до 10, рачков *Cyclops languidus* и *Chydorus ovalis*, коловраток *Anuraea cochlearis* и др.

Стеноионные формы, предпочитающие кислые воды, называются *ацидофильными*, обитающие в щелочных водах — *алкалифильными*. К первым, в частности, относятся жгутиковые *Cartesia obtusa* и *Astasia*, коловратка *Elosa worallii* и другие обитатели сфагнового болота, живущие в воде с рН до 3,8 и не встречающиеся в нейтральных и щелочных водах. Примером алкалифильных гидробионтов служат моллюски с известковой раковиной, обитающие в водах с рН > 7. Бентосные формы пресных вод, живущие в условиях некоторого подкисления среды, заметно легче выдерживают отклонения рН в сторону меньших величин, чем больших.

Характеристика окислительно-восстановительного потенциала (Еh) дается обычно в милливольтгах или в величинах гН (логарифм величины давления молекулярного водорода, взятый с обратным знаком). В наибольшей степени Еh грунтов зависит от состояния таких равновесных систем, как $Fe^{3+} \rightleftharpoons Fe^{2+}$; $Mn^{3+} \rightleftharpoons Mn^{2+}$; $NO_3^- \rightleftharpoons S^0$.

На величину Еh влияет как относительное, так и абсолютное количество подвижных форм Fe, Mn, S и других элементов с переменной валентностью. Вода морских и пресных водоемов, содержащая значительное количество кислорода, имеет положительный Еh порядка 300—350 мВ, т. е. является средой окисленной, и величина гН в ней может достигать до 35—40. В придонных слоях воды, где содержание кислорода резко падает, Еh приобретает обратный знак, гН падает до 25—12, а в присутствии H_2S — еще ниже.

В зависимости от величины редоксипотенциала поведение гидробионтов может резко меняться. Например, личинки комара *Chironomus dorsalis* с падением Еh до отрицательных величин меняют знак фототаксиса с отрицательного на положительный и мигрируют к поверхности воды. Серные бактерии наиболее интенсивно окисляют H_2S , когда Еh выше 60 мВ; если Еh меньше 60 мВ, интенсивность окисления H_2S снижается из-за недостатка окислителя (Сорокин, 1968).

Растворенные органические вещества. В основной своей массе органическое вещество, растворенное в воде, представлено *водными лигуном*, состоящим из трудноразлагаемых *гуминовых кислот*. В несравненно меньших количествах встречаются различные сахара, аминокислоты, витамины и другие подвижные фракции органического вещества, многие из которых выделяются в воду в процес-

се жизнедеятельности гидробионтов. Суммарная концентрация растворенного органического вещества в водах Мирового океана обычно колеблется в пределах от 0,5 до 6 мгС/л. Например, в Атлантике его средняя концентрация равна 1,54 мгС/л (Скопинцев, 1966). Принято, что из общего количества органического вещества в морской воде на долю растворенного приходится 90—98% и лишь 2—10% представлено в форме живых организмов и детрита (в пропорции 1:5). Другими словами, в морской и океанской воде растворено в десятки и сотни раз больше органического вещества, чем его содержится в живых организмах. Примерно такая же картина наблюдается в пресных водах. Мерой содержания в воде растворенного органического вещества служит ее *окисляемость* — количество кислорода, идущее на окисление органики перманганатом (*перманганатная окисляемость*) или бихроматом (*бихроматная окисляемость*). В первом случае в силу значительного недоокисления стойких веществ величины окисляемости получаются заметно меньшими, чем во втором, хотя и бихромат окисляет далеко не всю органику в воде. По разнице величин перманганатной и бихроматной окисляемости можно до некоторой степени судить о качестве растворенного в воде органического вещества.

Вследствие химической стойкости основная масса растворенной в воде органики большинством гидробионтов в пищу не используется, и только немногие организмы, в частности бактерии и грибы, представляют в этом отношении исключение. Скорость микробиального разложения гуминовых веществ может резко возрастать в результате происходящего на свету фотолитического изменения; особенно сильно — под действием УФ-облучения, даже длящегося всего несколько минут (Strome, Millea, 1978).

Очень многие гидробионты используют растворенные в воде сахара, витамины, аминокислоты и другие легкоусвояемые вещества (см. гл. 4). Для растений иногда существенное значение имеет присутствие в воде щелочной фосфатазы (например, выделяемой цианобактериями), способствующей высвобождению фосфора из монофосфорных эфиров — экзометаболитов водорослей. Растворенная в воде АТФ, выделяемая отмершими водорослями, — важный компонент метаболизма бактерий (Riemann, 1979). Трофическая роль растворенных органических веществ повышается в связи с их тенденцией к агрегации. Например, во фракциях морской воды, содержащих органические вещества с $M_r 10^4—3 \cdot 10^5$, обнаружены агрегаты с относительно постоянной конфигурацией размером 2—4 мкм; во фракциях с $M_r 10^3—10^4$ обнаруживаются частицы размером до 0,01 мкм (Мишустина, 1975).

У гидробионтов исключительно развита способность к обнаружению растворенных органических веществ с помощью разного рода хеморецепторов. Руководствуясь ими, простейшие находят особей своего вида, апробируют пищу. Многоклеточные животные благодаря хеморецепции распознают пищу и другие объекты на расстоянии от нескольких сантиметров до многих метров. Слепленые рыбы *Hydorhynchus notatus* хорошо различают запахи рдеста,

роголистника, валлиснерии и других растений, а также запахи многих рыб. Пользуясь хеморецепторами, рыбы находят путь на нерестилища. В одном из опытов лосося *Oncorhynchus kisutch* с заткнутой носовой полостью в равной степени шли на нерестилища в свою и чужую реку, в то время как интактные рыбы никогда не ошибались в выборе. Гольяны и многие другие рыбы обнаруживают особей своего вида, пользуясь только хеморецепцией, и образуют защитные стаи, воспринимая «запах» хищников. О тонкости восприятия гидробионтами химизма среды дают понятие опыты по изучению обоняния угрей и карасей. Первые различают алкоголь в концентрации 1 г на 6 тыс. км³, вторые — нитробензол в концентрации 1 г на 100 км³ воды. В опытах Бретта лосося обнаруживали полипептид с аминокислотой серином в концентрации 1 : 8 · 10⁸ и полностью прекращали миграцию в ту реку, куда вносилось это вещество. Бретт указывает, что полипептид имеет запах кожи морских млекопитающих и потому отпугивает лососей.

Взвешенные вещества. С известной степенью условности их подразделяют на взмученный грунт, содержащий небольшое количество органического вещества, и детрит, в котором его сравнительно много. Грунт взмучивается в результате эрозии ложа водоемов во время движения воды, особенно в реках, водохранилищах, мелких озерах и прудах. Детрит, находящийся в воде, состоит из минеральных и органических частиц, объединяющихся в сложные комплексы, так как любая минеральная частица адсорбирует на своей поверхности органическую пленку, которая в свою очередь заселяется бактериями. В формировании детрита принимают участие минеральная взвесь, отмершие организмы и их части, а также органическое вещество, растворенное в воде. Помимо этого частицы детрита — места огромной концентрации и высокой биологической активности микроорганизмов. По размерному составу различают ультра-, микро-, мезо- и макродетрит; наименьшие размеры частиц детрита — 0,1 мк. Количество детрита, взвешенного в воде Мирового океана, равно примерно 10¹¹ т; на его долю приходится до 8—10% всего органического вещества, сосредоточенного в воде. За счет взвешенного в воде детрита в той или иной степени питаются многие коловратки, ракообразные, моллюски, иглокожие и другие животные.

Присутствие в воде больших количеств взвеси может ухудшать условия фотосинтеза. Неблагоприятное действие она оказывает на животных, так как при оседании захоранивает организмы, обитающие на грунте, и нарушает питание гидробионтов-фильтраторов. Например, моллюск *Margaritana margaritifera* исчез в реках Валдайской возвышенности, где он жил 40—50 лет назад, из-за помутнения воды вследствие распашки песчаных склонов. Донная фауна очень мутной р. Риони по сравнению с прозрачными реками Кавказа в 2—3 раза беднее по числу видов и в 200—250 раз — по количеству организмов (Жадин, 1940). Крайне бедны жизнью реки Сырдарья, Амударья и многие другие, отличающиеся высокой мутностью воды.

Во многих водоемах существенно выражена своеобразная циркуляция взвешенных органических веществ, связанная с потоком пузырьков из глубины к поверхности. В морских водах пузырьки воздуха могут адсорбировать и переносить к поверхности около половины органического азота и углерода, включая их в состав пены. В ней быстро образуются крупные (>1 мм) агрегаты органического вещества, в основной своей массе опускающиеся вглубь. По наблюдениям в Атлантике, перенос взвешенного органического вещества пузырьками воздуха у Бермудских о-вов достигал 0,4 мкг, над шельфом — 0,8 и в заливе Наррагансетт — 4 мкг $C/m^2 \cdot c$ (Wallace, Duce, 1978).

Физико-химические явления в водоемах

Существование гидробионтов в огромной степени определяется особенностями физико-химических явлений, возникающих в результате взаимодействия гидросферы с другими оболочками Земли, ее вращения и влияния космических факторов. К экологически наиболее важным относятся создаваемое водой давление, гидродинамика, динамика температуры и освещенности, акустические эффекты, колебания уровня ионизирующей радиации, изменчивость электрических и магнитных полей. Экологическое значение этих факторов многогранно. Они непосредственно влияют на метаболизм гидробионтов, как и вещества, находящиеся в воде, модулируют экологическое значение последних, играют огромную роль в ориентации организмов, дают им информацию о времени и пространстве.

Давление воды и гидродинамика. Для гидробионтов давление имеет значительно большее экологическое значение, чем для аэробиев, поскольку барические контрасты в гидросфере выражены гораздо сильнее, чем на суше.

Давление воды. С продвижением вглубь давление воды быстро возрастает и в придонных слоях Мирового океана может превышать 10^8 Н/м². Гидробионты, способные существовать в широком диапазоне давлений, называются *эврибатными* (bathus — глубина), а не выдерживающие больших колебаний этого фактора — *стенобатными*. Например, голотурии *Elpidia* и *Myriotrochus* встречаются на глубинах от 100 до 9000 м, только глубже 4,5—5 км обитают актинии сем. Galatheantemidae, лишь мелководьем ограничивается распространение многих литоральных форм. Помимо давления на вертикальное распределение гидробионтов могут влиять и другие факторы.

Какой-либо корреляции между сложностью организации гидробионтов и их толерантностью к изменениям давления нет. Реакция на его повышение сверх приспособительных возможностей у всех водных животных сходна: сначала возбуждение и усиление двигательной активности, затем тетанус, инактивация и гибель. У многих гидробионтов повышение давления вызывает положительный фототаксис, снижение — отрицательный. Величина давления сигнала

лизирует животным глубину их нахождения, и они выбирают ее, подчиняясь барическому градиенту. Особенно важно это для гидробионтов, регулярно совершающих значительные вертикальные миграции.

Личинки многих донных беспозвоночных реагируют на повышение давления всплыванием, а на более поздних стадиях развития — оседанием, что способствует расселению малоподвижных или неподвижных бентосных животных. Установлено, что сжимаемость многих гидробионтов на 15—40% выше, чем воды, и они всегда могут найти такую глубину, где окажутся в условиях устойчивой нейтральной плавучести (невесомости), позволяющей не затрачивать энергию на преодоление сил гравитации.

Гидростатическое давление влияет не только на распределение гидробионтов, но и на их метаболизм и состояние различных биологических структур. Действие давления усиливается с понижением температуры и максимально — в морских глубинах, где вода холоднее. Сопряженность действия обоих факторов объясняется тем, что с повышением давления и понижением температуры молярные объемы веществ уменьшаются, молекулы сближаются, их подвижность ограничивается и реакционная способность падает. В соответствии с принципом Ле Шателье давление ингибирует реакции, сопровождающиеся увеличением объема системы, и ускоряет те, которые характеризуются обратным эффектом. В большинстве случаев метаболические реакции у организмов, обитающих при нормальном давлении, сопровождаются увеличением объема системы и потому крайне чувствительны к изменению барического фактора.

У глубоководных организмов вырабатываются различные биохимические адаптации, в какой-то мере нейтрализующие неблагоприятные последствия высоких давлений. В некоторых случаях синтезируются ферменты с меньшим объемом, чем у предшественников, и давление не только не тормозит, но даже ускоряет их образование. В других случаях требуемая скорость реакций обеспечивается за счет дополнительных энергозатрат. Нередко в условиях высоких давлений меняется структура белков и других соединений в направлении уменьшения объема их молекул. Регулируя концентрацию, состав и активность имеющихся ферментов, организмы в той или иной степени стабилизируют обмен в условиях переменного давления. Такая способность, выработавшаяся исторически, наиболее выражена у эврибатных форм. Например, с повышением давления скорость действия пируваткиназы у поверхностных и глубоководных рыб падает значительно сильнее, чем у мезопелагических, обитающих в более широком диапазоне давлений (Хочачка, Сомеро, 1977).

Помимо ингибирования метаболизма в результате подавления синтеза активированных комплексов и реакций, сопровождающихся увеличением объема системы, давление может влиять на скорость метаболизма, изменяя состояние цитоплазмы. С повышением давления равновесие в системе золь — гель смещается в правую сторону, поскольку это ведет к снижению объема системы. Так как

повышение температуры смещает равновесие в обратном направлении, оно ослабляет барический эффект. В этой связи интересны данные о том, что в условиях возросшего давления гидробионты меняют свое отношение к температуре, становясь теплолюбивее (Kinney et al., 1981).

Найдено, что у ряда рыб и ракообразных, обитающих в диапазоне 10—900 м, процентное содержание белка и скорость метаболизма закономерно снижаются с увеличением глубины их местообитаний (Quetin et al., 1980) соответственно уравнениям $B = 80,7x^{-0,15}$ и $M = 163,4x^{-0,48}$, где x — глубина, B и M — соответственно содержание белка и скорость метаболизма. Замедление метаболизма у глубоководных организмов носит универсальный характер, что свидетельствует только о частичной компенсации ингибирующего влияния высоких давлений биологическими средствами.

Согласно данным ряда авторов, на больших океанических глубинах прекращается метаболическая активность бактерий, которая, однако, сохраняется у представителей микрофлоры, обитающих в кишечниках глубоководных амфипод и голотурий. Симбиотическая барофильная микрофлора отличается от свободноживущей на тех же глубинах и, вероятно, существует благодаря высокой концентрации питательных веществ в кишечниках своих хозяев. По наблюдениям в Индийском океане, на глубинах свыше 4000 м жизнеспособная гетеротрофная микрофлора осадков встречается лишь в верхнем слое грунта толщиной 2—10 см (Сорокин, 1983).

Органами восприятия гидростатического давления у гидробионтов обычно служат различные газовые камеры (плавательные пузыри рыб, газовые включения в цитоплазме простейших, воздухоносные полости в подошве некоторых медуз, в раковинах головоногих и брюхоногих моллюсков и др.). Изменение давления газа в камерах, воспринимаемое различными рецепторами, служит организмам датчиком глубины их нахождения и позволяет активно контролировать ее.

Гидродинамика. К ее основным элементам относятся течения, волнения и перемешивание вод. В реках течения связаны с наклоном русла, в озерах (особенно больших) и морях они вызываются другими причинами. По происхождению, т. е. возбуждающим факторам, различают течения *градиентно-гравитационные*, *фрикционные*, *приливные* и *инерционные*. Среди первых в свою очередь выделяют *плотностные*, возникающие вследствие перераспределения полей плотности (степени нагретости и солености вод), *бароградиентные*, обуславливаемые перераспределением полей атмосферного давления, и *стоковые*, вызываемые притоком береговых вод, выпадением осадков, испарением и некоторыми другими причинами. Фрикционные течения определяются трением воздушных масс о водную поверхность, приливные — действием сил притяжения Луны и Солнца. К инерционным относятся течения, наблюдаемые после прекращения действия всех возбуждающих факторов. По траектории движения различают течения прямолинейные, криволинейные, циклонические и антициклонические. Круговые циклониче-

ские течения в северном полушарии направлены против движения часовой стрелки, антициклонические — по ее ходу (в южном полушарии — наоборот).

Траектория течений зависит не только от направления действия подмывающих их сил, но и от многих других причин — очертаний берегов, рельефа дна, глубины. Очень большое влияние на траекторию течений оказывают силы Кориолиса. Если поток движется с востока на запад, т. е. против направления вращения Земли, его линейная скорость снижается, центробежная сила уменьшается и поток смещается в сторону полюса. В обратном случае он смещается к экватору. Поэтому в северном полушарии все потоки долготного направления уклоняются по ходу движения вправо, в южном полушарии — влево. То же самое наблюдается и у потоков меридиального направления. Поток, идущий от полюса к экватору и имеющий в высоких широтах относительно малую линейную скорость вращения, отстает от движения Земли и отклоняется на запад, т. е. вправо в северном полушарии и влево — в южном. Продвигаясь из низких широт в высокие, поток все время будет иметь большую линейную скорость вращения, чем Земля в соответствующей точке, и отклоняться на восток, пока излишек скорости не погасится какими-то силами. По рассматриваемым причинам у всех рек северного полушария правый берег обычно более подмываемый (крутой), чем левый, в южном — наоборот.

По расположению различают течения поверхностные, глубинные, придонные, прибрежные и др., в зависимости от физико-химических особенностей — теплые, холодные, пресные, соленые, по степени устойчивости — постоянные, периодические и временные.

Среди различных форм перемешивания воды различают *турбулентное*, или *фрикционное*, вызываемое ветром, *конвективное*, связанное с погружением вглубь более плотных холодных и соленых вод (соответственно температурная и соленостная конвекция), и молекулярное. Роль последнего сравнительно невелика.

Для непроточных водоемов характерна *стратификация* воды — то или иное распределение слоев с разными гидрологическими характеристиками. Она может быть *устойчивой*, или *положительной*, когда плотность воды возрастает с глубиной, и *неустойчивой* — при обратном расположении. Чем сильнее выражен положительный градиент плотности, тем выше устойчивость слоев и слабее их перемешиваемость. Если под влиянием охлаждения или осолонения плотность поверхностного слоя возрастает, стратификация становится все менее устойчивой или превращается в неустойчивую, что резко отражается на интенсивности конвекции. Например, в Средиземном море летом соленость поверхностного слоя из-за повышенного испарения достигает 39‰, но вследствие сильного прогрева воды стратификация остается положительной. При осенне-зимнем охлаждении температурная и соленостная конвекция суммируются, и перемешиванием охватывается слой до глубины более 1000 м.

При отсутствии перемешивания водная толща становится неоднородной по вертикали. В ней под влиянием различных факторов

возникает в той или иной форме выраженная *клинальность* (градиентность) гидрологических характеристик: плотности (*пикноклин*), температуры (*термоклин*), концентрации кислорода (*оксиклин*), азота (*нитроклин*) и др. Известное значение для перемещения воды имеет передвижение гидробионтов в ее толще. Еще большую роль играет фильтрационная деятельность водных животных — моллюсков, ракообразных, иглокожих и др., которые за несколько дней способны пропускать через свои отцеживающие аппараты весь объем воды, в котором обитают.

Волнения воды в основном связаны с взаимодействием водных и воздушных масс, а в морских водоемах — с приливно-отливными явлениями. Реже возникают сейсмические волны (*цунами*), достигающие огромной высоты и большой разрушительной силы. Наиболее резко действие волн проявляется в прибрежье, где прибой перетирает грунт, перемещая его по вертикали и горизонтали. Некоторое представление о силе прибой может дать тот факт, что у скалистых берегов вода иногда взлетает на высоту до 100 м и более.

Движение воды имеет для гидробионтов прямое и косвенное значение. В первом случае речь идет о переносе пелагических организмов в горизонтальном направлении, перемещении их по вертикали и вымывании бентосных форм из грунта, часто сопровождающемся их сносом течениями воды, как это наблюдается в ручьях и реках. Косвенное влияние движения воды на гидробионтов сказывается через принос пищи и кислорода, унос метаболитов, выравнивание температурных и других гидрологических градиентов, а также через воздействие на формирование грунтов. В областях сильных придонных течений грунты более подвижны, содержат меньше тонких фракций, подвержены взмучиваниям; донные осадки здесь не накапливаются. Обратная картина наблюдается там, где течения слабы или их нет.

Движение воды гидробионты воспринимают с помощью различных рецепторов. Рыбы оценивают скорость и направление течения органами боковой линии, ракообразные — антеннами, моллюски — рецепторами в выростах мантии. У очень многих беспозвоночных есть виброрецепторы, воспринимающие колебания воды. У гребневиков они обнаружены в эпителии, у гидромедуз — по краям мантии, у раков представлены веерообразными органами, находящимися в углублениях поверхности тела, личинки насекомых воспринимают вибрацию воды волосками и щетинками.

В пределах каждого водоема вода не однородна по своим физико-химическим характеристикам. Даже в сравнительно небольших водоемах водная толща состоит из отдельных *водных масс*. Водная масса — это некоторый сравнительно большой объем воды, формирующийся в определенных географических условиях бассейна или в самом водоеме, обладающий в течение каждой фазы гидрологического режима почти постоянными величинами и относительно равномерным распределением физических, химических и биологических характеристик, составляющих единый комплекс и

распространяющихся как единое целое (Буторин, 1969). Даже перемещаясь в географических координатах (при наличии течений), водные массы устойчиво сохраняют свои гидрологические особенности и потому являются характерными биотопами пелагических организмов.

Температура. Экологическое значение температуры исключительно велико, так как, с одной стороны, гидробионты весьма чувствительны к ее изменениям, а с другой — крайне разнообразны термические условия, в которых существуют водные организмы. Неодинаков температурный режим в водоемах разного типа и географического положения, в различные сезоны года и время суток. В пределах одного водоема или его участка существуют температурные градиенты, выраженные (иногда очень резко) во всех направлениях, и каждое передвижение гидробионтов автоматически сопровождается новой термической обстановкой.

Как экологический фактор температура влияет на географическое распространение и зональное распределение гидробионтов, на скорость и характер протекания различных жизненных процессов, а также может иметь сигнальное значение. Виды, адаптированные к существованию в широком температурном диапазоне (более 10—15°С), называются *эвритермными* (например, моллюск *Hydrobia ulnensis* живет при температуре от —1 до 60°С), в узком — *стенотермными*. Последние могут быть теплолюбивыми, или *термофильными* (например, рачок *Thermosbaena mirabilis* обитает при 45—48°, не выдерживая охлаждения до +30°), и холодолюбивыми, или *криофильными* (многие приполярные организмы, не встречающиеся при положительных температурах). Чем варибельнее термические условия в местообитании, тем эвритермнее его население.

Адаптация пойкилотермных гидробионтов к изменчивости температурных условий в гидросфере идет по двум линиям: одна из них — выработка эвритермности, другая — выбор мест обитания с устойчивым температурным режимом или такая их смена, при которой организмы избегают воздействия крайних температур. Так, многие беспозвоночные и рыбы уходят осенью из охлаждающихся вод прибрежья в открытые зоны водоемов, а весной мигрируют в обратном направлении. С той же целью могут совершаться и вертикальные перемещения для нахождения оптимальных температурных условий на той или иной глубине. В связи с неодинаковыми требованиями к температуре на разных стадиях онтогенеза может наблюдаться пространственная разобщенность мест нахождения молодых и взрослых стадий.

Обычно морские организмы менее эвритермны, чем обитатели континентальных водоемов, где температурные колебания выражены резче. Эвритермность гидробионтов определяется не только диапазоном переносимых температур, но и степенью подавления их жизнедеятельности с отклонением условий от оптимальных. Чем выше вершина кривой, описывающей изменение активности организма с повышением температуры, тем стенотермнее вид (рис. 2). Характерна асимметрия кривой; оптимум значительно ближе к

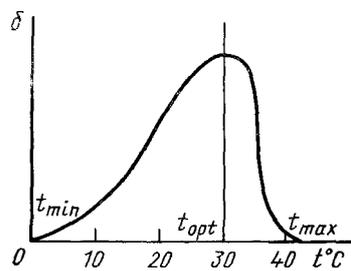


Рис. 2. Схема реакции пойкилотермных гидробионтов на изменение температуры (по Ивлеву и Лейзеровичу, 1960):

δ — биологические показатели, t_{min} — нижняя летальная температура, t_{opt} — оптимальная температура, t_{max} — верхняя летальная температура

вой шок — уже при 29°С. Гребневики *Bolinopsis infundibulum*, содержащиеся при 1—3°С, начинали распадаться при 20—21°С, а особи, находившиеся в воде с температурой 13 и 23°С, выдерживали соответственно 23 и 25°С. У молоди чудского сига температура теплового шока в апреле составляет 26°С, в июле поднимается до 31°С, а в ноябре снова возвращается к 26°С.

Показано, что теплоустойчивость клеток морских беспозвоночных связана с широтным распространением видов, расположением в море по вертикали и особенностями экологии; она не связана с филогенетическим положением вида, а определяется температурными условиями его существования (Жирмунский, 1963). Ткани одного организма обладают разной теплоустойчивостью, причем нервная — наименьшей и ее терморезистентность определяет верхний температурный порог существования гидробионтов.

У многих гидробионтов, периодически подвергающихся действию отрицательных температур, вырабатываются адаптации, предупреждающие замерзание соков тела. В основном они сводятся (если не говорить о реакциях избегания опасных зон) к снижению точки замерзания соков и повышению их способности к переохлаждению. Благодаря таким адаптациям многие литоральные организмы переносят понижение температуры до —10°С. Например, такие температуры выдерживают мидии. Моллюск *Palingera polaris*, вмерзая в лед, легко выносит охлаждение до —11°С и ниже, окружая себя слизью, ингибирующей рост ледяных кристаллов (Navgens, Shobica, 1973). Оживает после длительного вмерзания в лед рыба даллия. Активный образ жизни при —2°С ведут арктические и антарктические рыбы, в частности сайка, нототения и др. У трески *Gadus ogas* летом точка замерзания плазмы обычно равна —0,8°С, а зимой снижается до —1,6°С, что дает ей возможность вести активную жизнь при минимальных температурах воды. Ан-

максимуму, чем минимуму. Количественное выражение эвритермности вида получается, если поделить площадь под кривой на величину наибольшей ординаты. Этот принцип оценки можно распространить и на другие характеристики эврибионтности видов.

Установлено, что теплоустойчивость белков, клеток, органов и организмов в целом адаптивно связано с температурными условиями существования гидробионтов в их естественных местообитаниях. Как видно на рис. 3, холодное оцепенение медуз *Aurelia aurita* у берегов Флориды ($t=29^{\circ}\text{C}$) наступает при 11—12°С, а тепловой шок — при 20°С; у тех же медуз близ берегов Новой Шотландии ($t=14^{\circ}\text{C}$) холодное оцепенение наступает только при —1,4°С, а тепло-

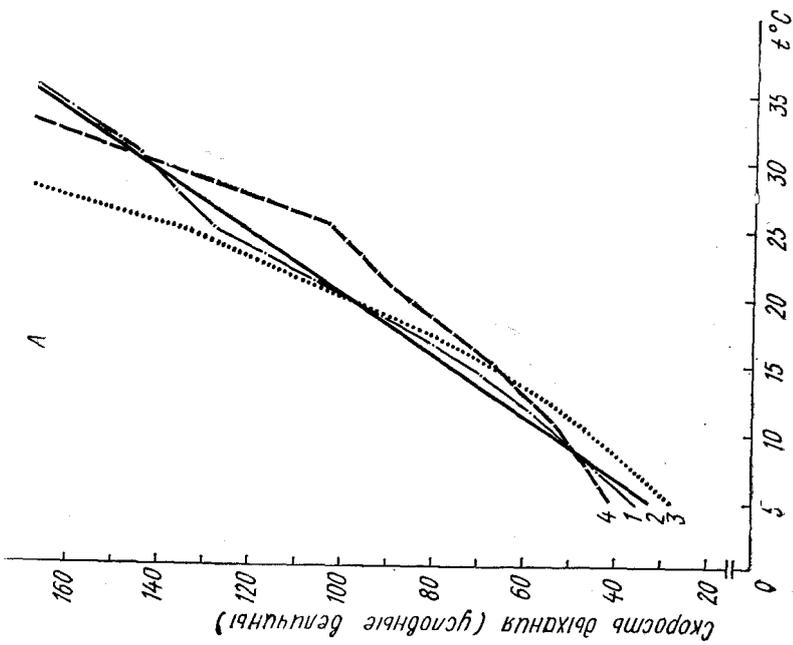
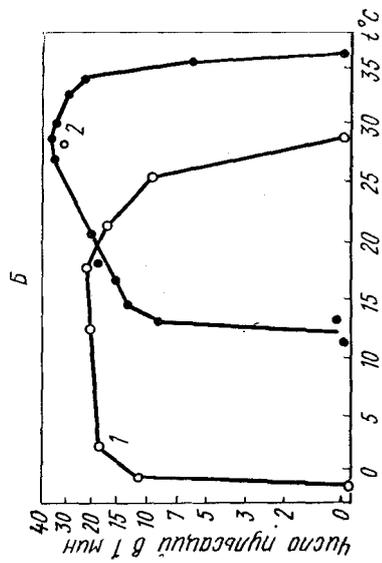


Рис. 3. Влияние температуры на жизнедеятельность гидробионтов. А — зависимость газообмена ракообразных от температуры (Галковская, Сушеня, 1983):

1 — экспериментальные данные (животные два дня акклиматизировались к испытываемым температурам); *аллоксима*: 2 — прямой, 3 — кривой Крога (с поправками Сушеня), 4 — уравнением Аррениуса;

Б — число плавательных движений у медузы *Aurelia aurita* из северного (1) и южного (2) участков ареала (из Одума, 1975).

Средняя температура в северном участке 14°С, в южном (Дортмунгас) 29°С



тарктическая *Tremotomus borchgrevininki* большую часть своей жизни проводит среди пластинок рыхлого льда, под сплошным льдом, опускаясь ниже только для откорма. Замерзание соков тела предупреждается выработкой специальных антифризов — гликопротеидных молекул, которые, действуя на водородные связи между гидролями, ослабляют структуру льда так, что он тает. Концентрация антифриза в крови рыб пропорциональна опасности замерзания. У некоторых беспозвоночных роль антифриза выполняет глицерин, который снижает точку замерзания и переохлаждения. Его гидроксильные группы, взаимодействуя с водой, уменьшают агрегацию ее молекул, ее структурированность и как следствие — возможность образования льда.

Чем чаще и сильнее периодические изменения температуры в естественных местообитаниях гидробионтов, тем выше их устойчивость к холодовым и тепловым повреждениям.

Влияние температуры на распределение гидробионтов определяется не только терморезистентностью особей. С одной стороны, крайние температуры могут нарушать процессы воспроизводства, с другой — отрицательно сказываться на конкурентоспособности вида и соответственно на особенностях его распространения.

Большое экологическое значение температура имеет как фактор, влияющий на скорость протекания различных процессов, в частности дыхания, роста и развития. Повышение температуры до каких-то пределов обычно сопровождается ускорением всех процессов. Иногда оно довольно удовлетворительно описывается уравнением Вант-Гоффа:

$$\lg K_2 = \lg K_1 + \frac{t_2 - t_1}{10} \lg Q_{10}$$

или уравнением Аррениуса

$$\lg K_2 = \lg K_1 + \frac{\mu(T_2 - T_1)}{2(T_2 \cdot T_1)} \lg e,$$

где K_1 и K_2 — скорости процессов при t_1 и t_2 (°C) или T_1 и T_2 (°K), Q_{10} и μ — коэффициенты. Обычно величина Q_{10} (ускорение, вызываемое повышением температуры на 10° C) заметно снижается по мере приближения температур к оптимальным и неодинакова для разных процессов. Например, величина этого коэффициента применительно к росту, питанию и дыханию рачка *Euphausia superba* в диапазоне 8—12° C соответственно составляла 3,5; 3 и 2 (Ross, 1982). Скорость развития дафний с повышением температуры от 10 до 30° C повышалась в 2,5 раза, а интенсивность метаболизма — всего в 1,3 раза (Галковская и др., 1983).

Возможно, что Q_{10} константен при ускорении метаболизма с повышением температуры, но различен при онтогенетическом росте и развитии животных, увеличиваясь с понижением температуры (Винберг, 1983). Как показала И. В. Ивлева (1981), скорость обмена гидробионтов хорошо описывается уравнением Аррениуса.

только в том случае, когда регистрируется у животных, длительное время (около двух недель) акклимированных к соответствующей температуре. Однако в действительности из-за погодных изменений и перемещения внутри водоема гидробионты никогда не имеют времени для такой акклимации и потому вопрос о возможностях использования уравнения Аррениуса остается дискуссионным. Многие гидробиологи для расчета температурного ускорения биологических процессов пользуются кривой Крога (рис. 3), которая аппроксимируется уравнением $K_2 = K_1 (0,3e^{0,071t} - 0,24)$, где K_2 — скорость роста при температуре t , K_1 — при температуре 20°C (Васкиел, 1977). Г. А. Галковская и Л. М. Суценья (1983) отмечают, что ускорение метаболизма с повышением температуры у гидробионтов, предварительно акклимированных к соответствующим термическим условиям, наиболее точно описывается уравнением прямой и наименее точно — формулой Аррениуса (см. рис. 3).

Для некоторых лососевых рыб скорость метаболизма (Q) при разной температуре (t) рекомендуется оценивать по уравнению $Q = ae^{kt}$, где a и k — коэффициенты (Смирнов и др., 1985). Из этого уравнения следует, что соотношение скоростей метаболизма с повышением температуры на одну и ту же величину остается постоянным. Согласно уравнению Аррениуса это соотношение скоростей с продвижением вверх по температурной шкале закономерно снижается.

Помимо перечисленных, имеется ряд других математических моделей, универсализирующих в широких пределах зависимость скорости биологических процессов от температуры. Им противостоит концепция «метаболической компенсации», согласно которой организмы могут избегать «тирании единообразных следствий уравнения Аррениуса» (как образно выразился известный физиолог Д. Баркрофт) путем регуляции работы ферментного аппарата. Стабилизация метаболизма достигается увеличением или снижением концентрации ферментов, изменением их набора, в частности образованием изоферментов с неодинаковым сродством к субстрату в разных участках температурного диапазона, и, наконец, модуляцией (изменением) активности имеющихся ферментов. В результате эффект температурных влияний сглаживается биологическими средствами, число которых тем больше, чем длительнее срок приспособления. У эвритермных организмов, эволюционно адаптированных к перепадам температуры, акклимация происходит быстрее, чем у стенотермных.

Широкий набор биохимических средств для поддержания гомеостаза в условиях колеблющихся температур в сочетании с различными поведенческими и анатомическими адаптациями позволяет гидробионтам в значительной мере осуществлять уровень присущего им обмена независимо от того, в теплых или холодных водах они обитают. Имеются формы, быстро растущие в арктических и антарктических морях, в умеренных и тропических водах. Ранее упоминавшаяся медуза *A. aurita* у берегов Новой Шотландии не меняет частоты плавательных сокращений в диапазоне от 4 до 20°C

(см. рис. 3). Почти не зависит от температуры обмен у беспозвоночных литорали, которые на протяжении суток попеременно подвергаются значительному охлаждению и нагреванию.

В ряде случаев с понижением температуры уровень обмена и скорость роста падают, но это часто объясняется не физико-химическими, а биологическими закономерностями. Например, зимой понижение обмена, когда пищи мало, предохраняет гидробионтов от истощения. Точно так же энергетически выгоднее снизить метаболизм после откорма у поверхности и последующего погружения в более холодные глубинные слои, где мигранты не питаются.

С изменением температуры наблюдаются существенные сдвиги в биохимическом составе гидробионтов, характере их метаболизма. Например, с похолоданием среди жирных кислот увеличивается доля моно- и полиненасыщенных, возрастает значение белка в процессах диссимиляции, меняется соотношение различных биохимических компонентов в теле. Как показал В. Д. Романенко (1981), у рыб с повышением температуры значительно активируются реакции карбоксилирования с использованием CO_2 , растворенного в воде, причем липидов, особенно триглицеридов, образуется больше, чем белков. У серебряного карася с повышением температуры от 10 до 30°С содержание полиненасыщенных жирных кислот в липидах митохондрий снижалось с 49 до 44%, а у канального сомика — с 42 до 37% (Хочачка, Сомеро, 1977). У планктонных рачков из разных прудов Венгрии с понижением температуры с 20—25 до 4—5°С содержание в фосфолипидах декозагексаеновой (т. е. полиненасыщенной) кислоты возрастало с 10 до 25% (Farkas, 1979). Способность мембран изменять свой жирнокислотный состав с изменением температуры имеет существенное значение для стабилизации метаболизма в условиях переменного терморежима.

Для многих гидробионтов установлено, что их рост и развитие ускоряются, если температура не стабильна, а колеблется в некоторых пределах с той или иной периодичностью (Галковская, Сушенин, 1981). В переменном режиме $t^\circ \pm \Delta t^\circ$, когда t равнялась 20°С, а Δt составляла 3—5°С, молодь карпа, карася, пестрого толстолобика, ротана и некоторых других эвритермных рыб росла на 10—20% быстрее, чем при постоянной оптимальной температуре 28—30°С (Константинов, Зданович, 1985). Эти данные говорят о необходимости критического пересмотра сложившегося понятия оптимума при дозировке фактора.

Очевидно, оптимум — не точка на шкале валентности, а переменная величина, колеблющаяся с некоторой амплитудой и частотой. Эти параметры в их взаимосвязи обуславливают ту или иную градиентную скорость изменения температуры, оптимальная величина которой специфична для экологически разных форм. Так, рост эвритермной молоди карпа, карася и ротана был максимальным при скорости изменения температуры 1,4—1,5°С за 1 ч. Более быстрые изменения температуры давали меньший эффект ускорения роста, а превышающие 5—6°С за 1 ч тормозили его; у стенотермных рыб (*Trichogaster leeri*, *Hemigrammus chaulolittatus*) опти-

мальная для роста скорость изменения температуры составляла всего $0,4-0,5^{\circ}\text{C}$ за 1 ч, а Δt — не более $1,5-2^{\circ}\text{C}$.

Во всех случаях оптимальные для роста амплитуды и скорости изменения температуры оказались сходными с теми перепадами, какие рыбы испытывают в естественных местообитаниях. По-видимому, для организмов неблагоприятно стационарное состояние фактора, если в естественных условиях оно динамично. Организмы, исторически адаптированные к экологическому разнообразию, не только резистентны к нему, но и нуждаются в нем (в пределах своей валентности); экологическое однообразие в своем высшем (предельном) выражении, создаваемом в искусственных условиях, не соответствует физиологическим потребностям организмов, угнетает их жизнедеятельность.

Свет. Особенно большое экологическое значение свет имеет для фотосинтезирующих растений. Из-за его недостатка они, например, полностью отсутствуют в многокилометровой толще глубинных океанских вод. Реже растения страдают от избытка света и отсутствуют в поверхностном слое воды, когда его освещенность становится для них чрезмерной.

Большинству животных свет нужен для распознавания среды и ориентации движений; часто он имеет сигнальное значение, определяющее многие стороны поведения гидробионтов. Под контролем светового фактора происходят грандиозные миграции зоопланктона и многих рыб, когда каждые сутки миллиарды тонн живых организмов перемещаются на сотни метров с поверхности в глубину и обратно. В ряде случаев обнаружено непосредственное действие света на животных как фактора, влияющего на жизненно важные биохимические процессы, в частности на выработку некоторых витаминов.

Для коловраток *Brachionus rubens* прослежено влияние светового фактора на смену форм размножения. Сменой светового режима контролируются у каракатицы *Sepia officinalis* сроки полового созревания и откладки икры. У моллюсков-прудовиков недостаток освещенности вызывает снижение плодовитости. В очень большой степени зависит от света окраска гидробионтов, которая у ряда животных может даже меняться, обеспечивая маскировку на том или ином фоне.

На гидробионтов влияет не только сила света, но и его спектральный состав. У солнечника *Actinophrys sol*, культуры которого освещались разным светом, численность особей снижалась с переходом от коротких волн к длинным. Рачки *Daphnia pulex* интенсивнее размножались, но были менее крупными при освещении их поляризованным светом. Сильное воздействие на гидробионтов оказывает УФ-облучение. По этой причине, например, крайне бедна эпифауна освещаемой поверхности коралловых рифов. В опытах асцидии, мшанки, губки и другие животные быстро погибали в аквариумах, не экранированных от естественного света, но хорошо чувствовали себя, когда пластиковый экран предохранял их от влияния лучей короче 400 нм. К УФ-облучению выше устойчивость пиг-

ментированных животных, и преимущественно ими представлена жизнь у поверхности воды при сильном освещении.

Сигнальное значение света преломляется через фотодинамический эффект, т. е. через те или иные двигательные реакции. У многих гидробионтов четко выражен фототропизм, причем у планктонных форм он чаще положительный, у бентосных — отрицательный. У подавляющего числа фотонегативных бентосных животных личинки светолюбивы, благодаря чему они некоторое время держатся в толще воды, где находят для себя более благоприятные условия (пища, кислород). Перемещение личинок течениями воды обеспечивает малоподвижным бентосным формам возможность широкого расселения в водоеме. С возрастом личинки становятся фотонегативными и, опускаясь на дно, переходят к бентосному образу жизни.

Знак фототропизма может зависеть от состояния внешней среды. В условиях резкого дефицита кислорода очень многие представители пресноводного бентоса из фотонегативных становятся фотопозитивными и, ориентируясь на свет, всплывают к поверхности, где респираторные условия лучше. Сходная картина наблюдается в случае резкого повышения концентрации ряда вредных веществ. Высокая освещенность как бы символизирует для животных чистоту воды, поскольку у дна она содержит больше растворенных веществ, чем у поверхности.

В условиях сильного освещения фотопозитивные организмы могут приобретать отрицательный фототропизм и уходить от света. По этой причине в прозрачных водоемах во время высокого стояния Солнца многие водоросли перемещаются из самого поверхностного слоя воды на глубину нескольких метров, избегая повреждающего действия излишней радиации. Например, водоросли *Gyrodinium kovalevskyi* и *Prorocentrum micans* становятся фотонегативными при ингибирующей фотосинтез освещенности 20 тыс. лк. Знак фототропизма не представляет собой постоянного свойства организмов, а имеет приспособительное значение.

Ориентируясь на свет, гидробионты находят для себя наиболее выгодное положение в пространстве. Особенно большое значение это имеет для морских планктонных организмов, которые, совершая регулярные суточные миграции, ночью поднимаются к поверхности воды, а днем опускаются на глубину 100—200 м. В большинстве случаев начало подъема и спуска определяется временем наступления той или иной освещенности, и таким образом свет приобретает для организмов сигнальное значение. Значительную роль играет свет и в вертикальных миграциях бентосных форм, когда они всплывают в толщу воды ради расселения, размножения и других потребностей.

Огромное значение имеет свет как источник информации о среде, а также для ориентации движений. В связи с этим у гидробионтов хорошо развиты различные фоторецепторы. Многие морские формы способны к свечению, или *биолюминесценции*. На глубине более 700 м она свойственна подавляющему большинству гидробионтов от простейших до рыб включительно. Биологическое зна-

чение биолюминесценции разнообразно: привлечение особей другого пола (многие полихеты), защита (светящаяся завеса многих каракатиц), подманивание добычи (некоторые рыбы). У бактерий и простейших свечение, по-видимому, неспецифично, будучи побочным эффектом окислительных процессов. Биолюминесценция осуществляется в результате окисления кислородом люциферина в присутствии фермента люциферазы.

Восприятие света гидробионтами. У водных организмов фоторецепция развита несколько слабее, чем у наземных, в связи со сравнительно быстрым угасанием света в воде. По этой же причине гидробионты отличаются близорукостью. У большинства рыб ближняя граница резкого видения лежит в пределах от 0,1 м до 5 см, хотя их глаза могут фокусироваться на бесконечность. Еще более близоруки беспозвоночные. Очевидно, дальность видения в воде в связи с быстрым поглощением в ней света не имеет такого значения, как на суше. С другой стороны, близорукость полезна для распознавания мелких объектов, которыми очень часто питаются гидробионты. Так, пресноводная американская рыбка *Lepomis* хорошо различает двухмиллиметровых рачков на расстоянии 1 см. Низкая освещенность обусловила способность гидробионтов различать очень слабо освещенные предметы. Так, *Lepomis* улавливает свет интенсивностью в одну десятиллиардную часть дневного, не воспринимаемого человеческим глазом. У глубоководных рыб с огромными, так называемыми *телескопическими* глазами способность к восприятию слабых световых раздражений еще выше. На глубинах более 6 км зрячие животные, по-видимому, отсутствуют. Зрительный индекс (отношение зрячих форм к общему числу видов) для населения океанов уменьшается с глубиной; на широте 60° ю. ш. равное количество слепых и зрячих форм наблюдается на глубине 150—500 м, в тропиках — на глубине 1200—1400 м (Menzies et al., 1968).

Некоторые водные животные различают поляризованный свет и ориентируют свои движения в соответствии с плоскостью поляризации. Например, моллюски *Littorina littoralis* и *L. saxatilis* четко реагируют на изменение плоскости колебания поляризованного света. По Солнцу и голубому небу (поляризованный свет) ориентирует свои движения бокоплав *Talitrus saltator*: если поместить над рачком поляроид и начать его вращать, то соответственно поворачивается и рачок. Такая же реакция обнаружена у рака *Eupagurus bernhardus*, краба *Uca tangari*.

Световые условия в воде. Свет, падающий на поверхность воды, частично отражаясь от нее, проникает в глубину, где поглощается и рассеивается молекулами воды, а также находящимися в ней частицами. При отвесном падении радиации она отражается на 2%, с уменьшением угла падения до 30 и 5° — на 25 и 40% соответственно. Если гладкость водной поверхности нарушается (волнения), степень отражения падающей радиации заметно возрастает. Например, в отсутствие ветра она составляет ~5%, а при легком и сильном — соответственно 15 и 30%.

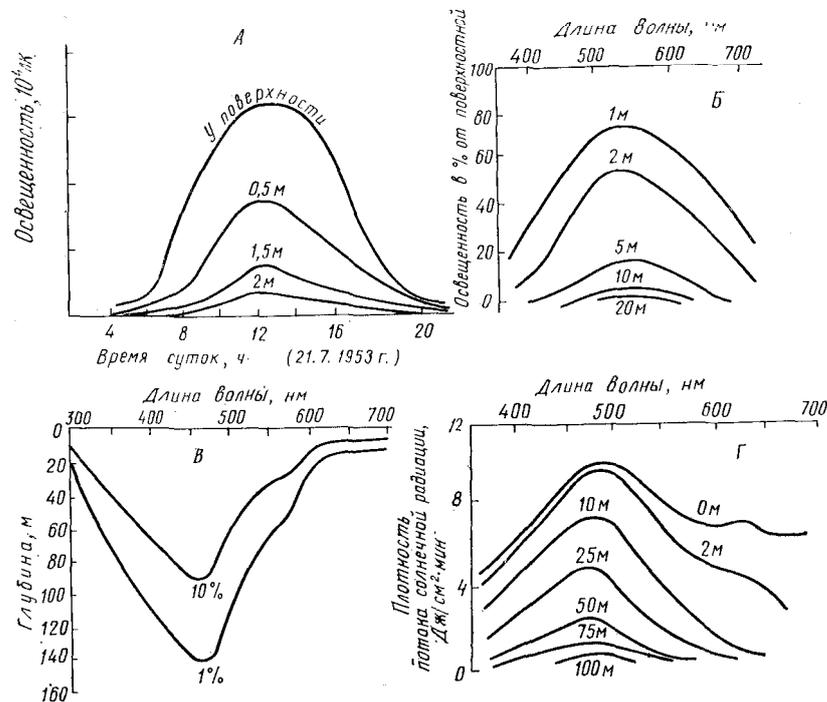


Рис. 4. Проникновение света в воду. А — освещенность разных горизонтов воды Цимлянского водохранилища в течение дня (по Потапову, 1956); Б — освещенность разных горизонтов воды в Нижнем Лунцком озере (прозрачность 8—12 м) в процентах от освещенности поверхностного слоя (по Rutter, 1962); В — глубины, на которых в чистой океанической воде солнечная радиация составляет 1 и 10% от всей, падающей на поверхность (по Raymont, 1963); Г — величина солнечной радиации на разных глубинах в Индийском океане (по Raymont, 1963)

Суммарная годовая радиация, падающая на поверхность гидросферы, на разных широтах имеет следующие величины:

Широта,											
град . . .	N 60	54	42	30	10	0	10	30	42	52	60 S
Годовое падение радиации, кДж/см ²	300	326	475	480	605	585	635	615	465	370	340

В озерах и водохранилищах с прозрачностью 1—2 м на глубину 1 м проникает не более 5—10% энергии всей поступившей радиации, глубже 2 м от нее остаются только десятые доли процента, что составляет 0,015—0,04 Дж/см² мин (рис. 4). В больших чистых озерах и морях с прозрачностью 10—20 м солнечная радиация про-

никает глубже и обычно в 10 м от поверхности равна 0,20—0,4 Дж/см² мин, в 20 м—0,04—0,08 и в 30 м—0,002—0,004 Дж/см² мин.

Обычно диск Секки исчезает из вида на глубине, куда проникает 5% общей солнечной радиации, падающей на поверхность воды (Хатчинсон, 1969). Видимость диска Секки, т. е. его большая яркость по сравнению с окружающей водой (минимум на 0,8%), не зависит от погодных условий и времени суток при некоторой минимальной освещенности. Заметные ошибки измерения возможны, если глубина водоема невелика и свет отражается от дна.

В соответствии с постепенным угасанием солнечного света по мере продвижения в глубь водоемов в них различают три зоны. Верхняя зона, где освещенность достаточна для обеспечения фотосинтеза растений, носит название *эвфотической*, далее простирается сумеречная, или *дисфотическая*, зона и еще глубже — *афотическая*, куда дневной свет не проникает. Способность многих организмов к биолюминесценции вызывает своеобразное явление *свечения моря*. На 30-м меридиане хорошо заметное свечение наблюдалось от самой северной исследованной точки на 50° с. ш. до 20° с. ш. К югу свечение быстро ослабевало, и в экваториальных водах море совсем не светилось; вновь оно начинало светиться южнее 8° ю. ш., но вплоть до 20° ю. ш. оставалось слабым; возможно, в распределении интенсивности свечения моря существует симметрия относительно экватора. Особенно ярко море вспыхивает при механическом раздражении светящихся организмов, поэтому ночью хорошо виден свет, оставляемый движущимся кораблем. Интенсивное свечение моря в зоне прибора видно с большого расстояния и может предупредить ночью о близости берега.

Звук, электричество и магнетизм. В отличие от других рассмотренных выше факторов звук, электричество и магнетизм играют в жизни гидробионтов в основном сигнальную роль (средства общения, ориентации и оценки среды). Восприятие звука у водных животных развито относительно лучше, чем у наземных. Если свет в воде угасает во много раз быстрее, чем в воздухе, то звук, наоборот, быстрее и дальше распространяется в воде. Некоторые гидробионты могут улавливать инфразвуковые колебания, благодаря чему «слышат» звуки, возникающие от трения волн о воздух (8—13 Гц). Вследствие этого они (например, медузы) заранее узнают о приближении шторма и отплывают от берегов, где могли бы пострадать от ударов волн.

Известное значение в жизни гидробионтов имеют шумовые нагрузки, связанные с деятельностью человека — работой лодочных и корабельных моторов, турбин, подводным бурением, сейсморазведкой и др. Например, экскреция NH₄ и интенсивность дыхания креветки *Crangon crangon* при 32 дБ в условиях круглосуточного воздействия была приблизительно в 1,4 раза выше, чем у животных в звуконепроницаемых бассейнах. Одновременно снижались скорость дыхания, темп роста и доля яйценосных самок; привыкания не наблюдалось даже после месячного содержания животных в та-

ких условиях (Lagardere, 1982). Звуковое давление земснаряда в 36 дБ уже на расстоянии 150 м вызывало уход рыб от источника шума (Konagaya, 1980).

Очевидно, весьма значительную, но пока еще малоизученную роль играют в жизни гидробионтов электрические и магнитные поля. В 1951 г. Г. Лиссман предсказал, а в 1958 г. открыл у водных животных электрорецепторы (ампулы Лоренцини, расположенные в боковой линии). Предсказание было основано на том, что практически любые процессы, происходящие в воде, генерируют электрические поля, распространяющиеся в проводящей среде на значительные расстояния. Электрические поля возникают в результате перемещения водных масс в геомагнитном поле Земли, при контакте этих же масс, различающихся по температуре, солености, содержанию кислорода и др. Электрические поля генерируются и гидробионтами. Как показали исследования на круглоротых и рыбах, их электрорецепторы обладают почти фантастической чувствительностью, воспринимая изменения в напряжении электрического поля до 10^{-7} — 10^{-8} В/см (Протасов, 1977). Для сравнения укажем, что электрические поля, создаваемые морскими течениями и неровностями рельефа дна, имеют напряжение до 1—5 мкВ/см, т. е. в десятки и сотни раз выше тех, которые воспринимаются рыбами. Благодаря такой высокой чувствительности электрорецепторов многие гидробионты способны воспринимать богатейшую информацию: в частности, различают особей своего вида и врагов, скорость и направление течений, температурные, солевые, газовые и другие градиенты, изменения солнечной активности, течение времени, а также улавливают сигналы, предшествующие аномальным природным явлениям. За 6—8, а иногда за 20—24 ч до наступления землетрясения рыбы (особенно японский и туркестанский сомики) становятся беспокойными, усиленно плавают, иногда выпрыгивают из воды, реагируя на его приближение в радиусе до 2 тыс. км, когда даже самые чувствительные сейсмографы не регистрируют каких-либо сигналов. Характерно, что в аквариумах, лишенных электрической связи с водоемом, поведение рыб утрачивает свое индикаторное значение, т. е. сигналы, свидетельствующие о приближении землетрясения, не воспринимаются электрорецепторами. В настоящее время эти рецепторы обнаружены примерно у 300 видов рыб.

В опытах на акулах и скатах показано, что эти рыбы безошибочно находят добычу (камбалу), зарытую в песок или заключенную в агаровую (токопроводящую) камеру, но не обнаруживают жертву, если она экранирована электроизолирующей (полиэтиленовой) пленкой; пищевая реакция наблюдалась и на скрытую в песке пару электродов, имитирующих электрическое поле добычи (Броун и др., 1982).

Электрорецепция известна и для многих беспозвоночных, в том числе простейших. Некоторые из них (*Paramaccium*, *Amoeba*) при пропускании слабого тока движутся к катоду, другие (*Cryptomonas*, *Polytoma*) — к аноду, третьи — перпендикулярно к направле-

нию силовых линий электрического тока (*Spirostomum*). Двигаются по прямой к отрицательному полюсу *Australorbis glabratus*. Отрицательный электротаксис червей, моллюсков и ракообразных используют для предупреждения их оседания на днища кораблей и другие объекты, охраняемые от обрастания.

Какие-либо рецепторы магнитного поля у водных животных неизвестны, что, однако, не исключает сигнальной роли магнитных полей. Как известно, движение проводников в магнитном поле и его изменение вокруг проводников индуцирует в них возникновение электрического тока. Таким образом гидробионты, имеющие электрорецепторы, могут опосредованно ориентироваться в магнитных полях. Особенно важное значение в этом отношении имеет геомагнитное поле, его горизонтальная и вертикальная составляющие. Периодические колебания магнитного поля Земли (повышение напряжения в периоды равноденствий и в полдень, изменение угла склонения на протяжении суток) служат гидробионтам хорошим датчиком времени.

Существует много данных о том, что рецепция напряженности и направления магнитного поля Земли имеет место при выборе рыбами миграционных путей. Способны ориентироваться в магнитном поле водоросль *Volvox*, моллюск *Nassarius* и некоторые другие организмы. Моллюски *Helisoma duryi* проявляли большую двигательную активность, когда искусственное магнитное поле ($1,5 \times 10^{-4}$ Тл) усиливало геомагнитное, и меньшую, если оно было направлено перпендикулярно или противоположно геомагнитному. С увеличением напряженности постоянного магнитного поля до 79,6 кА/м инфузорий туфельки повышалась фагоцитарная активность. При его напряженности в 159,2 кА/м повышался выклев личинок из яиц у *Artemia salina*, когда экспозиция выражалась несколькими часами; с ее возрастанием до нескольких суток выклев уменьшался (Танеева, Долгопольская, 1973).

ГЛАВА 2

ВОДОЕМЫ И ИХ НАСЕЛЕНИЕ

Водная оболочка Земли представлена *Мировым океаном, подземными водами и континентальными водоемами*, в которых соответственно сконцентрировано около 1370, 60 и 0,23 млн. км³ воды. Под влиянием солнечной энергии происходит непрерывный круговорот воды. Ежегодно с поверхности Мирового океана испаряется и перемещается в атмосферу в среднем 453 тыс. км³ воды, с суши — 72 тыс. км³. То же суммарное количество воды (в среднем 525 тыс. км³) выпадает на Землю в виде осадков, но на океан их приходится относительно меньше, чем на сушу (соответственно 411 и 114 тыс. км³). Возникающий в связи с этим дефицит водного баланса в Мировом океане восполняется речным стоком, который в среднем составляет 42 тыс. км³ в год. Хотя в многолетнем выра-