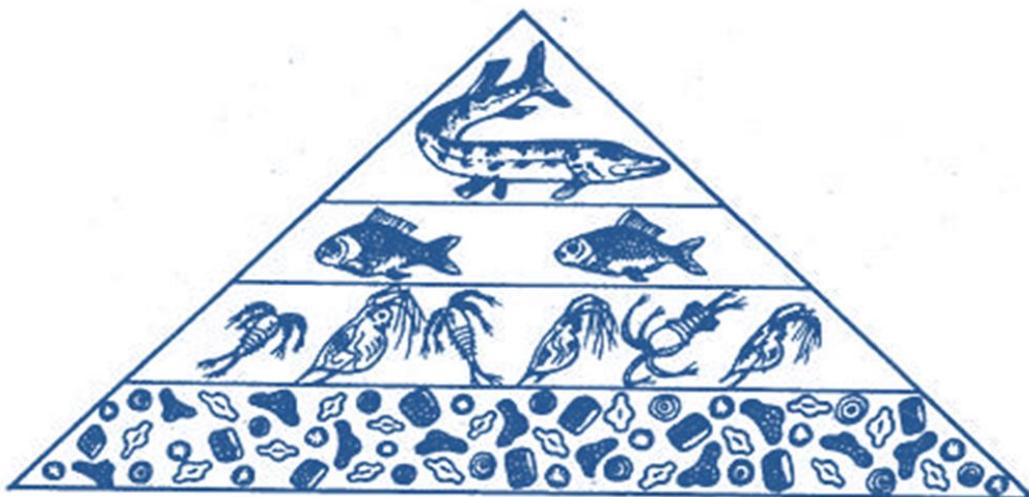


ЛЕОНТЬЕВ В.В.

КРАТКИЙ КУРС ЛЕКЦИЙ ПО ГИДРОБИОЛОГИИ



Учебное пособие
для студентов-бакалавров биологических направлений

Елабуга
2015

**ФГАОУ ВО «КАЗАНСКИЙ (ПРИВОЛЖСКИЙ) ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
ЕЛАБУЖСКИЙ ИНСТИТУТ
КАФЕДРА БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ**

Леонтьев В.В.

Краткий курс лекций по гидробиологии

**Учебное пособие
для студентов-бакалавров биологических направлений**

Елабуга
2015

УДК 504.4.054; 504.42; 504.45

ББК 26.22; 28.082

Л47

*Печатается по решению РИСа Елабужского института (филиала)
Казанского (Приволжского) федерального университета
Протокол № 47 от 30.04.2015 г.*

Составитель:

Вячеслав Витальевич Леонтьев

Рецензенты:

старший научный сотрудник лаборатории биомониторинга института проблем экологии и недропользования АН РТ (ИПЭН АН РТ) Суходольская Раиса Анатольевна
доцент, к.б.н., доцент кафедры биологии и экологии Елабужского института К(П)ФУ
Зуева Галина Арсентьевна

Л47 Краткий курс лекций по гидробиологии: учебное пособие для студентов-бакалавров биологических направлений / сост. В.В. Леонтьев. – Елабуга: Изд-во Елабуж. ин-та К(П)ФУ. – 90 с.

В учебном пособии рассматриваются основные теоретические вопросы гидробиологии (структура и функционирование водных экосистем, жизненные формы гидробионтов), вопросы частной гидробиологии (лимнология), вопросы прикладной гидробиологии (обрастания, зарастания, основные загрязнители водной среды).

Данное пособие адресовано студентам-бакалаврам высших учебных заведений биологических направлений, преподавателям и учителям образовательных учреждений, а также тем, кого интересуют вопросы гидробиологических исследований и рационального природопользования водных ресурсов.

УДК 504.4.054; 504.42; 504.45

ББК 26.22; 28.082

© Казанский федеральный университет (Елабужский институт), 2015

© Леонтьев В.В., 2015

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие

I. Гидробиология как наука

- 1.1. Гидробиология и водная экология, их место в системе естественных наук
- 1.2. Предмет, цель, задачи, методы исследования гидробиологии и водной экологии
- 1.3. Основные направления гидробиологии и водной экологии

Вопросы для самоконтроля

II. Подходы к определению и изучению водного биоценоза

- 2.1. Гидробиологические методы оценки качества вод
- 2.2. Качественные характеристики гидробиологических показателей

Вопросы для самоконтроля

III. Водная среда и ее важнейшие факторы

- 3.1. Гидросфера и значение воды
- 3.2. Физико-химические свойства воды
- 3.3. Круговорот некоторых биогенных элементов

Вопросы для самоконтроля

IV. Зонирование водной толщи

- 4.1. Вертикальная экологическая зональность водоемов
- 4.2. Биogeографическое районирование Мирового океана
- 4.3. Вертикальная зональность на дне океана

Вопросы для самоконтроля

V. Жизненные формы гидробионтов

- 5.1. Планктон
- 5.2. Бентос
- 5.3. Нейстон

Вопросы для самоконтроля

VI. Трофическая структура и функциональные характеристики водных сообществ

- 6.1. Компоненты водных экосистем. Трофические цепи.
- 6.2. Специфика водных экосистем циклического, транзитного и каскадного типов
- 6.3. Продукция в водных экосистемах
- 6.4. Сравнительная продуктивность наземных и морских экосистем
- 6.5. Классификация морских организмов по типу питания

Вопросы для самоконтроля

VII. Проблемы частной гидробиологии

- 7.1. Краткая характеристика условий обитания внутренних вод и их население
- 7.2. Морфометрическая характеристика озер
- 7.3. Генетическая классификация озер

Вопросы для самоконтроля

VIII. Сезонные изменения стратификации и роль в годовой динамике гидробиоценозов

- 8.1. Динамика годовой стратификации водоемов
- 8.2. Биологическая классификация озер

Вопросы для самоконтроля

IX. Течения и миграции

- 9.1. Течения
- 9.2. Приливно-отливные явления

9.3. Миграции гидробионтов
Вопросы для самоконтроля

X. Проблемы прикладной гидробиологии

- 10.1. Обрастание подводных сооружений
 - 10.2. Зарастание водоемов
 - 10.3. Качество воды
 - 10.4. Проблема сапробности водоемов
 - 10.5. Антропогенное эвтрофирование: причины и контроль
 - 10.6. Загрязнение бытовыми сточными водами
 - 10.7. Загрязнение водной среды углеводородами
 - 10.7.1. Нефтепродукты
 - 10.7.2. Полициклические ароматические соединения
 - 10.8. Консервативные токсиканты в водных экосистемах
 - 10.8.1. Загрязнение вод металлами
 - 10.8.2. Синтетические органические вещества
 - 10.8.3. Синтетические поверхностно-активные вещества (СПАВ)
 - 10.9. Проблема повышения кислотности вод
- Вопросы для самоконтроля

Рекомендуемая литература

ПРЕДИСЛОВИЕ

В настоящее время появилось множество прекрасных изданий по гидробиологии и гидрологии. Однако в рамках ограниченного учебного времени эти учебники представляются очень обширными и не позволяющими рассмотреть все фундаментальные и прикладные вопросы. Поэтому возникла насущная потребность издания краткого курса лекций по гидробиологии для студентов-бакалавров, рассматривающего основные вопросы различных областей гидробиологии и гидрологии. Краткий курс лекций по гидробиологии предназначен для студентов-бакалавров биологических направлений и составлен в соответствии с учебной программой. Автором-составителем пособия были использованы материалы известных отечественных гидробиологов: Е.А. Зилов, М.В. Чертопруд и Е.С. Чертопруд, О.П. Негрбов.

Цель освоения дисциплины – формирование у студентов знаний и понятий о структуре, разнообразии и функционировании водных экосистем, об основных закономерностях образования и трансформации энергии и органического вещества, значении гидросферы для жизни человека, об основных загрязнителях водной среды.

В структурном плане учебное пособие включает разделы, рассматривающие гидробиологию как науку; основные направления и методы исследования водной среды; важнейшие факторы водной среды; зонирование Мирового океана; жизненные формы гидробионтов; трофическая структура и функциональные характеристики водных сообществ; проблемы частной гидробиологии; сезонные изменения стратификации и роль в годовой динамике гидробиоценозов; течения и миграции; проблемы прикладной биологии. В конце каждого раздела приведены вопросы для самоконтроля. Приведен список рекомендуемой литературы.

I. ГИДРОБИОЛОГИЯ КАК НАУКА

1.1. Гидробиология и водная экология, их место в системе естественных наук

Предложено и предлагается много определений гидробиологии. Наиболее корректным представляется следующее: **гидробиология – наука о надорганизменных формах организации жизни, изучающая структуру и функционирование водных экосистем.**

Данное определение охватывает изучение отдельных водных организмов (гидробионтов), их популяций и сообществ, взаимодействий между ними и с неживой природой. Водная экология (гидроэкология, экология гидросферы) – часть геоэкологии, изучающая водные экосистемы как совокупность трех взаимодействующих компонентов: водной среды, водных организмов и деятельности человека.

Гидробиология и водная экология тесно связаны, прежде всего, с науками о гидросфере – гидрохимией, гидрофизикой, гидрологией.

Гидрохимия – часть геохимии, изучающая химический состав естественных вод и протекающие в них химические реакции.

Гидрофизика – часть геофизики, исследующая физические свойства природных вод и протекающие в них физические процессы

Гидрология – часть географии, изучающая природные воды, закономерности круговорота воды в природе.

Близка гидробиология и к таким географическим дисциплинам, как океанология и лимнология.

Океанология – наука о Мировом океане (т.е. совокупности океанов и морей земного шара) и процессах, протекающих в нем.

Лимнология (или озероведение) изучает воды замедленного стока поверхности суши.

Кроме того, в гидрологии суши можно выделить еще науку о водотоках (потамология), ледниках (гляциология).

Лимноэкология – часть гидроэкологии, изучающая структуру и функционирование экологических систем поверхностных пресных вод суши (озер, водохранилищ, рек).

от лимнос (греч.) – озеро; от потамос (греч.) – река

Гидробиология связана и с рядом биологических дисциплин – зоологией, ботаникой, микробиологией.

Естественно, являясь дисциплинами биологическими и географическими, гидробиология и водная экология, тем не менее, в первую очередь, теснейшим образом связаны с экологией, частями которой они являются.

1.2. Предмет, цель, задачи, методы исследования гидробиологии и водной экологии

Предметом исследований гидробиологии являются экологические процессы в водной среде, т. е. процессы взаимодействия гидробионтов, их популяций и сообществ между собой и с абиотическими компонентами водных экосистем. Водная экология исследует, кроме того, и воздействие человека на эти процессы.

Цель гидробиологии может быть определена как понимание экологических процессов, происходящих в водной среде. Управление этими процессами с целью оптимизации использования водных ресурсов может считаться **целью водной экологии.**

Основной **задачей гидробиологии** является изучение экологических процессов в гидросфере, тогда как применение их в интересах освоения гидросферы и оптимизации взаимодействия человеческого общества с водными экосистемами – основная **задача водной экологии.**

Главная **теоретическая задача гидробиологии** – изучение общих внутренних закономерностей структурно-функциональной организации водных экосистем, которые и определяют круговорот вещества и поток энергии в них, а водной экологии: исследование зависимостей круговоротов вещества и потоков энергии от факторов внешней среды, в том числе и антропогенных.

Конкретные **практические задачи** гидробиологии и водной экологии:

1. Повышение биологической продуктивности водоемов для получения из их наибольшего количества биологического сырья.

2. Разработка биологических основ обеспечения людей чистой водой, в том числе – оптимизация функционирования экосистем, создаваемых для промышленной очистки питьевых и сточных вод.

3. Экспертная оценка экологических последствий зарегулирования, перераспределения и переброски стока рек, антропогенного изменения гидрологического режима озер и морей.

4. Оценка вновь создаваемых промышленных, сельскохозяйственных и других предприятий для водных экосистем с целью охраны последних от недопустимых повреждений.

5. Мониторинг состояния водных экосистем.

Главным **методом гидробиологии**, как и остальных экологических дисциплин, является системный подход, т.е. рассмотрение экосистемы как целого, и количественный учет протекающих в ней потоков энергии, вещества и информации. Следовательно, гидробиология всегда оперирует величинами численности организмов, их биомассы и продукции. Для количественного учета используют различные орудия и приборы как специфически гидробиологические – планктонные сети дночерпатели, драги, планктоночерпатели, батометры различных конструкций, так и многие приборы, заимствованные из арсеналов гидрохимии, гидрофизики, гидрологии. В последнее время часто используются погружные и дистанционные биофизические приборы.

Продукция – прирост массы организмов (в единице объема воды, под единицей площади водоема, на единице площади его дна) в единицу измерения времени.

1.3. Основные направления гидробиологии и водной экологии

Общая гидробиология изучает экологические процессы в водоемах и водотоках. В ней выделяются:

- системная гидробиология;
- трофологическая гидробиология;
- энергетическая гидробиология;
- этологическая гидробиология;
- палеогидробиология;
- бентология;
- планктология.

Системная гидробиология – приложение общей теории систем и ее методов в водной экологии. Она занимается общими проблемами организации биосистем в гидросфере, их поведением, самоорганизацией и самоуправлением, моделированием водных биосистем, прогнозом их состояния при различных внешних воздействиях.

По изучаемым процессам различаются **трофологическая гидробиология** – пищевые связи, биологическая трансформация веществ; **энергетическая гидробиология** – поток энергии, ее биологическая трансформация; **этологическая гидробиология** – поведение гидробионтов; **палеогидробиология** – исторические изменения водных экосистем.

По локализации изучаемых процессов в общей гидробиологии можно выделить **бентологию** и **планктологию**. Первая занимается экологическими процессами, проходящими на дне водоемов и водотоков, вторая – в толще вод.

Частная гидробиология изучает специфику экологии водных объектов разного типа. Выделяют гидробиологию морей, озер, прудов, болот, луж, временных и пересыхающих водоемов и др. То же происходит и для водотоков: гидробиология рек различных типов, ручьев. Кроме того, существует гидробиология подземных и пещерных вод, гидробиологии полярных и тропических водоемов, водоемов умеренного пояса и субтропических.

Водная экология, изучающая взаимодействие водных экосистем и человеческой деятельности тесно смыкается с прикладной гидробиологией. Последняя, как это следует из самого её названия, занимается прикладными приложениями результатов общей или теоретической гидробиологии. В нее входят:

- **Продукционная гидробиология**, изучающая биологические основы продуктивности водоемов (например, повышения вылова рыбы, урожая морепродуктов и т.п.).
- **Санитарная гидробиология**, занимающаяся решением проблем чистой воды, самоочищения водоемов.
- **Медицинская гидробиология**, исследующая происхождение и распространение болезней, связанных с водой (в первую очередь, – инфекционных). Ее подразделом является гидропаразитология, разрабатывающая методы борьбы с паразитическими животными, обитающими в водоемах, в том числе личиночными стадиями паразитов.

- **Токсикологическая гидробиология** или водная токсикология, изучающая возможность вреда продуктов техногенеза для водных объектов, в частности, влияние токсикантов на гидробионтов и экосистемные процессы.

- **Радиологическая гидробиология**, решающая вопросы, связанные с поступлением в водоемы радионуклидов, влиянием их на гидробионтов, накоплением их в трофических цепях.

- **Техническая гидробиология**, изучающая биологические явления, представляющие опасность для техники, контактирующей с водой (биокоррозия, обрастания и т.п.). Частным случаем ее можно считать навигационную гидробиологию, которая исследует водные биологические процессы, препятствующие судоходству.

Вопросы для самоконтроля:

1. Что изучает гидробиология?
2. С какими дисциплинами непосредственно связана гидробиология?
3. Что является предметом, целью и задачами гидробиологии?
4. Какими основными методами оперирует гидробиология?
5. Какие основные направления выделяются внутри гидробиологии?

II. ПОДХОДЫ К ОПРЕДЕЛЕНИЮ И ИЗУЧЕНИЮ ВОДНОГО БИОЦЕНОЗА

2.1. Гидробиологические методы оценки качества вод

Гидробиологические методы оценки качества вод имеют длительную историю, в значительной мере совпадающую с историей становления гидробиологии как самостоятельной науки.

Г.Г. Винберг (1981) придавал биологическим методам решающую роль в оценке последствий загрязнения по степени нарушенности водной экосистемы, в то время как химические или физические методы обнаруживают, в лучшем случае, наличие загрязнений, но не их последствия. Ценность данных, получаемых в результате биологического анализа качества воды, состоит еще и в том, что начинающиеся изменения в видовом составе и в численности организмов водного биоценоза служат сигналом надвигающегося неблагоприятия в состоянии водоема еще до того, как концентрации отдельных химических соединений достигли или превысили уровни ПДК, а общие показатели качества воды соответствуют требованиям «Правил охраны поверхностных вод».

Среди гидробиологических методов, специально разработанных для оценки качества воды или, точнее, степени общего загрязнения или достигнутой стадии самоочищения виднейшее место занимает старейший из них – **система индикаторов сапробности вод**, предложенная еще в начале XX века Кольквитцем и Марссоном (Винберг, 1981).

Наиболее ценными в показательном отношении Я.Я. Никитинский (1922) признавал организмы обрастаний, поскольку они позволяют получать осредненные оценки протекающей воды, особенно обрастания камней на перекатах. Планктонные организмы должны использоваться для получения картины загрязнения той части водотока, которая находится выше пункта взятия пробы, а бентос – для определения степени загрязнения донных отложений. Пробы, берущиеся в плесах и заводях, имея меньшее значение для оценки среднего общего загрязнения всей массы воды в реке, получают большее значение для оценки местных, подчас случайных загрязнений, иногда оказывающихся очагами загрязнения всей массы воды в реке (Абакумов, 1981).

С.М. Вислоух (1916) призывал к строгим таксономическим определениям организмов, предлагал учитывать обычные для водоема и массовые организмы, ориентироваться на отбор проб в сезоны интенсивного развития групп организмов и формирования наиболее полночленных биоценозов. При отборе проб планктона и бентоса следует учитывать скорость течения, распределения загрязнений по профилю русла реки и относительно берегов, учитывать очаговые загрязнения (концентрацию загрязнений) в результате замедленного водообмена, наличие ям на дне. Одни и те же организмы могут характеризовать разную степень загрязнения. Для дна несомненными показателями загрязнения следует признавать лишь **α -мезосапробов** и **полисапробов**, ориентируясь на их численность, размножение (наличие молодежи).

Относительно планктонных индикаторных организмов надо иметь в виду, что пробы, взятые в зоне сильного непосредственного загрязнения, ниже сброса сточных вод, могут дать вполне «чистое» сообщество организмов, занесенных сюда течением из незагрязненных участков реки выше сброса стоков, еще не погибших и не опустившихся на дно. В то же время, пробы зоопланктона, взятые в 5-6 км ниже сброса, могут оказаться пустыми, так как организмы

на этом пути погибают от действия загрязнений в районе сброса, разрушаются (коловратки) или опускаются на дно (рачки).

Некоторые рекомендации для более эффективной и правильной оценки сапробности вод:

по зоопланктону:

- в связи с постоянной сменой сообщества отборы проб рекомендуется производить круглогодично;

- на степень загрязнения водоема указывает не столько наличие того или другого вида планктонного ракообразного, сколько структура сообщества, видовое разнообразие. Следует обратить внимание на то, что одновременно с сокращением общего числа видов происходит функциональная перестройка сообщества в загрязненных водах, сокращение трофической цепи;

- при использовании только видов-индикаторов слабое загрязнение определяется ненадежно. Надежнее проводить сравнительный анализ всего видового состава и численности видов;

по зообентосу:

- в подавляющем большинстве водоемов различного типа организмы зообентоса и их сообщества наиболее четко отражают степень загрязнения;

- необходимо исследовать изменения функциональных характеристик биоценозов донных животных, как реакции на загрязнения;

по макрофитам:

- исследовать роль высшей водной растительности как биологического фильтра;

по водорослям:

- при установлении качества вод по альгологическим показателям нужно исследовать: фитопланктон, перифитон и микрофитобентос;

- оценка загрязнения по водорослям может быть достаточно хорошо сделана по индикаторным организмам методом Пантле и Букка, в модификации Сладечека;

- важным показателем служит оценка функциональной активности водорослей (фотосинтез, дыхание);

по микроорганизмам:

- в качестве показателей качества вод рекомендуется:

а) общее количество бактерий по методу прямого счета на мембранных фильтрах (сопоставление для загрязненных и незагрязняемых участков водоема);

б) количество сапрофитных бактерий на МПА и на разведенном 1:10 МПА;

в) отношение числа сапрофитной микрофлоры к общему числу бактерий, выраженное в процентах.

2.2. Качественные характеристики гидробиологических показателей

Показатели развития фитопланктона:

- общая численность фитопланктона (малонадежный показатель для классификации трофности водоема; это связано с величиной клеток; целесообразно сопоставлять смешанный состав водорослей вместе с сине-зелеными и с отчетливым доминированием сине-зеленых. Во втором случае трофность выше или высокая;

- хлорофилл «а» довольно часто используется для измерения количества фитопланктона и поэтому является общеупотребительным показателем в классификации водоемов по трофности; градации величин хлорофилла «а» даются относительно биомассы фитопланктона и содержания хлорофилла «а» в период наиболее интенсивного развития фитопланктона;

- общая биомасса фитопланктона (основной показатель уровня трофности); увеличение – эвтрофирование, тем более за счет одной группы – зеленых, диатомовых или сине-зеленых);

- общее число видов фитопланктона в пробе (малопригодный показатель для классификации водоемов по трофности, так как обнаруживаемое число видов в определенной мере связано с квалификацией специалиста); при достаточной качественной обработке проб: большое разнообразие без доминирующей группы означает более низкую трофность; снижение разнообразия и развитие доминирования одной группы – стадию эвтрофирования;

- хорошим показателем является соотношение $A : R$ – первичной продукции и деструкции; с развитием эвтрофирования увеличивается число мелкоклеточных видов с доминирова-

нием сине-зеленых и хлорококковых; доля крупноклеточных диатомовых и динофлагеллят уменьшается.

Показатели развития зоопланктона:

- общая численность зоопланктона (малопригодный показатель трофности); как отдельный показатель обычно не используется для оценки качества воды и всегда связан с показателем биомассы;
- общая биомасса зоопланктона (основной показатель в оценке трофности; увеличение биомассы всегда указывает на повышение трофности;
- общее число видов зоопланктона в пробе; большое число видов в пробе – показатель олиготрофии и, в целом, чистоты водоема или его отдельных участков – экологических зон; при эвтрофировании водоем обогащается коловратками, резко ослабляется развитие растительноядных диаптомусов, увеличивается количество циклопов, уменьшается численность фильтраторов: *Daphnia cucullata*, *D. hyalina*; преобладают собиратели, хвататели и седиментаторы: *Bosmina coregoni*, *Brachyonus calyciflorus*, *Chydorus sphaericus*, *Euchlanis dilatata*, *Asplanchna priodonta*);
- численность и биомасса группы кладоцер; увеличение эвритопных кладоцер – дафний и босмин указывает на повышение трофности.

В качестве критерия для суждения о допустимой степени ухудшения качества воды водного объекта в результате поступления в него сточных вод служат ПДК промышленного, бытового и сельскохозяйственного загрязнения. Уровень ПДК должен соответствовать особенностям вида водопользования (питьевое, культурно-бытовое, рыбохозяйственное).

Вопросы для самоконтроля:

1. Какие основные подходы вам известны в оценке качества воды?
2. Какие рекомендации можно привести для оценки сапробности воды?
3. Какие качественные характеристики используются в гидробиологических исследованиях?

III. ВОДНАЯ СРЕДА И ЕЕ ВАЖНЕЙШИЕ ФАКТОРЫ

3.1. Гидросфера и значение воды

Биосфера нашей планеты существует в виде живых организмов и продуктов их жизнедеятельности в газообразной оболочке Земли – атмосфере, твердой – литосфере и жидкой – гидросфере. Наиболее широкой ареной жизни является гидросфера. Если общая площадь поверхности планеты $510 \cdot 10^6 \text{ км}^2$, то $362 \cdot 10^6 \text{ км}^2$ (более 70,5%) занимает водное зеркало. На самом деле гидросфера обширнее. В нее входят и ледники, покрывающие $16,3 \cdot 10^6 \text{ км}^2$ (11% суши), озера и реки, занимающие $2,3 \cdot 10^6 \text{ км}^2$ (1,7% суши), болота и водно-болотные угодья – $3 \cdot 10^6 \text{ км}^2$ (2% суши). Таким образом, постоянно покрыты водой $380 \cdot 10^6 \text{ км}^2$, т.е. 75% поверхности планеты. Во время зимы в Северном полушарии снег покрывает дополнительно $59 \cdot 10^6 \text{ км}^2$, и площадь гидросферы составляет $439 \cdot 10^6 \text{ км}^2$, т.е. 86% поверхности Земли.

Водная среда (гидросфера) занимает 70,8% поверхности Земного шара. Объем гидросферы составляет $\approx 1,38$ млрд. км^3 (1/780 объема планеты – $1375 \cdot 10^6 \text{ км}^3$), 0,025% ($0,25 \cdot 10^{-3}$) массы Земли. Из них 98% приходится на моря и океаны и лишь 0,46% на пресные водоемы (озера, реки, болота), остальное – на подземные воды, лед и снег арктических и антарктических областей.

Вода имеет большую или меньшую минерализацию: выше 5% – рассол, от 0,1 до 5% – минеральная, меньше – пресная. Количество солей, выраженное в граммах на 1 кг воды (или %), означает, какая вода: 0,01-0,5 г, или 0,5% – пресная, 0,5-16 – солоноватая, 16-47 – соленая, более 47 – сверхсоленая.

В каждом кубическом километре морской воды растворено 36 миллионов тонн твердых веществ. Средний химический состав растворенных в морской воде веществ: Cl – 55,07%, Na – 30,62%, Mg – 3,68%, S – 2,73%, Ca – 1,18%, K – 1,10%, Br – 0,19%, C – 0,08%, Sr – 0,02%, B – 0,01%.

75% пресных вод на Земле находится в виде льда, значительную ее часть составляют подземные воды, и лишь 1% доступен для живых организмов.

Подавляющая часть воды на Земле сосредоточена в Мировом Океане. Средняя глубина мирового океана составляет 3,96 км. Если гипотетически распределить всю воду планеты на поверхности шара с площадью равной земной, то мы получим слой воды мощностью 2,6 км. Толщина слоя пресной воды при этом составила бы 50 м. Из них 49,5 м – вода, сосредоточен-

ная в полярных льдах и ледниках, и только 0,5 м – вода, находящаяся в озерах и водохранилищах, т.е., доступная для использования человечеством.

Вода – самое привычное для нас химическое соединение. Мы пьем воду, готовим пищу на воде, умываемся водой, стираем в воде, плаваем в воде. На 2/3 мы состоим из воды, и не можем без нее жить. Жизнь, как известно, развилась в воде и немыслима без воды. Вода часто причиняет нам неприятности: отсутствие ее – засухи, избыток – наводнения и потопа.

Вода входит в состав минералов, содержится в клетках растений животных, влияет на формирование климата, участвует в круговороте веществ в природе, способствует отложению осадочных пород и образованию почвы, является источником получения дешевой электроэнергии: ее используют в промышленности, сельском хозяйстве и для бытовых нужд.

Несмотря на кажущееся достаточное количество воды, на планете, пресной воды, необходимой для жизни человеку и многим другим организмам, ее катастрофически не хватает. Загрязнение гидросферы происходит, прежде всего, в результате сброса в реки, озера и моря промышленных, сельскохозяйственных и бытовых сточных вод.

Пресные воды – не только незаменимый питьевой ресурс. Орошаемые ими земли дают около 40% общемирового урожая; ГЭС производится примерно 20% всей электроэнергии; из потребляемой людьми рыбы 12% составляют речные и озерные.

Гидросфера служит планетарным аккумулятором неорганического и органического вещества, которое приносится в океан реками, атмосферными потоками, а также образуется самими водоемами. Вода как среда обитания имеет ряд специфических свойств, таких, как большая плотность, сильные перепады давления, относительно малое содержание кислорода, сильное поглощение солнечных лучей и др. Водоемы и отдельные их участки различаются, кроме того, соленым режимом, скоростью горизонтальных перемещений (течений), содержанием взвешенных частиц. Для жизни придонных организмов имеют значение свойства грунта, режим разложения органических остатков и т.п.

3.2. Физико-химические свойства воды

На поверхности планеты существует только две неорганические жидкости – вода и металлическая ртуть. Все ближайшие «родственники» воды – аммиак, сероводород, метан – газы. В газообразном состоянии при нормальных условиях должна находиться и вода.

При 0°С каждая молекула жидкой воды совершает 10^{11} - 10^{12} движений в секунду, каждая молекула льда – 10^5 - 10^6 . Вода расширяется при замерзании, так что образовавшийся лед занимает объем, больший, чем исходная жидкая вода. Это объясняется тем, что молекулы жидкой воды двигаются свободнее и поэтому могут располагаться компактнее. Именно поэтому лед плавает на поверхности воды, в отличие от большинства других веществ для которых характерна большая плотность твердой фазы по сравнению с жидкой. Если бы и вода вела себя таким же образом, то лед погружался бы на дно водоема, а не защищал бы жидкую воду от дальнейшего охлаждения и кристаллизации. В результате бы наша планета была покрыта сплошной ледяной коркой и жизнь была бы невозможна.

Поверхностное натяжение

Важными параметрами являются поверхностное натяжение и вязкость. Сила поверхностного натяжения воды достаточно велика и составляет $7,3 \cdot 10^{-3}$ Нм⁻¹. Выше поверхностное натяжение только у жидкой ртути. Поверхностное натяжение уменьшается с ростом температуры, в присутствии поверхностно-активных веществ, включая гуминовые вещества и продукты выделения водорослей.

Вязкость воды также уменьшается с температурой. Чем выше вязкость жидкости, тем легче организмам «парить» в такой жидкости, чем ниже вязкость – тем легче осуществлять активное плавание.

Вода чрезвычайно плохо сжимаема, характеризуется низким коэффициентом теплового расширения.

Плотность воды

Вода – это особая среда обитания, имеющая ряд специфических свойств. Характерной чертой водной среды является высокая плотность – она в 800 раз больше плотности воздушной среды.

В дистиллированной воде, например, она равна 1 г/см³ при + 4°С. С повышением солености плотность возрастает и может достигать 1,35 г/см³. В связи с этим все водные организмы испытывают высокое давление, увеличивающееся **на 1 атмосферу на каждые 10 м глубины**. Некоторые из них, например, рыбы-удильщики, головоногие моллюски, ракообразные, по-

гонофоры, морские звезды и другие, обитают на больших глубинах при давлении 400-500 атм. – **эврибатны**.

Например, голотурии рода *Elpidia*, черви *Priapulius caudatus* обитают от прибрежной зоны до ультраабиссали. Даже пресноводные обитатели, например туфельки, сувойки, жуки-плавунцы и др., выдерживают в опыте до $6 \cdot 10^7$ Па (600 атм.).

Однако многие обитатели морей и океанов относительно **стенобатны** и приурочены к определенным глубинам. Стенобатность чаще всего свойственна мелководным и глубоководным видам.

Только на литорали обитают кольчатый червь пескожил *Arenicola*, моллюски морские блюдечки. Многие рыбы, например, из группы удильщиков, головоногие моллюски, ракообразные, погонофоры, морские звезды и др. встречаются лишь на больших глубинах при давлении не менее $4-5 \cdot 10^7$ Па (400-500 атм.).

Плотность воды возрастает с ростом температуры от 0°C до 3,98°C. По превышении температуры 4°C движения молекул воды становятся интенсивнее и плотность воды начинает снижаться.

Плотность воды обеспечивает возможность опираться на нее, что важно для бесскелетных форм водных организмов. Взвешенные, парящие в воде организмы объединяют в экологическую группу гидробионтов – планктон. В состав планктона входят одноклеточные водоросли – **фитопланктон**; простейшие, медузы, сифонофоры, гребневники, крылоногие и килевоногие моллюски, мелкие рачки, личинки донных животных, икра и мальки рыб и другие – **зоопланктон**.

Особую разновидность планктона составляет экологическая группа – **нейстон** – обитатели поверхностной пленки воды на границе с воздушной средой (например, водомерки, клопы, «португальские кораблики» и другие).

Активное плавание гидробионтов, объединенных в экологическую группу **нектон**, напрямую зависит от плотности воды. Быстрое движение в водной толще возможно лишь при наличии обтекаемой формы тела, снижающей лобовое сопротивление, что приводило к снижению энергозатрат на плавание, и сильно развитой мускулатуры. Так, обтекаемая форма тела встречается у представителей различных групп организмов, обитающих в воде, – дельфинов (млекопитающих), костистых и хрящевых рыб.

Высокая плотность воды способствует также тому, что в ней хорошо распространяются механические колебания (вибрации). Вчетверо большая, чем в воздухе, скорость звука в водной среде определяет более высокую частоту эхолокационных сигналов.

В связи с высокой плотностью водной среды многие ее обитатели лишены обязательной связи с субстратом, которая характерна для наземных форм и обусловлена силами гравитации. Есть целая группа водных организмов (как растений, так и животных), которые всю свою жизнь проводят в плавучем состоянии.

Газовый режим

Специфичен кислородный режим водной среды. В воде кислорода в 21 раз меньше, чем в атмосфере. Содержание кислорода в воде уменьшается с увеличением температуры, солености, глубины, но возрастает с повышением скорости течения. Среди гидробионтов много видов, относящихся к **эвриоксибионтам**, т.е. организмам, способным переносить низкое содержание кислорода в воде (например, олигохеты, брюхоногие моллюски, сазан, карась, линь и другие).

Стеноксибионты (например форель, личинки поденок и другие) могут существовать только при достаточно высоком насыщении воды кислородом ($7-11$ см³/л), и потому являются биоиндикаторами этого фактора.

Недостаток кислорода в воде приводит к катастрофическим явлениям – заморам (зимним и летним), сопровождающимся гибелью гидробионтов.

Многие виды способны при недостатке кислорода впадать в неактивное состояние – **аноксобиоз** – и таким образом переживать неблагоприятный период.

Дыхание гидробионтов осуществляется либо через поверхность тела, либо через специализированные органы – жабры, легкие, трахеи. При этом покровы могут служить дополнительным органом дыхания. Например, рыба вьюн через кожу потребляет в среднем до 63 % кислорода. Если через покровы тела происходит газообмен, то они очень тонки. Дыхание облегчается также увеличением поверхности за счет удлинения выростов тела. Многие сидячие и малоподвижные животные обновляют вокруг себя воду, либо создавая ее направленный ток, либо колебательными движениями способствуя ее перемешиванию.

Двустворчатым моллюскам для этой цели служат реснички, выстилающие стенки мантийной полости; ракообразным – работа брюшных или грудных ножек. Пиявки, личинки комаров-звонцов (мотыль), многие олигохеты колышут тело, высунувшись из грунта.

У некоторых видов встречается комбинирование водного и воздушного дыхания. Таковы двоякодышащие рыбы, сифонофоры дискофанты, многие легочные моллюски, ракообразные *Gammarus lacustris* и др. Вторичноводные животные сохраняют обычно атмосферный тип дыхания как более выгодный энергетически и нуждаются, поэтому в контактах с воздушной средой, например ластоногие, китообразные, водяные жуки, личинки комаров и др.

Нехватка кислорода в воде приводит иногда к катастрофическим явлениям – заморам, сопровождающимся гибелью множества гидробионтов. Кроме недостатка кислорода, заморы могут быть вызваны повышением концентрации в воде токсичных газов – CH_4 , H_2S , CO_2 и др., образующихся в результате разложения органических материалов на дне водоемов.

Солевой режим

Поддержание водного баланса гидробионтов имеет свою специфику. Если для наземных животных и растений наиболее важно обеспечение организма водой в условиях ее дефицита, то для гидробионтов не менее существенно поддержание определенного количества воды в теле при ее избытке в окружающей среде. Излишнее количество воды в клетках приводит к изменению в них осмотического давления и нарушению важнейших жизненных функций.

Большинство водных обитателей **пойкилоосмотичны**: осмотическое давление в их теле зависит от солености окружающей воды. Поэтому для гидробионтов основной способ поддерживать свой солевой баланс – это избегать местообитаний с неподходящей соленостью. Пресноводные формы не могут существовать в морях, морские – не переносят опреснения. Так в соленой воде (изотоническая среда), для того чтобы вода, находящаяся в организме не выходила наружу, концентрация солей в тканях гидробионтов уравнивается (**изотонична**) с концентрацией солей, растворенных в воде. В морской воде преобладают карбонаты, сульфаты, хлориды. В пресных водоемах концентрация солей не более 0,5 г/л, в морях – от 12 до 35 г/л.

Если соленость воды подвержена изменениям, животные перемещаются в поисках благоприятной среды. Например, при опреснении поверхностных слоев моря после сильных дождей радиоларии, морские рачки *Calanus* и др. спускаются на глубину до 100 м.

Позвоночные животные, высшие раки, насекомые и их личинки, обитающие в воде, относятся к **гомойосмотическим** видам, сохраняя постоянное осмотическое давление в теле независимо от концентрации солей в воде.

У пресноводных видов жидкости тела **гипертоничны** по отношению к окружающей воде. Им угрожает излишнее обводнение, если не препятствовать поступлению или не удалять избыток воды из тела. У простейших это достигается работой выделительных вакуолей, у многоклеточных – удалением воды через выделительную систему.

Некоторые инфузории каждые 2-2,5 мин выделяют количество воды, равное объему тела. На «откачку» избыточной воды клетка затрачивает очень много энергии. С повышением солености работа вакуолей замедляется. Так, у туфельки *Paramecium* при солености воды 2,5‰ вакуоль пульсирует с интервалом в 9 с, при 5‰ – 18 с, при 7,5‰ – 25 с. При концентрации солей 17,5‰ вакуоль перестает работать, так как разница осмотического давления между клеткой и внешней средой исчезает.

Если вода **гипертонична** по отношению к сокам тела гидробионтов (у морских), им грозит обезвоживание в результате осмотических потерь. Защита от обезвоживания достигается повышением концентрации солей также в теле гидробионтов. Обезвоживанию препятствуют непроницаемые для воды покровы гомойосмотических организмов – млекопитающих, рыб, высших раков, водных насекомых, и их личинок. Многие пойкилоосмотические виды переходят к неактивному состоянию – анабиозу в результате дефицита воды в теле при возрастании солености. Это свойственно видам, обитающим в лужах морской воды и на литорали: коловраткам, жгутиковым, инфузориям, некоторым рачкам, черноморским полихетам *Nereis* и др. Соленой анабиоз – средство переживать неблагоприятные периоды в условиях переменной солености воды.

Истинно **эвригалинных** видов, способных в активном состоянии обитать как в пресной, так и в соленой воде, среди водных обитателей не так много. В основном это виды, населяющие эстуарии рек, лиманы и другие солоноватоводные водоемы.

Кислотность

Кислотность воды в пресноводных водоемах варьирует сильнее, чем в морских – от pH = 3.7 до 7.8. Кислотность воды во многом определяют видовой состав гидробионтов. Например,

в кислых водах болот растут сфагновые мхи, в щелочной среде развиваются многие виды рдестов, элодея. Большинство пресноводных рыб живут в диапазоне pH = 5-9 и гибнут за пределами этих значений. Следует отметить, что кислотность морской воды убывает с глубиной.

Теплоемкость и температурный режим

Вода обладает исключительно высокой теплоемкостью. Для того, чтобы поднять температуру 1 г воды на 1°С нужно затратить 4,186 кДж тепла. Для такого же разогрева льда потребуется 2,04 кДж, а воздуха – 1,00 кДж. Лишь немногие вещества характеризуются теплоемкостью, сопоставимой с теплоемкостью воды (жидкий литий, жидкий водород, жидкий аммиак).

Теплоемкость воды принята за единицу. Теплоемкость песка, например, составляет 0,2, а железа – лишь 0,107 теплоемкости воды. Способность воды накапливать большие запасы тепловой энергии позволяет сглаживать резкие температурные колебания на прибрежных участках Земли в различные времена года и в различное время суток.

Нагретая Солнцем у экватора, вода переносит тепло гигантскими потоками морских течений в Мировом океане.

В связи с более устойчивым температурным режимом воды среди гидробионтов в значительно большей мере, чем среди населения суши, распространена **стенотермность**. **Эвритермные** виды встречаются в основном в мелких континентальных водоемах и на литорали морей высоких и умеренных широт, где значительны суточные и сезонные колебания температуры.

Высокая теплоемкость превращает водоемы в аккумуляторы тепловой энергии, влияющие на климат. Так, с поверхности озера, расположенного на 50° широты с мая по октябрь испаряется до 60 см воды, что эквивалентно потере половины приходящей на поверхность водного зеркала солнечной энергии. В условиях тропиков практически вся приходящая на поверхность озера солнечная энергия уходит на процессы испарения. Таяние 1 м³ льда также предотвращает нагревание 10 м³ воды.

Скорость изменения плотности воды с температурой при высоких температурах возрастает. Это неизбежно воздействует на процессы перемешивания воды: чем выше температура воды, тем больше энергии требуется на ее перемешивание.

Диапазон значений температуры воды в Мировом океане составляет 38°С (от -2 до +36°С), в пресных водоемах – 26°С (от -0,9 до +25°С). С глубиной температура воды резко падает. До 50 м наблюдаются суточные колебания температуры, до 400 – сезонные, глубже она становится постоянной, опускаясь до +1°+3°С (в Заполярье близка к 0°С). Незначительные колебания температуры в ту или иную сторону сопровождается существенными изменениями в водных экосистемах. Примеры: «биологический взрыв» в дельте Волги из-за понижения уровня Каспийского моря – разрастание зарослей лотоса (*Nelumba kaspium*), в южном Приморье – разрастание белокрыльником стариц рек (Комаровка, Илистая и др.) по берегам которых вырублена и сожжена древесная растительность.

В термических источниках температура может достигать 100°С, в подводных гейзерах при высоком давлении на дне океана зарегистрирована температура +306°С).

Таким образом, в водоемах существует довольно значительное разнообразие температурных условий. Между верхними слоями воды с выраженными в них сезонными колебаниями температуры и нижними, где тепловой режим постоянен, существует **зона температурного скачка**, или **термоклина**. Термоклин резко выражен в теплых морях, где сильнее перепад температуры наружных и глубинных вод. На глубине в пресных водоемах температура постоянна и равна в течение года 4-5°С.

Световой режим

Световой режим водной среды существенно отличается от среды наземно-воздушной. В глубоких водоемах в связи с этим выделяют три зоны: световую, сумеречную и зону вечного мрака (рис.1).

Часть падающих на поверхность водоема лучей отражается в воздушную среду – **альбедо**. Прохождению света препятствуют и взвешенные в воде частицы. Отражение тем сильнее, чем ниже положение Солнца, поэтому день под водой короче, чем на суше. Например, летний день около острова Мадейра на глубине 30 м – 5 ч, а на глубине 40 м – всего 15 мин. Быстрое убывание количества света с глубиной связано с поглощением его водой.

Лучи с разной длиной волны поглощаются неодинаково: красные исчезают уже недалеко от поверхности, тогда как сине-зеленые проникают значительно глубже. Сгущающиеся с глубиной сумерки в океане имеют сначала зеленый, затем голубой, синий и сине-фиолетовый цвет, сменяясь постоянным мраком. Соответственно сменяют друг друга с глубиной зеленые,

бурые и красные водоросли, специализированные на улавливании света с разной длиной волны.



Рис. 1. Освещенность в водной среде

Водоросли в Мировом океане обитают в освещаемой зоне. Глубже других проникают красные водоросли. Чаще они обитают на глубинах до 20-40 м, но если прозрачность воды велика, то встречаются до 100-200 м.

Окраска животных меняется с глубиной так же закономерно. Наиболее ярко и разнообразно окрашены обитатели литоральной и сублиторальной зон. Многие глубинные организмы, подобно пещерным, не имеют пигментов. В сумеречной зоне широко распространена красная окраска, которая является дополнительной к сине-фиолетовому свету на этих глубинах. Это позволяет животным скрываться от врагов, так как их красный цвет в сине-фиолетовых лучах зрительно воспринимается как черный. Красная окраска характерна для таких животных сумеречной зоны, как морской окунь, красный коралл, различные ракообразные и др.

Поглощение света тем сильнее, чем меньше прозрачность воды, которая зависит от количества взвешенных в ней частиц. Прозрачность характеризуют предельной глубиной, на которой еще виден специально опускаемый белый диск диаметром около 20 см (**диск Секки**). Самые прозрачные воды – в Саргассовом море: диск виден до глубины 66,5 м. В Тихом океане диск Секки виден до 59 м, в Индийском – до 50, в мелких морях – до 5-15 м. Прозрачность рек в среднем 1-1,5 м, а в самых мутных реках, например, в среднеазиатских Амударье и Сырдарье, всего несколько сантиметров.

Граница зоны фотосинтеза, поэтому сильно варьирует в разных водоемах. В самых чистых водах **эуфотическая зона**, или зона фотосинтеза, простирается до глубин не свыше 200 м, сумеречная, или **дисфотическая зона** занимает глубины до 1000-1500 м, а глубже, в **афотическую зону**, солнечный свет не проникает совсем.

Количество света в верхних слоях водоемов сильно меняется в зависимости от широты местности и от времени года. Длинные полярные ночи сильно ограничивают время, пригодное для фотосинтеза, в арктических и приантарктических бассейнах, а ледовый покров затрудняет доступ света зимой во все замерзающие водоемы. В темных глубинах океана в качестве источника зрительной информации гидробионты используют свет, испускаемый живыми организмами. Такое явление называется **билюминесценцией**. Билюминесценция имеет в жизни животных в основном сигнальное значение. Световые сигналы могут служить для ориентации в стае, привлечения особей другого пола, подманивания жертв, для маскировки или отвлечения. Вспышка света может быть защитой от хищника, ослепляя или дезориентируя его.

Например, у хищных глубоководных рыб из отряда удильщиков первый луч спинного плавника сдвинут к верхней челюсти и превращен в гибкое удилище, несущее на конце червеобразную «приманку» – железу, заполненную слизью со светящимися бактериями. Регулируя приток крови к железе и, следовательно, снабжая бактерии кислородом, рыба может произвольно вызывать свечение приманки, имитируя движение червя и подманивая добычу.

У некоторых донных червей (полихет) светящиеся органы развиваются к периоду созревания половых продуктов; причем светятся ярче самки, а глаза лучше развиты у самцов. Глубоководные каракатицы выпускают облако светящегося секрета для защиты от хищников.

Текучесть

Вода обладает также следующими качествами: подвижностью (движение водных масс рек и ручьев, перемещение воды под влиянием ветра и температуры, приливно-отливная деятельность морей и прочее).

3.3. Круговорот некоторых биогенных элементов

Углерод. Углерод как химический элемент является основой жизни. По распространению на планете углерод занимает одиннадцатое место (0,35% от веса земной коры), но в живом веществе в среднем составляет около 18 или 45% от сухой биомассы.

В атмосфере углерод входит в состав углекислого газа CO_2 , в меньшей мере – в состав метана CH_4 или следового количества других газообразных соединений. В гидросфере CO_2 растворен в воде, и общее его содержание намного превышает атмосферное. Океан служит мощным буфером регуляции CO_2 в атмосфере: при повышении в воздухе его концентрации увеличивается поглощение углекислого газа водой. Некоторая часть молекул CO_2 реагирует с водой, образуя угольную кислоту, которая затем диссоциирует на ионы HCO_3^- и CO_3^{2-} . Эти ионы реагируют с катионами кальция или магния с выпадением карбонатов в осадок. Подобные реакции лежат в основе буферной системы океана, поддерживающей постоянство pH воды.

При подкислении (увеличении концентрации ионов H^+) происходит сдвиг влево в цепи: CO_2 воздуха \rightarrow CO_2 воды \rightarrow $\text{H}_2\text{CO}_3 \rightarrow \text{Ca}(\text{HCO}_3)_2 \rightarrow \text{CaCO}_3$. При подщелачивании усиливается выпадение в осадок карбонатов кальция.

Углекислый газ атмосферы и гидросферы представляет собой обменный фонд в круговороте углерода, откуда его черпают наземные растения и водоросли (рис.). Фотосинтез лежит в основе всех биологических круговоротов на Земле. Высвобождение фиксированного углерода происходит в ходе дыхательной активности самих фотосинтезирующих организмов и всех гетеротрофов – бактерий, грибов, животных, включающихся в цепи питания за счет живого или мертвого органического вещества.

В тех условиях, где деятельность деструкторов тормозится факторами внешней среды (например, при возникновении анаэробного режима в почвах и на дне водоемов), органическое вещество, накопленное растительностью, не разлагается, превращаясь со временем в такие породы, как каменный или бурый уголь, торф, сапропели, горючие сланцы и другие, богатые накопленной солнечной энергией. Они пополняют собой резервный фонд углерода, надолго выключаясь из биологического круговорота. Углерод временно депонируется также в живой биомассе, в мертвом опаде, в растворенном органическом веществе океана и т.п. Однако основным резервным фондом углерода на планете являются не живые организмы и не горючие ископаемые, а осадочные породы – известняки и доломиты. Их образование также связано с деятельностью живого вещества. Углерод этих карбонатов надолго захоранивается в недрах Земли и поступает в круговорот лишь в ходе эрозии при обнажении пород в тектонических циклах.

В биологическом круговороте участвуют лишь доли процента углерода от общего его количества на Земле. Углерод атмосферы и гидросферы многократно проходит через живые организмы. Растения суши способны исчерпать его запасы в воздухе за 4-5 лет, запасы в почвенном гумусе – за 300-400 лет. Основной возврат углерода в обменный фонд происходит за счет деятельности живых организмов, и лишь небольшая часть его (тысячные доли процента) компенсируется выделением из недр Земли в составе вулканических газов.

В настоящее время мощным фактором перевода углерода из резервного в обменный фонд биосферы становится добыча и сжигание огромных запасов горючих ископаемых. Это уже приводит к повышению концентрации CO_2 в атмосфере и возникновению **«парникового эффекта»**.

Кислород. С углеродным циклом теснейшим образом сопряжен круговорот кислорода.

Своей уникальной среди планет атмосферой с высоким содержанием свободного кислорода Земля обязана процессу фотосинтеза. Кислород освобождается из молекул воды и является по сути дела побочным продуктом фотосинтетической активности растений. Абиотическим путем кислород возникает в верхних слоях атмосферы за счет фотодиссоциации паров воды, но этот источник составляет лишь тысячные доли процента от поставляемого фотосинтезом. Между содержанием кислорода в атмосфере и гидросфере существует подвижное равновесие. В воде его примерно в 21 раз меньше на равный объем по сравнению с воздухом.

Выделившийся кислород интенсивно расходуется на **процессы дыхания** всех аэробных организмов и на **окисление разнообразных минеральных соединений**. Эти процессы происходят в атмосфере, почве, воде, илах и горных породах. Показано, что значительная часть кислорода, связанного в осадочных породах, имеет фотосинтетическое происхождение. Обменный фонд O_2 в атмосфере составляет не более 5% от общей продукции фотосинтеза.

Многие анаэробные бактерии также окисляют органические вещества в процессе анаэробного дыхания, используя для этого сульфаты или нитраты.

Накопление кислорода в атмосфере и гидросфере происходит в геологической истории в результате неполной замкнутости цикла углерода. На полное разложение органического вещества, создаваемого растениями, требуется точно такое же количество кислорода, которое выделилось при фотосинтезе. Захоронение органики в осадочных породах, углях, торфах послужило основой поддержания обменного фонда кислорода в атмосфере. Весь имеющийся в ней кислород проходит полный цикл через живые организмы примерно за 2000 лет.

В настоящее время значительная часть кислорода атмосферы связывается в результате работы транспорта, промышленности и других форм антропогенной деятельности. По расчетам, человечество тратит уже более 10 млрд. т свободного кислорода из общего количества в 430-470 млрд. т, поставляемого процессом фотосинтеза. Если учесть, что в обменный фонд поступает лишь небольшая часть фотосинтетического кислорода, деятельность людей в этом отношении начинает приобретать угрожающие масштабы.

Вода. В ходе фотосинтеза растения используют водород воды в построении органических соединений, освобождая молекулярный кислород. В процессах дыхания всех живых существ, при окислении органических соединений вода образуется вновь. В истории жизни вся свободная вода гидросферы многократно прошла циклы разложения и новообразования в живом веществе планеты.

Кроме биологических циклов на Земле также осуществляется глобальный круговорот воды, движимый энергией Солнца. Вода испаряется с поверхности водоемов и суши и затем вновь поступает на Землю в виде осадков. Над океаном испарение превышает осадки, над сушей – наоборот. Эти различия компенсируются речным стоком. В глобальном круговороте воды растительность суши играет немаловажную роль. Транспирация растений на отдельных участках земной поверхности может составить до 80-90% выпадающих здесь осадков, а в среднем по всем климатическим поясам – около 30%.

Азот. В атмосфере и живом веществе содержится менее 2% всего азота на Земле, но именно он поддерживает жизнь на планете. Азот входит в состав важнейших органических молекул – ДНК, белков, липопротеидов, АТФ, хлорофилла и других. В растительных тканях его соотношение с углеродом составляет в среднем 1:30, а в морских водорослях 1:6. Биологический цикл азота, поэтому также тесно связан с углеродным.

Молекулярный азот атмосферы недоступен растениям, которые могут усваивать этот элемент только в виде ионов аммония, нитратов или из почвенных или водных растворов. Поэтому недостаток азота часто является фактором, лимитирующим первичную продукцию. Тем не менее, атмосферный азот широко вовлекается в биологический круговорот благодаря деятельности прокариотических организмов. Способностью к фиксации молекулярного азота обладают очень многие прокариоты. В большой мере она развита у фотосинтезирующих сине-зеленых водорослей (цианобактерий). Активно фиксируют азот свободно живущие в почве бактерии рода *Azotobacter*, а также клубеньковые бактерии *Rhizobium*, живущие на корнях растений семейства бобовых. При этом может связываться до 400 кг азота на га в год. Отмирая, бактериальные клетки обогащают почву азотными соединениями, доступными для растений. Симбиотические формы снабжают хозяина и за счет прижизненных выделений.

В круговороте азота принимают большое участие также **аммонифицирующие** микроорганизмы. Они разлагают белки и другие содержащие азот органические вещества до образования аммиака. В аммонийной форме азот частью вновь поглощается корнями растений, а частью перехватывается **нитрифицирующими** микроорганизмами. Они используют для себя химическую энергию, окисляя аммиак сначала в нитритную форму (бактерии *Nitrosomonas*). Окисление нитритов в нитраты производят бактерии рода *Nitrobacter*. Образовавшиеся нитраты вновь используются растениями в ходе фотосинтеза.

Прямо противоположна по функциям группа микроорганизмов – **денитрификаторов**.

В анаэробных условиях в почвах или водах они используют кислород нитратов для окисления органических веществ, получая энергию для своей жизнедеятельности. Азот при этом восстанавливается до молекулярного.

Азотфиксация и денитрификация в природе приблизительно уравновешены. Цикл азота, таким образом, зависит преимущественно от деятельности бактерий, тогда как растения встраиваются в него, используя промежуточные продукты этого цикла и намного увеличивая масштабы азотной циркуляции в биосфере за счет продуцирования своей биомассы. Объемы микробной фиксации азота составляют до 2,5 т на км² в год.

Небиологическая фиксация азота и поступление в почвы его окислов и аммиака происходит также с дождевыми осадками при ионизации атмосферы и грозových разрядах. В среднем это дает около 1 т связанного азота на км² в год.

Современная промышленность удобрений фиксирует азот атмосферы в размерах, превышающих природную азотфиксацию в целях увеличения продукции сельскохозяйственных растений.

Высокие дозы азотных удобрений приводят, однако, к вымыванию нитратов в грунтовые воды, водоемы и, в конечном счете, – питьевую воду, а также к избытку их в продуктах питания, что является опасным для человека. Таким же источником загрязнений служат сточные воды с высоким содержанием аммония. На его окисление до нитратов тратится растворенный в воде кислород, что часто бывает губительно для гидробионтов. Таким образом, деятельность человека все сильнее влияет на круговорот азота, в основном в сторону превышения перевода его в связанные формы над процессами возврата в молекулярное состояние.

Фосфор. Этот элемент, необходимый для синтеза многих органических веществ, включая АТФ, ДНК, РНК, усваивается растениями только в виде ионов ортофосфорной кислоты (PO₃⁺⁴). Он относится к элементам, лимитирующим первичную продукцию и на суше, и особенно в океане, поскольку обменный фонд фосфора в почвах и водах невелик. Круговорот этого элемента в масштабах биосферы незамкнут.

На суше растения черпают из почвы фосфаты, освобожденные редуцентами из разлагающихся органических остатков, но в щелочной или кислой почве растворимость фосфорных соединений резко падает. Основной резервный фонд фосфатов содержится в горных породах, созданных на дне океана в геологическом прошлом. В ходе выщелачивания пород часть этих запасов переходит в почву и в виде взвесей и растворов вымывается в водоемы. В гидросфере фосфаты используются фитопланктоном, переходя по цепям питания в других гидробионтов. Однако в океане большая часть фосфорных соединений захоранивается с остатками животных и растений на больших глубинах и не попадает вновь в фотическую зону, переходя с осадочными породами в большой геологический круговорот. На глубине растворенные фосфаты связываются с кальцием, образуя фосфориты и апатиты. В биосфере, по сути дела, происходит однонаправленный поток фосфора из горных пород суши в глубины океана, и обменный фонд его в гидросфере очень ограничен. Биологическая продуктивность океана резко повышается в районах, где увеличивается доступность фосфора для фитопланктона – при сносе его речными водами, у побережий морей и в зонах так называемого **апвеллинга** – восходящих океанических течений, возвращающих фосфорные соединения со дна в освещенные слои воды.

Наземные залежи фосфоритов и апатитов разрабатываются в качестве удобрений. Снос избыточного фосфора в пресные водоемы является одной из главных причин их «цветения» – бурной **эвтрофикации**.

Сера. Круговорот серы, необходимой для построения ряда аминокислот, ответственных за трехмерную структуру белков, поддерживается в биосфере широким спектром бактерий. В отдельных звеньях этого цикла участвуют аэробные микроорганизмы, окисляющие серу органических остатков до сульфатов; анаэробные **сульфатредукторы**, восстанавливающие сульфаты до сероводорода; группы серобактерий, окисляющих сероводород до элементарной серы и далее – сульфатов; тионовые бактерии, переводящие элементарную серу также в соли серной кислоты. Растения усваивают из почвы и воды только ионы SO₂⁻⁴, поставляемые им деятельностью прокариотов.

Основное накопление серы происходит в океане, куда сульфатные ионы непрерывно поступают с суши с речным стоком. Частично сера возвращается в атмосферу при выделении из вод сероводорода и окисляется здесь до двуокиси, превращаясь в дождевой воде в серную кислоту. Промышленное использование большого количества сульфатов и элементарной серы и сжигание горючих ископаемых поставляют в атмосферу большие объемы диоксида серы. Это вредит растительности, животным, людям и служит источником кислотных дождей, усугубляющих отрицательные эффекты вмешательства человека в круговорот серы.

Вопросы для самоконтроля:

1. Расскажите о структуре гидросферы и значении воды.
2. Какие адаптации имеют гидробионты к поверхностному натяжению и плотности воды?
3. Какие адаптации имеют гидробионты к кислородному и солевому режимам?
4. Какие особенности придает водной среде ее теплоемкость, и какие адаптации имеют гидробионты к температурному режиму?
5. Как приспособлены гидробионты к режиму освещенности?

6. Расскажите о круговороте углерода.
7. Расскажите о круговороте кислорода.
8. Расскажите о круговороте азота.
9. Расскажите о круговороте фосфора и серы.

IV. ЗОНИРОВАНИЕ ВОДНОЙ ТОЛЩИ

4.1. Вертикальная экологическая зональность водоемов

В океане вместе с входящими в него морями различают две экологические области: толщу воды – **пелагиаль** и дно – **бенталь** (рис. 2).

В зависимости от глубины бенталь делится на **сублиторальную зону** – область плавного понижения суши до глубины примерно 200 м, **батиальную** – область крутого склона и **абиссальную зону** – область океанического ложа со средней глубиной 3-6 км. Еще более глубокие области бентали, соответствующие впадинам океанического ложа; называют **ультраабиссалью** – **хадалью** (например, Марианская впадина – 11035 м).

В абиссальной зоне наиболее продуктивны области **апвеллинга** – зоны подъема холодных глубинных вод, богатых биогенными химическими элементами. В результате этого происходит ветровой отгон поверхностных вод от крутого материкового склона. **Аупвеллингом** обозначается вынос вод, богатых биогенными соединениями из **эстуариев** в открытое море.

Кромка берега, заливаемая во время приливов, называется **литоралью**. Выше уровня приливов часть берега, увлажняемая брызгами прибоя, получила название **супралиторали**. Нижняя часть приливной полосы, расположенная между линиями (высотами) наибольшего отлива и наименьшего прилива, на пологих морских берегах – **ватты**. **Марши** – полоса низменных побережий морей шириной около 30 км, затопляемых в периоды наиболее высоких приливов, покрытые лугами и болотами, богатые гумусом. **Польдеры** – искусственно осушенные марши, отгороженные от открытого моря и возделываемые человеком. **Лагуной** обозначается внутренний водоем кольцеобразных коралловых островов (**атоллов**) или мелководные заливы, бухты, отделенные от моря песчаной косой. Глубокие лагуны называются **фиордами**. Богаты жизнью **лиманы** – заливы, образовавшие от затопления морем низовий рек, отделенных от моря узкой полосой наносного слоя.

Сублитораль – зона до нижней границы распространения донных растений. Прибрежное океаническое мелководье глубиной до 200 м – погруженный цоколь материка, опоясывающий континент или остров в виде плоской подводной террасы обозначают **континентальным шельфом**.

Обитатели сублиторали живут в условиях относительно невысокого давления, дневного солнечного освещения, часто довольно значительных изменений температурного режима.

Обитатели абиссальных и ультраабиссальных глубин существуют во мраке, при постоянной температуре и чудовищном давлении в несколько сотен, а иногда и около тысячи атмосфер. Все население дна океана получило название **бентоса**.

Организмы, обитающие в толще воды, или пелагиали, относятся к **пелагосу**. Пелагиаль также делят на вертикальные зоны, соответствующие по глубине зонам бентали: **эпипелагиаль**, **батипелагиаль**, **абиссопелагиаль**. Нижняя граница эпипелагиали (не более 200 м) определяется проникновением солнечного света в количестве, достаточном для фотосинтеза. Зеленые растения глубже этой зоны существовать не могут. Эта область обозначается **как фотическая**, или **неритовая зона**.

В сумеречных батиальных и полных мрака абиссальных глубинах обитают лишь микроорганизмы и животные.

Разные экологические зоны выделяются и во всех других типах водоемов: озерах, болотах, прудах, реках.

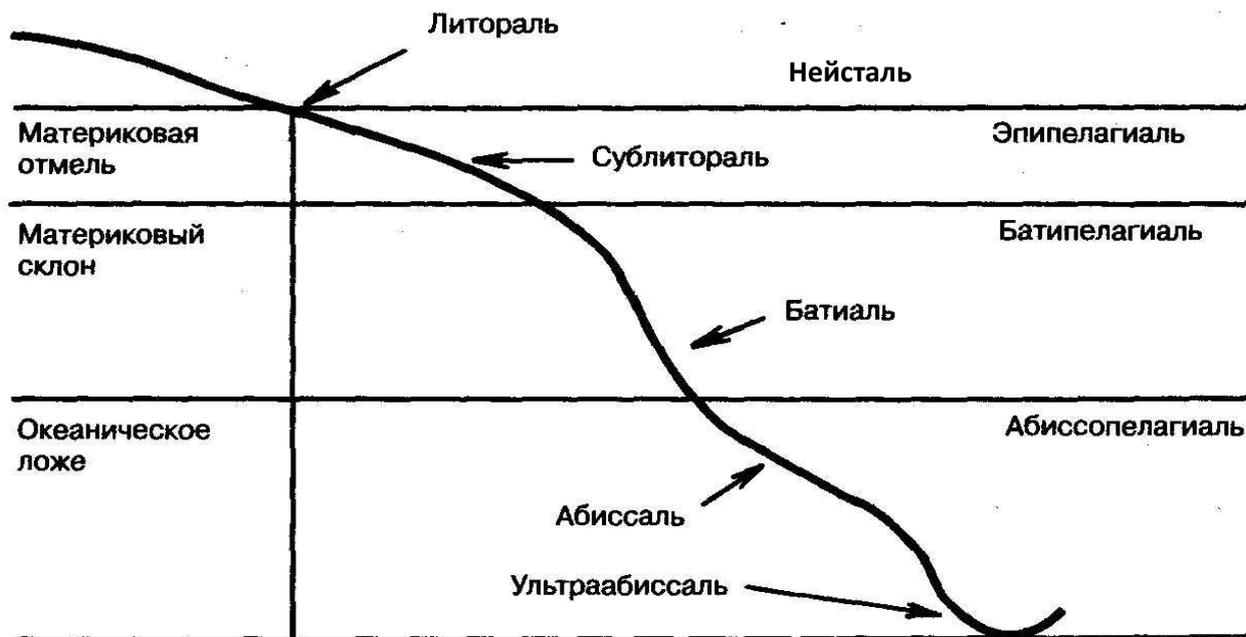


Рис. 2. Экологические зоны Мирового океана

4.2. Биогеографическое районирование Мирового океана

Дно океана – это своеобразный физико-географический комплекс, со свойственными ему природными процессами и природными связями. Дно океана тесно связано с физико-географическими условиями, присущими поверхности океана. Хотя основные показатели на подавляющей части дна океана практически одинаковы (освещенность, распределение температур, плотности), все же физико-географическая зональность на дне океана является отражением зональности на поверхности океана. Климатическая обстановка на поверхности океанов заметно проявляется, прежде всего, в распределении глубоководных осадков на дне океана, а в отдельных случаях – и в мелководных отложениях.

В.И. Лымарев (1978) отмечает, что по существу имеется три системы океанических зон: поверхностная, внутриводная и донная. Внутриводная зональность, по его мнению, охватывает промежуточные и глубинные водные массы, т.е. толщу воды мощностью 2,5-3,5 тыс. м. Здесь он выделяет три океанических зоны: арктико-бореальную, экваториально-тропическую и антарктико-нотальную.

По мнению В.И. Лымарева в океане проявляется своеобразная многоэтажность географических зон. Они выражены не только на поверхности, но и внутри водной толщи, и на дне океана, где зональность географических явлений – опосредствованная, как бы вторичная. Проявление физико-географической зональности отмечается как в распределении донных осадков, так и в различиях абиссальной донной фауны. Для большинства представителей фауны донный грунт является основным источником питания.

На дне Мирового океана достаточно отчетливо выделяются следующие **физико-географические зоны**:

- северная полярная (арктическая),
- северная субполярная (субарктическая),
- северная умеренная,
- экваториально-тропическая,
- южная умеренная,
- южная субполярная (субантарктическая),
- южная полярная (антарктическая).

Северная полярная зона (арктическая) охватывает большую часть Северного Ледовитого океана. Она характеризуется повсеместным распространением терригенных отложений, бедных известью и органическим веществом. Господствующие типы отложений – коричневые и серые илы Северного Ледовитого океана.

Северная субполярная зона (субарктическая) охватывает дно Баренцева, Карского, Охотского, Берингова морей, залива Аляска и крайнюю северную часть дна Тихого океана. Она отличается значительным развитием бентоса в особенности на мелководных участках, замет-

ным участием в составе донных отложений продуктов ледового разноса. Тихоокеанский сектор этой зоны характеризуется также распространением диатомовых осадков с содержанием SiO_2 от 30% в северной части Тихого океана до 56% в Охотском море.

В **северной умеренной зоне** сильно заметны провинциальные различия между Атлантическим и Тихоокеанским секторами.

В Атлантическом океане в пределах этой зоны наряду с широким распространением терригенных отложений развиты также известковые фораминиферовые илы. Присутствие известковых илов объясняется значительным распространением осадкообразующих фораминифер в планктоне северной части Атлантики. На обилие фораминифер оказывает влияние теплое Северо-Атлантическое течение. Сдвиг к северу Северная граница умеренной зоны на поверхности океана сдвинута к северу. Этот факт отмечается и на дне океана: граница сдвинута в том же направлении. Южная граница зоны выражена нечетко. Здесь можно говорить о постепенном переходе к тропическо-экваториальной зоне.

В Тихом океане северная умеренная зона очерчивается с юга границей распространения коралловых рифов и продуцируемых ими коралловых осадков. Основными типами глубоководных отложений этой зоны в Тихоокеанском секторе служат алевритоглинистые илы, красные глины. По мнению П.Л. Безрукова типичные разновидности красных глин появляются в Тихом океане лишь в умеренной зоне. В Атлантическом океане красные глины также отсутствуют в более северных зонах.

Тропические и экваториальная зоны весьма слабо дифференцируются на дне океана. В связи с этим принято выделять единую **экваториально-тропическую зону**. Основной особенностью этой зоны является резкое преобладание карбонатного типа осадкообразования. Общая площадь распространения карбонатных отложений составляет здесь около 65% от всей площади дна. На мелководье в этой зоне происходит хемогенное карбонатообразование. Наиболее четкими границами описываемой зоны служат пределы распространения коралловых рифов и связанных с ними коралловых песков и илов.

В прибрежных частях океана в экваториально-тропической зоне распространены также специфические для описываемой зоны терригенные отложения – красные илы. Мелководные участки дна экваториально-тропической зоны выделяются исключительным разнообразием и обилием донных форм жизни. Участки дна, лежащие глубже 5-5,5 тыс. метров заняты красной глиной.

Южная умеренная зона дна океана не отличается резко выраженной спецификой отложений. Преобладают фораминиферовые илы. Коралловые осадки и рифовые постройки здесь отсутствуют. На южной периферии этой зоны появляются переходные известково-кремнистые осадки.

Южная субполярная зона (субантарктическая) очень четко выделяется по поясу распространения кремнистых диатомовых отложений. В отличие от диатомовых осадков Северного полушария содержание кремнезема здесь достигает 70-80%. Заметна также примесь айсбергового материала.

Южная полярная зона (антарктическая) отличается преимущественным распространением айсберговых отложений. Они выделяются плохой сортировкой, малым содержанием извести и органического вещества, заметным содержанием аутогенного кремнезема. На шельфе кроме айсберговых осадков различного состава имеются также кремнегубковые отложения.

Зоогеографическое расчленение литорали (рис. **) проявляется очень четко, так как отдельные области этого биохора достаточно сильно изолированы как сушей и климатическими зонами, так и широкими отрезами открытого моря.

Выделяют центральный Тропический регион и расположенные к северу от него Борейный, а к югу – Антиборейный регионы. В каждом из них выделяют разное количество областей. Последние, в свою очередь, подразделяются на подобласти.

Фаунистическое расчленение литорали и пелагиали Мирового океана

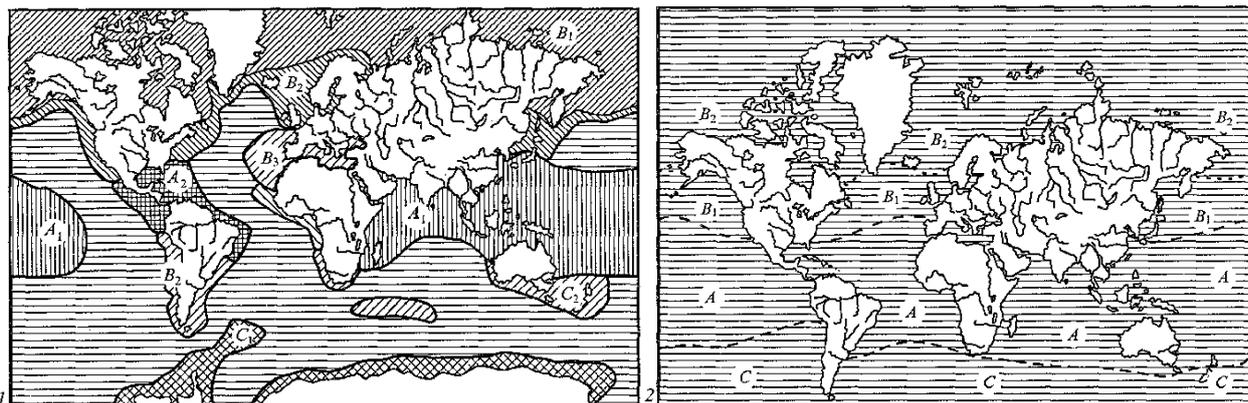


Рис. **. Фаунистическое расчленение литорали (1) и пелагиали (2) Мирового океана (из Г. Делаттина, 1967):

А – Тропический регион: А₁ – Индо-Пацифическая область; А₂ – Тропико-Атлантическая область; В – Бореальный регион: В₁ – Арктическая область; В₂ – Борео-Пацифическая область; В₃ – Борео-Атлантическая область; С – Антибореальный регион: С₁ – Антарктическая область; С₂ – Антибореальная область

Тропический регион

Этот регион характеризуется наиболее благоприятными условиями существования, что обусловило формирование здесь наиболее полной, гармонически развитой фауны, не знавшей перерывов в эволюции. Подавляющее большинство классов морских животных имеют в регионе своих представителей. Тропическая зона по характеру фауны четко расчленяется на две области – Индо-Пацифическую и Тропико-Атлантическую.

Индо-Пацифическая область. Данная область охватывает громадное пространство Индийского и Тихого океанов между 40° с.ш. и 40° ю.ш., и только у западного побережья Южной Америки южная граница ее резко сдвинута к северу под влиянием молодого течения. Сюда же относятся Красное море и Персидский залив, а также бесчисленные проливы между островами Малайского архипелага и Тихого океана. Благоприятный температурный режим, обусловленный большой площадью мелководий, и стабильность среды на протяжении многих геологических периодов привели к развитию здесь исключительно богатой фауны.

Млекопитающие представлены дюгонями (род *Dugong*) из отряда сирен, один вид которых живет в Красном море, другой – в Атлантике, третий – в Тихом океане. Эти крупные животные (3-5 м в длину) обитают в мелких заливах, обильно заросших водорослями, и изредка заходят в устья тропических рек. Из морских птиц, связанных с побережьями, для Индо-Пацифической области характерны мелкие буревестники и гигантский альбатрос (*Diomedea exulans*). Морские змеи (*Hydrophiidae*) представлены большим количеством (до 50) характерных видов. Все они ядовиты, многие имеют приспособления для плавания. Рыбы морской фауны чрезвычайно разнообразны. Они чаще всего ярко окрашены, покрыты разноцветными пятнами, полосами и т.п. Из них следует упомянуть сростночелюстных рыб – диодонов, тетрадонов и кузовков, рыб-попугаев (*Scaridae*), у которых зубы образуют сплошную пластинку и служат для откусывания и дробления кораллов и водорослей, а также рыб-хирургов, вооруженных ядовитыми колючками.

Громадного развития в море достигают коралловые рифы, состоящие из зарослей шестилучевых (*Madrepora*, *Fungia* и др.) и восьмилучевых (*Tubipora*) кораллов. Коралловые рифы следует считать наиболее типичным биоценозом Индо-Пацифической литорали. С ним связаны многочисленные моллюски (*Pteroceras* и *Strombus*), отличающиеся ярко разрисованными и разнообразными по форме раковинами, гигантские тридакны массой до 250 кг, а также голотурии, служащие предметом промысла (употребляются в пищу в Китае и Японии под названием трепанга). Из морских кольчатых червей отметим знаменитого палоло. Эти беспозвоночные употребляются в пищу полинезийцами.

Местные отличия фауны Индо-Пацифической области позволили выделить в ней Индийско-Западнопацифическую, Восточнопацифическую, Западноатлантическую и Восточноатлантическую подобласти.

Тропико-Атлантическая область. Эта область гораздо меньше по протяженности, чем Индо-Пацифическая. Она охватывает литораль западного и восточного (в пределах тропиче-

ской Атлантики) побережья Америки, воды Вест-Индского архипелага, а также западное побережье Африки в границах тропической зоны.

Животный мир этой области значительно беднее предыдущей, лишь вест-индские моря с их коралловыми рифами содержат богатую и разнообразную фауну. Морские звери здесь представлены ламантинами (из тех же сирен), способными заходить далеко в реки тропической Америки и Африки. Из ластоногих встречаются белобрюхие тюлени, морские львы и галапагосский котик. Морских змей практически нет. Фауна рыб разнообразна. Она включает гигантских скатов-мант (до 6 м в поперечнике) и крупного тарпона (до 2 м в длину), являющегося объектом спортивного лова. Коралловые рифы достигают пышного развития лишь в Вест-Индии, но вместо тихоокеанских мадрепор здесь распространены виды рода *Acropora*, а также гидроидные кораллы *Millerora*. Чрезвычайно обильны и разнообразны крабы. Литораль западного побережья Африки отличается самой бедной фауной, почти лишенной коралловых рифов и связанных с ними коралловых рыб.

Область разделяется на 2 подобласти – Западноатлантическую и Восточноатлантическую.

Бореальный регион

Регион расположен к северу от Тропического региона и охватывает северные части Атлантического и Тихого океанов. Он разделяется на 3 области: Арктическую, Борео-Пацифическую и Борео-Атлантическую.

Арктическая область. К этой области относятся северные побережья Америки, Гренландии, Азии и Европы, расположенные за пределами влияния теплых течений (вне области остаются северные берега Скандинавии и Кольского полуострова, обогреваемые Гольфстримом). Охотское и Берингово моря по температурным условиям и составу фауны также относятся к Арктической области. Последняя соответствует экологической зоне, где температура воды держится на уровне 3-4°C, а нередко и ниже. Большую часть года здесь сохраняется ледовый покров, даже летом на поверхности моря плавают льдины. Соленость Арктического бассейна относительно низкая из-за массы пресной воды, приносимой реками. Ледяной припай, характерный для данной области, препятствует развитию литорали на мелководьях.

Животный мир беден и однообразен. Наиболее типичными млекопитающими являются моржи, тюлени-хохлачи, полярный, или гренландский, кит, нарвал (дельфин с гипертрофированным в виде прямого рога левым клыком) и белый медведь, основное местообитание которого – плавающие льды. Птицы представлены чайками (прежде всего розовой и полярной), а также чистиками. Фауна рыб бедная: обычна сайка из тресковых, навага и полярная камбала.

Беспозвоночные более разнообразны и многочисленны. Малое количество видов крабов компенсируется богатством бокоплавов, морских тараканов и других ракообразных. Из моллюсков для арктических вод типична иольдия (*Yoldia arctica*), очень много актиний и иглокожих. Особенностью арктических вод является то, что здесь на мелководьях живут морские звезды, ежи и офиуры, которые в других зонах ведут глубоководный образ жизни. В ряде районов фауна литорали более чем наполовину состоит из сидящих в известковых трубочках кольчатых червей.

Однообразие фауны данной области на всем ее протяжении делает излишним выделение в ней подобластей.

Борео-Пацифическая область. В пределы области входят прибрежные воды и мелководья Японского моря и омывающие с востока Камчатку, Сахалин и северные Японские острова части Тихого океана, а кроме того, литораль его восточной части – побережья Алеутских островов и Северной Америки от полуострова Аляска до Северной Калифорнии.

Экологические условия в этой области определяются более высокими температурами и их колебаниями в зависимости от времени года. Температурных зон несколько: северная – 5°-10°C (на поверхности), средняя – 10°-15°C, южная – 15°-20°C.

Для Борео-Пацифической области характерны морская выдра, или калан, ушастые тюлени – морской котик, сивуч и морской лев, сравнительно недавно водилась стеллерова морская корова (*Hydrodamalis gigas*), полностью уничтоженная человеком. Из рыб типичны минтай, терпуг и тихоокеанские лососи – кета, горбуша, чавыча. Разнообразны и обильны беспозвоночные литорали. Они нередко достигают очень крупных размеров (например, гигантские устрицы, мидии, камчатский краб).

Многие виды и роды животных Борео-Пацифической области сходны с представителями Борео-Атлантической области либо идентичны им. Это так называемое явление **амфибореальности**. Данный термин обозначает тип распространения организмов: они встречаются на западе и востоке умеренных широт, но отсутствуют между ними. Амфибореальность пред-

ставляет собой один из видов разрыва ареалов морских животных. Амфибореальное распространение имеют чистиковые птицы, обыкновенный тюлень, или ларга (*Phoca vitulina*), многие рыбы – корюшка, песчанка, треска, некоторые камбалы. Оно свойственно также ряду беспозвоночных – некоторым моллюскам, червям, иглокожим и ракообразным.

Борео-Атлантическая область. Эта область включает большую часть Баренцева моря, Норвежское, Северное и Балтийское моря, литораль восточного побережья Гренландии и, наконец, северо-восток Атлантического океана к югу до 36° с.ш. Вся область находится под влиянием теплого течения Гольфстрим, поэтому ее фауна носит смешанный характер, и наряду с северными, сюда входят субтропические формы.

Эндемичен гренландский тюлень-лысун. Морские птицы – кайры, гагарки, топорики – образуют гигантские гнездовья (птичьи базары). Из рыб обычны тресковые, среди которых встречается эндемичная пикша. Многочисленны также камбаловые, зубатки, скорпены, морские петухи. Среди разнообразных беспозвоночных выделяются ракообразные: омар, различные крабы, раки-отшельники; иглокожие: красная морская звезда, красивая офиура «голова медузы»; из двустворчатых моллюсков широко распространены мидии и сердцевидки. Кораллов много, но рифы они не образуют.

Борео-Атлантическую область обычно разделяют на 4 подобласти: Средиземноморско-Атлантическую, Сарматскую, Атланти-Бореальную и Балтийскую. К первым 3 относятся моря – Баренцево, Черное и Азовское.

Баренцево море располагается на стыке теплых атлантических и холодных арктических вод. В связи с этим фауна его носит смешанный характер и отличается богатством. Благодаря Гольфстриму в Баренцевом море почти океаническая соленость и благоприятный климатический режим. Литоральное население его разнообразно. Из моллюсков здесь обитают съедобные мидии, крупные хитоны, гребешки; из иглокожих – красная морская звезда и еж *Echinus esculentus*; из кишечнополостных – многочисленные актинии и сидячие медузы *Lucernaria*; типичны также гидроиды. Колоссальные скопления образуют асцидии *Rhailusia obliqua*. Баренцево море относится к высококормным морям. Здесь широко развит промысел многочисленных рыб – трески, морского окуня, палтуса, пинагора. Из непромысловых рыб обитают колючие бычки, морской черт и др.

Черное и Азовское моря по своей фауне относятся к Сарматской подобласти. Это типичные внутренние водоемы, поскольку связь их со Средиземным морем осуществляется лишь через неглубокий пролив Босфор. На глубинах ниже 180 м вода в Черном море отравлена сероводородом и лишена органической жизни. Фауна Черного моря исключительно бедна. Литоральная зона населена моллюсками. Здесь встречаются блюдечко *Patella pontica*, черная мидия, гребешки, сердцевидка и устрица; мелкие гидроиды, актинии (из кишечнополостных) и губки. Эндемичен ланцетник *Amphioxus lanceolatus*. Из рыб обычны губаны (*Labridae*), морские собачки (*Blennius*), скорпены, бычки, султанки, морские коньки и даже 2 вида скатов. У берегов держатся дельфины – пыхтун и афалина. Смешанность фауны Черного моря выражается присутствием определенного количества средиземноморских видов наряду с черноморско-каспийскими реликтами и видами пресноводного происхождения. Средиземноморские иммигранты здесь явно преобладают, и «**медитерранизация**» Черного моря продолжается.

Балтийское море из-за мелководности, ограниченной связи с Северным морем, а также из-за впадающих в него рек сильно опреснено. Северная часть его зимой замерзает. Фауна моря бедная и смешанная по происхождению, так как к бореоатлантическим присоединяются арктические и даже пресноводные виды. К первым относятся треска, сельдь, салака, килька и морская игла. Из арктических видов можно назвать бычка-рогатку и рачка морского таракана. Из пресноводных рыб обитают судак, щука, хариус и ряпушка. Интересно отметить практически полное отсутствие здесь типично морских беспозвоночных – иглокожих, крабов и головоногих моллюсков. Гидроиды представлены *Cordylophora lacustris*, морские моллюски – морским желудем *Balanus improvisus*, мидией и съедобной сердцевидкой. Встречаются и пресноводные беззубки, а также перловицы.

Антибореальный регион

К югу от Тропического региона, аналогично Бореальному на севере, располагается Антибореальный регион. К нему относится литораль Антарктиды и субантарктических островов и архипелагов: Южно-Шетландских, Оркнейских, Южной Георгии и др., а также прибрежные воды Новой Зеландии, Южной Америки, юга Австралии и Африки. Именно вдоль тихоокеанского побережья Южной Америки из-за холодного течения граница Антибореального региона продвинута далеко на север, до 6° ю.ш. На основании разобщенности участков литорали региона в нем выделяют две области – Антарктическую и Антибореальную.

Антарктическая область. Область охватывает воды трех океанов, омывающих берега Антарктиды, и расположенные вблизи архипелаги. Условия здесь близки к арктическим, но еще более суровы. Граница плавающих льдов проходит примерно между 60-50° ю.ш., иногда несколько севернее.

Фауна области характеризуется наличием ряда морских млекопитающих: гривистого сивуча, южного котика, настоящих тюленей (морской леопард, тюлень Уэдделла, морской слон). В отличие от фауны Бореального региона здесь совершенно отсутствуют моржи. Из птиц прибрежных вод обитают пингвины, образующие громадные колонии по берегам всех материков и архипелагов Антарктической области и питающиеся рыбой и ракообразными. Особенно известны императорский пингвин, пингвин *Aptenodytes forsteri* и пингвин Адели (*Pygoscelis adeliae*).

Антарктическая литораль весьма своеобразна из-за большого количества эндемичных видов и родов животных. Как это часто наблюдается в экстремальных условиях, сравнительно малому видовому разнообразию соответствует огромная плотность популяций отдельных видов. Так, подводные камни здесь бывают сплошь покрыты скоплениями сидячего червя, в большом количестве можно обнаружить ползающих по дну морских ежей, звезд и голотурий, а также скопления губок. Рачки-амфиподы весьма разнообразны, и около 75% их эндемичны. Антарктическая литораль намного богаче, чем можно было предположить, судя по суровым температурным условиям.

И среди литоральных, и среди пелагических животных Антарктической области встречаются виды, которые обитают и в Арктике. Такое распространение получило название **биполярного** – особый тип дизъюнктивного расселения животных, при котором ареалы сходных или близких видов располагаются в полярных или чаще в умеренно холодных водах Северного и Южного полушарий с перерывом в тропических и субтропических водах. При исследовании глубоководной фауны Мирового океана обнаружено, что для организмов, считавшихся ранее биполярными, характерно сплошное распространение. Только в пределах тропической зоны они встречаются на больших глубинах, а в умеренно холодных водах – в литоральной зоне. За время существования в изоляции северные и южные популяции успели преобразоваться в самостоятельные подвиды или даже близкие, но викарирующие виды.

Антибореальная область. Собственно Антибореальная область охватывает побережья южных материков, расположенных в переходной зоне между Антарктической областью и Тропическим регионом. Положение ее аналогично таковому Борео-Атлантической и Борео-Пацифической областей в Северном полушарии.

Условия обитания животных этой области по сравнению с условиями других областей значительно лучше, фауна ее достаточно богата. К тому же она постоянно пополняется за счет выходцев из прилежащих частей Тропического региона.

Наиболее типична и богата антибореальная фауна Южноавстралийской подобласти. Морские звери здесь представлены южными котиками (род *Arctocephalus*), морским слоном, тюленем-крабодом и морским леопардом; птицы – несколькими видами пингвинов из родов *Eudyptes* (хохлатым и малым) и *Pygoscelis* (*P. papua*). Из беспозвоночных следует назвать эндемичных плеченогих (6 родов), червей *Terrebellidae* и *Arenicola*, крабов рода *Cancer*, которые встречаются и в Борео-Атлантической подобласти Северного полушария.

Южноамериканская подобласть характеризуется тем, что литоральная антибореальная фауна ее распространена вдоль берегов Южной Америки далеко на север. Один из видов котиков *Arctocephalus australis* и пингвины Гумбольдта доходят до Галапагосских островов. Продвижение этих и многих других морских животных на север вдоль восточного побережья материка облегчается Перуанским холодным течением и поднятием на поверхность придонных вод. Перемешивание слоев воды обуславливает развитие богатого животного населения. Одних только десятиногих раков здесь свыше 150 видов, и половина из них эндемична. Случаи биполярности известны и в этой подобласти.

Южноафриканская подобласть по площади невелика. Она охватывает атлантическое и индоокеанское побережья Южной Африки.

4.3. Вертикальная зональность на дне океана

На дне океана четко проявляется вертикальная зональность природных явлений. На дне океана в распределении таких компонентов природной среды, как водные массы, флора и фауна, донные отложения, важнейшая роль принадлежит **орографическому фактору**.

Индикатором вертикальной зональности служат донные отложения. Различные их типы обычно характерны для определенных глубин, для тех или иных крупных элементов рельефа. Шельф, материковый склон и значительная часть материкового подножия обычно на большей части площади покрыты терригенными отложениями. Площади дна, лежащие на глубинах примерно между 3000 и 4500-5000 м заняты карбонатными отложениями. На больших глубинах залегают красные глины, радиоляриевые илы.

Проявление вертикальной зональности связано и с рельефом. На вершинах крупных поднятий нередко встречается более выровненный рельеф, чем на дне прилегающих глубоких котловин. Это связано с преимущественным осаждением на вершинах фораминиферовых отложений. Скорость накопления данных отложений намного больше скорости накопления красных глин.

Вертикальная зональность природных явлений в океане ярко проявляется и в распределении температур воды. О.Н. Зезиной (1976) было прослежено изменение фауны брахиопод на различных глубинах и получено четкое соотношение между этими показателями. Оказалось, что в пределах батимальной зоны на глубинах от 200 до 700 м количество видов брахиопод уменьшается вдвое. Глубже 700 м продолжается дальнейшее сокращение числа видов.

Параллельно с вертикальной зональностью природных явлений на дне океана проявляется также **циркумконтинентальная зональность**. Она выражается в преимущественном распространении терригенных отложений вблизи континентов и сменой их другими типами отложений по мере удаления от суши.

Циркумконтинентальная зональность получает свое яркое выражение в распределении результатов промыслового рыболовства. Издавна наиболее перспективными для рыбного хозяйства считались прибрежные воды. Так на прибрежные воды приходится 91% всей рыбной продукции, на батимальную зону – 5% и на пелагиаль вне подводной окраины материков – лишь 4%. Вертикальная и циркумконтинентальная зональность органического мира находит свое выражение в обособлении литоральной, неритовой, батимальной, абиссальной и ультраабиссальной фауны.

Гидродинамическая и гидрохимическая обстановка придонных вод («климат дна океана») также определяется глубинами океана, т.е. вертикальной зональностью.

Вопросы для самоконтроля:

1. Охарактеризуйте Мировой океан в плане вертикального экологического зонирования.
2. Охарактеризуйте физико-географические зоны Мирового океана.
3. Расскажите о фаунистическом Тропическом регионе Мирового океана.
4. Расскажите о фаунистическом Бореальном регионе Мирового океана.
5. Расскажите о фаунистическом Антибореальном регионе Мирового океана.
6. Охарактеризуйте вертикальное зонирование дна океана.

V. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ГИДРОБИОНТОВ

В водной среде обитает около 150 000 видов животных (что составляет примерно 7% от общего их числа) и 10000 видов растений (что составляет около 8% от общего их числа). Организмы, обитающие в воде, называются **гидробионтами**. Сообщество гидробионтов – **гидробиос**.

Жизненные формы – совокупность организмов разного систематического положения, обладающие сходными приспособлениями, позволяющими им существовать и удерживаться в определенных биотопах.

В гидросфере существуют четыре принципиально различных группы биотопов на границах: воздух/вода, вода/дно, воздух/вода/дно и собственно толща воды. Организмы, населяющие разные биотопы представляют собой разные жизненные формы.

Толщу вод населяют две группы организмов – планктон и нектон, дно – бентос.

5.1. Планктон

Планктон составляют организмы слишком мелкие, не способные противостоять силам движения воды и контролировать свое положение в воде. Они парят в толще воды и переносятся ею. Растительные организмы планктона составляют **фитопланктон** – это, главным образом, одноклеточные (хотя могут быть и колониальные) микроскопические водоросли (сине-

зеленые водоросли, диатомовые водоросли, панцирные жгутиконосцы, динофитные водоросли (перидинеи), зеленые водоросли). Его потребляют **альгофаги-фильтраторы**.

Животные, представленные в планктоне, – **зоопланктон**. В эту группу входит множество простейших, коловраток, мелких рачков (например, дафнии и циклопы). Кроме того, в зоопланктон включаются личинки насекомых, рыб, многих организмов бентоса, слишком мелкие и слабые для самостоятельного передвижения в толще воды. Организмы, проводящие в планктоне лишь часть своего жизненного цикла, называются **меропланктоном**, в отличие от **голопланктона** – постоянных **планктонтов**. Кроме того, в планктоне присутствует и множество бактерий, составляющих **бактериопланктон**.

Обитатели талой воды, встречающиеся в трещинах льда или снега – **криптопланктон**.

По размерам планктонные организмы делятся на:

- **мегалопланктон** – более 5 см,
- **макропланктон** – 5 мм,
- **мезопланктон** – 0,5 мм,
- **микрoпланктон** – 50 мкм,
- **наннопланктон** – 5 мкм,
- **пикопланктон** – менее 5 мкм

Микрозоопланктон: инфузории, коловратки.

Мезозоопланктон: ветвистоусые рачки (кладоцеры), веслоногие рачки (копеподы).

Макрoзоопланктон: высшие ракообразные.

Меропланктон: икра и личинки рыб.

планктон (греч.) – парящий

мерос (греч.) – часть

Таблица 1

Классификации организмов планктона

Классификационный признак		
Размер	до 5 мкм	пикопланктон (бактерии, синезеленые водоросли)
	от 5 мкм до 50 мкм	наннопланктон (фитопланктон)
	от 50 мкм до 1 мм	микрoпланктон (фитопланктон, зоопланктон: простейшие, коловратки и т.п.)
	от 1 мм до 5 мм	мезопланктон (зоопланктон: кладоцеры, копеподы)
	от 5 мм до 15 мм	макропланктон (ракообразные, личинки рыб, насекомых)
Функциональная роль в экосистеме	продуценты (автотрофные)	фитопланктон
	продуценты (хемотрoфные)	бактериопланктон
	редуценты	бактериопланктон
	консументы	зоопланктон
Местообитание	литораль	литоральный планктон
	пелагиаль	пелагический планктон
Продолжительность пребывания в планктоне	весь жизненный цикл	голопланктон
	часть жизненного цикла	меропланктон (личинки рыб, насекомых, бентосных организмов, многих паразитов)
Систематическое положение	прокариоты	бактериопланктон (бактерии), фитопланктон (синезеленые водоросли)

	эукариоты	водоросли, животные
--	-----------	---------------------

Приспособления для планктонного и нектонного образов жизни:

плавучесть – развитие различных адаптаций, замедляющих погружение организмов (жировые и газовые включения, образование выростов, редукция скелетных образований и т.д.);

пассивное движение – использование течения;

активное движение – плавание, режеле прыгание и скольжение, полет и т.д.;

миграции (вертикальные и горизонтальные: анадромные и катадромные).

Эвелин Хатчинсон обратил внимание на то, что в верхних перемешиваемых слоях водной толщи нередко вместе обитает множество видов планктонных водорослей и цианобактерий, хотя согласно принципу Вольтерры – Гаузе «число устойчиво сосуществующих видов не должно превышать числа лимитирующих их факторов». Положение усложняется еще и тем, что факторы эти должны быть «зависимыми от плотности популяции», т.е. реально к ним можно отнести только нехватку какого-либо ресурса или пресс специализированных хищников. Поскольку число совместно встречающихся видов фитопланктона нередко измеряется десятками, а число возможных лимитирующих факторов очень невелико (свет и несколько биогенных элементов минерального питания), Хатчинсон и назвал такое сосуществование множества водорослей «планктонным парадоксом».

«Планктонный парадокс» – отсутствие конкурентного исключения доминирующих видов в фитопланктоне, что проявляется в одновременном сосуществовании в сообществах большого числа видов; несовпадение мест питания, исключающее конкуренцию. По Дж. Хатчинсону (1961), каждая водоросль – центр истощения *биогенных элементов*, уменьшающегося к периферии. На этой основе автор показал, что чем короче жизненный цикл особей доминирующего вида, тем меньше приложим к нему принцип конкурентного исключения.

Дивергенция микроводорослей и цианобактерий по фитопигментам (**фикоцианин** (BS4) воспринимает красный свет, **фикоэритрин** (BS5) – зеленый свет), позволяющая конкурентам использовать разные участки светового спектра, может рассматриваться как один из способов разрешения планктонного парадокса.

У планктона выражена вертикальная дифференциация при адаптации разных видов к разным глубинам и разной интенсивности освещения. Вертикальные миграции влияют на распределение этих видов. Сообщества освещенных зон на дне океана ниже уровня прилива дифференцированы отчасти интенсивностью света. Виды зеленых водорослей концентрируются на мелководье, виды бурых водорослей распространены на несколько больших глубинах, а еще ниже особенно обильны красные водоросли. Бурые и красные водоросли содержат, помимо **хлорофилла** и **каротиноидов**, дополнительные пигменты, что позволяет им использовать свет низкой интенсивности и отличный по спектральному составу от света в мелководьях. Вертикальная дифференциация, таким образом, является общей чертой природных сообществ.

Нектон

Активные пловцы (рыбы, амфибии, рептилии, звери, крупные насекомые и их личинки в пресных водах, головоногие моллюски в морских водах), способные противостоять течениям и сопротивлению воды, составляют **нектон** (*нектос* (греч.) – *плавающий*).

5.2. Бентос

Обитатели биотопа **вода/дно** составляют **бентос** (*бентос* (греч.) – *глубина*) – организмы, обитающие на поверхности грунта и в его толще, в соответствии с чем его подразделяют на **эпи-** и **эндобентос** (**инбентос**).

По размерам они делятся на:

микро- – мельче 0,1 мм;

мейо (мезо)- – 0,1-2 мм;

макробентос – более 2 мм.

Бентосные организмы – это бактерии, водоросли, грибы, простейшие (инфузории и корненожки), губки, кораллы, кольчатые черви, ракообразные, личинки насекомых, моллюски, черви, иглокожие.

Животные – обитатели дна именуется **зообентосом** и отличаются большим разнообразием, чем **планктонты**. Питаются **сестоном** (органические частицы в толще воды) – потреб-

ляют **сестонофаги-фильтраторы**; **детритом** (органика, осевшая на дно, от мельчайших частиц до опавших листьев) – потребляют детритофаги-собиратели. **Зоофаги** бентоса, как и планктона, питаются другими животными.

Растительное население дна – **фитобентос** представлено высшими водными растениями и водорослями. **Перифитон** (*пери-* (греч.) – *вокруг*, *фитон* (греч.) – *растение*) – водоросли, обрастающие плотные субстраты; их поедают **альгофаги-соскребатели**. **Макрофиты** – высшие водные растения; их потребляют фитофаги.

Классификация экологических групп фитобентоса:

гидрофиты – настоящие водные растения, полностью или большей своей частью погруженные в воду;

гидатофиты – погруженные в воду (элодея канадская, сальвиния, рдест, роголистник и т.д.);

плейстофиты – плавающие на поверхности (кувшинки, кубышки, ряска, многокоренник, сальвиния, телорез и т.д.);

гелофиты – водно-болотные растения – надводные растения с поднимающимися над поверхностью воды стеблями и листьями, укореняющиеся (хвощ, рогоз, тростник обыкновенный, камыш, стрелолист и т.д.);

гигрофиты – обитатели суши, но растущие в условиях избыточного увлажнения почвы (осока, хвощи др.).

К **нектобентосу** относятся формы, плавающие в толще воды, и лишь периодически опускающиеся на дно.

Прибрежную зону населяют также многочисленные **бентонты**, кроме того, здесь обитает **перифитон** – различные водоросли, образующие обрастания на камнях, стеблях высшей водной растительности, кусках древесины и т.п. Вместе с прикрепленными мелкими животными (червями, коловратками, ракообразными, простейшими) он образует сообщество именуемое **ауфвухс** (*сессильные организмы*).

Если сидяче-прикрепленные животные способны к небольшим перемещениям, они обозначаются как **седентарные организмы** (морские ежи, некоторые моллюски).

К наиболее массовым представителям бентоса относятся бактерии, актиномицеты, водоросли, грибы, простейшие (особенно корненожки и инфузории), губки, кораллы, кольчатые черви, ракообразные, личинки насекомых, моллюски, иглокожие. В состав перифитона также входят бактерии, водоросли, грибы, простейшие, губки, мшанки, черви, усонogie ракообразные, двустворчатые моллюски и другие беспозвоночные.

Перифитонные организмы селятся на днищах кораблей, корягах, бревнах и иных плавающих предметах, на растениях и животных. В ряде случаев четкую границу между бентосом и перифитоном провести невозможно, например, в случае обрастания скал и различных предметов на дне.

К прибрежной же зоне примыкает и своеобразное население прибрежного, пропитанного водой грунта (главным образом, песчаного) – **псаммон** (*псаммос* (греч.) – *песок*). Тут многочисленны различные черви и коловратки.

Пелагобентос – это организмы, обитающие в зоне контакта толщи воды с дном, которые то плавающие, то передвигающиеся по грунту или закапывающиеся в него. В зависимости от размеров выделяют:

нектобентос (раки, креветки, мизиды, скаты, камбала);

планктобентос (личинки комара *Chaoborus*, многие жуки, веслоногие и ветвистоусые рачки).

Приспособления гидробионтов к бентосному и перифитонному образу жизни:

- **удержание на твердом субстрате** достигается повышением плотности, присасыванием, прикреплением к субстрату нитями, ризоидами, заглублением в него, развитием различных якорей и некоторыми другими способами;

- **защита от засыпания** взвесью характерна для прикрепленных к грунту организмов, которым грозит опасность захоронения под слоем осадков вследствие непрерывного оседания на дно взвешенных в воде минеральных и других частиц – приподнятие над грунтом тела, прикрепление с помощью длинного вертикального стебелька (морская лилия); наличие столбообразной подставки (губка *Coeloptychium*); поселение на субстрате, возвышающемся над дном и т.д.;

- **движение**: по степени подвижности выделяют формы **бродячие**, или **вагильные** (крабы, осьминоги, морские звезды), **седентарные**, которые лежат на грунте, не делая значи-

тельных перемещений (моллюски морские ежи), и **прикрепленные**, или **сессильные** (губки, мшанки, кораллы);

- *миграции*.

Малая подвижность бентосных и перифитонных видов во взрослом состоянии обычно компенсируется высокой мобильностью их молодежи, ведущей пелагический образ жизни.

5.3. Нейстон

Биотоп граница **воздух/вода** населен своеобразными организмами, составляющими целое сообщество, удерживающееся в поверхностной пленке воды, за счет силы поверхностного натяжения. Это – **нейстон** (пленка). В нем выделяют **эпинеuston** (организмы, живущие над пленкой – клопы-водомерки, жуки-вертячки) и **гипонейстон** (... под пленкой – бактерии, простейшие, ракообразные, моллюски, насекомые, молодь рыб). Выделяют также:

эвгипонейстон – в течение всей жизни связаны с поверхностным слоем воды (сагитты, веслоногие рачки Pontellidae);

мерогипонейстон – лишь на отдельных стадиях развития (личинки моллюсков, яйца полихет, икра кефали, ставриды, хамса, личинки многих рыб).

Кроме того, можно выделить еще и обитателей «плавучих островов», образованных растениями (например, всем известной ряской) – **плейстон**. Среди животных – это организмы крупных или средних размеров, часть тела которых находится в воде, а другая выступает над ней (сифонофоры, некоторые рыбы).

Наибольшее богатство **фитоплейстона** достигается в небольших стоячих водоемах – в прудах, старицах и небольших озерах. **Зооплейстон** практически встречается только в морях и океанах – сифонофоры и брюхоногие моллюски.

Каждый тип питания требует своих приспособлений: для фильтрации требуются фильтрующие сети, для соскребания – скребущая терка, для хищничества – подвижность и хватательный аппарат.

Некоторые животные могут жить как в водной среде, так и в воздушной среде (жуки-плавунцы, водолюбы, земноводные) – **амфибионты (мерогидробионты)**. Отдельные виды животных на личиночной стадии развиваются в воде, а взрослые особи живут на суше (стрекозы, поденки, ручейники и др. насекомые) – **эмергенцы**. Обитатели быстротекущих рек, ручьев – **рефилы**, временных водоемов (луж) – **ангогнектобионты**, подземных вод – **фреатобионты**, обитатели каменистого дна – **литофилы**, песчаного дна – **псаммофилы**, глинистого дна – **аргиллофилы**, илистого дна – **пелофилы**.

В водной среде обитают около 280 тыс. видов животных (7 %) и около 10 тыс. видов растений (8 %).

Итак, жизненные формы гидробионтов, обитающие в разных биотопах (рис. ***):

- планктон (фито-, бактерио- и зоопланктон);
- нектон;
- бентос (фито- и зообентос);
- перифитон;
- псаммон;
- нейстон.

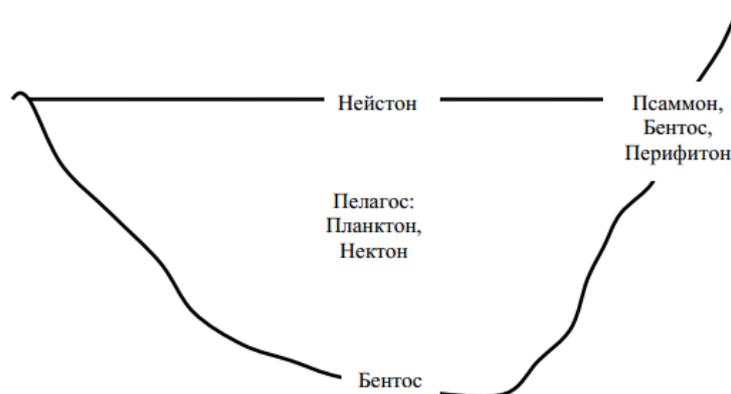


Рис.3. Жизненные формы водоема

Вопросы для самоконтроля:

1. Охарактеризуйте адаптации гидробионтов к планктонному образу жизни. В чем заключается «планктонный парадокс»?
2. Охарактеризуйте бентос и перифитон.
3. Расскажите об адаптациях нейстонных организмов.

VI. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ВОДНЫХ СООБЩЕСТВ

6.1. Компоненты водных экосистем. Трофические цепи.

Компоненты водных экосистем функционально не отличаются от главных компонентов наземных экосистем. В биологическом сообществе естественно присутствуют три главные группы организмов: продуценты, консументы и редуценты. **Продуценты** (фитопланктон и фитобентос) ассимилируют энергию Солнца и создают органическое вещество, служащее источником жизни для них и остальных компонентов экосистемы. **Консументы** (зоопланктон, зообентос, нектон) это вещество преобразуют в биомассу своего тела. **Редуценты** (бактериопланктон и бактериальное население дна водоема) выполняют важнейшую часть работы – минерализацию экскретов и трупов консументов и продуцентов и переведение их в неорганическую форму с тем, чтобы сделать их доступными продуцентам для повторения цикла.

Основные процессы жизнедеятельности гидробионтов те же, что и у любых других организмов. Это – питание, которое может быть *автотрофным* или *гетеротрофным*, а при совмещении этих типов – *миксотрофным*.

В гидробиосе при трансформации энергии, круговороте веществ и передаче информации происходят все те же процессы, что и в наземных экосистемах.

Ряды, в которых можно проследить пути расходования изначальной дозы энергии, называют **цепями питания**. Место каждого звена в цепи питания называют **трофическим уровнем**. **Первый трофический уровень** – это всегда продуценты, создатели органической массы (**фототрофы** и **хемотрофы**); растительноядные консументы относятся ко **второму трофическому уровню**; плотоядные, живущие за счет растительноядных форм, – к **третьему**; потребляющие других плотоядных – соответственно к **четвертому** и т.д. Таким образом, различают консументов первого, второго и третьего порядков, занимающих разные уровни в цепях питания. Основную роль при этом играет пищевая специализация консументов.

Трофические цепи, которые начинаются с фотосинтезирующих организмов, называют **цепями выедания** (или **пастбищными**, или **цепями потребления**), а цепи, которые начинаются с отмерших остатков растений, трупов и экскрементов животных, – **детритными цепями разложения**. Энергетические затраты на поддержание всех метаболических процессов условно называют **тратой на дыхание**, так как общие их масштабы можно оценить, учитывая выделение CO₂ организмом.

Интенсивность питания снижается с возрастом. Так, ежедневный рацион карпов массой от 5 до 15 г составляет почти 1/4 от массы их тела, у более крупных особей – от 150 до 450 г – всего 1/10, а у рыб массой 500-800 г – 1/16.

Коэффициент использования потребленной пищи на рост (К) рассчитывают как отношение продукции к рациону:

$$K = \frac{П}{P},$$

где П – траты на рост, P – количество пищи, съеденной за тот же период

Каждая конкретная порция энергии, накопленная зелеными растениями, за короткое время переходит через 4-6 трофических уровней. Часть энергии органических соединений затрачивается консументами на поддержание физиологических процессов, размножение и прирост биомассы тела. Большая ее часть в отработанном виде выделяется в виде тепла и удаляется из организма в виде мочи, экскрементов и т.д. На каждый следующий трофический уровень передается лишь накопленная биомасса, при поедании одних другими, т.е. не более 10% потребленной энергии – **правило 10%** или **правило Линдемана**.

Поэтому существование в системе очень длинных пищевых цепей энергетически не выгодно: конечные трофические звенья получают ничтожные доли энергии, произведенные растениями.

6.2. Специфика водных экосистем циклического, транзитного и каскадного типов

«Текущие воды» (ручьи и реки) называют **лотическими**, а «стоячие воды», т.е. водоемы замедленного водообмена – **лентическими**. Участки реки с быстрым течением называют лотическими, с медленным – лентическими.

лотус (греч.) – омыывать

ленис (греч.) – успокаивать

Лотические и лентические водные экосистемы принципиально отличаются по характеру происходящих в них экологических процессов.

Водоемы замедленного водообмена (**лентические**: озера, пруды и т.п.) являются, как правило, водоемами **автохтонными** – т.е. экосистемами способными «прокормить» себя самостоятельно. Большая часть первичной продукции в этих водоемах производится их собственным растительным населением – фитопланктоном и фитобентосом (продуцентами). Затем эта первичная продукция используется зоопланктоном, зообентосом, nekтоном (консументами) и, минерализуясь редуцентами, возвращается в виде исходного материала продуцентам. В типичном большом озере основной поток энергии и круговорот вещества совершается в планктонном сообществе экосистемы пелагиали. Это **циклический тип** водной экосистемы.

В водотоке, или системе **транзитного типа (лотической системе**: реке, ручье) планктон не может играть решающую роль просто в силу физических причин – его сносит течением. В глубоких, медленно текущих реках в роли главного продуцента выступает фитобентос – высшая водная растительность. Основными потребителями их продукции выступают зообентос и nekтон.

В мелких быстротекущих водотоках (ручьях и мелководных реках) основное питание их обитатели получают снаружи (**аллохтонные экосистемы**). Органическое вещество поступает с берегов, в виде опада листьев, трупов животных и т.п.

В водных экосистемах **каскадного типа** (системы водохранилищ, группы сообщающихся меж собой проточного типа озер, глубокие водотоки), совмещающих лотические и лентические участки, системы кругооборота вещества чередуются. На быстротекущих участках они осуществляются по лотическому типу (с преобладанием транзитного типа аллохтонного питания системы), в заводях и участках с медленным течением – по лентическому типу (автохтонные участки).

6.3. Продукция в водных экосистемах

Для оценки содержания питательных веществ в водоеме применяются термины – **кормовые ресурсы, кормность, трофность**.

Биологическая продуктивность водоема (кормность, трофность) – способность сообщества, населяющего водоем, поддерживать определенную скорость воспроизводства биомассы входящих в его состав живых организмов. БПВ характеризует совокупность процессов образования органического вещества и поглощения энергии, их трансформации при прохождении по трофическим цепям.

Основная роль в процессах новообразования органического вещества в водоемах принадлежит хлорофиллсодержащим организмам – фитопланктону и макрофитам.

Первичная продукция – результат жизнедеятельности растительных организмов и хемобактерий – новообразование органического вещества из неорганического за определенный период времени. Она создается в процессе фотосинтеза и, в значительно меньшей степени, хемосинтеза. В ходе фотосинтеза энергия Солнца, улавливается фотосинтетическими пигментами (хлорофиллом) и связывается в энергию химических связей органических веществ. Мерой первичной продукции является скорость новообразования органического вещества.

Планктонные водоросли используют на метаболизм около 40 % фиксируемой энергии.

Различают валовую и чистую первичную продукцию.

Валовая первичная продукция (ВПП) – общая скорость фотосинтеза, все созданное органического вещества, в том числе и, которое используется самими растениями на поддержание их существования (на обмен, дыхание).

$VPP = TД + ЧПП$

Оставшаяся часть созданной органической массы (за вычетом трат на дыхание) характеризует **чистую первичную продукцию**, которая представляет собой величину прироста растений: $ЧПП = ВПП - TД$

Чистая первичная продукция (ЧПП) или **эффективная первичная продукция** представляет собой скорость создания органического вещества за вычетом доли, используемой

самими же организмами на процессы жизнедеятельности (**ассимиляция**) и которая остается непосредственно доступной для использования другими организмами в воде в качестве пищи.

Чистая продукция сообщества или **продуктивность сообщества** – скорость накопления органического вещества сообществом после выедания этого вещества консументами. Прирост массы консументов называют **вторичной продукцией**, но ее источник – первичная продукция.

Вторичная продукция – продукция гетеротрофных организмов (консументов), которые питаются готовыми органическими веществами, прирост биомассы консументов за единицу времени. К вторичной продукции относят продукцию организмов второго и последующих трофических уровней (все животные, гетеротрофные микроорганизмы и сапрофитные растения).

Чистая вторичная продукция – общая вторичная продукция за вычетом веществ, потраченных на дыхание и потребленных гетеротрофами.

$$P = ЧПП; ЧПП = П + ТД + Н;$$

P – рацион консумента; $П$ – прирост консумента; $Н$ – неусвоенная часть пищи; $ТД$ – траты на дыхание

Вторичную продукцию вычисляют отдельно для каждого трофического уровня, так как прирост массы на каждом из них происходит за счет энергии, поступающей с предыдущего уровня.

Гетеротрофы, включаясь в трофические цепи, живут, в конечном счете, за счет чистой первичной продукции сообщества. В разных экосистемах они расходуют ее с разной полнотой. Если скорость изъятия первичной продукции в цепях питания отстает от темпов прироста растений, то это ведет к постепенному увеличению общей биомассы продуцентов.

Под **биомассой** понимают суммарную массу организмов данной группы или всего сообщества в целом. Часто биомассу выражают в эквивалентных энергетических единицах. В разных экосистемах скорость утилизации биомассы различна. Недостаточная утилизация продуктов опада в цепях разложения имеет следствием накопление в системе мертвого органического вещества, что происходит, например, при заторфовывании болот, зарастании мелководных водоемов. Биомасса сообщества с уравновешенным круговоротом веществ остается относительно постоянной, так как практически вся первичная продукция тратится в цепях питания и разложения.

Экосистемы очень разнообразны по относительной скорости создания и расходования как первичной продукции, так и вторичной продукции на каждом трофическом уровне. Однако всем без исключения экосистемам свойственны определенные количественные соотношения первичной и вторичной продукции, получившие название **правила пирамиды продукции**: на каждом предыдущем трофическом уровне количество биомассы, создаваемой за единицу времени, больше, чем на последующем.

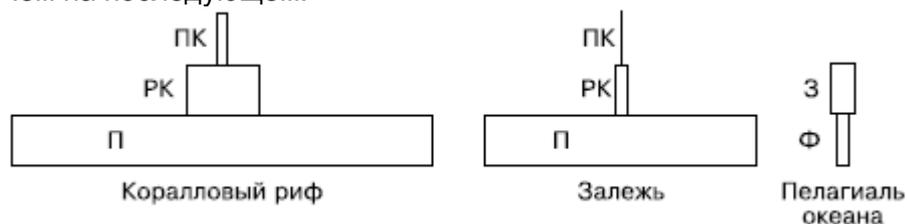


Рис. **. Пирамиды биомассы в некоторых биоценозах: П – продуценты; РК – растительноядные консументы; ПК – плотоядные консументы; Ф – фитопланктон; З – зоопланктон

В пелагиали океанов, где основными продуцентами являются одноклеточные водоросли с высокой скоростью оборота генераций, их годовая продукция в десятки и даже сотни раз может превышать запас биомассы. Вся чистая первичная продукция так быстро вовлекается в цепи питания (выедается), что накопление биомассы водорослей очень мало, но вследствие высоких темпов размножения небольшой их запас оказывается достаточным для поддержания скорости воссоздания органического вещества.

Для океана правило пирамиды биомасс недействительно (пирамида имеет перевернутый вид) (рис. **). На высших трофических уровнях преобладает тенденция к накоплению биомассы, так как длительность жизни крупных хищников велика, скорость оборота их генераций, наоборот, мала и в их телах задерживается значительная часть вещества, поступающего по цепям питания.

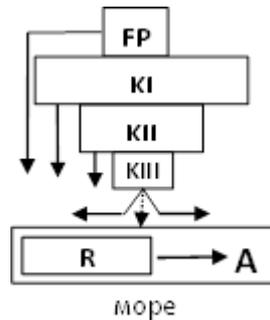


Рис. ** Пирамида биомасс в морских экосистемах

В тех трофических цепях, где передача энергии происходит в основном через связи хищник – жертва, часто выдерживается **правило пирамиды чисел**: общее число особей, участвующих в цепях питания, с каждым звеном уменьшается. Это связано с тем, что хищники, как правило, крупнее объектов своего питания и для поддержания биомассы одного хищника нужно несколько или много жертв (рис. **).

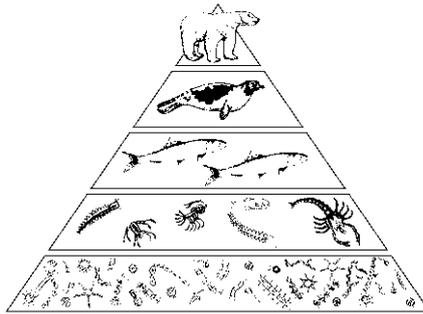


Рис. **. Пирамида чисел в морских экосистемах

Пирамиды энергии на каждом уровне указывают количество переходящей энергии ($\text{кДж} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{год}$). Здесь соблюдается правило 10 %.

6.4. Сравнительная продуктивность наземных и морских экосистем

Свойство популяции или сообщества продуцировать органическое вещество называется биологической продуктивностью, количественным показателем которой служит **продукция** – суммарное количество биомассы, образованное совокупностью растущих и размножающихся особей за определенное время. Продукцию понимают как характеристику продукционного процесса за конкретный момент времени – сутки, месяц или год. Величину продукции относят обычно к единицам площади или объема. При сравнении продуктивности сообществ часто определяют **удельную продукцию** – отношение продукции сообщества к его биомассе за определенный отрезок времени.

Величины биологической продуктивности морских и наземных сообществ весьма различаются. Первичная продукция биотической компоненты океана в среднем в 5 раз меньше наземной в расчете на единицу поверхности, а по биомассе растений континенты превосходят Мировой океан примерно в 7-10 тыс. раз, поскольку площадь поверхности океана превышает площадь поверхности континентов примерно в 2,5 раза. Общая первичная продукция континентов примерно в 2 раза превышает продукцию океанической экосистемы. В настоящее время полагают, что вклад океана в общую биологическую продукцию значительно больше и равен 50%, а по некоторым оценкам до 70% продукции наземных экосистем.

В морской среде наиболее низкими по уровню первичной продукции являются океанические районы, которые сравнимы по уровню продуктивности с пустынями на континентах. Наиболее высокими по величине продукции являются сообщества морских трав, коралловых рифов и бурых водорослей. Прибрежные сообщества с водорослями и морскими травами по величине продукции не уступают сообществам агроценозов на суше, для которых отмечаются наивысшие показатели биологической продуктивности.

На суше уровни биологической продуктивности сообществ растений также весьма различаются. Среди наземных экосистем тропические леса являются наиболее продуктивными, в меньшей степени – леса умеренной зоны, а тундры и пустыни – наименее продуктивными. Болота, а также сообщества полупогруженных и погруженных растений морских прибрежных эко-

систем дают наивысшую продукцию на единицу поверхности. Из культивируемых систем наивысшие показатели продукции указываются для посевов кукурузы и сахарного тростника.

Пресные водоемы континентов, в среднем, значительно менее продуктивны, чем суша. Известно, что тропические озера превышают по уровню первичной продукции все другие биотопы континентов. Озера умеренной зоны по уровню биопродуктивности соизмеримы с таковой культивируемых земель. В целом, уровень продукции пресных водоемов в большей степени зависит от их трофического статуса.

Таким образом, по уровню биологической продуктивности океан – это пустыня по сравнению с прибрежными экосистемами, однако средний низкий уровень компенсируется огромной площадью Мирового океана.

6.5. Классификация морских организмов по типу питания

Автотрофы и гетеротрофы получают из окружающей среды минеральные и органические вещества и используют их в процессе своей жизнедеятельности. Автотрофы синтезируют из неорганических соединений органические вещества. Среди автотрофов различают **фотосинтетиков**, использующих в процессе синтеза органического вещества энергию солнца и **хемосинтетиков**, использующих энергию химических связей.

Гетеротрофы используют для питания органические вещества, произведенные другими видами. Среди гетеротрофов выделяют **фаготрофов с голозойным типом питания**, поедающих живые организмы или частицы органического вещества, и **сапротрофов**, питающихся мертвым органическим веществом. Многие из сапротрофов питаются осмотически, поглощая продукты разложения органических веществ поверхностью своего тела. Поглощение питательных веществ поверхностью тела в той или иной степени свойственно почти всем гидробионтам, как растениям, так и животным, бактериям, грибам.

Многие гидробионты (инфузории, губки, гидроиды, кораллы, черви, моллюски, асцидии) имеют **симбиотрофное питание** за счет эндосимбионтов – водорослей-автотрофов.

Спектры питания морских гидробионтов весьма разнообразны. В зависимости от потребляемой пищи среди животных различают **фитофагов** (растительноядные), **зоофагов** (плотоядные, хищники), **детритофагов** и **грунтоедов**.

По способу питания водные животные разделяются на следующие группы:

- **сестонофаги**, питающиеся взвешенным в воде сестоном, включая организмы планктона, частицы детрита с микроорганизмами; многие из них являются фильтраторами;
- **нектонофаги** – обычно хищники, поедающие головоногих моллюсков и рыб;
- **бентофаги** потребляющие донных животных, среди них есть хищники и фитофаги;
- **грунтофаги**, поглощающие ил и песок вместе с живыми организмами и детритом.

Гидробионтам-сестонофагам свойственны весьма разнообразные способы добывания пищи. По способу получения пищи сестонофаги делятся на **ощупывателей** (кишечнополостные), **седиментаторов** (инфузории, коловратки), **активных фильтраторов** (ракообразные, двусторчатые моллюски, оболочники) и **пассивных фильтраторов** (личинки насекомых, строящих ловчие сети), **планктонофагов**, которые питаются исключительно планктонными организмами.

Такой способ питания, не требующий больших затрат энергии на поиски добычи, характерен для пластинчатожаберных моллюсков, сидячих иглокожих, полихет, мшанок, асцидий, планктонных рачков и др. **Животные-фильтраторы** выполняют важнейшую роль в биологической очистке водоемов. Мидии, обитающие на площади 1 м², могут прогонять через мантийную полость 150-280 м³ воды за сутки, осаждая взвешенные частицы. Пресноводные дафнии, циклопы или самый массовый в океане рачок *Calanus finmarchicus* отфильтровывают в день до 1,5 л воды на особь. Литоральная зона океана, особенно богатая скоплениями фильтрующих организмов, работает как эффективная очистительная система.

Высокая плотность воды делает возможным существование планктона, а наличие парящих в воде организмов – предпосылка для развития фильтрационного типа питания, при котором возможен и сидячий образ жизни животных. В результате формируется мощный механизм самоочищения водоемов биосферного значения. В нем участвует огромное количество гидробионтов, как бентосных, так и пелагиальных, от одноклеточных простейших до позвоночных животных. По расчетам, вся вода в озерах умеренного пояса пропускается через фильтрационные аппараты животных от нескольких до десятков раз в течение вегетационного сезона, а весь объем Мирового океана профильтровывается в течение нескольких суток. Нарушение

деятельности фильтраторов различными антропогенными воздействиями создает серьезную угрозу в поддержании чистоты вод.

При фильтрации и седиментации происходит недифференцированное питание, а при пастьбе и охоте характерен дифференцированный захват пищи. **Спектром питания** обозначают компонентный состав пищи.

По разнообразию потребляемой пищи среди гидробионтов различают **стенофагов (олигофаги и монофаги)**, питающихся очень избирательно, и **эврифагов (полифаги)**, имеющих широкий ассортимент пищи. Характер питания меняется с возрастом. Так, личинки многих донных животных питаются фитопланктоном, а взрослые особи – детритом или бентосом. У гидробионтов существуют и сезонные изменения спектра питания.

Для поддержания жизнедеятельности многим гидробионтам необходимо движение воды либо относительно организма, либо движение организма относительно воды.

Одни гидробионты движутся в поисках пищи; другие ведут сидячий образ жизни, используя для получения пищи других животных – своих жертв. Некоторые сидячие животные используют движение пассивно текущей мимо них воды, захватывая жертву или органические остатки. Другие животные создают движение воды сами, прокачивая ее через полость своего тела. Обычно водные организмы используют одновременно несколько способов питания.

Другой важной причиной предпочтения растениями и животными хорошо промываемых участков водоемов является необходимость удаления собственных отходов и выделенных метаболитов, регулирующих как рост своей популяции, так и численность партнеров по сообществу.

Вопросы для самоконтроля:

1. Охарактеризуйте функциональные группы организмов в водных экосистемах.
2. Расскажите о водных экосистемах циклического, транзитного и каскадного типов.
3. Расскажите о продукции в водных экосистемах. Правила пирамид.
4. Сравните продуктивность наземных и морских экосистем.
5. Приведите классификацию гидробионтов по типу питания.

VII. ПРОБЛЕМЫ ЧАСТНОЙ ГИДРОБИОЛОГИИ

7.1. Краткая характеристика условий обитания внутренних вод и их население

Континентальные водоемы.

Континентальные водоемы подразделяются на текущие (проточные), стоячие, искусственные.

Текущие – реки, ручьи и родники (ключи).

Стоячие – озера, болота, лужи.

Искусственные – пруды, водохранилища, водоемы оросительных систем и т.д.

К континентальным водам относятся грунтовые и подземные воды, снежные и ледяные образования.

Каждое местообитание предоставляет свой набор пищевых ресурсов, выставляет своих внешних хищников и свои ограничения на дыхание. Кроме того, каждому биотопу присущи свои специфические особенности факторов среды, требующие специальных приспособлений. Например, на речных перекатах нужно приспособиться к быстрому течению, на дне крупных озер – к вечному холоду и темноте, в лужах – к летнему пересыханию и зимнему промерзанию.

Каждый тип биотопа, задавая свой набор условий, довольно жестко диктует населяющим его видам набор возможных жизненных форм (но не конкретных видов!). Видовой состав определяется исходом конкуренции между разными видами в пределах каждой жизненной формы; обычно в каждом сообществе одну жизненную форму представляют 2-3, иногда до 5-6 разных видов, но много их не бывает.

С другой стороны, видовой состав сообщества зависит от географического положения местности – в разных регионах обитают разные виды, образуя схожие жизненные формы и формируя в сходных условиях параллельные (сходные) сообщества из одних и тех же жизненных форм. Чаще всего замещают друг друга в разных регионах близкородственные виды (из одних родов или семейств), поэтому облик географически удаленных, но биотопически одинаковых сообществ, так сходен.

Реки – водотоки, перемещающиеся от истока к устью под влиянием силы тяжести. Реки подразделяются на крупные, средние, малые. Крупнейшие реки мира: Нил (6669 км) и Амазонка (6280 км) имеют длину почти равную радиусу Земли.

Реки в результате отклоняющего действия вращения Земли имеют тенденцию смещать свое русло в северном полушарии вправо, а в южном – влево: **закон миграции речного стока** (К.М. Бэра-Ж. Бабине). Как следствие этого закона у северных рек правый берег крутой, левый пологий.

Реки протекают в узких пониженных ландшафтах – **долинах**. Русло, по которому вода течет в паводок – **пойменное русло**. Русло, по которому вода течет в межпаводковое время – **межень**. В межень обсохшее пойменное русло образует пойменную террасу. В направлении от **истока** к **устью** выделяют верхнее, среднее и нижнее течение рек.

Прибрежная зона реки – **рипаль**, глубоководные русловые участки – **медиаль**, или **стрежень**. Верхнее течение – крутизна уклона и высокая скорость реки (+маловодность). Среднее течение – уклон меньше, увеличивается многоводность и уменьшается скорость течения воды. В верховьях – ложе рек – это материнская порода, все другое размывается. В низовьях рек – часто наносные, седиментационные отложения (ил). Там, где русло реки расширяется образуется **плес**, в этих местах ослабевает скорость течения воды. В тех местах, где русло реки сужается – образуются **пороги** либо **перекаты**. Обитатели рек, которые приспособлены жить только в течении воды называют **реофилами**. При боковой эрозии берегов река блуждает по долине образуя **меандры**. Река может спрямлять русло и тогда отшнуровавшиеся **излучины** (петли) превращаются в **старицы** – участки русла, утратившие связь с рекой. **Закосья, затоны, протоки** – излучины, которые не теряют связи с рекой. Русло реки, распавшееся на ряд протоков – **дельта реки**.

Различают главную реку и ее притоки. **Речной бассейн** – главная река и притоки, совокупность всех рек и ручьев – **речная система**. Устье реки, впадающее в море – **эстуарий**, в котором приносимые рекой наносы, выносятся течением.

Участки реки, примыкающие к плотине или шлюзу – **бьеф** (верхний, нижний). **Подпор** – постоянное или временное повышение уровня воды в результате воздействия плотин.

Простой способ **измерения скорости течения реки**: необходимо узнать время, за которое плавающий предмет пройдет определенное расстояние (например, 10-50 м). Точно также можно измерить скорость течения на русле и у берега.

Кроме поплавочного метода можно использовать L-образную трубку высотой 50 см, длиной 10 см и диаметром 2 см. Поместив ее таким образом, чтобы короткий конец был обращен навстречу течению. Измерив высоту водяного столба в длинном конце трубки, можно вычислить скорость течения по формуле:

$$V = \sqrt{2hg}$$
, где V – скорость течения реки (см/с), g – ускорение силы тяжести (981 см/с²), h – высота столба воды (см).

На реке с быстрым течением скорость течения превышает 0,3 м/с, с медленным – менее 0,2 м/с.

Важный показатель – **расход воды** – количество воды в м³, переносимое в единицу времени через живое сечение потока:

$$Q = V \cdot W$$
 (м³/с), где V – скорость течения воды (м/с), W – площадь поперечного сечения (м²).

Среди **гидроморфометрических характеристик** водотока используют также: длина, ширина и глубина (лот) реки, ее прозрачность (диск Секки), температура.

Определение ширины реки методом подобия треугольников (рис. **):

1. Выбрать дерево у реки на противоположном берегу реки (точка А);
2. Воткнуть ветку точно напротив дерева на своем берегу (точка В);
3. отойти на 40 шагов влево от линии АВ и воткнуть вторую ветку (точка С);
4. Пройти в том же направлении еще 20 шагов и воткнуть третью ветку (точка D);
5. Отойти, считая шаги, в противоположном от реки направлении так, чтобы оказаться на одной прямой с точками А и С и воткнуть четвертую ветку (точка Е);
6. Расстояние DE будет равно половине ширины реки.

Умножив DE на 2, получим ширину реки в шагах.

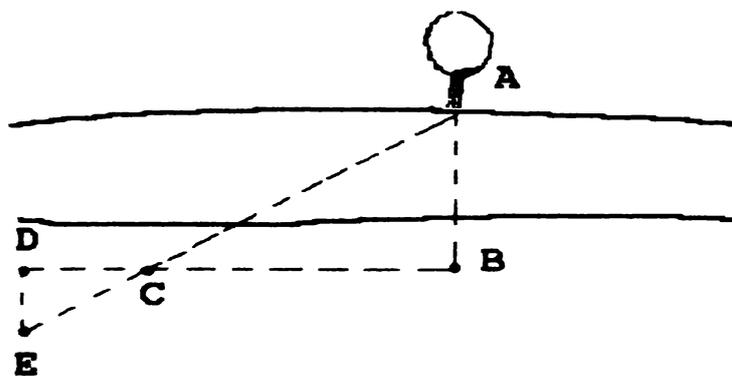


Рис. *** Определение ширины реки (Антимонов, 1950)

Речные водоемы обычно с пресной водой, средняя ее минерализация – 90 мг/л. По содержанию солей выделяют пресные – $>0,5\%$, солоноватые – $0,5-16\%$, соленые – $16-47\%$.

Среди **гидрохимических параметров** применяют: биохимическое потребление кислорода (БПК) – критерий качества воды и трофические условия. Изучают также типы грунтов: каменистый, каменисто-песчаный, песчаный, песчано-илистый (преобладает песок), илисто-песчаный (преобладает ил), илистый (ил), глинистый, задернованный.

Речной каменистый перекат

Сообщество донных организмов (бентоса), населяющее камни на перекатах в реках и ручьях, называется **литореофильным**. Главная особенность местообитания – быстрое течение, смывающее и сминающее неприспособленные к нему организмы, зато исправно приносящее пищу и свежую воду.

Пищу в сообществе образуют три компонента: водоросли, обрастающие камни с верхней стороны, детрит, оседающий в щели между камней и пищевые частицы, несомые мимо потоком воды. По условиям жизни биотоп распадается на верхнюю сторону камней, освещаемую солнцем и непосредственно омываемую потоком, и нижнюю сторону, не освещенную и закрытую от течения, где в щелях скапливается детрит. Бентос обилен и разнообразен, представлен в основном личинками насекомых: поденок, веснянок, ручейников и двукрылых. Типичными представителями в средней полосе России являются:

речная чашечка *Ancylus fluviatilis*, сем. *Ancylidae*;

поденки рода *Baetis* (*Baetis rhodani*, *B. fuscatus*), сем. *Baetidae*;

поденка *Ephemerella ignita*, сем. *Ephemerellidae*;

поденка *Heptagenia sulphurea*, сем. *Heptageniidae*;

хиროномиды – личинки комаров-звонцов родов *Orthocladius*, *Diamesa* (сем. *Chironomidae*);

личинки мошек, сем. *Simuliidae*;

ручейник-гидропсих *Hydropsyche pellucidula*, сем. *Hydropsychidae*;

ручейники рода *Rhyacophila* (*Rh. nubila*, *Rh. fasciata*), сем. *Rhyacophilidae*;

веснянка *Isoperla difformis*, сем. *Perlodidae*;

веснянка *Leuctra digitata*, сем. *Leuctridae*;

улитковая пиявка *Glossiphonia complanata* (сем. *Glossiphoniidae*), малая ложноконская

пиявка *Erpobdella octoculata* (сем. *Erpobdellidae*);

рыбы: подкаменщик *Cottus gobio*, голец *Noemacheilus barbatulus*, пескарь *Gobio gobio*.

Речной песчаный перекат

Сообщество бентоса промытого песка называется **псаммореофильным**. Оно достаточно специфично, но видов здесь немного. Дело в том, что песчаный грунт на быстром течении – крайне ненадежный субстрат, он постоянно перемешивается водой, и прикрепляться к нему невозможно. Кроме того, песок беден органическими частицами (детрит также вымывается водой), и единственный мощный источник питания здесь – взвеси в толще воды, доступные для фильтрации. Кроме того, толща воды грозит рыбами, которые сами перекапывают песок в поисках беспозвоночных.

Лучшей комплексной адаптацией к той ситуации оказалось увеличение размеров и массы тела, что позволяет избегать как смывания течением, так и поедания рыбами. Поэтому самой массовой жизненной формой оказываются крупные малоподвижные двустворчатые мол-

люски – беззубки и перловицы (сем. *Unionidae*). По типу питания они фильтраторы, причем, в отличие от личинок мошек и ручейников, фильтруют активно (то есть сами прогоняют через себя воду) и не зависят от скорости течения. Крупные двустворки населяют песчаные грунты всех крупных водоемов, часто достигая огромной плотности. На второй позиции в сообществе выступают мелкие двустворчатые – шаровки и горошинки (сем. *Pisidiidae*), выедаемые рыбами.

Характерны (при очень низкой плотности) мелкие червеобразные роющие детритофаги – личинки комаров-звонцов (сем. *Chironomidae*), кровососущих мокрецов (сем. *Ceratopogonidae*) и малощетинковые черви из семейства трубочников (*Tubificidae*).

Примеси других субстратов обогащают сообщество песка. Чем медленнее течение, тем мельче песок, тем больше в нем ила и органического детрита, тем обильнее и разнообразнее становятся роющие детритофаги. Тогда здесь появляются роющие хищники:

личинки двукрылых: болотниц *Dicranota* (сем. *Limoniidae*) и слепней *Chrysops* и *Tabanus* (сем. *Tabanidae*);

личинки стрекоз-дедок (сем. *Gomphida*);

рыбы: пескарь *Gobio gobio*, *Cobitus taenia*, голавль *Leuciscus cephalus*.

Ручей

Ручьи не отделяются жестко от рек, и ручьевые местообитания внешне похожи на речные, но имеют ряд специфических черт, сильно преобразующих сообщества водных животных. Обычно, из-за узкого русла, здесь недостаточно света для нормального развития водорослей (фитопланктона и обрастаний); высшие водные растения тоже растут плохо. Почти единственным источником питания становятся опадающие листья деревьев и образующийся при их разложении детрит. Разные донные субстраты обычно перемешаны: песок перемежается с пятнами опавших листьев, корягами и детритом, камни часто вкраплены в песок и тоже перекрыты нанесенным опадом. Течение обычно невелико и изменчиво во времени: в летнюю межень ручьи часто распадаются на серии стоячих луж; после сильных дождей и весеннее половодье возникают бурные, всесмывающие потоки; осенью опавшие листья могут полностью забивать русло, вызывая гниение воды.

В этих условиях формируются специфичные ручьевые сообщества, в первую очередь, представленные собственными видами, хотя к ним примешиваются и некоторые виды из рек (а также из луж):

веснянка *Nemoura cinerea*, сем. *Nemouridae*;

поденки рода *Leptophlebia*, сем. *Leptophlebiidae*;

ручейники рода *Potamophylax*, сем. *Limnephilidae*;

жук-плавунец *Platambus maculatus*, сем. *Dytiscidae*;

жук-водобродка рода *Hydraena*, сем. *Hydraenidae*;

вислокрылка *Sialis fuliginosa*, сем. *Sialidae*;

малый прудовик *Lymnaea truncatula*, сем. *Lymnaeidae*;

рыбы: голянь *Phoxinus phoxinus*.

Родник

Родники – это выходы на поверхность грунтовых вод из-под земли. В зависимости от рельефа места они образуют лужи или сразу переходят в ручьи, но в обоих случаях имеют ряд специфических черт. Родниковая вода не приносит с собой никакой пищи (ни растворенной, ни взвешенной), зато течет постоянно в течение всего года, без разрушительных паводков, губительных засух и зимнего промерзания. Родниковые ручьи на некотором протяжении сохраняют эти свойства, но постепенно их теряют, приобретая характерную для малых водоемов динамичность. В родниковых сообществах смешиваются собственно родниковые виды с видами из ручьев и луж, причем, по мере удаления от самого родника первые постепенно замещаются вторыми.

Из собственно родниковых обитателей наиболее разнообразны:

ручейники: *Beraea maura* (сем. *Beraeidae*), *Crunoecia irrorata* (сем. *Lepidostomatidae*), *Apatania zonella* (сем. *Apataniidae*), *Potamophylax nigricornis* и *Parachiona picicornis* (сем. *Limnephilidae*);

личинки двукрылых: львинки рода *Oxycera* (сем. *Stratiomyidae*), земноводные комары рода *Dixa* (сем. *Dixidae*) и *Thaumalea testacea* (сем. *Thaumaleidae*);

родниковая веснянка – *Nemurella pictetii* (сем. *Nemouridae*);

ручьевая веснянка *Nemoura cinerea*.

Толща воды крупных озер и водохранилищ

По происхождению озера бывают – карстовые, золовые, тектонические, ледниковые. Котловина озера образована подводной террасой, которая характеризуется постепенным слабым понижением суши, далее следует свал и котел. В озерной бентали принято выделять – **литораль** или прибрежное мелководье, **сублитораль** или зона до уровня распространения водной растительности и **профундаль** (озерное дно без жизни).

По уровню насыщения питательными веществами (классификация Тинеманна и Науманна) различают:

Эвтрофные – хорошо снабженные питательными веществами (неглубокие озера с выраженной литоралью).

Олиготрофные – мало снабженные (расположены на кристаллических породах, глубокие и со слабо развитой литоралью).

Дистрофные – недостаточно снабженные заболоченные озера.

Обитателей озер называют **лимнобионтами**.

Толща воды называется **пелагиаль**, а населяющее его сообщество – **пелагическое**. Здесь нет плотных субстратов, и живые организмы представлены в основном микроводорослями (**фитопланктон**), коловратками и мелкими рачками (**зоопланктон**) и рыбами (**нектон**).

Источником пищи для животных являются фотосинтезирующие планктонные водоросли; другие поступления пищи незначительны. Отсутствие каких-либо убежищ резко обостряет проблему выедания хищниками и защиты от них. Типичный пелагический планктон приобрел почти полную прозрачность и стал невидимым для хищников (особенно крупных).

Кроме того, все организмы сталкиваются с проблемой погружения на дно: поскольку значительная часть органических веществ (в частности, белки) немного тяжелее пресной воды. Животные постепенно погружаются в ней, и вынуждены затрачивать дополнительные усилия, чтобы оставаться на нужной глубине, а не уйти на дно. Встречные приспособления планктона – плавательные пузыри с воздухом, жировые плавательные капсулы (жиры легче воды), выступающие шипы и ребра для повышения трения об воду (за счет вязкости воды это уменьшает скорость погружения). Таким образом, планктон часто имеет подчеркнута не обтекаемую форму – это помогает оставаться на месте минимальными усилиями. Нектон (рыбы), также снабжены плавательным пузырем, но тело их обтекаемо, что позволяет быстрее плавать.

Единственный источник питания, в сочетании с просто организованной средой, выстраивает пелагическое сообщество в довольно четкую трофическую пирамиду из следующих групп.

1. Фитопланктон – микроскопические (от 0,003 до 0,3 мм) одноклеточные, реже колонизальные водоросли нескольких отделов. В холодных водоемах (а также весной и осенью) среди них обычно преобладают диатомовые, в теплых водах – зеленые и сине-зеленые. Фитопланктон чрезвычайно разнообразен.

2. Коловратки (*Rotatoria*) – микроскопические (0,1-1 мм) животные, по уровню организации близкие к круглым червям, питаются в основном фитопланктоном. Большинство планктонных коловраток имеет плотный панцирь с шипами, защищающий от мелких хищников, и **мастакс** – специфический ротовой аппарат, позволяющий разгрызть плотные покровы диатомовых водорослей.

3. Дафниеобразные рачки – мелкие (0,5-1 мм) ракообразные подкласса Ветвистоусые (*Cladocera*), фильтрующие фитопланктон.

Наиболее массовые пелагические виды относятся к роду *Daphnia* (сем. *Daphniidae*), характерны также *Diaphanosoma* (сем. *Sididae*) и *Bosmina* (сем. *Bosminidae*). Размеры дафний определяются, в первую очередь, прессом хищников: при длине 2 мм и больше их хорошо замечают и выедают рыбы, а при 0,5 мм и меньше – поедают хищные планктонные рачки (циклопы и лептодоры), которые сами ограничены в росте рыбами. Массовые виды дафний служат основной пищей мелким пелагическим рыбам и хищным рачкам.

3. Фильтрацией фитопланктона промышленляют более редкие диаптомусы (*Diaptomida*) – веслоногие рачки отряда *Calanoida*, похожие на циклопов.

4. Хищные рачки – ракообразные отряда *Cyclopoida* (циклоп), поедающие мелких дафний и коловраток, хотя немного превосходят их по размерам. В больших озерах иногда встречаются также хищные ветвистоусые рачки: битотрефы (*Bythotrephes longimanus*) и лептодоры (*Leptodora kindtii*).

5. Мелкие планктоноядные рыбы: ряпушка *Coregonus albula* и снеток *Osmerus eperlanus*. Вообще пресноводный планктон мелок и плохо кормит рыб; поэтому большинство пресновод-

ных рыб приспособлены кормиться либо на дне водоемов, либо в прибрежных зарослях. Плотность рыб в пелагиали крупных водоемов довольно мала.

В случаях сильного загрязнения воды ситуация в сообществе меняется, при этом возможны два варианта. В мутной от взвешенной органики воде с недостаточным освещением фитопланктон отмирает, на смену ему приходят разлагающие мертвую органику бактерии; их поедают и в массе размножаются планктонные инфузории (вроде туфельки *Paramecium*); их едят полисапробные виды циклопов. В других ситуациях, обычно в мелких и теплых хорошо освещенных водоемах, резко размножаются сине-зеленые водоросли, вода сама приобретает зеленый цвет (это называется **цветение водоемы**), а большинство животных гибнут, отравленные ядовитыми выделениями сине-зеленых.

Поверхность воды

Совокупность организмов, приуроченных к поверхности водоемов, называют нейстоном, хотя редко рассматривают как отдельное сообщество. Условия жизни на поверхности в общем сходны во всех водоемах, кроме быстротекущих. Здесь хорошее освещение, прекрасный доступ к кислороду воздуха и обычно наилучшие кислородные условия в воде. На поверхности скапливаются различные пищевые объекты, падающие с суши – опадающие листья, мертвые насекомые и просто пыль. Сюда же выносятся плавающие листья многие водные растения. С другой стороны, нейстон максимально открыт для хищников, причем как сверху (с воздуха), так и снизу (из-под воды). Спрятаться негде; защитой служит только максимально быстрый маневр. При этом выгоднее оказывается перемещаться в воздушной среде, опираясь на поверхностную пленку воды (в воздухе сопротивление движению намного меньше, и легче развить большую скорость). Как правило, применяются не смачиваемые водой (гидрофобные) покровы (чтобы меньше погружаться в воду); эти же покровы предохраняют от быстрой потери влаги на воздухе.

Среди макроскопических животных в нейстоне представлены в основном насекомые, хотя и их немного:

ногохвостки *Isotoma*, *Podura*; питаются микроорганизмами поверхностной пленки;

клопы-водомерки (сем. *Gerridae*); ищут и высасывают наземных насекомых, падающих в воду;

жуки-вертячки рода *Gyrinus* (сем. *Gyrinidae*); охотятся за ногохвостками и хватают падающих в воду наземных насекомых;

рачок *Scapholeberis* (сем. *Daphniidae*).

Озерный глубоководный ил

Глубинная зона на дне крупных стоячих водоемов называется **профундаль**; там лежит толстый слой полужидкого вязкого ила; населяющее его сообщество называется **пелофильным**. Свет почти не проникает сюда, всегда холодно, течения нет, сверху постепенно опускаются частицы ила и остатки отмирающего планктона. Только поверхность ила омывается водой и содержит кислород; глубже кислорода мало, органика недоокислена, ил имеет черный цвет (от закиси железа) и пахнет сероводородом. Все это довольно стабильно во времени (летом становится немного теплее и больше свежих пищевых частиц).

В толще воды плавают рыбы, тщательно выедавая все мелкое и мягкое, что торчит из ила. Источник пищи единственный – органические частицы ила, зато практически неисчерпаемый (при недостатке кислорода органика на дне гниет крайне медленно и постоянно накапливается. С пищей проблем нет – проблемы с кислородом и хищниками).

Бентос здесь – почти исключительно **детритоядный** и в основном роющий (**инфауна**):

трубочник (олигохеты рода сем. *Tubificidae*);

мотыль (род *Chironomus* и ряд других родов сем. *Chironomidae*);

личинки мокрецов (сем. *Ceratopogonidae*);

горошинки рода *Euglesa* (сем. *Pisidiidae*) – мелкие (2-3 мм) двустворчатые моллюски;

затворки рода *Cincinna* (сем. *Valvatidae*) – небольшие (3-5 мм) улитки;

рыбы: лещ *Abramis brama*, язь *Leuciscus idus*, плотва *Rutilus rutilus*, густера *Blicca bjoerkna*, карп *Cyprinus carpio*.

Заросли макрофитов в крупных водоемах

Сообщество животных, населяющих заросли водных растений, называется **фитофильным** или просто зарослевым. Это очень богатое сообщество – и по числу видов, и по плотности животных. Густые заросли водных растений гасят силу течения, снабжают животных

кислородом и пищей и создают настолько ярко выраженный микроклимат, что сообщество населяющих их животных мало зависит от типа водоема. Одни и те же жизненные формы беспозвоночных населяют заросли **макрофитов** в реках, озерах, водохранилищах и прудах (хотя видовой состав по мере уменьшения проточности заметно меняется). Планктон густых зарослей заметно отличается от планктона открытых вод пелагиали; зато грань между бентосом и планктоном, и даже бентосом и nekтоном в зарослях сильно стирается. Здесь относительно тесно – нельзя быстро плавать, зато легко переползая с растения на растение. Крупным организмам, вроде рыб, в зарослях трудно развернуться, поэтому беспозвоночные мало подвержены выеданию. И им не нужно быть прозрачными, как настоящему пелагическому планктону.

Пищевая база сообщества создается самими макрофитами (живыми и отмирающими), обрастающими их водорослями, оседающим из воды детритом, а также обитающим вокруг фито- и зоопланктоном.

Наиболее типичные зарослевые группы: брюхоногие моллюски, личинки стрекоз, поденок, жуки и клопы.

улитки (брюхоногие моллюски): прудовики *Lymnaea stagnalis*, *L. auricularia* (сем. *Lymnaeidae*), физы *Physa fontinalis* (сем. *Physidae*), мелкие катушки родов *Anisus*, *Armiger*, *Hippeutis* (сем. *Planorbidae*), озерная чашечка *Acroloxus lacustris* (сем. *Acroloxidae*), битиния *Bithynia tentaculata* (сем. *Bithyniidae*), затворки родов *Cincinna* и *Valvata* (сем. *Valvatidae*);

плавающие поденки родов *Cloeon* (сем. *Baetidae*) и *Siphonurus* (сем. *Siphonuridae*);

клопы-гребляки (разные рода сем. *Corixidae*);

ручейники семейств *Limnephilidae*, *Phryganeidae* и гусеницы бабочек-огневок (сем. *Pyraustidae*);

личинки равнокрылых стрекоз: стрелки *Coenagrion*, *Erythromma* (сем. *Coenagrionidae*), лютки *Lestes* (сем. *Lestidae*); красотки *Calopteryx* (сем. *Calopterygidae*) и плосконожки *Plathycnemis pennipes* (сем. *Plathycnemididae*);

клоп-гладыш *Notonecta* (сем. *Notonectidae*);

ветвистоусые рачки из родов *Sida*, *Simocephalus*, *Scapholeberis*, *Eurycercus*, рачки полифемусы *Polyphemus pediculus*;

веслоногие ракообразные – циклопы из разных родов сем. *Cyclopidae*);

рыбы: окунь *Perca fluviatilis*, плотва *Rutilus rutilus*, щука *Esox lucius*.

Болота

Представляют собой неглубокие скопления воды, частично или полностью заросшие растительностью с образованием торфа. **Болота низинные** – питаются с помощью грунтовых вод. **Верховые** – питаются осадками.

Часто болота – это бывшие озера, когда на их поверхность нарос **зыбун** – растительный ковер.

Зарастающий пруд

Пруды разделяют на копаные и наливные.

В мелких постоянных стоячих водоемах водная растительность уже не жмет к мелководьям, а запросто занимает всю акваторию. Здесь тесно переплетаются три биотопа: заиленное дно, заросли макрофитов и толща воды, причем многие беспозвоночные (тем более рыбы) свободно перемещаются между всеми тремя. Здесь сильно выражены сезонные проблемы с кислородом: летом вода сильно прогревается, а уровень ее падает, грозя замором; осенью масса отмирающей растительности снова создает кислородные проблемы; зимой подо льдом кислорода снова не хватает (проникать ему неоткуда, а макрофиты продолжают гнить на дне). В силу этого большинство озерно-речных форм, требовательных к кислороду, прудов избегает, и здесь развиваются свои обитатели.

Часть видов (в основном те, которые дышат атмосферным воздухом и не зависят от кислорода в воде) здесь общие с зарослями крупных водоемов.

Это многие легочные улитки (прудовики, катушки, физы), клопы (гладыши и гребляки);

плавающая поденка *Cloeon dipterum*;

жуки-водолюбы (сем. *Hydrophilidae*) и листоеды (сем. *Chrysomelidae*);

жуки-плавунцы (сем. *Dytiscidae*): из родов *Dytiscus*, *Acilius*, *Rhantus*, *Hyphydrus*, *Hygrotus*;

жуки-плавунчики рода *Haliplus* (сем. *Haliplidae*);

личинка стрекозы-коромысла рода *Aeschna* (сем. *Aeschnidae*);

личинки настоящих стрекоз (сем. *Libellulidae*);

водяной ослик *Asellus aquaticus*, сем. *Asellidae* (отр. *Isopoda*);

большая ложноконская пиявка *Haemopsis sanguisuga*, реже медицинская пиявка *Hirudo medicinalis*;

головастики лягушек рода *Rana*;

рыбы: золотой карась *Carassius carassius*, ротан-головешка *Percottus glehni*.

Весенняя лужа

Лужами называют небольшие, ежегодно (или чаще) пересыхающие стоячие водоемы. В зависимости от положения на местности они либо высыхают жестко, лишаясь всякой влаги (крайний пример – дождевые лужи на асфальтовой дороге), либо сохраняют влагу в толще донных отложений и зарастают при этом полуводной растительностью. В нашей местности лужи, как правило, наполняются талыми водами весной, летом рано или поздно пересыхают, осенью дождями наполняются снова, но зимой промерзают до дна. Соответственно, сообщество водной фауны имеет за год несколько «периодов покоя», когда все живое остается на стадиях яиц, цист и забившихся в раковины моллюсков.

Самый бурный расцвет жизни – весной, когда воды много, а солнце светит.

Меньше – осенью, когда вода тоже появляется, но темнее, холоднее, и гниет все, чторосло в пересохшей луже за лето. Иногда вспышка жизни укладывается в промежуток от обильных осенних дождей до загнивания опавших листьев. Набор жизненных форм в основном отражает набор приспособлений к периодическому высыханию луж. Собственно, каждый организм комплексно решает две проблемы: переживания периода обсыхания (промерзания, загнивания) и быстрого заселения лужи по прекращении этого периода. Проблем с питанием здесь обычно нет (детрита в лужах бывает достаточно, и микроорганизмы в толще воды развиваются хорошо), позвоночные хищники тоже не довлеют, и сообщества беспозвоночных часто достигают огромной плотности. Но – ненадолго. Бентос и планктон разделены не жестко в силу малых размеров биотопов; разные субстраты на дне тем более не формируют отдельных типов сообществ. Вообще, чем меньше водоем и чем крупнее рассматриваемые организмы, тем хуже разделены их экологические группы.

Основу планктонного населения составляют низшие ракообразные: циклопы (сем. *Cyclopidae*) из рода *Macrocyclops*, диаптомусы (сем. *Diaptomidae*), ветвистоусые рачки родов *Simocephalus*, *Daphnia*;

реже листоногие ракообразные: щитни весенний *Lepidurus apus* и летний *Triops cancriformes* (отр. *Notostraca*), жабронogi *Pristicephalus* (отр. *Anostraca*) и двустворчатые листоногие рачки *Lynceus* и *Cyzicus* (отр. *Conchostraca*);

кровососущие комары рода *Aedes* (сем. *Culicidae*);

коретра *Chaoborus crystallinus* (сем. *Chaoboridae*);

поденка *Cloeon dipterum* (сем. *Baetidae*);

жуки-плавунцы родов *Colymbetes*, *Ilybius*, *Agabus* и *Hydroporus*;

жуки-водолюбы и похожие на них морщинник *Helophorus* (сем. *Helophoridae*) и влаголюб *Hydrochus* (сем. *Hydrochidae*);

моллюски: прудовики *Lymnaea palustris*, *Lymnaea truncatula*, *Lymnaea peregra* (сем. *Lymnaeidae*); аплекса *Aplexa hypnorum* (сем. *Physidae*), катушки родов *Planorbis*, *Anisus*, *Segmentina*, затворки *Cincinna pulchella* (сем. *Valvatidae*); мелкие двустворчатые моллюски – горошинки *Euglesa* и шаровки *Musculium*;

головастики травяной лягушки *Rana temporaria*;

тритоны: обыкновенный *Triturus vulgaris* и гребенчатый *Triturus cristatus* (сем. *Salamandridae*);

мальки рыб.

Специфика приспособлений к жизни в пересыхающих водоемах

На Земле существует много временных, неглубоких водоемов, возникающих после разлива рек, сильных дождей, таяния снега и т.п. В этих водоемах, несмотря на краткость их существования, поселяются разнообразные гидробионты.

Общими особенностями обитателей пересыхающих бассейнов являются способности давать за короткие сроки многочисленное потомство и переносить длительные периоды без воды. Представители многих видов при этом закапываются в ил, переходя в состояние пониженной жизнедеятельности – **гипобиоза**. Так ведут себя щитни, ветвистоусые рачки, планарии, малощетинковые черви, моллюски и даже рыбы – вьюн, африканский протоптерус и южноамериканский лепидосирен из двоякодышащих. Многие мелкие виды образуют цисты, выдерживающие засуху, – таковы солнечники, инфузории, корненожки, ряд веслоногих рачков,

турбеллярий, нематоды рода *Rhabditis*. Другие переживают неблагоприятный период в стадии высокоустойчивых яиц. Наконец, некоторым мелким обитателям пересыхающих водоемов присуща уникальная способность высыхать до состояния пленки, а при увлажнении – возобновлять рост и развитие. Способность переносить полное обезвоживание организма выявлена у коловраток родов *Callidina*, *Philodina* и др., тихоходок *Macrobiotus*, *Echiniscus*, нематод родов *Tylenchus*, *Plectus*, *Cephalobus* и др. Эти животные населяют микроводоемы в подушках мхов и лишайников и адаптированы к резким изменениям режима влажности.

Загрязненные водоемы

Загрязнение водоемов в широком смысле слова – существенное изменение свойств их воды в процессе деятельности человека. В основном эти изменения сводятся к сбросу в воду отходов нашей жизни, быта и производства, т.е. водных растворов детрита, навоза, минеральных удобрений и нефтепродуктов.

В основном подобные вещества в водоемах были и без человека, но в небольшой концентрации. Для живых организмов органика и биогены – источник питания, а не просто загрязнители, и реакция на их неоднозначна. Одни водоросли и животные бурно развиваются и дают вспышку численности; другие, наоборот, перестают размножаться, расти и постепенно исчезают.

В общем, при добавлении в воду бытовых отходов резко увеличивается количество растворенной и взвешенной органики, усиливается заиление дна, немного повышается температура воды; уменьшается концентрация растворенного кислорода (за счет бактериального гниения органики); при наличии света и стабильной обводненности пышно разрастаются макрофиты. Гибнут, в первую очередь, **оксифильные** организмы (особенно в стоячих водоемах, куда кислород проникает с трудом). Напротив, виды с пониженными потребностями к кислороду пышно расцветают. В основном это детритофаги, так как именно детрита (и развивающихся на нем микроорганизмов) в сильно загрязненных водоемах больше всего.

Здесь чаще встречаются:

дафния *Daphnia magna* (сем. *Daphniidae*);
 трубочник *Tubifex tubifex* (сем. *Tubificidae*);
 мотыль *Chironomus plumosus* (и некоторые другие виды сем. *Chiromonidae*);
 крыски – личинки мухи-пчеловидки *Eristalis* (сем. *Syrphidae*);
 водные жуки – плавунцы и водолюбы, водные клопы – гребляки и гладыши;
 легочные моллюски (особенно прудовики и катушки).

В загрязненных, но довольно быстрых реках, в силу перемешивания воды, кислородные условия несколько лучше. Здесь настоящих реофильных, более чувствительных к загрязнению обитателей – ручейников, поденок и веснянок отчасти замещает вид прудового происхождения – рачок водяной ослик *Asellus aquaticus*;

пиявки (*Piscicola*, *Erpobdella*, *Glossiphonia*);
 ручейники *Hydropsyche pellucidula*, *Limnephilus rhombicus*;
 веснянка *Nemoura cinerea*;
 стрекозы рода *Coenagrion*;
 поденки *Baetis vernus*, *Cloeon dipterum*, *Heptagenia flava*;
 личинка мошки *Odagmia ornata*.

Всем водоемам присущ естественный фон органического питания, который зависит от многих причин. В целом реки, ручьи и крупные озера относительно бедны разлагающейся органикой (и богаты растворенным кислородом), а зарастающие пруды и тем более прогретые загнивающие лужи по органико-кислородному балансу приближаются к самым загрязненным сточным водам. Именно там сформировалась **полусапробная** фауна, теперь заселившая загрязненные городские и сельские водоемы.

Особую статью составляют сточные воды, температура которых в течение всего года не опускается ниже 10-15°C.

Здесь находят приют некоторые виды субтропического происхождения, расселившиеся из аквариумов: улитки *Costatella integra* (сем. *Physidae*) из Северной Америки и *Pettancylus wautieri* (сем. *Bulinidae*) из Австралии, и даже мелкая рыбка гуппи *Poecilia reticulata*. В прудах-охладителях крупных ГРЭС в Электрогорске, Шатуре, Заинске и др. встречались даже крупные тропические креветки *Macrobrachium asper* (сем. *Palaemonidae*) из Китая. Из макрофитов здесь часто встречаются аквариумные растения элодея *Elodea canadensis* и валлиснерия *Vallisneria spiralis*.

7.2. Морфометрическая характеристика озер

На Земле насчитывают по разным оценкам от 5 до 9 млн. озер с площадью поверхности более 0,01 км².

В лимнологии широко используют следующие морфометрические характеристики озер: максимальную длину, ширину, площадь водного зеркала, объем (V), максимальную (z_m), среднюю и относительную глубину, длину береговой линии и развитие береговой линии.

Максимальная длина (l) – расстояние по поверхности озера между наиболее удаленными точками берега.

Максимальная ширина (b) – наибольшее расстояние по поверхности озера между берегами под прямым углом к линии максимальной длины. **Средняя ширина (\bar{b})** рассчитывается как отношение **площади водного зеркала (A)** к максимальной длине:

$$\bar{b} = A/l$$

Средняя глубина (\bar{z}) рассчитывается как отношение объема к площади водного зеркала: $\bar{z} = V/A$.

Длина береговой линии (L) – длина границы между сушей и водной поверхностью, измеряемая либо непосредственно на объекте, либо по карте, аэрофотоснимкам или космическим фотографиям.

Развитие береговой линии (D_L) – отношение длины береговой линии к длине окружности круга равной с водным зеркалом озера площади:

$$D_L = \frac{L}{2\sqrt{\pi A}}$$

Чем ближе форма озера к окружности, тем ближе развитие береговой линии к единице, чем не правильнее форма озера, тем больше развитие береговой линии.

По степени постоянства озера делят на постоянные и временные. Озера по размерам подразделяют на

- очень большие ($A > 1000$ км²);
- большие ($101 < A < 1000$ км²);
- средние ($10 < A < 100$ км²);
- малые ($A < 10$ км²).

Рейтинг озер

Таблица 2

Крупнейшие пресноводные озера мира по площади водного зеркала

Название озера (страна)	A, км ²
Верхнее (Канада, США)	82367
Виктория (Уганда, Кения, Танзания)	68800
Гурон (Канада, США)	59500
Мичиган (США)	58016
Танганьика (Бурунди, Заир, Танзания, Замбия)	32000
Байкал (Россия)	31500
Большое Медвежье (Канада)	31326
Ньяса (Малави) (Танзания, Малави, Мозамбик)	30800
Большое Невольничье (Канада)	28568

Таблица 3

Крупнейшие пресноводные озера мира по объему воды

Название озера (страна)	V, км ³
Байкал (Россия)	23000
Танганьика (Бурунди, Заир, Танзания, Замбия)	17800
Верхнее (Канада, США)	12221
Ньяса (Танзания, Малави, Мозамбик)	8400
Мичиган (США)	4871
Гурон (Канада, США)	3537

Виктория (Уганда, Кения, Танзания)	2750
Большое Медвежье (Канада)	2236
Большое Невольничье (Канада)	2088

Таблица 4

Глубочайшие озера мира

Название озера (страна)	Zm, м
Байкал (Россия)	1750
Танганьика (Бурунди, Заир, Танзания, Замбия)	1470
Ньяса (Малави) (Танзания, Малави, Мозамбик)	758
Большое Невольничье (Канада)	614
Кратер (США)	588
Тахо (США)	505
Большое Медвежье (США)	446
Верхнее (Канада, США)	406
Маджоре (Италия)	370
Лембн (Швейцария, Франция)	310

7.3. Генетическая классификация озера

Совершенно естественным классификационным признаком представляется происхождение озера, его природа. Мюррэй и Пуллар, предложили в 1910 г. разделить озера на три группы: **озера с каменным бассейном** (имеется в виду именно котловина, ложе, а не водосборный бассейн), **озера барьерного происхождения** (возникшие в результате перегораживания речного русла) и **органические озера** (обязанные своим происхождением организмам). Эта классификация была уточнена и детализирована Хатчинсоном в 1957 г., и дополнена Швёрбелем в 1987 г. (Schwoerbel, 1987). Классификация озера Мюррея-Хатчинсона-Швербеля приведена на рис. 4.

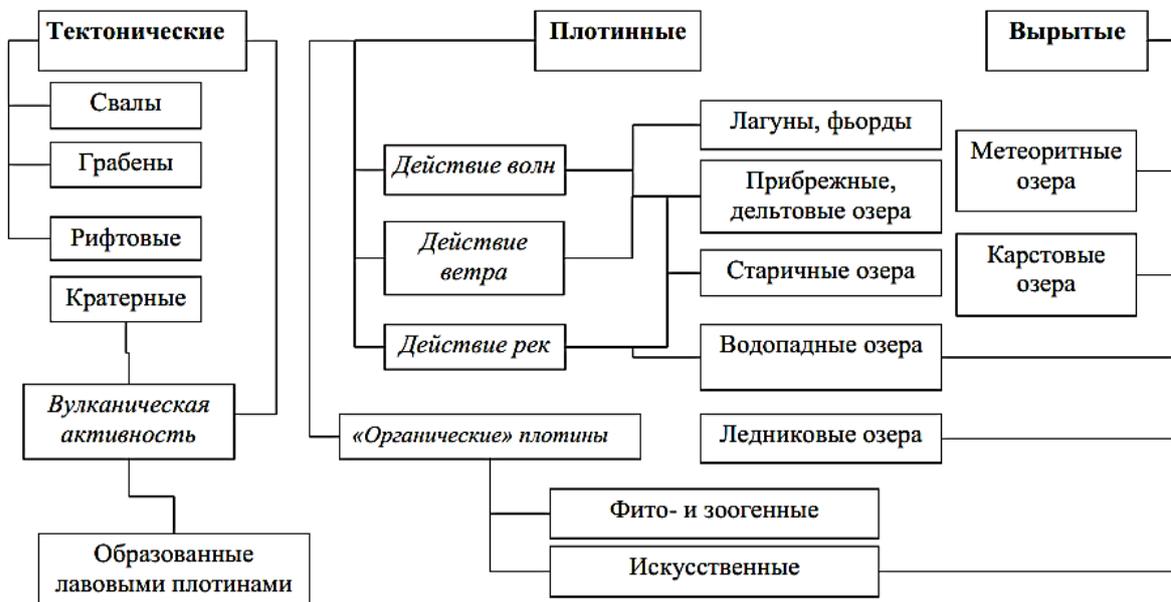


Рис. 4. Схема генетической классификации озера

1. Тектонические озера – озера, возникшие в результате тектонической деятельности: движения, разрывы и трещины земной коры. Озера могут образовываться в результате заполнения водой впадин, возникающих в результате **свалов** (рис. 5). Примером может служить Тингвалла – самое большое озеро Исландии.

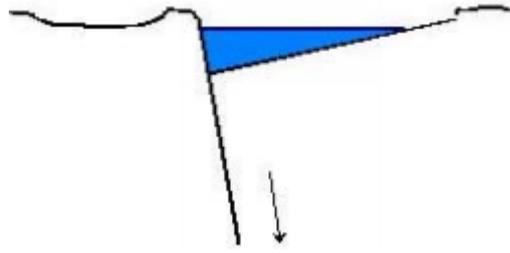


Рис. 5. Образование озера в результате свала

Множественные свалы называются **грабенами** (рис. 6). Так возникли знаменитые озера Тахо в Калифорнии, Бива в Японии, Пирамида в Неваде. Возраст многих озер, образовавшихся благодаря свалам и грабенам, превышает 100 000 лет.

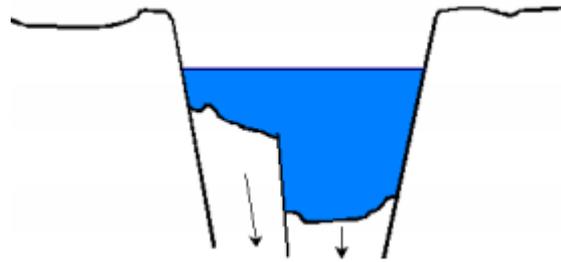


Рис. 6. Схема образования озера в результате множественных свалов – грабена

Следующая группа озер тектонического происхождения – старейшие и крупнейшие на планете **рифтовые озера**. Примеры таких озер: Великие Африканские озера – Танганьика, Ньяса, Туркана, и расположенные в Азии озера Хубсугул и Байкал. Возраст рифтовых озер – от 2 до 20-25 млн. лет.

В качестве примера образования рифтового озера рассмотрим историю возникновения Байкала. Сильно упрощая изложение, можно сказать, что формирование байкальской впадины началось приблизительно 20-25 млн лет тому назад, когда на границе ядра Земли и мантии возник мощный источник глубинной энергии. Рифтовые зоны имеются в Калифорнии, Центральной Европе, Восточной Африке.

Аномальная мантия накапливается над своим источником и начинает приподнимать земную кору. Скопившаяся под возникшим вздутием коры аномальная мантия растекается по верх нормальной мантии, создавая силы, растягивающие кору. Последняя, в свою очередь, стремится соскользнуть со склонов образовавшейся выпуклости. Образуются многочисленные трещины и разломы, происходят землетрясения, мантия изливается наружу в вулканических извержениях. Разломы заполняются водой (рис. 7).

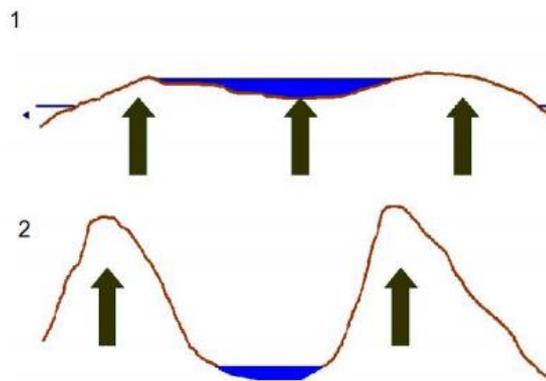


Рис. 7. Образование озер в результате подъемов земной поверхности: 1 – подъем участка дна большого водоема; 2 – подъем участков земной поверхности, вызывающий инверсию стока и изоляцию части водосборного бассейна

К группе тектонических озер относятся и **озера вулканического происхождения**. Среди них можно выделить **кратерные** или **кальдерные озера**, расположенные в кратерах вулканов. Примерами таких озер могут служить озеро Кратер (Западный Орегон, США), озеро Ма-

хега (Уганда), Шикоцу-ко (Япония), Тоба Данау (Индонезия), Ротуроа (Новая Зеландия), множество относительно небольших, но глубоких озер в Германии (в округе Айфель) и во Франции (Овернь). Озера вулканического происхождения образуются и во впадинах на поверхности застывшей лавы. Таких озер очень много в Исландии (например, Мюфатн). Кроме того, потоки лавы часто перекрывают русла рек, образуя плотины, при которых формируются озера. Этот тип озер очень распространен в Японии (например, Ноджири-ко).

2. «Вырытые» озера.

Первую, не слишком многочисленную группу образуют **метеоритные озера**, образовавшиеся при заполнении водой кратеров, возникших при падении крупных метеоритов.

Часто озера образуются при растворении горных пород, как правило, известняков. Горные породы (богатые NaCl , CaSO_4 , $\text{Fe}\&\text{Al}(\text{OH})_n$, CaCO_3) растворяются под действием подземных вод, насыщенных углекислотой. Возникают подземные пещеры. Когда дожди размывают своды таких пещер, формируются так называемые **карстовые озера** (рис. 8). Они очень распространены на Балканах, в Альпах, на Юкатане, в США (штаты Мичиган, Индиана, Кентукки, Теннесси, особенно во Флориде). В качестве примеров можно привести озера Скадар (Албания), Ба-Бе (Вьетнам).

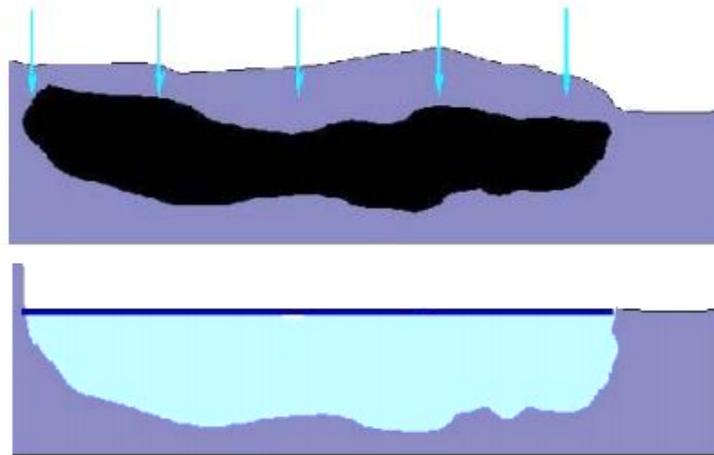


Рис. 8. Схема возникновения карстового озера

Ледниковые озера образовались благодаря передвижениям и таянию ледников. Возраст большинства из них составляет от 6 000 до 15 000 лет.

Ледниковые озера можно разделить на четыре группы.

1) **Проледниковые озера**, образованные ледниковыми барьерами, возникшие при перегораживании ледниками речных русел (например, озеро Виннипег (Канада), площадью 24 500 км²).

2) Озера, лежащие в «следах» ледников (**троговые** и **каровые**) и **морены**, образованные ледниковой аккумуляцией, вырытых ледниками при их движении и разворотах и деформации земной поверхности вдоль пути их перемещения. Ледники перемещали гигантские массы грунта, камней и т.п., которые перегораживали русла рек, оказавшихся на пути (**краевые морены**), либо образовывали барьеры по таянии ледника (**терминальные морены**).

Таковыми являются озера Канады, Северной Британии, Северной Европы (Швеция, Финляндия, Карелия). Яркими примерами могут служить Женевское озеро, Констанц, Онежское, Ладожское.

3) **Котловые озера** – относительно небольшие, но глубокие водоемы, образовавшиеся на месте остановки, постепенного захоронения ледника и последующего его таяния.

4) Озера, возникшие благодаря совмещению активности ледников и других процессов, расширивших речные долины, и создавших терминальные морены и подьемы земной поверхности (например, Великие Североамериканские озера – Верхнее, Мичиган, Гурон, Эри и Онтарио).

3. Барьерные (плотинные) озера возникают благодаря перегораживанию русел рек в результате тектонической активности, в т.ч., извержениям лавы, и движению ледников. Главными силами, создающими барьеры, образующие озера являются действие рек, ветра и волн.

Реки – главные создатели таких типов озер как **дельтовые озера**, **старичные** и **водопад-ные**.

Дельтовые озера образуются в устьях рек или в так называемых внутренних дельтах, когда река достаточно широко разливается по равнинной поверхности. При этом часть рукавов может изолироваться от главного русла и сформировать озеро.

Старичные озера образуются в излучинах рек (рис. 9). Ярким примером таких озер может служить оз. Чикот (Арканзас, США).



Рис. 9. Схема образования старичного озера

Водопадные озера (промоины) образуются в местах падения воды с высоты, приводящего в образованию промоины – ложа нового озера (рис. 10).

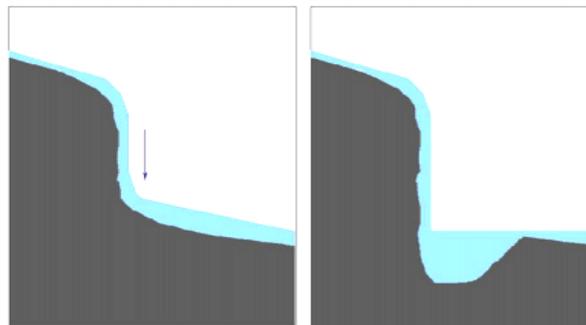


Рис. 10. Схема образования водопадного озера

Под действием ветра, перемещающего массы эрозийных материалов могут образовываться **дюнные (золотые) озера**, когда эти массы формируют котловину озера, или перегораживают речные бассейны. Чаще образование новых озер происходит при совместном воздействии ветра, волн и течений.

Если береговая линия большого водоема нерегулярна, то течения, движущиеся вдоль берега, приносят много эрозийного оседающего материала, отгораживающего, в конце концов, залив или бухту большого водоема от материнского водного тела. Так образуются прибрежные озера: **лиманы**, **лагуны** и **фьорды**.

Органические озера.

Такие озера создаются организмами, деятельность которых и создает эти озера. **Фитогенные озера** возникают при массивном зарастании водотоков. При этом часто фотосинтетическая активность перифитона и высших водных растений вызывает осаждение масс CaCO_3 из кальцинированных вод. **Зоогенные озера** образуются в результате активности животных. Примерами таких озер служат бобровые запруды и озера на коралловых атоллах.

Наиболее многочисленны среди органических озер **антропогенные**, искусственные озера – от рыбоводных или декоративных прудов до гигантских водохранилищ ГЭС.

Интересной особенностью **плотинных водохранилищ** является сочетание речных (в речной части водохранилища) и озерных (в приплотинной области) свойств.

Старейшими озерами на Земле являются тектонические, а именно – рифтовые, сформировавшиеся 25-2 млн. лет тому назад. Таких озер немного и это чрезвычайно глубокие озе-

ра, лежащие в континентальных рифтовых зонах. Вулканические озера сформировались в историческое время на памяти человечества.

3/4 современных озер – ледникового происхождения, возникшие 15-6 тыс. лет тому назад. Они сконцентрированы в высоких широтах Северного полушария (>40°-60° с.ш.). Большая часть равнинных озер низких широт обязаны своим происхождением рекам. Это различные старичные, дельтовые, прибрежные и др. озера.

Строительство водохранилищ людьми началось 5-6 тыс. лет тому назад, но за последние 50-60 лет человечество соорудило более 60 000 крупных водохранилищ, в которых сосредоточена 1/6 глобального годового пресноводного стока Земли.

Рассмотренная генетическая классификация озер является не единственной. В.Н. Михайлов и А.Д. Добровольский в 1991 г. модифицировали классификацию Мюррея-Хатчинсона-Швербеля: тектонические; суффозионные; вулканические; речные; метеоритные; морские; ледниковые; эоловые; карстовые; органогенные; термокарстовые.

Б.В. Тимме в 1992 году выделил 6 главных типов озер: ледниковые; риверинные или флювиальные (речного происхождения); тектонические; прибрежные; вулканические; прочие.

Многие современные гидробиологи и лимнологи (например, Дж. Калфф) придерживаются этой классификации.

Вопросы для самоконтроля:

1. Дайте морфометрическую и гидрохимическую характеристику рекам.
2. Охарактеризуйте условия обитания гидробионтов на речных каменистых и песчаных перека-тах.
3. Охарактеризуйте условия обитания гидробионтов в ручьях и родниках.
4. Охарактеризуйте условия обитания гидробионтов в озерах.
5. Охарактеризуйте условия обитания гидробионтов в поверхностных водах и глубоководных илах.
6. Охарактеризуйте условия обитания макрофитов и в зарослях пруда.
7. Охарактеризуйте условия обитания гидробионтов в весенних лужах и пересыхающих водах.
8. Охарактеризуйте условия обитания гидробионтов в загрязненных водоемах.
9. Дайте морфометрическую и гидрохимическую характеристику озерам.
10. Расскажите о происхождении и особенностях тектонических озер.
11. Расскажите о происхождении и особенностях вырытых озер.
12. Расскажите о происхождении и особенностях барьерных озер.

VIII. СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СТРАТИФИКАЦИИ И РОЛЬ В ГОДОВОЙ ДИНАМИКЕ ГИДРОБИОЦЕНОЗОВ

8.1. Динамика годовой стратификации водоемов

Динамика поведения водных экосистем во многом определяется таким важным свойством водоемов, как **температурная стратификация** (*strata* (лат.) – слой). Температурная стратификация может быть **прямой** – температура воды от дна водоема к поверхности увеличивается, или **обратной** – температура воды от дна к поверхности уменьшается. Эти особенности стратификации основаны на одном из аномальных свойств воды – наличии максимума плотности при 4°C. Именно поэтому и вода, имеющая температуру выше этой, и имеющая температуру ниже, занимает вышележащие слои водного тела, тогда как вода с температурой максимальной плотности – нижние.

В стоячих водоемах (озерах) умеренных широт весной и осенью имеет место вертикальное перемешивание, и в эти сезоны температура во всем водоеме становится однородной, т.е. наступает **гомотермия** (рис. 11, 12).

Летом и зимой в результате резкого усиления прогревания или охлаждения верхних слоев перемешивание воды прекращается. Это явление называется температурной **дихотомией**, а период временного застоя – **стагнацией** (летней или зимней). Летом более легкие теплые слои остаются на поверхности, располагаясь над тяжелыми холодными. Зимой, наоборот, в придонном слое более теплая вода, так как непосредственно подо льдом температура поверхностных вод меньше +4°C и они в силу физико-химических свойств воды становятся более легкими, чем вода с температурой выше +4°C.

В годовой динамике типичного водоема умеренных широт можно выделить 4 основных фазы: *летом* верхние слои воды прогреты, нижние сохраняют температуру около 4°C. Этот и есть период **прямой стратификации**, когда верхние слои воды теплее нижних.

Осенью верхний слой воды охлаждается и становится возможным перемешивание всей водной толщи (**гомотермия**). С наступлением *зимы* поверхность водоема замерзает, подо льдом находится вода с температурой 0°-1°C, но с плотностью ниже, чем при +4°C. Наступает явление **обратной стратификации**. С таянием льда по *весне* температура в водной толще уравнивается и вновь наступает перемешивание – гомотермия.

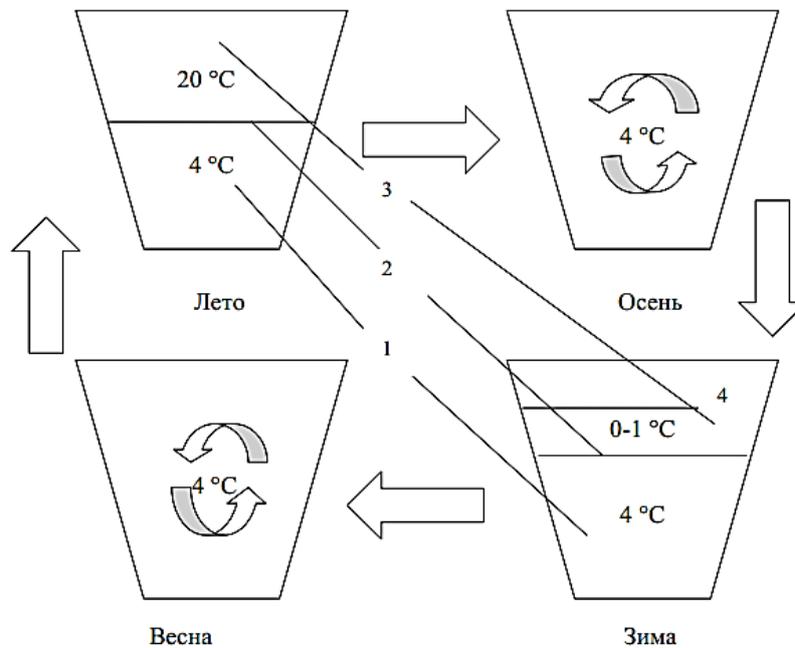


Рис. 11. Годовой ход стратификации типичного димиктического водоема умеренных широт: 1 – гипolimнион, 2 – металимнион, 3 – эпилимнион, 4 – лед

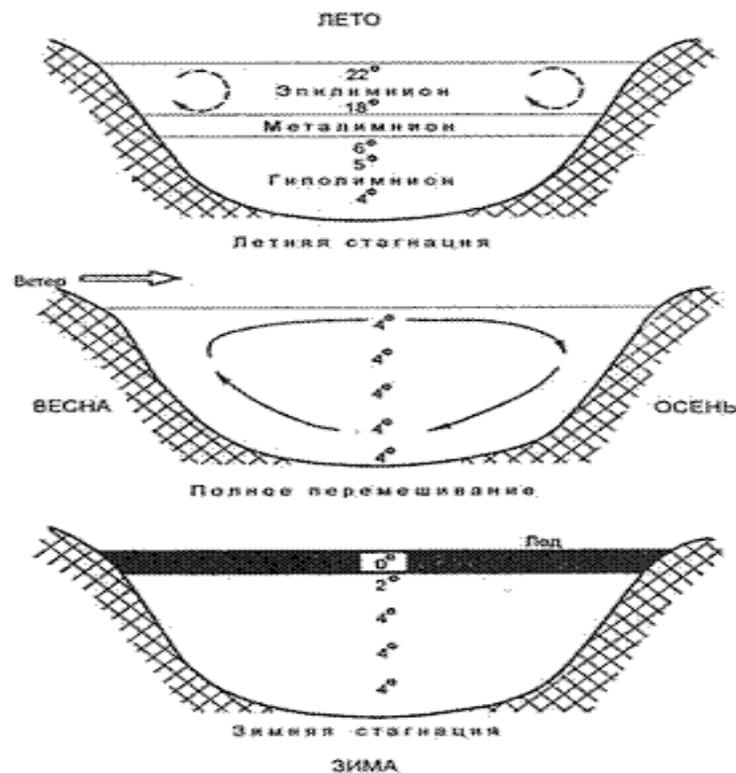


Рис.12. Стратификация и перемешивание воды в озере (по Э. понтеру и др., 1982)

В периоды стагнаций четко выделяются три слоя: верхний (**эпилимнион**) с наиболее резкими сезонными колебаниями температуры воды, средний (**металимнион** или **термоклин**), в котором происходит резкий скачок температур, и придонный (**гиполимнион**), в котором температура в течение года изменяется слабо. В периоды стагнаций в толще воды образуется дефицит кислорода – летом в придонной части, а зимой и в верхней, вследствие чего в зимний период нередко происходят заморы рыбы.

Эпилимнион, как правило, составляет **трофогенный**, или «питающий» слой водоема. Именно в нем происходит продукция органического вещества первичными продуцентами – водорослями или высшими водными растениями, снабжающими всех обитателей водоема пищей.

В *гиполимнионе* (**трофолитическом слое**), напротив, главенствуют процессы разложения органики в ходе метаболизма консументов (животных) и редуцентов (микроорганизмов). В их ходе высвобождаются неорганические элементы питания, необходимые для продукции нового органического вещества.

Металимнион, в силу разницы плотностей между слоями предоставляет широкое поле деятельности для бактерий и простейших, т.к. взвешенное органическое вещество (живые и отмершие организмы планктона), образовавшееся в ходе процессов продуцирования в эпилимнионе, при осаждении задерживается в этом слое и служит пищей многочисленным консументам и редуцентам.

Дж. Хатчинсон во главу угла поставил не температуру того, или иного слоя, а гомотермию, т.е. перемешивание водных масс, принципиально важное для перераспределения питательных веществ в толще воды и, следовательно, для всего функционирования водной экосистемы. Среди озер Дж. Хатчинсон в 1957 г. выделил следующие классы:

- **Амиктические озера.** Полярные арктические и антарктические озера, круглый год покрытые льдом, с постоянной обратной стратификацией. Перемешивание отсутствует.
- **Холодные мономиктические озера.** Приполярные озера, большую часть года покрытые льдом. Летом лед сходит и наступает гомотермия.
- **Димиктические озера.** Типичные водоемы умеренной полосы. Характерны: весенняя гомотермия с перемешиванием водной массы, летняя прямая стратификация, осенняя гомотермия, второе перемешивание вод за год, зимняя обратная стратификация.
- **Теплые мономиктические озера.** Субтропические озера. Весной, летом и осенью происходит прямая стратификация. Зимой наступает гомотермия и перемешивание водных масс.
- **Олигомиктические озера.** Тропические, экваториальные и субэкваториальные озера. Круглый год – прямая стратификация. При редких охлаждениях поверхностного слоя происходит перемешивание.

Ф. Раттнер добавил к этой классификации в 1963 г. еще два класса:

- **Холодные полимиктические озера.** Субарктические, субантарктические, а также высокогорные озера. Температура воды круглый год близка к 4°C и происходит почти постоянное перемешивание.
- **Теплые полимиктические озера.** Относительно мелководные тропические озера, часто перемешиваемые при температурах выше +4°C за счет ветров.

Существуют и комплексные классификации озер, основанные и на морфометрических данных, и на связях озер с другими озерами, и с бассейнами, что, несомненно, сказывается и на биологии озер. Таковой является классификация М.М. Кожова (1950) озер Восточной Сибири. Выглядит она таким образом.

Группа 1. Озера-пруды с глубиной 1-2 м.

- **Подгруппа 1.** Озера-пруды со слабым и непостоянным или лишь слегка фильтрующим стоком. Характерны недостаток кислорода зимой, сплошное зарастание водными растениями летом. Летом очень обилён зообентос. Наиболее часто из рыб обильны караси.
- **Подгруппа 2.** Озера-пруды проточные. Хорошо выражен круглогодичный поверхностный сток. Также сильно зарастают водными растениями, бентос и планктон обильны. Это привлекает рыб (плотву, окуней и других) из соседних озер. Зимой они откочевывают в реки, т.к. эти озера промерзают и газовый режим ухудшается. Постоянными жителями таких озер остаются караси.

Группа 2. Мелководные озера с выраженной пелагической зоной (средняя глубина до 5 м).

- **Подгруппа 1.** Слабопроточные озера. Слабый поверхностный или подземный сток. Дефицит кислорода. Фитобентос довольно обилен. Много бокоплавов, из рыб обычны карась, плотва, окунь.

- **Подгруппа 2.** Проточные озера. Хорошо выражен круглогодичный поверхностный сток, замороз не бывает. Зообентос обилен, представляя хорошую кормовую базу для рыб (сорога, окунь, щука).

Группа 3. Озера средней глубины (10-15 м).

- **Подгруппа 1.** Слабопроточные озера. Глубокие, но имеющие только подземный или слабый поверхностный сток. Фитобентос беден. В придонных слоях наблюдается дефицит кислорода. Литоральный зообентос богат численно, но беден видами. Из рыб встречаются сорога, окунь, щука, карась.

- **Подгруппа 2.** Озера проточные. Сток хорошо выражен. Бентос беден, поставляет пищу таким рыбам как сорога, окунь, язь, сорога, ряпушка, сиг.

Группа 4. Глубокие озера (средняя глубина более 15 м). Как правило, сильнопроточные озера. Фитобентос, зообентос, планктон бедны. Преобладающие рыбы – ленок, таймень, налим, сиг, хариус.

8.2. Биологическая классификация озер

Еще в 1915 г. А. Тинеманн предложил различать по трофности (от «трофе-», гр. – питание) **эвтрофные** («хорошо питающиеся», «тучный») и **олиготрофные** («недостаточно питающиеся», «тощие») водоемы.

Первоначально классификация основывалась на соотношении объемов *эпилимниона* (верхнего, трофогенного – «питающего» слоя озера) и *гиполимниона* (нижнего, трофолитического – «питающегося» слоя).

Т.е., по объему:

$[\text{Эпилимнион}]/[\text{Гиполимнион}] > 1$ – эвтрофный;

$[\text{Эпилимнион}]/[\text{Гиполимнион}] < 1$ – олиготрофный.

Классификация оказалась очень удачной, естественной и применяется, в несколько модифицированном виде (добавлены **гиперэвтрофные**, **мезотрофные**, **ультраолиготрофные**, **дистрофные** водные объекты), по настоящее время.

На основе анализа видов-индикаторов олиготрофных и эвтрофных вод основан **индекс трофности Мязметса**:

$$E = \frac{K \cdot (x+1)}{(A+V) \cdot (y+1)},$$

где K – число видов *Rotatoria* (коловратки), A – *Copepoda* (веслоногие рачки), V – *Cladocera* (ветвистоусые рачки), x – число мезоэвтрофных видов, y – олигомезотрофных видов.

Величина индекса трофии характеризует определенный трофический статус водного объекта:

олиготрофный – $<0,2$,

мезотрофный – $0,2-1,0$,

эвтрофный – $1,0-4,0$,

гиперэвтрофный – $>4,0$.

Отличительным признаком **олиготрофных водоемов** является высокая прозрачность воды благодаря низкой численности планктонных водорослей, обусловленной низким содержанием биогенов. Содержание кислорода в воде в течение всего года близко к насыщению. Из-за малости биомассы первичных продуцентов биомассы на высших трофических уровнях также невысоки. Дно водоемов песчаное или каменистое. Это, как правило, относительно глубокие и узкие озера. При малости биомасс компонентов, отличаются высоким разнообразием состава. Фауна и флора представлены характерными для олиготрофных водоемов видами.

Эвтрофные водоемы. Простейшим индикатором эвтрофности является низкая прозрачность воды, вызванная массовым развитием планктонных водорослей. Характерны желто-зеленый цвет вод, высокое содержание биогенов и варьирующее содержание кислорода. Концентрация кислорода в гиполимнионе значительно снижается как во время летней стратификации, так и подо льдом зимой.

Во всех эвтрофных озерах вода в *эвфотическом слое* перенасыщена кислородом в дневное время суток благодаря фотосинтезу, а в ночное время уровень содержания кислорода

падает из-за дыхания. Донные осадки эвтрофных озер чрезвычайно богаты биогенами, благодаря накоплению органического вещества, поступающего из *фотической зоны*. Поначалу, это ведет к росту биомассы укорененных **макрофитов**. Затем рост фитопланктона затеняет погруженные растения. Плотные заросли полупогруженных макрофитов от этого не страдают и часто присутствуют вдоль берегов эвтрофных озер.

Важной чертой эвтрофных озер является значительный урожай на корню, на всех уровнях пищевой цепи, включая рыб. Эвтрофные озера, как правило, очень рыбопродуктивны. Из-за пониженного содержания кислорода и расположения в теплых низинах в эвтрофных озерах редко встречается форель. Летние и зимние заморы рыбы типичны для эвтрофных вод.

В настоящее время биологическая классификация озер имеет следующий вид (табл. 5).

Таблица 5

Некоторые лимнологические характеристики озер

Параметры	Эвтрофные	Олиготрофные	Дистрофные
Морфометрия			
Форма озера	Широкое, мелкое	Узкое и глубокое	Маленькое и мелкое
Дно озера покрыто	Мелкий органический ил	Камни и неорганический ил	Торфяной ил
Берег озера	Заросший	Каменистый	Каменистый или торфяной
Оптические свойства			
Прозрачность воды	Низкая	Высокая	Низкая
Цвет воды	Желтый, зеленый	Зеленый, голубой	Коричневый
Гидрохимия			
Растворенные вещества	Высокое содержание, много азота, кальция	Низкая минерализация, мало азота	Низкая минерализация, мало кальция
Взвешенные вещества	Много	Мало	Мало
Кислород	Высокое содержание у поверхности, низкое под термоклином и льдом	Высокое	Высокое
Растения			
Фитопланктон	Мало видов, высокая численность, <i>Cyano-phyta</i>	Много видов, низкая численность, <i>Chloro-phyta</i>	Мало видов, мало особей
Макрофиты	Много видов, обильны на мелководье	Много видов, встречается обилие в глубоких водах	Мало видов, некоторые обильны на мелководье
Животные			
Зоопланктон	Мало видов, многочисленны	Много видов, малая концентрация	Мало видов, мало особей
Зообентос	Мало видов, обильны	Много видов, низкая концентрация	Мало видов, мало-численны
Рыбы	Много видов, <i>Cyprini-dae</i>	Мало видов, <i>Salmonidae</i>	Часто отсутствуют

Вопросы для самоконтроля:

1. Расскажите о динамике годовой стратификации водоемов умеренных широт.
2. Приведите и охарактеризуйте классификации озер по Дж. Хатчинсону (1957) и М.М. Кожову (1950).
3. Дайте обоснование биологической классификации озер.

IX. ТЕЧЕНИЯ И МИГРАЦИИ**9.1. Течения**

В связи с разной степенью прогревания верхних и нижних слоев в течение года, приливами и отливами, течениями, штормами происходит постоянное перемешивание водных слоев. Роль перемешивания воды для водных обитателей (гидробионтов) исключительно велика, т.к. при этом выравнивается распределение кислорода и питательных веществ внутри водоемов, обеспечивая обменные процессы между организмами и средой.

По площади и глубине распространения и характеру движения воды движение вод в океане делят на течение, волнение и одиночные волны.

Одной из самых важных форм движения в океане являются **морские течения** – более или менее правильные перемещения водных масс в горизонтальном направлении: течения захватывают сравнительно неглубокий слой воды, имеют по сравнению с длиной небольшую ширину и отчасти напоминают реки, которые текут в «берегах» из воды. Океанические течения вызываются действием ветра, силы тяжести, приливообразующих сил. На их направление и скорость оказывают влияние **сила Кориолиса** и внутреннее трение воды. Трение вызывает завихрения на границах слоев с разной плотностью, сила Кориолиса приводит к отклонению водных потоков от направления ветра вправо на северном полюсе и влево – на южном полюсе.

По мнению Л.П. Шубаева (1977), перемещение водных и воздушных масс определяется общей закономерностью: неравномерным нагреванием и охлаждением поверхности Земли. От этого в одних районах возникают восходящие токи и убыль массы, в других – нисходящие токи и увеличение массы. Перенос масс – это движение водных масс, т.е. приспособление их к полю силы тяжести, стремление к равномерному распределению.

По глубине распространения течения подразделяют на поверхностные, подповерхностные, глубинные и придонные (только поверхностные изучены достаточно хорошо).

По происхождению **поверхностные** делятся на фрикционные (ветровые, дрейфовые), градиентные (сточные, компенсационные, плотностные) и приливно-отливные. **Фрикционные течения**, вызванные временными ветрами, называют ветровыми, в отличие от **дрейфовых**, которые образуются под действием постоянных ветров. **Сточные течения** возникают в случае поднятия уровня воды, вызванного ее притоком, обилием атмосферных осадков. **Компенсационные** образуются при опускании уровня воды, обусловленном испарением или оттоком воды. **Плотностные течения** возникают из-за различий в плотности воды.

По соотношению температуры течения и окружающей воды течения делятся на теплые, холодные и нейтральные. **Теплым** называется такое течение, температура которого выше, чем температура окружающей воды. **Холодные течения** характеризуются более низкой температурой, чем температура окружающей воды. **Нейтральные течения** образуются при равных температурах течения и окружающей воды. При этом температура воды не играет роли в образовании течений. Например, температура холодного Перуанского течения равна 22°C, но она на 6°C ниже температуры поверхностных вод в этом районе (15°-18° ю.ш.).

По продолжительности (устойчивости) течения разделяются на постоянные, периодические и временные. **Постоянные течения** сохраняют направление и среднюю скорость, они возникают в результате воздействия постоянных ветров или сточно-компенсационных процессов. **Периодические течения** формируются под воздействием муссонов, направление и скорость их меняются. **Временные течения** вызываются временными, непериодическими ветрами, направление и скорость таких течений изменчивы.

Схема течений Мирового океана отражает, прежде всего, распределение господствующих ветров. Крупных **циркуляционных систем** десять: пять тропических – Североатлантическая (Азорская), Северотихоокеанская (Гавайская), Южноатлантическая, Южнотихоокеанская и Южноиндийская; экваториальная; две умеренных северного полушария – Атлантическая (Исландская), Тихоокеанская (Алеутская); Индийская муссонная; Антарктическая и Арктическая. Как видно, главные циркуляционные системы совпадают с центрами действия атмосферы.

Скорости и направления течений описывают **законы Экмана** (1905).

В первом законе формулируется причина возникновения течений: течение вызывается тангенциальным трением ветра о воду.

Во **втором законе** говорится о скорости течений: скорость дрейфового течения увеличивается при увеличении скорости ветра и уменьшается с увеличением широты.

Третий закон формулируется так: направление поверхностного течения не совпадает с направлением ветра. Течение отклоняется от направления ветра вправо в СП, влево – в ЮП. Отклонение составляет 45°.

В **четвертом законе** рассматривается влияние силы трения: вследствие трения движение воды, вызванное ветром, передается расположенным ниже слоям. Скорость течения

при этом уменьшается, а направление его на некоторой глубине меняется на противоположное, что практически означает его прекращение. Многочисленные измерения показали, что течения оканчиваются на глубинах 200-300 м (**слой Экмана**).

Тропические антициклонические системы океанских течений самые крупные. Они простираются от одного берега океана до другого на 6-7 тыс. км в Атлантическом океане и 14-15 тыс. км в Тихом, а по меридиану от экватора до 40° широты, на 4-5 тыс. км. Течения устойчивые и мощные, особенно в СП, в основном замкнутые. Как и в тропических атмосферных антициклонах, движение воды идет по часовой стрелке в СП и против ее хода в ЮП. От восточных берегов океанов (западных берегов материков) поверхностная вода сносится к экватору, на ее место из глубины поднимается (дивергенция) и компенсационно поступает из умеренных широт холодная. Так образуются холодные течения *Канарское, Калифорнийское, Перуанское, Бенгельское и Западноавстралийское*. Скорость течений небольшая, около 10 см/с.

Струи *компенсационных течений* вливаются в **Северное и Южное Пассатные** или **Экваториальные теплые течения**. Скорость их большая: 25-50 см/с, на тропической периферии и до 150-200 см/с.

Подходя к берегам материков, пассатные течения отклоняются, образуя *сточные течения: Бразильское, Гвианское и Антильское, Восточноавстралийское и Мадагаскарское*. Скорость течений – 75-100 см/с.

Гвианское и Антильское течения омывают Антильские острова, и большая часть воды заходит в Мексиканский залив, из которого начинается стоковое течение **Гольфстрим**. Начальный его участок во Флоридском проливе называется **Флоридским течением**, глубина которого аномальна – 700 м, ширина – 75 км, мощность – 25 млн. м³/сут., что в 20 раз больше расхода всех рек Земли.

Экваториальная система представлена **Экваториальным противотечением**, которое образуется как компенсационное между *Пассатными*. Теоретически доказано, что поворот струй в открытом океане происходит в результате бокового трения и отсутствия ветра (затишье).

Циклонические системы умеренных широт различны в СП и ЮП и зависят от расположения материков.

Северные циклонические системы – Исландская и Алеутская – весьма обширны: с запада на восток они протягиваются на 5-6 тыс. км и с севера на юг около 2 тыс. км. Система циркуляции в Северной Атлантике начинается теплым **Североатлантическим течением**, за ним нередко сохраняется название начального участка **Гольфстрима**, однако собственно Гольфстрим («течение залива») продолжается не далее Ньюфаундлендской банки. Начиная от 40° с.ш. водные массы вовлекаются в циркуляцию умеренных широт и под действием западного переноса и силы Кориолиса от берегов Америки направляются к Европе. Благодаря активному водообмену с Северным Ледовитым океаном Североатлантическое течение проникает в полярные широты, где циклоническая деятельность формирует несколько круговоротов – течений **Ирменгера, Норвежское, Шпицбергенское, Нордкапское**.

Таким образом, Гольфстримом, в узком смысле – стоковое течение от Мексиканского залива до 40° с.ш., в широком – система течений в Северной Атлантике и в западной части Северного Ледовитого океана.

Второй круговорот находится у северо-восточных берегов Америки и включает течения **Восточногренландское и Лабрадорское**. Они выносят основную массу арктических вод и льдов.

Циркуляция северной части Тихого океана аналогична Североатлантической, но отличается от нее меньшим водообменом с Северным Ледовитым океаном. Стоковое течение **Курисио** переходит в **Северотихоокеанское**, идущее к Северо-Западной Америке, обычно на всем протяжении оно называется Курисио, в Ледовитый океан попадает относительно небольшая масса воды. Холодные течения **Алеутское, Камчатское и Ойясио** образуются из холодных вод Тихого океана вне связи с Ледовитым.

Циркумполярная антарктическая система представлена одним течением **Западных ветров**. Это самое мощное течение в Мировом океане. Оно охватывает Землю сплошным кольцом в поясе от 35°-40° до 50°-60° ю.ш. Ширина его – около 2000 км, мощность – 185-215 км³/с, скорость – 25-39 см/с. Как и другие, циркумполярное течение Западных ветров незамкнутое: от него отходят ветви, вливающиеся в Перуанское, Бенгельское и Западноавстралийское течения.

Арктическая система в циркуляции вод Мирового океана генетически соответствует Арктическому барическому максимуму и ложбине Исландского минимума и представлена глав-

ным течением Ледовитого океана – **Западным арктическим**. Оно переносит воды и льды с востока на запад по всему Ледовитому океану к проливу Нансена между Шпицбергом и Гренландией. Далее оно продолжается **Восточногренландским** и **Лабрадорским**.

Циркуляция вод Мирового океана дисимметрична относительно экватора. Течения, идущие с юга на север, мощные и простираются на большие расстояния: на Северном Полюсе: Северное Пассатное – Гвианское – Гольфстрим – Североатлантическое от экватора до Шпицбергена; Северное Пассатное в Тихом океане – Куроисио – Северотихоокеанское от экватора до Берингова пролива; на Южном Полюсе: Перуанское и Бенгельское от Южного океана до экватора. Течения, направленные с севера на юг, угнетенные, идут на небольшие расстояния (не более 30° широты): Бразильское, Игольного мыса. Западноавстралийское, Лабрадорское и Камчатское.

Причина дисимметрии, вероятно, заключается в том, что к северу от экватора господствует меридиональный перенос, а в Южном Полюсе – зональный, а также положением и формой материков.

Значение морских течений:

- транспортная роль по отношению к тонкозернистым осадкам и к тонкой мути, взвешенной в морской воде;
- перенос планктона – мельчайших организмов, не имеющих плавательных приспособлений и пассивно увлекаемых движением воды;
- влияние на климат: около половины переноса тепла из низких широт в высокие осуществляется морскими течениями, а остальная половина путем обмена воздушными массами; морские течения создают термические аномалии (западное побережье Калифорнии, Южной Америки, Африки и Австралии, омываемые холодными течениями, холоднее, чем внутренние части материков и, наоборот, климат на побережьях, омываемых теплыми течениями, теплее и мягче, чем внутри материка).

Волнение – колебательное движение воды, оно охватывает только поверхностные водные массы – частный случай ритмических колебательных движений в природе. Волнение образуется в результате нарушения равновесия уровня поверхности и стремления силы тяжести восстановить его. Волны, существующие под непосредственным воздействием этих сил, называются **вынужденными**, волны, продолжающиеся после исчезновения силы, – **свободными (инерционными)**.

В поперечном разрезе волны выделяются: **гребень** – наивысшая точка волнового профиля, **подшва** – низшая точка волнового профиля, **высота волны** – расстояние от подшвы до гребня, **длина волны** – расстояние между двумя гребнями или подшвами, **крутизна волны** – отношение высоты волны к половине ее длины, **скорость волны** – расстояние, пробегаемое гребнем в единицу времени, **период** – промежуток времени между прохождением двух гребней волны.

Волнение возникает при воздействии ветра на поверхность воды. При малых скоростях ветра (около 5 м/с) образуются **волны ряби**. При усилении ветра устанавливается волнение. Волны образуют параллельные ряды, т.е. являются двухмерными, они имеют только длину и высоту. Когда скорости ветра и движения волны выравниваются, волны перестают расти в высоту, достигая своего максимального значения. Такое волнение называется **установившимся**. При затухании ветра образуются **волны зыби** – длинные пологие волны длиной сотни метров, высотой несколько метров. Высота ветровых волн в среднем – 4-5 м, длина – 150-200 м.

Наибольшие ветровые волны образуются в Южном Полюсе, у берегов Антарктиды, где дуют постоянные западные ветры (30-35 м в высоту и 400 м в длину). В Северном Полюсе наибольшие ветровые волны возникают на 40°-45° с.ш. в Тихом и Атлантическом океане (34 м высотой и 800 м длиной). Высокие ветровые волны могут возникать в Аравийском море и Бенгальском заливе.

Одиночные волны распространены во всей массе воды и образуются в результате изменения давления (**барические волны**), действия приливных сил (**приливные волны**) и землетрясений (**цунами**).

Цунами возникают при силе подземного толчка больше 6 баллов и расположения гипотендра на глубине до 40 км. В открытом океане цунами незаметны, они имеют длину – 200-300 км (до 1000 км) и высоту – 1-2 м, скорость – 400-800 км/ч. При подходе к берегу высота волны резко увеличивается (максимальная 85 м). За последнее тысячелетие ученые зарегистрирова-

ли около 1000 катастрофических цунами, причем большая их часть приходится на северо-запад Тихого океана.

Причины морских течений

Причины, могущие возбудить движение вод в океане и создать наблюдаемую систему океанических течений, можно подразделить на три группы. Причины космического характера, разность плотностей и ветры.

Согласно современному взгляду, космические причины, вращение Земли и приливы, не могут возбудить ничего подобного наблюдаемым в поверхностных слоях течениям, и потому эти причины здесь и не рассматриваются.

Второй группой причин, возбуждающих течения, являются все те условия, которые производят разность плотностей в морской воде, а именно неравномерное распределение температуры и солености. В океане существует много течений с водами совершенно различных плотностей, идущих рядом, и, несмотря на то, между ними, однако, вовсе не образуется обмена воды.

Третья причина возникновения поверхностных (а, следовательно, отчасти и подводных) течений есть ветер. Ветер, по-видимому, оказывается более важной причиной возбуждения течений на «поверхности океана, нежели разность плотностей.

9.2. Приливно-отливные явления

Приливно-отливные колебания уровня океана сопровождаются горизонтальным перемещением водных масс, которое носит название **приливно-отливного течения**. Течение, которое направляется в сторону движения приливной волны, называется **приливым**, противоположное – **отливным**.

Приливы и отливы вызваны притяжением Луны и Солнца, с периодичностью через каждые 12,5 часа, т.е. примерно дважды в сутки, сдвигаясь каждые последующие сутки на 50 минут. Через две недели силы солнечного и лунного притяжения складываются и амплитуда приливных колебаний наибольшая, а отливных низка. Силы притяжения Луны и Солнца направлены в одну сторону. Это так называемые **сизигийные приливы**. В середине этого двухнедельного периода разница между высокой и низкой водой наименьшая – это так называемые **квадратурные приливы**. Силы притяжения Луны и Солнца в этом случае направлены в разные стороны.

С увеличением склонения Луны, а также при перемещении Луны от апогея к перигею скорость приливно-отливных течений увеличивается.

Приливно-отливные течения отличаются от всех других течений тем, что они захватывают всю толщу водных масс от поверхности до дна, лишь незначительно уменьшая свою скорость в придонных слоях. В проливах, узких заливах и вблизи берегов приливно-отливные течения имеют обратный (**реверсивный**) характер, т.е. приливное течение направлено постоянно в одну сторону, а отливное имеет направление, прямо противоположное приливному.

В открытом море, вдали от берегов, и в средних частях достаточно широких заливов нет резкого изменения направления приливно-отливного течения на обратное, т.е., так называемой, смены течений. В этих местах чаще всего наблюдается непрерывное изменение направлений течения, причем изменение течения на 360° происходит при полусуточном характере прилива за 12 ч 25 мин и при суточном характере прилива за 24 ч 50 мин. Такие течения называются **вращающимися течениями**. Изменение направлений вращающихся течений в северном полушарии, как правило, происходит по часовой стрелке, а в южном – против часовой стрелки.

Существенное влияние на приливно-отливные явления оказывают ветры. Общая схема приливно-отливных течений часто нарушается местными условиями.

Смена приливного течения на отливное и наоборот происходит как в момент полных и малых вод, так и в момент среднего стояния уровня. Нередко смена течений происходит в промежутки времени между полной и малой водой. При смене приливного течения на отливное и обратное скорость течения равна нулю.

Приливообразующие силы вызывают изменение уровня поверхности океанов. Колебания уровней называются **приливами** (уровень повышается и достигает наивысшего положения, называемого **полной водой**) и **отливами** (уровень понижается до низшего, называемого **малой водой**).

Теоретически полный цикл (два прилива и два отлива) должен завершаться за 24 ч 50 минут, а каждый прилив и отлив – по 6 часов. Действительная картина осложняется многими причинами:

1. Приливы образуются не только под действием притяжения Луны, но также и Солнца. Приливообразующая сила Солнца в связи с его удаленностью меньше лунной (0,46 ее величины).

2. В течение 27 суток Луна делает полный оборот вокруг Земли. За это время ее склонение дважды меняется от 23° северного до 23° южного, что вызывает суточное неравенство приливов по высоте и продолжительности.

3. Расстояние от Земли до Солнца в течение года различно, а так как приливообразующая сила зависит от третьей степени расстояния до светила, то апогейные лунные приливы на 40%, а солнечные на 10% больше, чем перигейные.

4. Сложность еще больше увеличивается от разнообразного влияния на приливную волну расположения материков и их береговой линии.

5. Благодаря вязкости воды, трению ее о дно, и одного слоя о другой, наступление прилива несколько запаздывает по отношению ко времени прохождения Луны через меридиан данного места. Величина этого запаздывания называется лунным промежутком, который представляет собой отрезок времени между прохождением Луны через меридиан данного места и ближайшей полной водой.

Благодаря сочетанию всех названных причин продолжительность приливов в разных местах океана довольно различна. Принято различать приливы **полусуточные** (почти соответствуют теоретическим: за 24 ч 50 мин наступает две полные и две малые воды), **суточные** (одна полная и одна малая вода) и **смешанные** (изменение приливов в течение месяца от полусуточных до суточных).

Характер и величина приливов в Мировом океане отличаются большим разнообразием и сложностью. Величина прилива в океане не превышает 1 м. В прибрежных районах в связи с уменьшением глубин и усложнением рельефа дна характер приливов значительно изменяется по сравнению с приливами в открытом океане. У прямолинейных берегов и вдающихся в океан мысов величина прилива колеблется в пределах 2-3 м; в прибрежной части заливов и при сильно изрезанной береговой линии она достигает 16 м и более. Например, в Пенжинской губе (Охотское море) прилив достигает 13 м. У российских берегов Японского моря высота его не превышает 2,5 м.

В морях высота прилива зависит от того, какая имеется связь у данного моря с океаном. Если море далеко вдается в сушу и имеет узкий и мелководный пролив с океаном, то приливы в нем обыкновенно невелики.

Самый большой на Земле прилив (до 18 м) бывает в бухте Нозль в заливе Фанди у Новой Шотландии. Приливы больше 5 м наблюдаются только в узких заливах и проливах, а у сравнительно прямых – около 2-3 м. Во внутренних морях приливы очень незначительны: в Черном море – 13 см, Балтийском – 4,8 см, Средиземном – до 1 м (около Венеции). В Балтийском море приливы настолько незначительны, что измеряются сантиметрами. Высота прилива в Кале – 7 см, в Финском и Ботническом заливах – около 14 см, а в Санкт Петербурге – около 5 см. В Баренцевом море приливы имеют полусуточный характер. В Кольском заливе они достигают 4 м, а у Иоканских островов – до 6 м.

В Белом море приливы полусуточные. Наибольшая высота прилива наблюдается на Терском берегу в горле моря, где у Орловского маяка она доходит до 8,5 м, а в Мезенской губе – до 12 м. В других районах этого моря приливы значительно меньше; так, в Архангельске – около 1 м, Кеми – 1,5 м, а Кандалакше – 2,3 м.

Общепланетарное значение океанских приливов заключается в создании приливного трения. Приливы участвуют в перемешивании воды, в формировании берегов, в создании особых экологических условий в прибрежной полосе моря, приливную энергию используют при строительстве ПЭС.

В судоходстве нужно учитывать не только изменение глубин, но и приливно-отливное течение, которое может достигать значительной скорости. В районах, где наблюдаются приливы, судоводитель должен быть всегда осведомлен о высоте прилива и элементах приливно-отливного течения. Данные об элементах приливно-отливных течений выбирают из Атласа приливно-отливных течений, а для некоторых участков морей – из таблиц, помещенных на навигационных картах. Общие указания о течениях даны также в лоциях морей.

Приливы в реках

Приливная волна, проникая в устье рек, способствует колебанию их уровня, а также существенно влияет на скорость течения воды в устьях. Так, нередко скорость приливного течения, преобладая над скоростью реки, изменяет течение реки на обратное.

Скорость приливного течения в нижних частях рек обыкновенно от 3 до 6 км в час, и так как приливное течение обыкновенно продолжается около 5-5,5 час, то оно может переносить плавающие в воде частицы и тела на расстояния не более 15-25 км, в *сизигийные приливы* – больше, в *квадратные* – меньше. При отливном течении эта же взвешенные частицы и плавающие тела спускаются вниз по реке, совершая такие колебательные движения ежедневно по два раза и постепенно подвигаясь к устью, каждый день около 0,5 км. В верхней части реки, где отливное течение сильнее и продолжительнее, частицы спускаются по реке быстрее. В Сене, например, от Руана до устья 260 км, и по вычислению оказывается, что плавающая частичка, подхваченная в полную воду отливным течением, достигает устья через 6,25 дня.

Расстояния, на которые приливы распространяются вверх по рекам, очень различны и зависят от многих причин. Самое большое расстояние, проходимое приливом вверх по реке, наблюдается в Амазонке, приливы там еще заметны на расстоянии 1400 км от океана. В р. Св. Лаврентия прилив распространяется на 700 км от устья; в Квебеке (560 км) амплитуда достигает 4,6 м.

В России в Северной Двине, в Мезени, Печоре, Амуре, а в Западной Европе во всех реках, впадающих в Атлантический океан и Северное море, прилив заходит в реки. Это обстоятельство оказывает большую помощь мореплаванию, позволяя судам с большою осадкой посещать порты, расположенные в устьях рек. Этому обязаны своим развитием и богатством такие порты, как: Лондон, Ливерпуль, Гульль, Саутгэмптон, Бордо, Гавр, Антверпен, Роттердам, Бремен, Гамбург.

На многих реках, но не на всех, куда заходит прилив в сизигий, наблюдается особенное явление, случающееся при распространении прилива вверх по реке, называемое по-английски – *бор*, а по-французски – *маска рэ*. Явление бора состоит в следующем. Он наступает обыкновенно после малой воды, причем при движении вверх по реке волны прилива в узких и малоглубоких частях ложа реки передняя часть волны становится очень крутой, возвышающейся обыкновенно над уровнем малой воды на 1-2 м. Эта крутая волна быстро идет вверх по реке (от 3 до 7 м в секунду), пересекая всю реку иногда почти по прямой линии, а иногда по кривой, причем вогнутость последней обращена к верховью реки. Если по пути встречаются в реке мелкие места, то над ними передняя часть волны рассыпается пенным гребнем; в более глубоких же частях русла этого не бывает. Обыкновенно бор поднимается выше в местах, где русло реки узко и где глубина меньше. Иногда случается, что в расширенных и более глубоких частях русла бор перестает быть заметен, а выше, в более узких и мелких местах, он снова появляется.

Особенно сильный бор наблюдается в устье р. Цяньтан-цзян, в Китае, владающей в залив Ханчжоувань. Здесь бор в сизигии достигает 3,4 м высоты при скорости 15 км/час (9 узлов). Судя по историческим данным, несколько столетий тому назад здесь не было столь сильного бора, что подтверждает мнение о влиянии местных условий на его образование. На Амазонке бор достигает в сизигии 3,5-4,5 м и распространяется по реке на 300 км. На Ганге бор силен в рукаве его дельты Хугли, где иногда достигает до 2 м. В Европе это явление бывает на некоторых реках Франции: Шаранте, Орне и Сене; особенно он силен на Сене, где около Кодбека, в 50 км от устья, волна бора (маскарэ) поднималась над уровнем малой воды на 2,2 м. На некоторых английских реках (Тренте и Северне) высота бора достигает 1-1,5 м. В России явление бора встречается в устье р. Мезени и в Мезенском заливе.

9.3. Миграции гидробионтов

Вертикальные миграции зоопланктона

При обсуждении вертикального распределения планктона как во внутренних водоемах, так и в морях нельзя не учитывать такой важный фактор, как активные перемещения самих организмов планктона. В результате этих перемещений наблюдаемая приуроченность тех или других организмов к определенным слоям воды может нарушаться и их вертикальное распределение подвергается значительным изменениям. Среди этих изменений можно выделить следующие: сезонные, онтогенетические, или возрастные, суточные, связанные с потребностью размножения, питания, защиты от врагов, обусловленные гидрологическими условиями.

Сезонные миграции

Сезонные изменения вертикального распределения планктона, впервые установленные Хуном (Chun, 1888), заключаются в перемене глубины обитания зимой и летом: некоторые организмы, не выносящие высоких температур поверхностного слоя моря, в летнее время держатся в прохладных глубинах, а в поверхностные слои поднимаются только осенью и зимой, к лету опять уходя на глубины. Подобное сезонное погружение, когда вид исчезает с поверхности с прогревом воды, не следует смешивать с активной сезонной миграцией, хотя на практике бывает трудно установить, имеет ли место то или другое.

Если организм живёт несколько лет, то такие миграции будут иметь **периодический характер**, но если жизнь организма коротка и миграция будет совершена им всего один раз – она будет **непериодической**. Некоторые планктонные организмы во взрослом состоянии держатся на глубинах, а для размножения поднимаются в верхние слои моря, обычно в летнее время года. Такие миграции тоже будут непериодическими. Но иногда один и тот же организм может совершать вертикальные миграции обоёго типа – в молодом возрасте держаться у поверхности моря, во взрослом – уходить на глубины, а кроме того, каждые сутки перемещаться вверх и вниз.

Очень часто миграции протекают между периодами питания и размножения, т.е. на одном конце миграционного пути находится район откорма, на другом – размножения. В большинстве именно такой характер имеют миграции рыб (**нерестово-кормовые**).

Сезонные вертикальные миграции зоопланктона наиболее четко выражены в морях высоких широтах, и отсутствуют или выражены слабо в низких широтах. Имеют они место и во внутренних водоемах. Так, например, для озер Севан, Байкал и Глубокое отмечено влияние сезонных миграций на суточное распределение зоопланктона (различалось зимой и летом). При этом выделяются виды, подверженные сезонным изменениям вертикального распределения (*Epischura lacustris* в оз. Байкал, диаптомида *Skistodiatomus oregonensis*, коловратка *Filinia thermalis*) и не подверженные им (*Leptodiatomus tinutus*, коловратка *Keratella iemalis*).

Суточные миграции

Первые сведения о суточных вертикальных миграциях животных планктона пресных водоемов имеются у Кювье (Cuvier, 1817), который наблюдал утром и вечером и при облачном небе скопления дафний у поверхности воды и перемещение их при ярком дневном свете дня на глубину. Лейдиг (Leidig, 1862), подобно Кювье, наблюдал дафний у поверхности воды вечером и в пасмурные дни.

Применяя различную методику (послойные вертикальные и горизонтальные ловы и др. в разные часы суток), суточные вертикальные миграции наблюдали и изучали многие авторы. Уже к началу XX были установлены некоторые закономерности суточных вертикальных миграций зоопланктона. Эти закономерности касались интенсивности и размаха (амплитуды) миграций у разных видов, неодинакового поведения одних и тех же видов в разных водоемах, изменения характера миграций в связи с возрастом (стадией), с полом, в зависимости от сезона года, изменения времени подъема к поверхности и ухода вглубь у разных видов.

Кушингом (Gushing, 1951) наблюдаемое разнообразие форм миграций было сведено к одной основной схеме. В процессе вертикальных суточных миграций он различает 5 стадий.

В **первой стадии** начинается подъем с «дневной» глубины за два часа перед заходом солнца или даже за 10 ч, как это наблюдали у *Calanus propinquus* и у *Acanthophyra purpurea*.

Вторая стадия характеризуется уходом с поверхности вглубь в полночь или перед этим, что характерно для сумеречных мигрантов и наблюдалось у разных видов ракообразных, у коловраток и кладоцер.

В **третьей стадии** происходит возвращение к поверхности перед рассветом после полуночного опускания; наблюдали это в морях и в пресных водоемах.

Четвертая стадия – быстрый уход на дневную глубину с началом проникновения света в воду.

В **пятой стадии** изменяется уровень дневной глубины не только по дням, но и по часам.

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

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

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

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

Дневная глубина планктеров связана с интенсивностью освещения. Так как дневная глубина зоопланктона зависит от интенсивности света, а последняя меняется по часам, по дням, по сезонам и даже в связи с погодой, то вполне понятна связь этой глубины с результатами показаний светоизмерительных приборов. Так, была установлена отчетливая корреляция между дневной глубиной ряда представителей зоопланктона и показаниями приборов, измеряющих освещенность. При этом с усилением освещения уровень дневной глубины понижается, а с ослаблением освещенности – повышается.

Представляет интерес то, как животные находят свою дневную глубину или **оптимум интенсивности света**. Были описаны две категории реакций (Gushing, 1951): при одной (**фототаксис**) животные направлены плывут или уходят от источника возбудителя (например, от света) с постоянной скоростью, при другой движение животных не ориентированное и совершается с изменчивой скоростью в зависимости от интенсивности света.

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

Оказалось, мелководные виды ведут себя как послеполуденные мигранты, более глубоководные как вечерние, а еще более глубоководные как ночные мигранты. При этом, чем глубже вид живет в озере, тем сильнее варьирует его средняя дневная глубина от случая к случаю и тем больше вертикальная протяженность его популяции. Световой оптимум различен у разных стадий, полов и даже генераций одного вида, может зависеть от физиологического состояния организма.

Изменчивый характер вертикальных суточных миграций проявляется даже у организмов, относящихся к одной и той же популяции, к особям, принадлежащим одному и тому же виду, полу и стадии. Вероятно, разница в физиологическом состоянии, обусловленная созреванием гонад, пищей, может частично быть ответственной за такие вариации в поведении. Известно, что зрелые самки мигрируют более активно.

Бывают случаи обратного типа миграции, т. е. подъем к поверхности днем, появление у поверхности в середине дня, даже при ярком солнце. **Обратный тип вертикальных миграций** имеет место у большинства организмов фитопланктона, но он иногда наблюдается и у ряда представителей зоопланктона, в том числе и пресноводного (коловратки, *Daphnia longispina* и *Eudiaptomus graciloides* в оз. Ульменер Мааре *polyartra* и науплии *Diatomus* в Нижнем Лунцком озере, *Daphnia lumholzii* и *Bythotrephes longimanus* в оз. Люцерн, *Daphnia longispina* в оз. Лох-Дерг, *Acanthocyclops bicuspidata* в оз. Карога, *Polyarthra trigia* и *Keratella cochlearis* в Кристателлевом пруду).

Очевидно, имеются виды, которые обладают весьма низкой световой чувствительностью, настолько низкой, что их оптимум находится почти или даже выше самой высокой дневной освещенности на поверхности воды. Поэтому при дневном свете их оптимум на поверхности, а ночью они рассеиваются и опускаются.

Имеются организмы, которые никогда не мигрируют, остаются всегда на одном уровне. К таковым, например, относятся диаптомиды *Rhincalanus*, *Microcalanus pygmeus*, циклоп *Cyclops strenuus*, коловратки *Filinia longiseta*, *Polyarthra trigia*, *Trichocerca capucina*, *Asplanchna priodonta*, *Ploesoma truncatum*, *P. hudsoni*, клadoцеры *Bosmina longirostris*, *Bythotrephes longimanus*, *Scapholeberis* и *Polyphemus*.

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

Причины миграций

Некоторые авторы рассматривают миграционные перемещения как пассивный процесс, вызываемый изменением скорости переноса организмов вертикальными токами воды, особенно внутренними волнами, имеющими по некоторым компонентам 12- и 24-часовую периодичность.

Другие авторы акцентируют внимание на изменении скорости погружения организмов при циклическом чередовании дневных и вечерних температур, сопровождающемся соответствующей модуляцией условий плавучести (изменение плотности и «вязкости» воды).

Третья гипотеза строится на представлении о периодичности локомоторной активности, стимулируемой или ингибируемой различными внешними воздействиями, в первую очередь светом и температурой; погружение происходит пассивно, подъем – за счет активных движений. Эта гипотеза имеет больше сторонников, чем первая и вторая. Важно отметить, что вертикальные миграции у организмов с нейтральной плавучестью неизвестны (Рудяков, 1977). Вместе с тем существуют данные об активном, а не пассивном погружении ряда гидробионтов, в частности рыб.

Еще менее ясен экологический смысл миграций, их адаптивное значение, которое некоторые авторы вообще отрицают, полагая, что эволюция шла по пути утраты миграционного поведения – автоматического следствия несовершенства регуляции плавучести, неспособности обеспечить ее нейтральность.

М.М. Кожовым, Б.П. Мантейфелем и рядом других исследователей развито представление о **защитно-кормовом значении суточных вертикальных миграций**. В темное время суток планктонные животные-фитофаги питаются в верхних слоях воды, где наблюдается наиболее высокая концентрация водорослей, а на светлое время суток уходят вглубь, тем самым резко уменьшая свою доступность для рыб-зоопланктофагов, прежде всего, «зрительных». В экспериментах установлено, что такие планктофаги могут достаточно эффективно питаться планктоном только при освещенности свыше десятых долей люкса (Гирса, 1960). Таким образом, планктонты, мигрируя, активно снижают свою доступность для планктофагов, ориентирующихся с помощью зрения. Рыбы и другие планктофаги в качестве контрадаптации также поднимаются к поверхности в вечернее время и используют сумерки для интенсивного питания.

Существуют и другие гипотезы (Виноградов, 1968): существуют миграции на небольшую глубину, не спасающие мигрантов от поедания рыбами; некоторые формы поднимаются к поверхности ночью, другие – днем; в одном и том же месте и в одно время размах миграции у разных форм может различаться на 300-400 м; миграции резко выражены в антарктических водах, где в отличие от субарктических вод пелагических рыб мало и планктон в основном выедают киты; многие мигранты ярко светятся в темноте, демаскируя себя, будучи, по выражению известного океанолога А. Харди, «иллюминированы как рождественский пирог» отмечены миграции у форм, не поедаемых рыбами.

Ж. Маклареном (MacLaren, 1963) высказано мнение, что в условиях прямой температурной стратификации воды суточные миграции выгодны энергетически, так как на глубине в условиях более низких температур расход энергии на рост и развитие ниже. Пребывание в холодной воде ведет к увеличению размера мигрантов и повышению плодовитости. Это создает демографические преимущества для тех форм, у которых размер тела и плодовитость находятся в обратной зависимости от температуры (MacLaren, 1974). Для питания животные поднимаются в верхние слои, где корма больше, а после откорма погружаются вглубь. Подъем к поверхности в ночное время не случаен, так как дает известные преимущества (снижение выедаемости). Свет служит основным сигнальным фактором, регулирующим периодичность миграционной активности, эндогенная ритмика имеет корректирующее значение.

С теорией Ж. Макларена довольно хорошо согласуются такие факты, как широтные и сезонные изменения интенсивности вертикальных миграций, **инвертированные миграции** в озерах с обратной температурной стратификацией, миграции планктона в мелких водоемах со значительным градиентом температур по вертикали, встречаемость форм с амплитудой миграции в несколько метров.

С другой стороны, теория Ж. Макларена не может объяснить (Виноградов, 1968) целый ряд примеров миграции видов в антарктических водах. По-видимому, в действительности вертикальные суточные миграции имеют неодинаковую природу и функциональное значение у разных представителей планктона.

Сезонные и возрастные вертикальные миграции соответственно связаны с сезонными изменениями различных гидрологических показателей и с переменами в состоянии самих организмов. Например, рачки *Epischura baicalensis* и *Macrohectopus* в оз. Байкал зимуют на глубине 200-300 м, а весной поднимаются в поверхностный слой воды.

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

1. Защита от «зрительных» планктофагов (Кожов, 1947; Николаев, 1952; Мантейфель, 1960, 1961).
2. Сохранение и расширение ареала благодаря попаданию в слои с течениями разной скорости и направления (Maskintosh, 1937; Hardy, 1953).
3. Уход от коротковолновых (ультрафиолетовых) лучей.
4. Избегание неблагоприятных условий в поверхностных слоях, особенно зимой, когда эти слои лишены пищи и уход на глубины, где эти виды не питаются и живут за счет запасов собственного жира и спасаются от выедания поверхностными планктофагами (Copover, 1962, 1964).
5. Обмен генетическим материалом при перемешивании различных частей популяций, приобретающих благодаря пространственной изоляции (разобщению) некоторые генетические различия (David, 1961).
6. В нормальнотростистой воде вертикальные миграции не только не приводят к дополнительной трате, энергии, но и дают энергетическую выгоду мигрантам (McLaren, 1963). Именно энергетический выигрыш, получаемый при вертикальных миграциях, служит адаптивной основой их существования и широкого распространения.

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

Таким образом, сопряженность вертикальных перестроек, их нерегулярность, а также отсутствие определенных реакций зоопланктона на изменения освещенности служат, на наш взгляд, хорошим подтверждением высказанной М.М. Камшиловым мысли, что «в результате богатства связей между организмами разных видов и экологических групп комплексы организмов выступают как саморегулирующаяся система» (Камшилов, 1961, с.125).

Горизонтальные миграции

Периодические подходы к берегам из открытых частей моря в определённые сезоны года совершают многие животные и пелагические, и донные. Океаническая сельдь несколько раз в течение жизни, ещё до наступления половозрелости, подходит в летнее время к берегам. На Дальнем Востоке некоторые камбалы, треска, камчатский краб на зиму уходят из охлаждённых прибрежных вод на большую глубину, в более тёплые воды. Морские десятиногие раки-омары, лангусты, крабы, креветки совершают в летнее время периодические подходы к берегам, а на зимнее время уходят на большие глубины. Американский омар уходит на глубину 180 м. Обычная креветка (*Crangon crangori*) зимует и нерестится в открытом море, а летом подходит к берегам и входит в низовья рек, где и откармливается. Очень многие креветки и крабы подобным же образом зимуют и размножаются в более глубоких местах побережий, а летом подходят к берегам или даже входят в реки. Китайский и японский крабы размножаются в определённых прибрежных частях моря, а затем на весь летний период уходят в реки, часто поднимаясь по ним высоко вверх и проводя в них большую часть своей жизни.

Все эти миграции десятиногих ракообразных принадлежат к **катадромному типу** (подобно миграциям речного угря). Размножение их совершается в морской воде или даже вдали от берегов, а на откорм в летнее время они подходят к берегам или даже входят в реки.

На примере каспийских рыб Кесслер классифицировал *рыб по их способности к переселениям*. В дальнейшем эта классификация подверглась изменениям, и в настоящее время среди мигрирующих рыб, обитающих в море, различают следующие группы:

1. Морские рыбы, **кочующие большими стаями** (треска, сельдь, пикша, камбала, сардина и др.) в пределах морских бассейнов. Среди этих рыб одни ведут пелагический образ жизни, другие придонный, третьи смешанный.
2. **Проходные рыбы**, из которых одни проводят основную часть жизни в море, а размножаются или в опреснённых участках моря (анчоус, навага, сайка и др.), или в пресной воде (лососи, осётр, некоторые каспийские сельди); другие, наоборот, основную жизнь проводят в солоноватых или пресных водах, а размножаются в море (речной угорь).
3. **Полупроходные рыбы**, обитающие в приустьевых слабо солёных водах, а на нерест уходящие в реку.

Эта схема с некоторыми ограничениями применима и к беспозвоночным, из которых особенно способны к длинным активным миграционным перемещениям десятиногие ракообразные и головоногие моллюски.

Вопросы для самоконтроля:

1. Охарактеризуйте формы течений по происхождению, соотношению температур, устойчивости. Закон Экмана.
2. Расскажите о системах течений.
3. Расскажите о значении течений. Волнения.
4. Раскройте сущность приливно-отливных явлений, их форм и причинах возникновения. Сизигийные и квадратурные приливы.
5. Причины и амплитуды приливно-отливных явлений.
6. Охарактеризуйте приливы в реках.
7. Расскажите о формах вертикальных миграций гидробионтов.
8. Чем вызваны причины миграций.
9. Охарактеризуйте горизонтальные миграции.

Х. ПРОБЛЕМЫ ПРИКЛАДНОЙ ГИДРОБИОЛОГИИ

10.1. Обрастание подводных сооружений

Обрастание – это нарост, образуемый на погруженных в воду искусственных предметах поселениями организмов (бактерий, водорослей, беспозвоночных животных) и минеральными частицами. По размерам организмы обрастания делят на **микрообрастателей** (бактерии, одноклеточные организмы) и **макрообрастателей** (беспозвоночные и водоросли). Более 1700 видов морских организмов могут участвовать в обрастании, создавая локальную экосистему.

Основу **обрастателей** составляют прикрепленные животные и растения: усоногие ракообразные (морские жёлуди и морские уточки), двустворчатые моллюски (мидии и др.), гидroids, мшанки, губки, асцидии, трубчатые многощетинковые черви, водоросли. Среди них селятся подвижные животные, главным образом, черви и ракообразные. Один из важных компонентов обрастаний – бактерии, обычно первыми поселяющиеся на свободных поверхностях. Большинство организмов, размножаясь, образуют споры или свободноподвижные планктонные личинки, которые разносятся течениями, а затем оседают на субстрат и переходят к прикрепленному образу жизни. Морские обрастатели разнообразнее и достигают более мощного развития (до 100 и более кг/м³), чем пресноводные. Известны многие случаи широкого расселения организмов-обрастателей с помощью судов. Например, после постройки Волго-Донского канала свыше 20 видов беспозвоночных и водорослей проникли на днища судов из Азовского моря в Каспийское море и расселились в нём.

С явлением морского обрастания человек столкнулся со времени постройки первых судов и примитивных подводных сооружений. Общеизвестна негативная роль морского обрастания в хозяйственной деятельности человека. Обрастание подводной части судов представляет собой особую проблему. В процессе эксплуатации судна обрастание отрицательно влияет на его гидродинамические характеристики, что приводит к ухудшению ходовых свойств. Все это приводит к ухудшению эксплуатационных показателей флота в целом. Для работников тепловых электростанций и других предприятий, использующих в системе охлаждения морскую воду, это зарастание водоводов морскими прикрепленными организмами, делающее порой эксплуатацию труб невозможной. Обрастание – одна из главных причин выхода из строя океанографических приборов, длительно находящихся в воде (измерителей течения, гидрофонов). Обрастание гидроакустических приборов (эхолотов, локаторов, устройств связи) вызывает снижение их чувствительности вплоть до выхода прибора из строя. Морские организмы могут нарушать изоляцию электрических кабелей и повреждать металлические тросы.

Борьба с обрастаниями включает регулярную очистку обросших поверхностей, промывку водоводов горячей водой или растворами химических веществ, покрытие поверхностей ядовитыми красками. Обрастатели живут в солёной морской воде, если морское судно достаточно долго находится в пресных водоёмах, то морские организмы гибнут. Однако, они не отваливаются, а напротив, при выходе в открытое море создают хорошую основу для нового обрастания. Существуют материалы, практически не подверженные обрастанию, – резина, стекло, некоторые синтетические поверхности.

Обрастание навигационного ограждения и гидротехнических сооружений приводит к резкому возрастанию сопротивления волновым нагрузкам, что, в конечном счете, может привести к аварийной ситуации. Особенно актуальна проблема обрастания опор нефтедобывающих платформ в связи с интенсификацией добычи нефти и газа на континентальном шельфе. Увеличение числа разведочных и эксплуатационных морских стационарных платформ (МСП) на шельфе мирового океана сопровождается учащением случаев их аварий, связанных в основном со штормами и выбросом нефти из скважин. Только одна катастрофа на морской установке «Alexander Kielland» в английском секторе Северного моря повлекла за собой 123 человеческие жертвы. Одной из причин аварий МСП в открытом море может послужить повреждение их опор биообрастанием. Массовое развитие обрастания создает следующие непредвиденные биопомехи эксплуатации платформ:

1. Возникновение дополнительной нагрузки на опоры от постепенно возрастающей массы обрастания. При средней биомассе обрастания 20 кг/м^2 общая биомасса обрастания одной опоры на глубине от поверхности до 50 м составляет не менее 3 т.

2. Возрастание сопротивления опор волновым нагрузкам. Увеличение шероховатости подводной части судна всего на 25 мкм повышает сопротивление его движению на 2,5%, а сплошное обрастание баланусами с диаметром домика 25-30 мм вызывает потери скорости хода до 4 узлов, что составляет 30% от номинала. На платформе со сроком эксплуатации более 2-х лет степень обрастания является очень сильной, и сопротивление опор волновым нагрузкам возрастает не менее чем на 50%.

3. Невозможность обнаружения дефектов элементов конструкции опор, скрытых под сплошным слоем обрастания при проведении операций по контролю за их техническим состоянием с использованием подводно-технических средств. Более сложные методы контроля (ультразвуковой, радиографический, магнитных частиц) требуют тщательной зачистки поверхности или опасны для здоровья персонала.

По мнению специалистов, общая площадь погруженных в море искусственных субстратов составляет около 200 тыс. км², т.е. не менее 20% от площади поверхности верхних отделов шельфа. Это полоса шириной 10 м, в длину превышающая побережье Японского моря с островами. Так как биомасса обрастания может достигать десятков килограммов на квадратный метр, то его общий вес соответственно исчисляется миллионами тонн.

Наиболее широкое развитие на практике нашло лишь одно направление защиты от обрастания – химическое, которое активно разрабатывается во многих развитых странах. Оно связано с использованием красок и других покрытий, способных выделять в окружающую среду сильнодействующие яды (**биоциды**), которые убивают не только обрастателей, но и любых других водных животных. Однако, в результате такой защиты исчезают широко распространенные ранее виды, появляются мутантные формы: моллюски без раковин и т.п. Тем самым наносится непоправимый вред природным экосистемам.

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

Обрастание подводной части судов наносит большой ущерб судоходству. Это, прежде всего, потери скорости хода судов, достигающие 50% от номинальной; ухудшение маневренности судна; повышение расхода топлива в связи с необходимостью поддерживать коммерчески оправданную скорость перевозки грузов; необходимость частой докировки судна для очистки его подводной части; преждевременный износ машин и оборудования.

В южных морях обрастание происходит значительно быстрее и интенсивнее, чем в северных. Судно, совершившее рейс из Северной Америки в Рио-де-Жанейро, за время стоянки в этом порту обросло настолько, что на обратный рейс затратило топлива на 1000 т больше и, тем не менее, шло со скоростью меньшей на 2-3 узла в час.

Для защиты подводной части судов применяют антимикробные лакокрасочные покрытия, в состав которой, кроме пленкообразующих веществ, растворителей, нейтральных пигментов и пластификаторов, вводят яды – преимущественно окислы меди, ртути, цинка и др. металлов.

10.2. Заращение водоемов

Заращение оросительных каналов водной растительностью затрудняет их использование – приводит к резкому сокращению их пропускной способности, а иногда к выводу из строя коллекторно-дренажных систем. Чрезмерное развитие микроскопических водорослей бывает причиной летних заморов рыбы, а вода от этого делается непригодной для водоснабжения, так как засоряет трубы.

Заращение происходит особенно интенсивно на участках с низкими скоростями, т.е. главным образом, в озерах и водохранилищах. По существу, заращение водоемов есть нормальный процесс их развития. По мере заполнения озерной котловины наносами (осадконакопление), принесенными извне и формирующимися в самом озере, создаются условия для произрастания растений сначала в прибрежной зоне, а затем и по всему озеру. В процессе заращения озера растительность обычно располагается от берегов по направлению к центру озера концентрическими зонами с характерными представителями ее в каждой зоне. Это является результатом различной степени освещенности прибрежной зоны, неоднородности грунта, изменения химических и термических условий. В процессе **сукцессии**, таким образом, озера заболачиваются. Озера превращаются в болота не только путем заращения, но и путем нарастания **зыбуна**, или **сплавнины**, состоящей из живых и отмерших растений. Основную массу сплавнины составляет сфагновый мох, опирающийся на корневища и побеги других растений. Сплавина растет в толщину и от берега к центру водоема. Растительные остатки сплавнины оседают на дно и заполняют котловину. Развитие сплавин наблюдается обычно в озерах со слабой минерализацией и у приглубых берегов с небольшим прибоем.

Чрезмерное заращение водоема водной растительностью приводит к заболачиванию и потере его рыбохозяйственного значения. В таких случаях необходимо ежегодно выкашивать растительность и удалять ее из водоема механическими камышекосилками, выкорчевыванием подводными снарядами (бороной и т.п.), протаскиванием по дну на тросе, или при помощи химических средств. На ряде действующих тепловых электростанций считают предпочтительней бороться с заращением биологическим методом (разведение растительноядных рыб).

Борьба с заращением водоемов проводится при избытке жесткой и мягкой растительности. Считают, что водную растительность следует удалять в случаях, когда она занимает более 20-30% площади пруда. Разреженная же растительность даже полезна, так как на ней развивается много кормовых организмов, и она участвует в самоочищении водоемов.

10.3. Качество воды

В водохозяйственном понимании качество воды – это не её природное свойство, а социально-экономическая характеристика данного вида природных ресурсов, которую она приобретает только в процессе производственной деятельности человека и вовлечения ее в хозяйственный оборот (Черепанов, 1983). Качество воды природных водоемов и водотоков должно соответствовать двум главным требованиям: а) обеспечение жизни водных организмов и б) удовлетворение хозяйственного интереса к ним по видам водопользования и водопотребления.

«Грязной» или «чистой», и тем более предельно грязной, предельно чистой воды в природе нет. Есть воды, имеющие определенные физико-химические или биологические характеристики и удовлетворяющие или не удовлетворяющие тем или иным требованиям технологий водопользования.

Качество воды характеризуется совокупностью качественных и количественных показателей, среди которых различают общие и специфические. К первым принадлежат обычные, присущие всей гидросфере ингредиенты, концентрация которых может изменяться под влиянием хозяйственной деятельности (гидрофизические, гидрохимические, гидробиологические); ко вторым – загрязняющие вещества, присутствие которых в воде характеризует экологотоксикологическую и радиоэкологическую ситуации (Оксиук и др., 1993).

Основными интегральными характеристиками качества воды, которые претерпевают существенные изменения в результате этих процессов, являются содержание органических веществ (ОВ), концентрация растворенного кислорода и биомасса фитопланктона, величина которых регламентируется нормативными документами.

В соответствии с использованием природных вод для нужд человека и производства различают пять аспектов качества воды: *социально-гигиенический, гидробиологический (продукционный и санитарный), технологический, рекреационный и биосферный*.

1. Социально-гигиенический аспект. В этом аспекте рассматриваются воды питьевого качества. Качество воды, используемой населением для питьевых, хозяйственных и произ-

водственных целей, должно соответствовать санитарным правилам.

Таблица 1

Органолептические свойства (запах) питьевой воды

Баллы	Значения запаха	Признаки
0	нет запаха	отсутствуют ощущаемые запахи
1	очень слабый	запах обнаруживается в специальной лаборатории
2	слабый	не привлекает внимания потребителей, но обнаруживается
3	заметный	запах легко обнаруживается, делает воду неприятной для питья
4	отчетливый	запах делает воду неприятной для питья
5	очень сильный	запах делает воду непригодной для питья

Примечание: для питья – не выше 2 баллов

Требования к водам питьевого назначения определяются гигиеническими показателями воды. Это органолептические свойства воды: запах, цвет и бактериологические показатели.

В природе вода никогда не встречается в виде химически чистого соединения. Обладая свойствами универсального растворителя, она постоянно несет большое количество различных простых веществ и соединений, состав и соотношение которых определяется условиями формирования химического состава воды, составом водоносных пород и горизонтов.

Предел минерализации питьевой воды (сухого остатка) 1000 мг/л был в свое время установлен по органолептическому признаку. Воды с большим содержанием солей имеют солоноватый или горьковатый привкус. Основную часть сухого остатка пресных вод составляют хлориды, сульфаты и карбонаты. Допускается содержание их в воде на уровне порога ощущения: 350 мг/л для хлоридов и 500 мг/л для сульфатов.

Нижним пределом минерализации (ГОСТ 2874-82 «Вода питьевая»), при котором гомеостаз организма поддерживается адаптивными реакциями, является сухой остаток в 100 мг/л, оптимальный уровень минерализации питьевой воды находится в диапазоне 200-400 мг/л. При этом минимальное содержание кальция должно быть не менее 25 мг/л, магния – 10 мг/л.

Жесткость воды, обусловленная суммарным содержанием кальция и магния, обычно рассматривалась в хозяйственно-бытовом аспекте (образование накипи, повышенный расход моющих средств, плохое разваривание мяса и овощей, и т.п.). В то же время известна прямая высокая корреляция жесткости воды с содержанием в ней, кроме кальция и магния, еще 12 элементов (в том числе бериллия, бора, кадмия, калия, натрия) и ряда анионов.

Вода с низким содержанием солей жесткости способствует развитию сердечно-сосудистых заболеваний. Человек может получить с водой от 10 до 85% необходимого количества фтора. Повышенное содержание фтора в питьевой воде (2-8 мг/л) приводит к заболеванию **эндемическим флюорозом**. Степень развития флюороза тесно связана с концентрацией фтора в питьевой воде. При концентрации 1,4-1,6 мг/л у некоторых лиц на отдельных зубах отмечаются желтовато-коричневые пятнышки. Содержание фтора в значениях ниже оптимальных (0,7-1,1 мг/л) способствует развитию кариеса зубов среди населения.

Установлено, что незначительные изменения органолептических свойств воды снижают секрецию желудочного сока; приятные вкусовые ощущения повышают остроту зрения и частоту сокращений сердца, неприятные – понижают.

Качество питьевой воды должно соответствовать требованиям СанПиН 2.1.4.559-96 «Питьевая вода. Гигиенические требования ...», обеспечиваться на протяжении всей водопроводной сети и не зависеть от вида источника водоснабжения и системы обработки воды. Требования ГОСТа, обеспечивающие безопасность питьевой воды в эпидемическом отношении, основываются на косвенных показателях – количестве сапрофитов в 1 мл воды (<100) и индексе бактерий группы кишечной палочки в 1 л воды (<3).

2. Гидробиологический аспект, в котором различают гидробиологические характеристики водоема: продукционные (первичная и вторичная продукция, трофность водоема) и санитарное качество воды, в котором основное значение имеют наличие в воде яиц гельминтов и личинок различных паразитов.

А.А. Былинкина и др. (1962, цит. по Драчеву, 1964) предложили классификации водоемов по химическим признакам загрязнения (табл. 4), бактериологическим и гидробиологическим признакам (табл. ***).

Таблица 4

Химические показатели состояния водоемов

Степень загрязнения	Растворенный кислород			БПК, мг/л	Окисляемость, мг/л, O ₂	Аммонийный азот, мг/л *
	мг/л		% насыщения			
	лето	осень				
Очень чистые	9	14-13	95	0,5-1,0	1	0,05
Чистые	8	12-11	80	1,1-1,9	2	0,1
Умеренно загрязненные	7-6	10-9	70	2,0-2,9	3	0,2-0,3
Загрязненные	5-4	5-4	60	3,0-3,9	4	0,4-1,0
Грязные	3-2	5-1	30	4,0-10,0	5-15	1,1-3,0
Очень грязные	0	0	0	>10	>15	>3

Таблица ***

Бактериологические и гидробиологические показатели состояния водоемов

Степень загрязнения	Бактериологические			Яйца гельминтов, в 1 мл	Санитарно-гидробиологические	
	кишечная палочка (титр)	сапрофитные микроорганизмы, в 1 мл	прямой счет		сапробность	биологический показатель загрязнения
очень чистые	<0,001	a·10	10 ⁵	нет	катаробная	0-5
чистые	<0,005-0,001	a·100	10 ⁶	нет	олигосапробная	6-10
умеренно загрязненные	<0,05-0,005	a·1000	10 ⁶	1-5	<мезосапробная	11 - 20
загрязненные	<1-0,05	a·10000	10 ⁷	10	мезосапробная	21-60
грязные	<10-1	a·10000	10 ⁷	500	полисапробная	61-90
очень грязные	10-100	a·100000	10 ⁸	1000	то же	100

Главнейшим показателем качества воды в гидробиологическом аспекте считается уровень первичного продуцирования в водоеме. Вторичная продукция имеет меньшее значение как зависимая от первичной, но также может определять качество воды по показателям зоопланктона (например, *Cladocera*) и зообентоса (например, *Oligochaeta*: pp. *Tubifex*, *Limnodrilus*, и *Chironomidae*: род *Chironomus*).

3. Технологический аспект. В нем главное свойство воды – её качество, соответствующее технологическим требованиям производства.

Наиболее высокие требования к качеству воды предъявляются лекарственной промышленностью и в производстве чистых материалов, например, в производстве авиационного корда. В связи с этим в 1963 году началось строительство целлюлозно-бумажного комбината на Байкале (г. Байкальск), основным продуктом которого должен был стать авиационный корд. Для производства корда необходимо огромное количество очень чистой воды, и ее мог дать только такой водоем, как озеро Байкал. Для производства одной тонны такого корда используются сотни тонн чистой воды Байкала, содержащей минимальное количество солей.

Наоборот, такие производства, как нефтеперерабатывающие заводы, электростанции, металлургические комбинаты, могут использовать воды даже после их доочистки при повторном использовании. С этой целью создают системы оборотного водоснабжения, при котором «свежей» воды из природных источников берется 10-15% общего водопотребления. Остальная вода используется повторно с той или иной степенью доочистки.

4. Рекреационный аспект. Здесь основные требования к воде определяются нуждами человека в здоровом отдыхе на естественных водоемах или в бассейнах. Требования к качеству воды определяются ее санитарными, гигиеническими характеристиками, в которых основное значение имеют мутность, цвет, запах, наличие нефтяной пленки и содержание в воде продуктов жизнедеятельности человека.

Последняя характеристика может иметь большое значение для отдыха в государственных здравницах, на курортах и пляжах, так как в воде при интенсивном отдыхе, например на черноморских курортах, вода у берегов может содержать до 30% мочевины.

5. Биосферный аспект. Здесь имеется в виду способность воды обмениваться с атмосферой газами – углекислым и кислородом. В связи с этим большое значение приобретает чистота поверхности воды Мирового океана. Как известно, Мировой океан дает до 70% кислорода атмосферы. В то же время, по данным Ж. Кусто, еще в 1970-х годах отмечалось загрязнение Мирового океана нефтью настолько, что одна треть его поверхности была покрыта нефтяной пленкой. Нефтяная пленка препятствует газообмену воды и воздуха атмосферы.

В практике обычно используются обязательные показатели и часть показателей, имеющих глобальное значение: биологические (фитопланктон – состав, численность), первичная продуктивность, хлорофилл «а»; физические (прозрачность), химические (перманганатная окисляемость, фенолы, кальций, БПК, нитраты + нитриты и другие формы азота, фосфора, ртуть, свинец).

С.М. Драчев (1964) вместе с А.А. Былинкиной и А.И. Ицковой (Былинкина и др., 1962) дает следующие характеристики по указанным категориям.

К категории **очень чистых** относятся водоемы, находящиеся в природном состоянии, практически не измененные воздействием человека. Такие водоемы встречаются редко и практически отсутствуют в Западной Европе и Японии.

Чистые водоемы пригодны для питьевого использования, но они могут иметь следы загрязнения. В них наблюдается некоторое увеличение сапрофитной микрофлоры.

К категории **умеренно загрязненных** относятся водоемы, в которых наряду с увеличением неблагоприятных биологических показателей загрязнения отмечается возрастание содержания аммонийного азота, незначительное повышение хлор-иона, окисляемости, БПК. К водоемам этой группы относятся во многих случаях небольшие реки, озера и пруды, загрязненные за счет поверхностного стока и хозяйственного использования.

В категорию **загрязненных** включены реки и озера, природные свойства которых изменены сбросами сточных вод, что заметно отражается на химическом составе, содержании сапрофитной микрофлоры и кислородном режиме. В зимний период при замедлении водообмена возможны (или обычны) заморы.

Дальнейшее увеличение загрязнения переводит водоемы в категорию **грязных**. Природные качества воды в них сильно изменены, использование для целей питьевого водоснабжения исключается, становится невозможным использование для бытовых нужд населением. В летнее время запахи и внешний вид доставляют неприятные ощущения пассажирам судов и населению прибрежной полосы.

К категории **очень грязных** отнесены водоемы, полностью утратившие природный облик и превратившиеся в сточные канавы. В эту группу входят ручьи, реки с малым расходом, озера и пруды, используемые как отстойники сточных вод, ручьи и малые реки, проходящие по территории городов (р. Черемуха в пределах Рыбинска; р. Дунайка в Ярославле).

10.4. Проблема сапробности водоемов

В результате избытка фосфорных и азотных соединений в природных водах создаются условия для эвтрофикации – буйного роста некоторых подводных растений, в частности микроводорослей – диатомовых, зеленых и сине-зеленых. Отмирающие части растений и другие органические загрязнения, попадая на дно рек и озер, разлагаются под действием бактерий (анаэробные микробиологические процессы), что приводит к уменьшению и даже полному удалению кислорода из воды. При этом образуются метан, сероводород и другие вредные соединения. В результате в воде создается «мертвая зона».

Воздействие загрязнения на биоценозы может определяться величиной **индекса сапробности по методу Пантле-Букка** (Pantle, Buck, 1955) в модификации Сладечека (Sladecsek, 1971) и М.В. Чертопруда (2002):

$$I = \frac{\sum SJ}{\sum J}$$

, где S – сапробность найденного индикаторного таксона (от 0 до 4); J – его индикаторный вес (от 1 до 4).

Для этого используется таблица списка видов-индикаторов загрязнения. Если в списке видов имеются виды-индикаторы, то численность каждого из них умножается на индикаторную значимость. Полученный результат произведения записывается в колонку «S». После просмотра и подсчета всей карточки суммируются все значения колонки «S», суммируются показатели численностей видов-индикаторов, рассчитанных на 1 м³. Далее сумма этой колонки делится на сумму численностей видов-индикаторов.

Величины индекса сапробности соответствуют следующим характеристикам:

- 1,0-1,5 – олигосапробная зона,
- 1,5-2,5 – β -мезосапробная зона,
- 2,5-3,5 – α -мезосапробная зона,
- 3,5-4,0 – полисапробная зона.

Выделяют 6 классов качества воды: I – очень чистые, II – чистые, III – умеренно-загрязненные, IV – загрязненные, V – грязные, VI – очень грязные (табл. **).

Таблица ***

Характеристика классов вод (Алекин, 1970; Олексив, 1992)

Показатель	Класс качества воды					
	1	2	3	4	5	6
Прозрачность, м	6	4	2	1	0,5	<0,5
O ₂ , мг/л	8	6	5	<5	2	<2
БПК, мгO ₂ /л	0,5-1,0	1,1-1,9	2,0-2,9	3,0-3,9	4,0-10,0	>10,0
Сапробность по Пантле-Букку	<1,0	1,5	2,5	3,5	4,0	>4,0
	ксено-	олиго-	β -мезо-	α -мезо-	поли-	гипер-
	сапробность					

Влияние типа водоема. В водотоках сапробность намного меньше, чем в стоячих водоемах. В малых водотоках сапробность меньше, чем в больших (в среднем 1,9 – в ручьях, 2,15 – в малых реках и 2,3 – в крупных). В стоячих водоемах, наоборот, сапробность убывает с размером водоема: точнее, в озерах несколько меньше, чем в прудах и лужах. В целом реки тяготеют к **β -мезосапробному** уровню, а стоячие водоемы близки к **α -мезосапробному**.

Влияние ландшафтной зоны. Сапробность закономерно возрастает с севера на юг (от тайги к степи). Это явление кажется вполне закономерным: в этом направлении существенно уменьшается увлажненность территории и водность рек, возрастает продуктивность наземных экосистем и органическая нагрузка на водоемы; при этом увеличивается летняя температура воды и ухудшается кислородный режим.

Для разных типов водоемов эта тенденция не одинакова. Наиболее четко она проявляется для малых рек (среднее изменение сапробности 0,7 балла). Как видно, малые водотоки наиболее тесно связаны с локальной наземной обстановкой и лучше ее отражают, то есть имеют плакорные свойства (Щербаков, 2004). В ручьях изменение сапробности несколько меньше (0,5); возможно, в силу родникового характера многих ручьев. В крупных и средних реках изменение еще меньше – 0,4, что отражает их меньшую зависимость от наземных экосистем. Из стоячих водоемов выделяются северные озера с относительно низкой сапробностью 2,3; все малые стоячие водоемы и озера средней и южной полосы имеют устойчивое характерное значение сапробности, близкое к 2,7.

Влияние биотопа. Нередко играет большую роль. В озерах может существенно различаться сапробность в закрытых заливах (заиленных и заросших – там сапробность намного выше) и на открытом побережье (где она ниже). Судя по всему, это распределение отражает не только обстановку в донных биотопах, но и потребительские свойства воды. Таким образом, можно говорить о своеобразной стратификации сапробности в крупных стоячих водоемах.

В реках ситуация несколько иная: свойства воды (которая сильно перемешивается) обычно сходны независимо от биотопа, но донные сообщества различных типов субстратов

(каменистых, песчаных и заиленных грунтов, а также зарослей макрофитов) тем не менее демонстрируют различную сапробность, поскольку находятся в различных условиях по органико-кислородному балансу. В среднем, сапробность на каменистом грунте одного и того же участка водотока на 0,4-0,5 балла ниже, чем на заиленном. Более того, в заводях и зарослях макрофитов сапробность устойчиво стремится к значениям 2-2,5; видимо, это связано с локальной регуляцией органико-кислородного баланса макрофитами. При этом в сильно загрязненных (полисапробных) реках в заводях и зарослях сапробность оказывается ниже, чем на стрежне, а в чистых (*олиго-* и *β-мезосапробных*) – наоборот, выше.

Влияние местного ландшафта. Особенно характерно различие сапробности малых водотоков на моренных возвышенностях и зандровых заболоченных низменностях. Первые обычно имеют быстрое течение, отчасти каменистый грунт, благоприятный кислородный режим и более низкую сапробность. Вторые, с болотным водосбором, имеют медленное течение, мягкие грунты, накапливают торфянистый детрит, и сапробность их повышена (в среднем на 0,7-1,2 балла). Примерно на столько же, в среднем, возрастает сапробность водотока на его запруженных участках (в частности, в бобровых прудах).

Сапробность горных водотоков. Изучена для лесной низкогорной зоны Северо-Западного Кавказа. Средняя фоновая сапробность немного ниже, чем в водотоках средней полосы: 1,7 для ручьев и 1,9 для малых рек. Быстрое течение горных водотоков способствует преобладанию жестких грунтов и благоприятному кислородному режиму, который, видимо, стабилизирует сапробность даже при значительной органической нагрузке. Поэтому наблюдаемая сапробность горных потоков довольно мало изменчива. В затененных ущельях ручьев сапробность заметно ниже, чем в широких долинах более крупных рек с мощными обрастаниями на камнях.

Антропогенная нагрузка. Является не единственным, но в ряде случаев наиболее существенным фактором, определяющим сапробность. Так, коэффициент корреляции индекса с населенностью водосбора для малых рек средней полосы составляет +0,89. Однако, эта связь наиболее сильна для малых водотоков, сильно связанных с наземными экосистемами, а в остальных типах водоемов слабее или скрадывается действием других факторов.

Так, стоячие водоемы тесно связаны только с локальными (прибрежными) загрязняющими объектами, но в целом их сапробность сильнее определяется внутренними процессами продукции и деструкции. Сапробность крупных рек также относительно стабильна, тяготеет к 2,5 и слабо подвержена локальным флуктуациям. Кроме того, крупные реки часто несут водные массы из другой местности и отчасти аazonальны.

В целом можно заключить, что сапробность (независимо от применяемого метода ее оценки) является интегральным показателем органико-кислородного баланса в данной экосистеме (водоеме и биотопе). Считать ее прямой функцией антропогенного загрязнения водоема нельзя. Как показано выше, сапробность зависит от многих локальных и региональных факторов, и даже влияние антропогенной нагрузки в значительной мере опосредовано этими факторами.

10.5. Антропогенное эвтрофирование: причины и контроль

Важное последствие бытового загрязнения вытекает из того, что коммунальные сточные воды, кроме большого количества органических веществ, несут и много биогенных элементов. Результатом этого становится **антропогенное эвтрофирование** водоемов и водотоков.

Ряд авторов разделяет эвтрофирование: естественный процесс старения экосистем водоемов и эвтрофикацию, антропогенную или экспериментальную. Было даже предложено этот процесс именовать **дистрификацией**. В отечественной литературе, в отличие от англоязычной, существуют варианты термина: эвтрофирование, эвтрофикация, эвтрофизация, эвтрификация, эвтрофия, евтрофирование, евтрификация, евтрофия. Особо нужно выделить английский термин – в англоязычной литературе «антропогенное» эвтрофирование называется «культурным» (cultural eutrophication).

Агенты эвтрофирования

Главными агентами эвтрофирования могут выступать соединения азота и фосфора, главным образом, в виде нитратов и фосфатов.

В конце 1960-х было широко распространено убеждение о загрязнении рек, озер и подземных вод нитратами бытовых сточных вод, сточных вод животноводческих комплексов и, особенно, возделываемых полей. Наибольшие опасения вызывал тот факт, что высокое содержание нитратов в воде может вызвать заболевания. Например, **метгемоглобинемию**, или

синдром «blue-baby» у детей младше 6 месяцев. Заболевание это чрезвычайно редкое, но между 1945 и 1960 гг. в мире было зарегистрировано 2000 случаев. В США погиб 41 младенец, в Европе – 80. Нитраты подозревались и в том, что они могут реагировать с аминами и амидами с образованием канцерогенов: нитрозаминов и нитрозамидов. Экспериментальные исследования сняли эти подозрения.

Главной угрозой, которую представляют нитраты для окружающей среды, является эвтрофирование водоемов.

Источники поступления агентов эвтрофирования:

- естественное вымывание питательных веществ из почвы и выветривание пород;
- сбросы частично очищенных или неочищенных бытовых сточных вод, содержащих органические соединения азота и фосфора, нитраты и фосфаты;
- смыв неорганических удобрений, содержащих нитраты и фосфаты;
- смыв с ферм навоза, содержащего органические соединения азота и фосфора, нитраты, фосфаты, и аммиак;
- смывы с нарушенных территорий (шахты, отвалы, стройки, неправильное использование земель);
- сбросы детергентов, содержащих фосфаты;
- поступление нитратов из атмосферы.

Стадии эвтрофирования

При эвтрофировании водная экосистема последовательно проходит несколько стадий.

Сначала происходит накопление минеральных солей азота и/или фосфора в воде. Эта стадия, как правило, непродолжительна, т.к. поступающий лимитирующий элемент немедленно вовлекается в кругооборот и наступает стадия интенсивного развития водорослей в эпилимнионе. Нарастает биомасса фитопланктона, увеличивается мутность воды, повышается концентрация кислорода в верхних слоях воды.

Затем наступает стадия отмирания водорослей, происходят аэробная деградация детрита, образование **хеомклина**. Интенсивно отлагаются донные илы с повышенным содержанием органики. Отмечаются изменения зооценоза (замещение лососевых рыб карповыми).

Наконец, наступает полное исчезновение кислорода в глубинных слоях и начинается **анаэробное брожение**. Характерно образование сероводорода, сероорганических соединений и аммиака.

Опасности эвтрофирования подвергаются даже моря. Так, в настоящее время Северное море получает азота в 4 раза больше фонового уровня, фосфатов в 7 раз больше фонового. От этого прироста 37% азота и 68% фосфата приходит из бытовых сточных вод, 60% азота и 25% фосфатов – из сельскохозяйственных смывов.

Хозяйственные последствия эвтрофирования

Обильная растительность может препятствовать движению воды и водного транспорта, вода может стать непригодной для питья даже после обработки, рекреационная ценность водоема может снизиться, могут исчезнуть коммерчески важные виды рыб (такие как форель). Наконец, эвтрофирование приводит к вспышкам «цветения» (массового развития) водорослей.

Цветение водорослей наносит двойной ущерб водной системе. Во-первых, оно снижает освещенность, вызывая гибель водных растений. Тем самым нарушаются естественные местообитания многих гидробионтов. Во-вторых, при отмирании водорослей потребляется много кислорода, что может привести к тем же последствиям, что и прямое внесение органики в воду. В 1988, 1989 в восточном Северном море наблюдалась вспышка развития *Chrysochromulina sp.* в богатых биогенами водах, выносимых Рейном. При этом были отмечены массовые заморы рыбы в шведских и норвежских водах.

Для обозначения цветения вод в английском языке используется термин discoloured waters. Кроме того, есть специальные термины для массового развития конкретных видов водорослей. Так, brown tide (бурый прилив) – массовое развитие *Phaeocystis sp.*, red tide (красный прилив) – обычно вызывается массовым развитием *Gymnodinium sp.*, *Mesodinium sp.*

Кроме обогащения воды легкоокисляемой органикой, приводящей к заморам, водоросли способны продуцировать и токсические вещества (т.н. **альготоксины**). Так, *Alexandrium tamenense* вырабатывает **сакситоксин** нервно-паралитического действия, аккумулируемый съедобными моллюсками. *Prymnesium parvum* выделяет вещества, высокотоксичные для рыб. Токсины, образуемые *Microcystis*, *Aphanizomenon*, *Anabaena* действуют на печень и могут быть

нейротоксичны. Например, в 1989 г. при массовом развитии сине-зеленых водорослей в английских озерах погибло несколько собак.

Борьба с эвтрофированием

Как и любые меры по охране окружающей среды борьба с эвтрофированием складывается из двух групп методов: восстановительных и профилактических. Восстановительные методы включают в себя:

- отвод стока для снятия нагрузки по биогенам;
- разбавление вод для снижения концентрации биогенных элементов;
- углубление дна для увеличения объема гипolimниона;
- драгирование для изъятия биогенных элементов, депонированных в донных осадках;
- изъятие вод из гипolimниона;
- спуск водохранилищ;
- химическую обработку для связывания и осаждения биогенных элементов или уничтожения водорослей;
- нарушение стратификации и реэрацию;
- сбор фитомассы и биоманипуляцию.
- химическую обработку для связывания и осаждения биогенных элементов или уничтожения водорослей;
- нарушение стратификации и реэрацию;
- сбор фитомассы и биоманипуляцию.

Профилактические методы, используемые для предотвращения эвтрофирования:

- контроль сброса биогенных веществ;
- удаление биогенных веществ из сточных вод;
- использование предварительных отстойников;
- стратегическая перестройка управления водопользованием в бассейне.

10.6. Загрязнение бытовыми сточными водами

Старейшим видом загрязнения вод являются прямые отходы человеческой жизнедеятельности. В пересчете на сухое вещество каждый взрослый человек за год «производит» около 20 кг органического вещества, 5 кг азота и 1 кг фосфора. Первоначально эти отходы напрямую использовались в качестве удобрений, затем появились первые земляные уборные. Часть отходов при этом неизбежно попадала в источники питьевой воды. Именно поэтому большие города уже в древности стали строить водопроводы из достаточно удаленных от мест скопления людей источников.

С появлением ватерклозетов вторично возникла идея простого решения проблемы - разведения отходов и удаления их от места сброса. Объемы, а затем и состав подлежащих очистке сточных вод существенно изменились. Коммунально-бытовые стоки поступают в настоящее время не только из жилых зданий, но и из больниц, столовых, прачечных, небольших промышленных предприятий и т.п. Современные бытовые стоки, кроме собственно легкоокисляемых органических веществ и биогенных элементов содержат множество веществ, используемых в повседневном обиходе: детергенты и СПАВ, химикалии, лекарственные препараты и т.д.

Поступающие в водотоки и водоемы легкоокисляемые органические вещества подвергаются там химическому и микробиологическому окислению. Для измерения содержания органических веществ в воде принято пользоваться величиной **биохимического потребления кислорода** за 5 суток (БПК₅, BOD₅ – Biochemical Oxygen Demand). Ее определяют по разнице содержания в воде кислорода при отборе пробы и после пяти суток инкубации без доступа кислорода. БПК₅, отражая содержание легкоокисляемой органики в воде, является универсальным показателем, используя который можно сопоставить степень загрязнения от разных источников.

Последствия загрязнения бытовыми сточными водами

Легкоокисляемое органическое вещество, в избытке содержащееся в коммунально-бытовых стоках, становится питательной средой для развития множества микроорганизмов, в том числе и патогенных. С со значительным ростом концентрации органики в воде почвенные патогенные микроорганизмы находят достаточно источников пищи для себя и могут стать источником вспышки инфекции. Кроме того, повышение количества органики в воде стимулирует рост и непатогенной микрофлоры, служащей, в свою очередь, пищей для более крупных возбудителей заболеваний – ряда амёб (вызывающими вспышку **менингоэнцефалита** с леталь-

ным исходом), других паразитов, проводящих в воде значительную часть своего жизненного цикла. В условиях избытка питания могут развиваться и почвенные грибки, продуцирующие канцерогенные вещества, например, **афлотоксины**. Кроме того, множество патогенных бактерий попадает в воду непосредственно с коммунально-бытовыми сточными водами. Найдя там условия благоприятные для размножения, они развиваются в массовых количествах. Водоемы замедленного водообмена (озера и водохранилища) при неконтролируемом бытовом загрязнении легко превращаются в очаги инфекций.

Кроме непосредственной опасности развития патогенных организмов в воде, загрязненной бытовыми стоками существует другое не прямое неприятное для человека последствие этого вида загрязнений. При разложении органического вещества (и химическом, и микробиологическом), как мы уже упоминали выше, потребляется кислород. В случае тяжелого загрязнения содержание растворенного в воде кислорода падает настолько, что это сопровождается не только заморами рыбы, но и невозможностью нормального функционирования микробиологических сообществ. Происходит деградация водной экосистемы. В проточных водах и в водоемах картина последствий загрязнения бытовыми стоками выглядят по-разному.

В **проточных водах** образуются четыре, следующие друг за другом по течению, зоны. В них совершенно четко выражены градиенты содержания кислорода (увеличение от места сброса вниз по течению), биогенных веществ и БПК₅ (соответствующее снижение), видового состава биологических сообществ.

Первая зона – зона полной деградации, где происходит смешивание сточных и речных вод. Далее располагается **зона активного разложения**, в которой микроорганизмы разрушают большую часть попавших органических веществ. Затем следуют **зоны восстановления качества воды** и, наконец, **чистой воды**.

Еще в начале XX в. Р. Кольквитц и М. Марссон привели списки индикаторных организмов для каждой из этих зон, создав так называемую **шкалу сапробности** (от «сапрос», гр. – гнилой).

В первой зоне – **полисапробной** содержится значительное количество нестойких органических веществ и продуктов их анаэробного распада, много белковых веществ. Фотосинтез отсутствует, и кислород поступает в воду только из атмосферы, полностью расходуясь на окисление. Анаэробные бактерии вырабатывают метан. *Desulfovibrio desulphuricans* восстанавливает сульфаты до сероводорода, что способствует образованию черного сернистого железа. Благодаря этому ил черный, с запахом сероводорода. Очень много сапрофитной микрофлоры, нитчатых бактерий, серных бактерий, простейших – инфузорий, бесцветных жгутиковых, олигохет – тубифицид.

В следующей за ней **β-мезосапробной зоне** идет аэробный распад органических веществ. Аммонийные бактерии метаболизируют азотные соединения с образованием аммиака. Высокое содержание углекислоты, кислорода все еще мало, но сероводорода и метана уже нет, БПК₅ составляет десятки мгл⁻¹. Сапрофитные бактерии исчисляются десятками и сотнями тысяч в 1 мл. Железо присутствует в окисной и закисной формах. Протекают окислительно-восстановительные процессы. Ил серого цвета. Преобладают организмы, приспособившиеся к недостатку кислорода и высокому содержанию углекислоты. Много растительных организмов с миксотрофным питанием. В массе развиваются нитчатые бактерии, грибы, осциллятории, хламидомонады, эвглены. Встречаются сидячие инфузории, коловратки, много жгутиковых. Много тубифицид и личинок хирономид.

В **β-мезосапробной зоне** практически нет нестойких органических веществ, они почти полностью минерализовались. Сапрофитов – тысячи клеток в мл. Содержание кислорода и углекислоты колеблется в зависимости от времени суток. Ил желтый, идут окислительные процессы, много детрита. Много организмов с автотрофным питанием, наблюдается цветение воды. Встречаются диатомеи, зеленые, много протококковых водорослей. Появляется роголистник. Много корненожек, солнечников, инфузорий, червей, моллюсков, личинок хирономид. Встречаются ракообразные и рыбы.

Олигосапробная зона соответствует зоне чистой воды. Цветения не бывает, содержание кислорода и углекислоты постоянно. На дне мало детрита, автотрофных организмов и червей, моллюсков, хирономид. Много личинок поденок, веснянок, можно встретить стерлядь, голяна, форель.

В водоемах **замедленного водообмена** картина зависит от размеров водоема и режима сброса сточных вод. В больших водоемах (морях, крупных озерах) вокруг постоянно действующего источника образуются, концентрически расположенные, поли-, мезо и олигосапробная зоны. Такая картина может сохраняться неопределенно долгое время, если самоочисти-

тельный потенциал водоема позволяет ему справляться с поступающей нагрузкой. Если водоем небольшой, то он трансформируется, по мере поступления загрязнений из олигосапробного в полисапробное состояние, а со снятием нагрузки может вернуться в олигосапробное состояние.

10.7. Загрязнение водной среды углеводородами

10.7.1. Нефтепродукты

В настоящее время поверхность Мирового океана на огромных площадях оказалась покрытой углеводородной пленкой. Причинами этого считают:

- сброс отходов нефтеперегонных заводов (например, только один завод средней мощности дает 400 т отходов сут.⁻¹);
- сброс балласта и промывка танков нефтевозов после транспортировки (количество нефти, попадающей при этом в воду, в среднем, составляет 1% от перевозимого груза, т.е. 1-2 Мт/год⁻¹);
- большое число аварий с нефтеналивными судами (только за период с 1967 по 1974 г. произошла 161 авария (Эрхард, 1984), с 1960 по 1970 – около 500 (Рамад, 1981).

Мировая общественность обратила внимание на проблему в конце шестидесятых годов в связи с катастрофой танкера «Тори Каньон», который 18 марта 1967 г. по пути в Милфорд сел на мель к северо-востоку от островов Силли. В Северное море вылилось около 123 тыс. т нефти, было загрязнено 180 км побережий Англии и Франции.

В течение последующих полутора десятилетий произошел целый ряд привлечших внимание общественности аварий танкеров, повлекших катастрофическое загрязнение морской поверхности и побережий. Вот далеко неполный их перечень:

21.08.1972 г.: столкновение двух либерийских танкеров; к берегам Южной Африки принесено 100 тыс. т нефти;

7.06.1975 г.: гибель в Индийском океане японского танкера; выброшено в океан 237 тыс. т нефти;

12.05.1976 г.: взрыв танкера «Уркиоло» у берегов Испании; выброшено в море 100 тыс. т нефти;

март, 1978 г.: авария супертанкера «Амоко Кадис» водоизмещением 233 тыс. т у берегов Франции; выброшено в море 220 тыс. т нефти;

6.08.1983 г.: гибель испанского супертанкера у берегов Южной Африки; в океан выброшено 217 тыс. т нефти;

19.12.1987 г.: затопление танкера в Оманском заливе; выброшено в море 115 тыс. т горючего.

Примерно половина всей добытой нефти транспортируется морем. Только в 1989 г. из Персидского залива было вывезено 504 Мт нефти, из которых 117 Мт обогнуло мыс Горн. 340 Мт нефти было привезено морем в Европу и 315 Мт – на восточное побережье США (Clark et al., 1997).

В настоящее время по морю ежегодно транспортируется более 1 млрд. т нефти. Часть этой нефти (от 0,1 до 0,5%) выбрасывается в океан более или менее легально: речь идет не о непредвиденном, а в некотором смысле сознательном загрязнении в результате практики сброса промывочных и балластных вод в открытое море. После разгрузки нефтяные танки промываются морской водой, а потом заполняются ею как балластом, что придает судну большую устойчивость. Эта вода, загрязненная нефтью, впоследствии сбрасывается в зонах открытого моря, специально оговоренных международными соглашениями. Например, только за год в Средиземном море легально сбрасывается около 300 000 т груза нефтеналивных судов.

По словам Ф. Рамада (1981) не менее 300 судов, которые проходят Па-де-Кале и огибают побережье Франции, ежедневно сбрасывают балластные воды, в результате чего образуется настоящее «черное море». Обычно это делается ночью или же сброс производится в кильватерную струю судна, что позволяет ввести в заблуждение патрульные самолеты.

Кроме того, внимание общественности привлекли и аварии морских буровых установок. Так, в январе 1969 г. в открытом море у побережья Калифорнии, неподалеку от Коал-Ойл-Пойнт, в результате неправильной эксплуатации буровой установки в Тихий океан ежедневно попадало от 8 до 16 т нефти. В апреле 1977 г. произошла большая авария на буровой платформе «Браво» в центральной части Северного моря. За 8 суток из скважины было потеряно 13 тыс. т нефти и 19 тыс. т газа.

Источники загрязнения

Нефть – природное вещество и попадает в морскую воду не только в результате техногенной активности, но и с естественными выходами (по разным оценкам от 20 кт до 2 Мт/год⁻¹).

Расчеты антропогенного поступления нефти и нефтепродуктов, по разным источникам, существенно варьируют в пределах от 3 до 6 Мт/год⁻¹. В любом случае это превосходит естественное поступление нефти в 1,5-30 раз. Необходимо обратить внимание на то, что техногенное поступление нефтепродуктов далеко не всегда связано с прямыми выбросами в воду. Чрезвычайно мощным источником загрязнения открытых районов океана являются дальние атмосферные переносы. Возникновение этого потока связано с неполным сгоранием бензина, керосина и других легких фракций нефти. Время их пребывания в атмосфере составляет 0,5-2,3 года, причем около 90% этих веществ выпадает из атмосферы в северном полушарии. Следует отметить и более высокую, как правило, токсичность этих легких нефтепродуктов по сравнению с тяжелыми фракциями, которые ближе к естественным нефтям.

Состав нефтяных загрязнений

Нефти из разных месторождений существенно отличаются по химическому составу. Так, нефти Северного моря относительно светлые, содержат много легких фракций, нефти из Венесуэлы – тяжелые и темные. Естественно, что основные химические элементы нефти – углерод (80-87%) и водород (10-15%). Кроме того, в гетероциклических соединениях нефти содержатся также обычные для органических соединений сера (0-10%), кислород (0-5%) и азот (0-1%). Помимо этих элементов, сырая нефть включает целый ряд металлов в следовых количествах – V, Ni, Fe, Al, Na, Ca, Cu, U.

Формы нефтяных загрязнений

В море нефть встречается в самых разных формах: мономолекулярные пленки, пленки толщиной до нескольких миллиметров, пленки на скалах, нефть в донных осадках, эмульсии «вода в нефти» или «нефть в воде», нефтяные агрегаты.

Сразу же при попадании нефти в морскую среду обычно образуется **слик** (поверхностная пленка). В первые часы существования нефтяного слика доминируют физико-химические процессы. Затем важнейшее значение приобретает микробная деструкция. В целом судьба нефтяного слика в море характеризуется общей цепью последовательных процессов: испарение, эмульгирование, растворимость, окисление, образование агрегатов, седиментация, биодеградация, включающая микробное разрушение и ассимиляцию.

1 т нефти, растекаясь по поверхности океана пленкой толщиной в 1/16 мкм, занимает площадь 10-12 км², а 5 т, сброшенных при промывке танков, образуют на поверхности воды покрывало длиной 75 км и шириной 800 м, т.е. нефтяная пленка покрывает площадь около 60 км².

Воздействие нефтепродуктов на водные экосистемы

Мазут, дизельное топливо, керосин (сырая нефть значительно легче подвергается биологической и другой деструкции), покрывая пленкой воду, ухудшают газо- и теплообмен океана и атмосферы, поглощают значительную часть биологически активной компоненты солнечного спектра.

Интенсивность света в воде под слоем разлитой нефти составляет, как правило, только 1% интенсивности света на поверхности, в лучшем случае 5-10%. В дневное время слой темноокрашенной нефти лучше поглощает солнечную энергию, что приводит к повышению температуры воды. В свою очередь, в нагретой воде снижается количество растворенного кислорода и увеличивается скорость дыхания растений и животных.

При сильном нефтяном загрязнении наиболее очевидным оказывается ее механическое действие на среду. Так, нефтяная пленка, образовавшаяся в Индийском океане в результате закрытия Суэцкого канала (маршруты всех танкеров с аравийской нефтью шли в этот период через Индийский океан), снизила испарение воды в 3 раза. Это привело к уменьшению облачности над океаном и развитию засушливого климата в прилегающих районах.

Немаловажным фактором является биологическое действие нефтепродуктов: их прямая токсичность для гидробионтов и околотовных организмов.

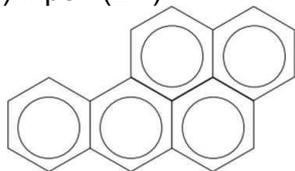
Береговые сообщества можно расположить по *возрастанию чувствительности* к нефтяному загрязнению в следующем порядке: скалистые берега, каменные платформы, песчаный пляж, галечный пляж, укрытые скалистые берега, укрытые пляжи, марши и мангровые заросли, коралловые рифы.

10.7.2. Полициклические ароматические соединения

В настоящее время загрязнение полициклическими ароматическими углеводородами (ПАУ) носит глобальный характер. Их присутствие обнаружено во всех элементах природной среды (воздух, почва, вода, биота) от Арктики до Антарктиды.

ПАУ, обладающие выраженными токсическими, мутагенными и канцерогенными свойствами, многочисленны. Их количество достигает 200. Вместе с тем, ПАУ, распространенных повсеместно в биосфере не более нескольких десятков. Это антрацен, флуорантрен, пирен, хризен и некоторые другие.

Наиболее характерным и наиболее распространенным в ряду ПАУ является бенз(а)пирен (БП):



БП хорошо растворим в органических растворителях, тогда как в воде он растворим чрезвычайно мало. Минимальная действующая концентрация бенз(а)пирена мала. БП трансформируется под действием оксигеназ. Продукты трансформации БП являются конечными канцерогенами.

Доля БП в общем количестве наблюдаемых ПАУ невелика (1-20%). Его делают значимым:

- активная циркуляция в биосфере
- высокая молекулярная устойчивость
- значительная проканцерогенная активность.

С 1977 г. БП на международном уровне считается индикаторным соединением, по содержанию которого оценивается степень загрязненности среды канцерогенными ПАУ.

Источники бенз(а)пирена

В формировании природного фона бенз(а)пирена участвуют различные абиотические и биотические источники.

Геологические и астрономические источники. Поскольку ПАУ синтезируются при термических превращениях простых органических структур, БП обнаруживается в:

- материале метеоритов;
- магматических породах;
- гидротермальных образованиях (1-4 мкг кг⁻¹);
- вулканических пеплах (до 6 мкг кг⁻¹). Глобальный поток вулканического БП достигает 1,2 т год⁻¹ (Израэль, 1989).

Абиотический синтез БП возможен при сгорании органических материалов во время природных пожаров. При горении леса, травяного покрова, торфа образуется до 5 т/год⁻¹. **Биотический синтез** БП обнаружен для целого ряда анаэробных бактерий, способных синтезировать БП из природных липидов в донных отложениях. Показана возможность синтеза БП и хлореллой.

В современных условиях рост концентрации бенз(а)пирена связан с **антропогенным происхождением**. Главными источниками БП являются: бытовые, промышленные сбросы, смывы, транспорт, аварии, дальний перенос. Антропогенный поток БП составляет примерно 30 т/год⁻¹. Кроме того, важный источник поступления БП в водную среду – транспортировка нефти. При этом в воду попадает около 10 т/год⁻¹.

Бенз(а)пирен в воде

Наибольшее загрязнение БП характерно для бухт, заливов, замкнутых и полузамкнутых морских бассейнов, подверженных антропогенному воздействию. Самые высокие уровни загрязнения БП в настоящее время отмечены для Северного, Каспийского, Средиземного и Балтийского морей.

Бенз(а)пирен в донных отложениях

Поступление ПАУ в морскую среду в количестве, превышающем возможности их растворения, влечет за собой сорбцию этих соединений на частицах взвесей. Взвеси оседают на дно и, следовательно, БП накапливаются в донных осадках. При этом основной зоной накопления ПАУ является слой 1-5 см.

Зачастую ПАУ осадков имеют природное происхождение. В этих случаях они приурочены к тектоническим зонам, участкам глубинного термического воздействия, ареалам рассеяния газо-нефтяных скоплений. Тем не менее, наиболее высокие концентрации БП обнаруживаются в зонах антропогенного влияния.

Бенз(а)пирен в планктонных организмах

ПАУ не только сорбируются на поверхности организмов, но и концентрируются внутриклеточно. Для планктонных организмов характерен высокий уровень накопления ПАУ. Содержание БП в планктоне может варьировать от нескольких мкг/кг⁻¹ до мг/кг⁻¹ сухой массы. Наиболее обычное содержание $2\text{-}5\cdot 10^2$ мкг/кг⁻¹ сухой массы. Для Берингова моря коэффициенты накопления (отношение концентрации в организмах к концентрации в воде) в планктоне (СП/Св) колеблются от $1,6\cdot 10$ до $1,5\cdot 10^4$, коэффициенты накопления в нейстоне (СНУСв) колеблются от $3,5\cdot 10^2$ до $3,6\cdot 10^3$ (Израэль, 1989).

Бенз(а)пирен в бентосных организмах

Поскольку большинству бентосных организмов основой питания служит взвешенное органическое вещество и детрит грунтов, зачастую содержащие ПАУ в концентрациях выше, чем в воде, бентонты часто накапливают БП в значительных концентрациях. Известно накопление ПАУ полихетами, моллюсками, ракообразными, макрофитами.

Разложение бенз(а)пирена морскими микроорганизмами

Поскольку ПАУ – вещества, встречающиеся в природе, естественно, что существуют микроорганизмы, способные их разрушать. Так, в экспериментах в Северной Атлантике БП-окисляющие бактерии разрушали от 10-67% внесенного БП. В опытах в Тихом океане была показана способность микрофлоры разрушать 8-30% внесенного БП. В Беринговом море микроорганизмы разрушали 17-66 % внесенного БП, в Балтийском море – 35-87%.

На основании экспериментальных данных была построена модель, позволяющая оценить трансформацию БП в Балтийском море (Израэль, 1989). Было показано, что бактерии верхнего слоя воды (0-30 м) за лето способны разложить до 15 т нефти, за зиму – до 0,5 т. Общая масса БП в Балтийском море оценивается в 100 т. Если предположить, что микробное разрушение БП является единственным механизмом его элиминации, то время, которое будет затрачено на разрушение всего имеющегося запаса БП, составит от 5 до 20 лет.

Последствия загрязнения бенз(а)пиреном

Для БП доказаны токсичность, канцерогенность, мутагенность, тератогенность, действие на репродуктивную способность рыб. Кроме того, как и другие трудноразложимые вещества, БП способен к биоаккумуляции в пищевых цепях и, соответственно, представляет опасность для человека.

10.8. Консервативные токсиканты в водных экосистемах

Вещества природного происхождения, образовавшиеся в результате естественных процессов в прошлом (компоненты нефти) и образующиеся в настоящее время (бенз(а)пирен) вызывают достаточно тяжелые негативные последствия для окружающей среды и, соответственно, человека, когда благодаря хозяйственной деятельности последнего оказываются не тогда, не там, и не в тех количествах как следовало бы.

Среди веществ, поступающих в природные воды, консервативны, т.е. практически не трансформируются биотой, три класса веществ: тяжелые металлы, пестициды и синтетические поверхностно-активные вещества (СПАВ), входящие в состав синтетических моющих средств (СМС), или детергентов. Первые – в силу своей химической природы, вторые (в большей) и третьи (в меньшей степени) – в силу чуждости их строения биосфере. Не перерабатываясь организмами, эти вещества, тем не менее, способны накапливаться в их тканях и аккумулироваться в пищевых цепях.

10.8.1. Загрязнение вод металлами

Металлы принадлежат к числу главных неорганических загрязнителей пресных и морских вод. Это, в основном, соединения мышьяка, свинца, кадмия, ртути.

Острота проблемы загрязнения водной среды токсичными металлами определяется:

- высокой концентрацией соединений тяжелых металлов в прибрежных районах океана и внутренних морях;
- образованием высокотоксичных металлоорганических комплексов, которые как включаются в абиотический компонент экосистемы, так и поглощаются гидробионтами и;
- накоплением металлов гидробионтами в дозах, опасных для человека.

Среди загрязняющих веществ по токсикологическим оценкам «**стресс-индексов**» тяжелые металлы занимают второе место, уступая только пестицидам.

Источники поступления

Основные источники поступления токсичных металлов в водную среду – прямое загрязнение и сток с суши. Только воды рек ежегодно приносят в океан свыше 320 Мт железа. Кроме того, важная роль в загрязнении гидросферы металлами принадлежит атмосферному переносу. На поверхность Мирового океана ежегодно выпадает по другим оценкам 200 кт свинца и 5 кт ртути. Вклад атмосферных выпадений свинца в его общий поток в Мировой океан в настоящее время уже превышает геохимический вклад этого элемента с речными стоками. Для кадмия поступления в океан за счет атмосферных выпадений и прямого стока с суши близки, а для ртути атмосферный поток составляет около 25% общего поступления в океанскую среду. Сейчас уже признано, что главным источником поступления тяжелых металлов в окружающую среду является не металлургическое производство, а сжигание угля. Ежегодное сжигание 2,4 млрд., т каменного и 0,9 млрд., т бурого угля рассеивает в окружающей среде 200 кт мышьяка и 224 кт урана, а мировое производство этих металлов составляет только 40 и 30 кт соответственно.

Как уже сказано выше, важную роль в загрязнении гидросферы металлами играют сточные воды. В таблице ** приведено содержание металлов в бытовых и некоторых видах промышленных сточных вод. На пути от мест попадания в воду до океана значительная часть металлов оседает на дне рек.

Таблица **

Концентрации тяжелых металлов в воде и осадках реки Рур в Эссене (по Imhoff, 1991)

Металлы	В воде (мкг/л ⁻¹)	В осадках (мг/кг ⁻¹ сухого веса)
Cu	25	100
Ni	30	50
Zn	200	300
Cr	10	100
Pb	6	100
Cd	0,6	3

Естественно, что наибольшее загрязнение металлами приходится на моря и те части океана, где антропогенная активность высока. Более других загрязнены воды Персидского и Аденского заливов Индийского океана, экваториальная часть Тихого океана, воды течения Гольфстрим в Атлантике, Северное и Средиземное моря.

Токсичность тяжелых металлов

Токсичность тяжелых металлов для планктона определяется тем, что планктонные организмы (особенно фильтраторы) концентрируют металлы, которые ввиду своей неразложимости сохраняются в живых тканях неограниченное время, способствуют гибели планктонов, а с отмершим планктоном оседают в донных отложениях. Кроме того, что они аккумулируются организмами, они концентрируются в пищевых цепях, что во многом, но не во всем определяет разную токсичность металлов для разных групп гидробионтов (табл. ***).

Таблица ***

Степень токсичности ряда солей тяжелых металлов для некоторых водных животных

Вещество	Планктон	Ракообразные	Моллюски	Рыбы
медь	+++	+++	+++	+++
свинец	-	+	+	+++
цинк	+	++	++	++
ртуть	++++	+++	+++	+++
кадмий	-	++	++	++++

Мышьяк

Мышьяк широко распространен в содержащих фосфаты породах и соответственно встречается в виде примесей в фосфатных удобрениях или детергентах, производимых из этого сырья. Обычные формы мышьяка в природе: H_3AsO_3 , $As(OH)_3$, H_3AsO_4 .

Некоторое количество мышьяка используется в качестве пестицида в виде арсенатов натрия и меди для опрыскивания плодовых деревьев. Но основными антропогенными источниками мышьяка являются сжигание угля и выплавка металлов. Если средние концентрации мышьяка в воздухе больших городов составляют 0,01-0,56 мг/м⁻³, то вблизи плавильных предприятий (на расстоянии нескольких км) 1,5-7,9 мг/м⁻³, а содержание мышьяка в летучей золе угольных электростанций составляет 43-312 мг/кг⁻¹ (Мышьяк, 1985).

Свинец

Ежегодно добывается примерно 3,5 Мт свинца, а с учетом повторного извлечения из отходов производство свинца составляет 4,1 Мт/год⁻¹. Загрязнение природных вод и воздуха свинцом происходит в результате процесса обжига и плавки свинцовых руд с целью получения металлического свинца, за счет выбросов отходов с производств, использующих свинец, а также при сжигании угля, древесины и других органических материалов, включая городские отходы. Кроме того, значительные количества свинца попадают в окружающую среду благодаря использованию свинцовых труб для водопроводов и свинцово-кислотных аккумуляторов.

До сих пор серьезными источниками загрязнения окружающей среды остаются алкильные соединения свинца. Только за последние 40 лет примерно 10 Мт свинца переработано в тетраэтилсвинец, который используется в качестве антидетонаторной присадки в автомобильном бензине. Из антропогенных источников свинца этот считается важнейшим. Количество свинца, ежегодно попадающего в океан в результате применения алкилсвинца в качестве антидетонатора дизельного топлива, оценивается в 25 кт.

Pb(CH₂CH₃)₄ добавляется в бензин, что позволяет двигателям работать при больших давлениях. В бензин добавляют также CH₂Cl-CH₂Cl и CH₂Br-CH₂Br. В результате сгорания топлива свинец попадает в атмосферу в виде аэрозольных частиц PbBrCl размером менее 2 мкм, попадающих в легкие и оседающих там.

Общее содержание свинца в водах Мирового океана составляет 2,8 Мт при средней концентрации 2·10⁻³ мкг/л⁻¹. В гидробионтах концентрация свинца варьирует в пределах 50-20 000 мкг/кг⁻¹ сырой массы.

Ртуть

Ртуть относится к числу наиболее токсичных металлов, чаще других встречаемых в окружающей среде. Ртуть – один из самых редких элементов с очень низким содержанием в земной коре. Она встречается в природе в виде красного сульфида, циннабара, черного сульфида и в виде жидкой ртути.

В окружающую среду ртуть поступает как из природных источников, так и из источников техногенного происхождения. Природная ртуть попадает в биосферу из относительно глубоких слоев земной коры благодаря вулканической, гео- и гидротермальной активности.

Главные антропогенные источники ртути:

- сжигание ископаемого топлива;
- выбросы промышленных предприятий, из которых наиболее важны сбросы сточных вод с электролизных фабрик по производству хлорщелочей и едкого натра и предприятий, где сульфат ртути используется в качестве катализатора;
- использование в сельском хозяйстве различных биоцидов, содержащих ртутные соединения.

Было подсчитано, что в результате деятельности человека в окружающую среду ежегодно поступает до 10 кт ртути, из которых 3 кт – за счет сжигания ископаемого топлива. В морскую среду попадает около 5 кт ртути, общее ее количество в водах Мирового океана равно 10 Мт при средней концентрации 0,01-0,03 мкг/л⁻¹.

Существуют бактерии, которые переводят минеральную ртуть в монометил (или метил) ртути (CH₃Hg⁺). Ртуть токсична для фитопланктона, поэтому загрязнение ртутью существенно снижает первичную продукцию морских экосистем. Фито- и зоопланктон аккумулирует ртуть в широком диапазоне концентраций 30-3800 мкг/кг⁻¹ сухой массы, показатель аккумуляции ртути может превышать 40 000.

Ее ПДС для водоемов принято не более 0,005 мг/л⁻¹. В континентальных и океанических водах концентрация ртути составляет примерно 1 мкг/кг⁻¹. Фактическое содержание ртути в водах рек промышленно развитых стран превышает ПДС в 2-4 раза, а содержание ее в тканях рыб нередко в 100-200 раз превышает таковое в природных водах. В тканях, например тунца, концентрация может достигать 120 мкг/кг⁻¹.

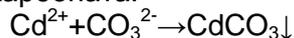
Отходы, содержащие ртуть, обычно скапливаются в донных отложениях заливов или эстуариях рек. Дальнейшая ее миграция сопровождается накоплением метиловой ртути и ее включением в трофические цепи водных организмов (особенно крабов и рыб). Например, в канадских озерах Сент-Клэр концентрация ртути в рыбах составляла 2-4 мг кг⁻¹, в мышцах большой голубой цапли 23 мг/кг⁻¹, в печени – 175 мг/кг⁻¹ (Рамад, 1981).

Кадмий

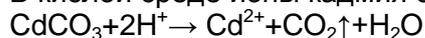
В природе кадмий, как правило, ассоциирован с цинком и их разделение экономически нерентабельно. Ежегодно во всем мире добывается до 18 кт кадмия (Израэль, 1989). Кадмий

широко используется в электронной промышленности, производстве пластмасс, красителей, растворителей. Наиболее известно его использование в никеле-кадмиевых аккумуляторах.

В окружающей среде кадмий присутствует в виде двухвалентного иона, осаждаемого в виде карбоната:



В кислой среде ионы кадмия освобождаются:



К основным антропогенным источникам поступления кадмия в окружающую среду относятся горнорудные и металлургические предприятия, а также сточные воды. Курение поставляет в окружающую среду 6-11 т кадмия ежегодно (Гадаскина, 1988).

Всего воды Мирового океана содержат примерно 140 Мт кадмия при средней концентрации 0,1 мкг/л¹. Кадмий накапливается водными животными, но не концентрируется в пищевых цепях (Израэль, 1989). Концентрация кадмия в разных гидробионтах изменяется от 50 до 550000 мкг/кг⁻¹ сухой массы. У некоторых видов устриц, например, коэффициент накопления кадмия равняется 318 000 (Эрхард, 1984).

Кадмий – один из самых опасных токсикантов. Токсичность кадмия связана со схожестью его химических свойств с цинком. При этом он связывается с серой более прочно, чем цинк и, следовательно, вытесняет цинк из многих ферментов, в которых тот используется как ко-фактор. Естественно, эти ферменты прекращают функционировать.

10.8.2. Синтетические органические вещества

С середины XX в. во всем мире значительно увеличилось производство синтетических органических соединений. Если в 1950 г. в мире производилось 7 Мт, в 1970 – 63 Мт, то в 1985 – уже 250 Мт (Израэль, 1989).

Хлорированные углеводороды

Наибольшую опасность для окружающей среды представляют ксенобиотики – антропогенно синтезированные вещества чуждые биосфере, в т.ч. высокомолекулярные органические вещества, такие, как хлорированные углеводороды. В состав группы хлорированных углеводородов входит несколько классов:

- хлорированные бифенилы, – смесь бифенилов, частью или полностью замещенные атомами хлора (ПХБ);
- алифатические хлорированные углеводороды, включающие циклические (например, гексахлорциклогексан (ГХЦГ)) и нециклические (например, дихлорэтан) углеводороды;
- ароматические хлорированные углеводороды (ДДТ, гексахлорбензолы (ГХБ));
- хлорированные продукты диенового синтеза (альдрины, дильдрин).

Большая часть этих соединений до сих пор используется разными странами как пестициды: гексахлорбензолы (ГХБ), гексахлорциклогексаны (ГХЦГ), особенно г-изомер (линдан), ДДТ.

Мирекс и НСН (гексахлороциклогексан (ГХЦГ), линдан)

Полихлорированные диоксины (ПХДД)

Полихлорированные дибензофураны (ПХДФ)

Полихлорбифениланизолы (ПХБА)

Полихлорфлуорены (ПХФ)

Полихлордигидроантрацены (ПХДГА)

Наиболее изучены среди хлорированных углеводородов ПХБ, поскольку они представляют особый интерес по следующим причинам: большие масштабы производства и широкое применение в промышленных и бытовых материалах; высокая устойчивость к биодegradации и, следовательно, способность к биоаккумуляции; токсичность.

ПХБ применяют в качестве диэлектриков в трансформаторах и крупных конденсаторах, в системах теплопередачи и гидравлических системах, они входят в состав смазочных и охлаждающих масел, пестицидов, а также используют в качестве пластификаторов в красителях, в копирующей бумаге, клеях, замазках и пластических массах.

Поскольку ПХБ столь широко применяются в материалах, используемых современной цивилизацией, в бытовом и промышленном мусоре содержится много ПХБ. Очевидно, что кроме целенаправленного внесения ПХБ в окружающую среду как пестицидов, большое количество их попадает в воздух и, соответственно, в воду и почву в результате сжигания мусора на мусоросжигающих заводах. В Британии, например, сжигание мусора ответственно за 60-85 %

общего загрязнения среды ПХБ (Ryder, 1999). Из всех произведенных ПХБ примерно третья часть находится в окружающей среде, из них, около 2 % аккумуляровано биотой. Львиная доля ПХБ в окружающей среде сосредоточена в пресноводных и прибрежных донных отложениях и в водах открытого океана.

ПХБ – токсичны. Данные о токсичности диоксинов противоречивы. На компоненты природных экосистем диоксины далеко не всегда оказывают катастрофическое действие. Например, воздействие диоксинов в течение 14 лет не оказало никакого статистически значимого воздействия на размер популяции и удельную скорость роста обыкновенного баклана (*Phalacrocorax carbo*) пруда Шинобазу (Япония) (Murata, 2003).

Пестициды

Для борьбы с вредителями и болезнями сельскохозяйственных культур сначала использовали вещества, содержащие тяжелые металлы, такие, как свинец, мышьяк и ртуть. Эти неорганические соединения называют пестицидами первого поколения.

Современные пестициды представляют собой большую группу органических веществ, токсичных для разного рода нежелательных организмов. По механизму биологического действия они подразделяются на:

зооциды; инсектициды; эпициды; акарициды; родентициды; лимациды; нематоциды; фунгициды; бактерициды; гербициды; дефолианты; дефлоранты; десиканты (для высушивания листьев на корню); фумиганты (для окуливания угодий или помещений); ретарданты (для регуляции роста и развития растений); репелленты (для отпугивания насекомых, грызунов); аттрактанты (для привлечения насекомых с последующим уничтожением).

Пестициды – необходимый компонент современного сельского хозяйства. Мировые потери урожая от болезней, вредителей, сорняков составляют:

зерновых – 510 Мт;
сахарной свеклы – 569 Мт;
сахарного тростника – 567 Мт;
картофеля – 129 Мт

Без применения пестицидов урожайность в мире бы снизилась:

для картофеля – на 37%;
для капусты – на 22%;
для яблок – на 10%;
для персиков – на 9%.

Сегодня в мире в среднем на 1 га наносится 300 г химических средств защиты растений. Оказалось, что использование органических пестицидов связано с целым рядом проблем. Их можно разделить на четыре категории:

- развитие устойчивости у вредителей;
- возрождение вредителей и вторичные вспышки численности;
- рост затрат;
- нежелательное воздействие на окружающую среду.

Успехи применения пестицидов в 1950-70-е годы вызвали интерес к использованию аналогичных методов в водном хозяйстве. Стали исследовать возможность применения гербицидов, альгицидов, моллюскицидов, ихтиоцидов и других биоцидов для подавления или сокращения численности «сорных» и «вредных» гидробионтов. Неприятной неожиданностью стало то, что в водных экосистемах отрицательные последствия применения пестицидов оказались даже резче и острее, чем в экосистемах наземных.

ДДТ

В поисках средства борьбы с вредителями швейцарский химик Пауль Мюллер в 1938 г. натолкнулся на дихлордифенилтрихлорэтан (ДДТ), который впервые был синтезирован еще в 1874 г. ДДТ неожиданно стал долгожданным «чудо-оружием», веществом, чрезвычайно токсичным для насекомых и относительно безвредным для человека и других млекопитающих. Он обладал широким спектром действия, т.е. его можно успешно использовать против очень многих видов насекомых-вредителей. Кроме того, ДДТ оказался стойким, т.е. с трудом разрушался в окружающей среде и обеспечивал продолжительную защиту от вредителей. Это его свойство давало дополнительную экономию, так как отпадала необходимость в затратах труда и материала на неоднократные обработки. Фермеры смогли отказаться от других, более трудоемких методов борьбы, в частности, севооборота и уничтожения остатков прошлогодних культур. Еще одним положительным качеством ДДТ стала дешевизна его производства. В разгар использования ДДТ в начале 1960-х г. фунт препарата стоил не более 20 центов (Небел, 1993).

В первое время ДДТ был настолько эффективен, что снижение численности вредителей во многих случаях привело к резкому росту урожаев. Стало возможным выращивать менее устойчивые к вредителям, но более урожайные сорта, распространить некоторые культуры в новые климатические зоны, где ранее они были бы погублены насекомыми.

Из-за широкого спектра инсектицидного действия ДДТ стал эффективным средством борьбы с насекомыми, переносчиками инфекции. Во время второй мировой войны его использовали против вшей, распространявших сыпной тиф среди солдат, находившихся в антисанитарных фронтовых условиях. Благодаря ДДТ это была первая из больших войн, в которой от тифа погибло меньше людей, чем от боевых ранений. Всемирная организация здравоохранения распространила ДДТ в тропических странах для борьбы с комарами и достигла заметного сокращения смертности от малярии. Вне всякого сомнения, ДДТ спас миллионы жизней.

В 1948 г. Пауль Мюллер, вполне заслуженно, получил за свое открытие Нобелевскую премию. В 1970-е г. когда выяснилось, что ДДТ благодаря своей устойчивости быстро накапливается в пищевых цепях и опасен для людей, использование ДДТ было запрещено в большинстве развитых стран. В бывшем СССР ДДТ продолжал использоваться в количествах, официально не превышающих ПДК (для воды/почвы – не более 0,1 мг/л/кг⁻¹). В настоящее время в биосфере находится ориентировочно 1 Мт ДДТ (Мазур, 1996).

Поступление пестицидов в гидросферу и его последствия

Пестициды поступают в водоемы с дождевыми и тальными водами (поверхностный сток), после авиа- и наземной обработки сельскохозяйственных угодий, лесов и водоемов пестицидами, с дренажно-коллекторными водами, образующимися при выращивании хлопка и риса, со сточными водами предприятий, производящими эти вещества. В составе мирового поверхностного стока содержится не менее 2 Мт инсектофунгицидов и других пестицидов органической природы, которыми ежегодно обрабатываются посевы и насаждения сельскохозяйственных культур.

Использование ПХБ в качестве пестицидов обуславливает значительно большее загрязнение ими окружающей среды, чем поступление из других источников. Так, например, доля диоксинов в донных осадках Токийского залива, попавших туда из-за использования пестицидов, оказалась в 5 раз выше, чем благодаря поступлению из других источников (Masunaga, 2003).

Стойкие пестициды (ДДТ и др.) способны к биоаккумуляции. Как правило, в воде часть их находится в растворенном виде в малых и ультрамалых концентрациях, порядка нг или мкг л⁻¹ воды, но значительно большая их доля адсорбирована на неорганических и органических частицах, на поверхности тел организмов бактерио-, фито- и зоопланктона.

Гидробионты-фильтраторы, поглощая взвеси непосредственно из воды и выедавая фито- и бактериопланктон, накапливают пестициды в своих тканях и передают их в последующие звенья трофических цепей – рыбам. При отмирании, планктон оседает на дно и загрязняет донные отложения. Донные отложения служат пищей организмам детритофагам, поедание которых рыбами-бентофагами обеспечивает накопление пестицидов уже в их тканях. Таким образом, происходит загрязнение пестицидами двух основных подсистем водной экосистемы: **пастбищной и детритной цепей питания.**

Аккумуляция пестицидов происходит не только в пресноводных экосистемах, но и в океанских. В качестве примера могут служить концентрации трех пестицидов и коэффициенты их накопления в тихоокеанских животных (табл. ***-***).

Таблица ***

Биологическое концентрирование ДДТ в пресноводных экосистемах
(по Jorgensen, 1992)

Компонент	Концентрация ДДТ, мг/кг ⁻¹ сух. в-ва	Коэффициент накопления
вода	0,000003	1
фитопланктон	0,0005	160
зоопланктон	0,04	13 000
мелкие рыбы	0,5	167 000
крупные рыбы	2	667 000
рыбоядные птицы	25	8 500 000

Таблица ***

Средняя концентрация в морской воде и гидробионтах (мкг/кг⁻¹) хлорированных углеводов в Тихом океане (по Израэль, 1989)

Объект	ПХБ	ДДТ	Линдан
океанская вода	0,04-0,59	0,006-0,48	0,52-8,2
зоопланктон	1,8	1,7	0,26
светящийся анчоус	48	43	2,2
кальмары	35-95	16-28	0,93-1,5
полосатый дельфин	2800-4100	4200-6000	48-89

Надо отметить, что ПХБ накапливаются и в организмах типичных сухопутных животных (Hoekstra, 2003). Постоянное накопление в воде хлорорганических пестицидов представляет серьезную угрозу для жизни не только животных, но и людей (табл. **)

Таблица ***

Концентрации ДЦТ (мг/кг ⁻¹ сух. в-ва) (по Jorgensen, 1992)	
Объект	Концентрация
атмосфера	0,000 004
дождевая вода	0,0002
атмосферная пыль	0,04
возделываемые почвы	2,0
пресная вода	0,00001
морская вода	0,000001
трава	0,05
водные макрофиты	0,01
фитопланктон	0,0003
наземные беспозвоночные	4,1
водные беспозвоночные	0,001
пресноводные птицы	2,0
морские птицы	0,5
глотатели	2,0
травоядные млекопитающие	0,5
хищные млекопитающие	1,0
человеческая пища, растительная	0,02
человеческая пища, животная	0,2
человек	6,0

10.8.3. Синтетические поверхностно-активные вещества (СПАВ)

Обычные мыла изготавливаются нагреванием сала с каустической содой. Основной активный компонент такого мыла – **стеарат натрия**: $(\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{16}-\text{CO}-\text{O})-\text{Na}^+$, который легко разлагается в водной среде и представляет опасность для окружающей среды не большую, чем другие легкоокисляемые органические вещества, входящие в состав бытовых сточных вод.

Но с 1950-х г. начали применяться более эффективные синтетические моющие средства (СМС). В таких моющих средствах содержатся активные соединения – **сурфактанты (детергенты)**, обладающие более сильными поверхностно-активными свойствами, чем «натуральное» мыло. Кроме того, СМС или синтетические поверхностно-активные вещества (СПАВ) лучше стирают в жесткой воде, в которой применение обычного мыла, как известно, затруднено. Обычно такое поверхностно-активное вещество растворено в **триполифосфате натрия** или в **четырёхзамещенном трифосфате натрия**.

Если мыло в воде подвергается полному гидролизу и разлагается до легко усвояемых водной микрофлорой соединений, то СМС обладают многими нежелательными свойствами (вспенивание воды, возникновение кислородного дефицита, токсичность для гидробионтов). Кроме того, входящие в состав СМС фосфатные наполнители вызывают эвтрофирование водоемов. В связи с последней опасностью в настоящее время фосфорсодержащие детергенты в развитых странах заменены сульфатсодержащими веществами, например, такими как **алкилбензолсульфонат натрия** (Эткинс, 1991), **лорилсульфат натрия**. Кроме того, они содержат добавочные ингредиенты: ароматизирующие вещества, отбеливающие реагенты (персульфаты, пербораты), токсичные для водных организмов.

В настоящее время, СПАВ – одни из самых распространенных химических загрязнителей водоемов. Они поступают в водные объекты в результате их широкомасштабного применения с бытовыми, промышленными и сельскохозяйственными стоками. В сельском хозяйстве поверхностно-активные вещества используются для эмульгирования пестицидов. В подземные воды поверхностно-активные вещества попадают в результате применения почвенных методов очистки сточных вод, при пополнении запасов подземных вод из открытых водоемов и при загрязнении почвы этими веществами.

Среднее потребление детергентов на одного жителя планеты составляет 2,5 г/сут⁻¹. При нормах водоотведения в пределах 125-350 л на человека в сутки среднее расчетное содержание поверхностно-активных веществ в бытовых сточных водах колеблется в пределах 7,1-20 мг л⁻¹.

Кроме описанных выше ионных детергентов, производятся и неионные детергенты, например, **полиоксиэтилен** (Эткинс, 1991): $\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{11}-\text{O}-\text{CH}_2-\text{OH}$. Их используют, как правило, для эмульгации нефтяных загрязнений больших масштабов.

Поверхностно-активные вещества – «экологически жесткие» вещества. На их окисление расходуется много растворенного кислорода, который «отвлекается» от процессов биологического окисления. Детергенты оказывают и прямое токсическое действие на водных животных. Они нарушают функции биологических мембран. Это вызывает жаберные кровотечения и удушье у рыб и беспозвоночных животных. Для теплокровных они усиливают токсическое и канцерогенное влияние других загрязняющих веществ.

Поверхностно-активные вещества бытового назначения – анионные детергенты, поэтому они менее токсичны, чем неионные (табл. ***). Последние особенно трудно ассимилируются природной средой и крайне отрицательно влияют на состояние водных экосистем.

Таблица ***

Содержание в воде детергентов, приводящее к 50%-ной смертности через 48 часов среди типичных морских беспозвоночных, мг/л⁻¹ (Сытник, 1989)

Вид	Анионные	Неионные
полихета <i>Capitella capitata</i>	1,0-10	1,0-5,0
полихета <i>Scolecopsis fuliginosa</i>	10-25	0,5-5,0
креветка <i>Crangon crangon</i>	100	33-100
изопода <i>Sphaeroma serratum</i>	800	10-100
мидия <i>Mutilus galloprovincialis</i>	800	1,0-25
моллюск <i>Cardium edule</i>	10-33	10-100

10.9. Проблема повышения кислотности вод

Защелчение окружающей среды накоплением сильных кислот, или веществ, образующих сильные кислоты, оказывает сильнейшее воздействие на химический режим и биоту десятков тысяч озер, рек, водосборных бассейнов в Северной Европе, на северо-востоке Северной Америки, части Восточной Азии. Защелчение вод определяется снижением нейтрализационной емкости (acid neutralizing capacity – ANC). Защелченные воды претерпевают химические и биологические изменения, меняется видовая структура биоценозов, снижается биоразнообразие и т.п. Высокая концентрация H^+ ведет к высвобождению из почв металлов, с последующим их транспортом в озера и болота. Высокая концентрация H^+ в водотоках также ведет к высвобождению металлов, в том числе токсичных, из речных осадков.

Источники и распространение

Главными источниками кислотных осадков являются двуокись серы (SO_2) и окиси азота (NO_x), образующиеся при сжигании угля, нефти, бензина, плавка руд, содержащих серу. В целом поступление SO_2 и NO_x в атмосферу из антропогенных источников в 2-3 раза превышает естественное (например, из вулканов, почв, болот, морских вод) (Galloway, 1995).

SO_2 и NO_x и продукты их окисления, SO_4^{2-} и NO_3^- , в среднем, живут в атмосфере 1-3 дня. При средней скорости переноса 400 км/сут⁻¹, они могут быть перенесены на расстояние от 400 до 1200 км. Окислы выпадают в виде дождя, содержащего H_2SO_4 и HNO_3 , и сухих осадков в форме аэрозолей, или в виде газов. Современная кислотность осадков в Северном полушарии, включая Японию и Южную Корею, увеличилась в 10-30 раз, по сравнению с доиндустриальным уровнем.

В целом, SO_2 и NO_x составляют примерно половину кислотных техногенных выбросов. На третьем месте следует поставить хлорид-ионы, образуемые промышленностью, особенно мусоросжигающими печами.

Антропогенные выбросы окислов серы и азота

Быстрый рост потребления минерального топлива после Второй мировой войны привел к значительному росту выбросов SO_2 и NO_x в атмосферу. На востоке Северной Америки и в Европе выбросы серы выросли более чем вдвое с 1900 по 1985 г. Контроль выбросов сделал возможным существенное снижение (>40%) выбросов двуоксида серы к 2000 г. в США, Канаде, Западной Европе, Японии.

Антропогенные выбросы NO_x связаны, в первую очередь, с окислением газообразного азота в двигателях внутреннего сгорания, а не с самим топливом. В результате, закисление, вызванное окислами азота, сконцентрировано у мегаполисов. Масштабы этого загрязнения трудно оценить, поскольку оно связано со множеством мелких источников загрязнения. Тем не менее, выбросы окислов азота только на востоке США выросли в 12-20 раз в 1985 по сравнению с 1900 г. В отличие от окислов серы, эти выбросы не снизились, а продолжают расти (Kalff, 2002).

Чувствительность водоемов к повышению кислотности

Внутренние водоемы, особенно чувствительные к повышению кислотности, характеризуются высокой прозрачностью, низкой минерализацией (проводимость ниже 50 mS/cm^{-1}), относительно низким содержанием гидрокарбонат-ионов, $\text{ANC} < 50 \text{ мкэкв/л}^{-1}$. В Восточной Канаде примерно 350 000 таких озер, из них уже 14 000 закислены ($\text{pH} < 4,7$, $\text{ANC} < 0 \text{ мкэкв/л}^{-1}$). В Швеции примерно 85 000 озер площадью более 1 га, из которых закислены около 20 000 и 90 000 км закисленных водотоков. В Норвегии водоемы и водотоки закислены на площади около $33\,000 \text{ км}^2$.

При использовании видового состава водорослей в осадках как индикатора кислотности было показано, что большинство озер Адирондэйкских гор (США) в 1900 г. имели pH около 6,0. Сейчас pH снизился на величину от 1,0 (кислотность возросла в 10 раз) до 2,0 (кислотность возросла в 100 раз) в большинстве озер, при наибольшем росте кислотности между 1920 и 1950 г. (Cumming et al., 1994).

Чувствительность к закислению определяется (Kalff, 2002):

- способностью почв и пород бассейна нейтрализовать поступающие кислоты;
- морфометрией озера и особенностями бассейна;
- содержанием органических кислот в смывах с бассейна;
- нейтрализующими агентами и процессами в водной системе.

Способность почв и пород водосборного бассейна нейтрализовать поступающие кислоты – определяющий фактор закисления озер в регионах с низким pH осадков. Чем больше доля карбонатных пород в водосборном бассейне, тем выше устойчивость озер к закислению. В богатых карбонатами бассейнах поступающие ионы нейтрализуются, освобождая ионы кальция или магния, углекислота поступает в атмосферу.

Наоборот, озера, расположенные в бассейнах, образованных изверженными породами (гранитами, базальтами, гнейсами) очень чувствительны к закислению. Озера, расположенные в изголовье бассейна, также очень чувствительны, поскольку площадь бассейна мала, слой почвы тонок, практически все осадки напрямую попадают в озеро. 3/4 из 1 180 озер, исследованных в чувствительных к закислению частях США, были закислены органическими кислотами, поступающими с водосбора (Baker et al., 1991). В Финляндии большое число озер закислено по той же причине (Finnish lake..., 1991).

В бассейнах, сложенных изверженными породами, HCO_3^- высвобождается в процессах выветривания. Некоторое количество водород-ионов связывается при растворении гидроксидов и оксидов алюминия, двуоксида кремния. Часть заменяет катионы в частичках почвы. Буферные свойства почв определяются: долей силикатов и глинистых веществ, способных к выветриванию; долей отрицательно заряженных частиц почвы, связанных с Ca^{2+} , Mg^{2+} , NH_4^+ , Al^{3+} , которые могут заменяться на H^+ ; временем контакта воды с почвой, зависящим от толщины и структуры почвенного покрова.

Действие закисления на водную биоту

Закисление практически не сказывается на обилии гетеротрофных бактерий в планктоне. Не отмечено и изменения минерализационной активности бактерий. Отмечается замена некоторых макрофитов, например, *Lobelia* и *Isoetes* на мхи рода *Sphagnum*. Наблюдается массовое развитие нитчатых зеленых водорослей. Число видов фитопланктона уменьшается, но

ни биомасса фитопланктона, ни продукция не снижаются. Золотистые, другие мелкие жгутиковые и диатомовые вытесняются динофитовыми водорослями. Биомасса зоопланктона меняется мало, но чувствительные виды замещаются устойчивыми к загрязнению. Происходит замена крупных форм мелкими.

В зообентосе снижается доля гаммарид, моллюсков, тогда как водяные ослики сохраняются, не меняется биомасса хирономид, водяных жуков, клопов. Чувствительны к закислению личинки целого ряда насекомых (ручейников, поденок, верблюдов). Чувствительна к закислению ихтиофауна, особенно форель. При $\text{pH} < 5,0$ рыбы, как правило, отсутствуют (Comparison..., 1991; Experimental acidification..., 1993).

Борьба с закислением

Практикуют снижение кислотности вод добавками известняка. Нужно примерно 5 г/л^{-1} известняка, чтобы поднять pH с 4,5 до 6,5. Между 1976 и 1982 г. в Швеции примерно 6 500 озер и 6 000 км рек были обработаны известняком. В США ежегодно используется 200 000 т известняка, что обходится в \$ 25 млн. Достигаемые результаты временны и сопровождаются серьезным стрессом для экосистем (быстрый подъем pH и осаждение растворенных металлов). Уменьшается прозрачность, соответственно, глубина фотического слоя и продукция бентосных водорослей. Происходит изменение трофической структуры сообщества (Gunn, Mills, 1998). Зоопланктон в обработанном озере восстановился через 10 лет после обработки (pH поднялся с 5,7), но в более закисленном озере не восстановился и через 15 лет (pH был ниже 4,5) (The recovery..., 1996).

Предлагается и удобрение (т.е., эвтрофирование) озер для увеличения поглощения CO_2 и соответственного поднятия pH (Davison et al., 1995).

Вопросы для самоконтроля:

1. Раскройте сущность проблемы обрастаний подводных сооружений.
2. Какие биопомехи вызывают обрастания навигационного оборудования, гидротехнических сооружений, подводной части судов?
3. В чем заключается проблема зарастания водоемов?
4. Охарактеризуйте подходы и категории качества воды.
5. В чем заключается проблема сапробности водоемов? Причины, влияющие на сапробность.
6. Расскажите о причинах и влиянии антропогенного эвтрофирования водоемов.
7. Раскройте сущность проблемы загрязнения водоемов бытовыми сточными водами.
8. Охарактеризуйте источники, состав, формы и воздействие загрязнения водоемов нефтепродуктами.
9. Охарактеризуйте источники, накопление и воздействие загрязнения водоемов полициклическими ароматическими соединениями.
10. Охарактеризуйте источники загрязнения водоемов металлами (мышьяк, свинец, ртуть, кадмий), токсичность и воздействие на водные экосистемы.
11. Охарактеризуйте источники загрязнения водоемов и воздействие хлорированными углеводородами.
12. Охарактеризуйте источники загрязнения водоемов и воздействие пестицидами.
13. Охарактеризуйте источники загрязнения водоемов и воздействие СПАВ.
14. Раскройте сущность проблемы повышения кислотности вод.

Рекомендуемая литература

1. Биотестовый анализ – интегральный метод оценки качества объектов окружающей среды: учебно-методическое пособие / А.Г. Бубнов и др. / под общ. ред. В.И. Гриневича. – Иваново: Изд-во Иван. гос. хим.-технол. ун-та, 2007. – 112 с.
2. Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования. – М.: Высшая школа, 1960. – 192 с.
3. Зилов Е.А. Гидробиология и водная экология (организация, функционирование и загрязнение водных экосистем): учебное пособие. – Иркутск: Иркут. ун-т, 2008. – 138 с.
4. Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. – Т.1. Вводные и общие вопросы планктологии. – Л.: Изд-во «Наука», Ленингр. отд-е, 1969. – 658 с.
5. Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. – Т.2. Распределение, сезонная динамика, питание и значение. – Л.: Изд-во «Наука», Ленингр. отд-е, 1980. – 440 с.
6. Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. – 395 с.
7. Комулайнен С.Ф. Методические рекомендации по изучению фитоперифитона в малых реках. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2003. – 43 с.
8. Константинов А.С. Общая гидробиология: учеб. для студ. биол. спец. вузов. – 4-е изд., перераб. и доп. – М.: Высшая школа, 1986. – 472 с.
9. Крылов А.В. Гидробиология малых рек: научно-популярное издание. – Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский Дом печати», 2006. – 110 с.
10. Методические рекомендации по сбору и определению зообентоса при гидробиологических исследованиях водотоков Дальнего Востока России: методическое пособие. – М.: Изд-во ВНИРО, 2003. – 95 с.
11. Методы гидробиологического мониторинга пресноводных экосистем // Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / под ред. проф. В.А. Абакумова. – СПб.: Гидрометеиздат, 1992.
12. Методы изучения пресноводного фитопланктона: методическое руководство / автор-сост. А.П. Садчиков. – М.: Изд-во «Университет и школа», 2003. – 157 с.
13. Методы определения продукции водных животных: методическое руководство и материалы / под общ. ред. Г.Г. Винберга. – Минск: Вишэйшая школа, 1968. – 246 с.
14. Негроров О.П. Основы экологии и природопользование. Гидросфера: учебное пособие. – Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1997. – 297 с.
15. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской части России. – Т.1. Зоопланктон / под ред. В.Р. Алексеева, С.Я. Цаллолихина. – М.: Товарищ-во научн. изд-й КМК, 2010. – 495 с.
16. Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР / под ред. Л.А. Кутиковой, Я.И. Старобогатова. – Л.: Гидрометеиздат, 1977. – 511 с.
17. Полевой определитель пресноводных беспозвоночных / сост. А. Полоскин, В. Хаитов. – М., 2006. – 16 с.
18. Романенко В.Д. и др. Биотехнология культивирования гидробионтов / В.Д. Романенко, Ю.Г. Крот, Л.А. Сиренко, В.Д. Соломатина. – Киев: Ин-т гидробиологии НАН Украины, 1999. – 264 с.
19. Семерной В.П. Гидробиология: методические указания к лабораторному практикуму. – Ярославль: Изд-во Яросл. гос. ун-та им. П.Г. Демидова, 2013. – 84 с.
20. Семерной В.П. Общая гидробиология: Текст лекций. – Ярославль: Изд-во Яросл. гос. ун-та, 2008. – 184 с.
21. Семерной В.П. Санитарная гидробиология: учеб. пособие по гидробиологии. 2-е изд., перераб. и доп. – Ярославль: Изд-во Яросл. гос. ун-та, 2002. – 147 с.
22. Чертопруд М.В. Гидробиологические экскурсии в Подмосковье. – М.: Изд-во МГУ, 2005. – 49 с.
23. Чертопруд М.В., Чертопруд Е.С. Краткий определитель беспозвоночных пресных вод центра европейской России. – М., 2010. – 185 с.