

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РФ
СЕВЕРО-ВОСТОЧНЫЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
МАГАДАНСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ
МАРИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

А. А. Смирнов

ЭКОЛОГИЯ ГИДРОБИОНТОВ

Учебное пособие

*Рекомендовано
Дальневосточным региональным
учебно-методическим центром (ДВ РУМЦ)
в качестве учебного пособия
для студентов направления подготовки
06.03.01 «Биология»,
профиль «Биология и экология»
вузов региона*

Магадан
2019

УДК 574.5(075.8)

ББК 28.082я73

С 506

Смирнов А.А.

С 506 Экология гидробионтов : учеб. пособие / А.А. Смирнов. – Магадан : СВГУ, 2019. – 199 с.

ISBN 978-5-91260-208-5

В пособии представлен учебный материал по экологии гидробионтов, соответствующий рабочей программе курса и включающий III раздела.

Пособие предназначено для студентов всех форм обучения направления подготовки бакалавров 06.03.01 «Биология» вузов региона в соответствии с действующими нормативными документами. Материал может быть полезен магистрам, аспирантам, преподавателям биологических специальностей вузов, учителям школ, преподавателям колледжей, лицеев и гимназий.

УДК 574.5(075.8)

ББК 28.082я73

Рецензенты: **Строганов А.Н.** – главный научный сотрудник кафедры ихтиологии биологического факультета ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова»; доктор биологических наук, доцент (г. Москва);

Орлов А.М. – заведующий сектором Арктики лаборатории морских и полупроходных рыб европейской части России ФГБНУ «ВНИРО»; доктор биологических наук (г. Москва).

Издано по решению Редакционно-издательского совета Северо-Восточного государственного университета.

© Северо-Восточный государственный университет, 2019

© Смирнов А.А., 2019

© Оформление обложки
Козенко К.П., 2019

ISBN 978-5-91260-208-5

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|--|-----|
| ПРЕДИСЛОВИЕ | 4 |
| РАЗДЕЛ I. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ, СРЕДА ОБИТАНИЯ, ВИДЫ ВОДОЕМОВ, РАЗНООБРАЗИЕ ГИДРОБИОНТОВ | 6 |
| Глава 1. Понятия и теории общей экологии | 6 |
| Глава 2. Введение в водную экологию | 17 |
| Глава 3. Вода как среда обитания | 21 |
| Глава 4. Основные биоценозы и биотопы гидросферы | 34 |
| Глава 5. Разнообразии гидробионтов | 47 |
| РАЗДЕЛ II. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ГИДРОБИОНТОВ С ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДОЙ | 60 |
| Глава 6. Водный и солевой обмены | 60 |
| Глава 7. Дыхание гидробионтов | 66 |
| Глава 8. Особенности адаптаций гидробионтов к газообмену | 72 |
| Глава 9. Питание | 84 |
| Глава 10. Экологические факторы среды | 98 |
| Глава 11. Сезонные изменения в жизни гидробионтов | 108 |
| РАЗДЕЛ III. ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ГИДРОБИОНТОВ, КРУГОВОРОТЫ ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ В ГИДРОБИОЦЕНОЗАХ | 113 |
| Глава 12. Структура популяций гидробионтов .. | 113 |
| Глава 13. Особенности популяций гидробионтов | 137 |
| Глава 14. Круговорот веществ и энергии в гидробиоценозах | 155 |
| ГЛОССАРИЙ | 168 |
| ПРИМЕРНЫЙ ПЕРЕЧЕНЬ ВОПРОСОВ К ЗАЧЕТУ ПО ДИСЦИПЛИНЕ | 190 |
| ТЕМЫ РЕФЕРАТОВ | 194 |
| БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК | 196 |

ПРЕДИСЛОВИЕ

В дальневосточном регионе России в настоящее время разрабатываются и начали осуществляться широкомасштабные проекты опережающего экономического развития. Значительная их часть связана с разработкой природных и энергетических ресурсов, их переработкой и транспортировкой. Очевидно, что при этом возможен рост экологических проблем, усиление негативного антропогенного воздействия в сфере природопользования, а также нарастание числа техногенных катастроф. Все эти явления будут происходить и в гидросфере.

Для успешного решения возрастающих экологических проблем в водной среде необходимо, чтобы бакалавры, магистры и аспиранты могли владеть знаниями по экологии гидробионтов.

В предлагаемом учебном пособии освещаются основные вопросы экологии гидробионтов. Рассматриваются основные понятия, законы и теории общей экологии, концепции эволюции. Показана история изучения водных организмов, современное состояние водной экологии, ее связь с другими экологическими дисциплинами. Раскрывается уникальность воды, как среды обитания. Показано биологическое значение воды. Представлены условия существования гидробионтов в море и в пресных водах.

Охарактеризованы биоценозы пелагиали и бентали Мирового океана. Показаны биотопы коралловых рифов и мангровых зарослей, а также характерные виды пресноводных биотопов. Представлено разнообразие гидробионтов: прокариоты, протоктисты, грибы, растения, животные. Освещены их характерные черты внутренней организации, отличительные признаки, специфика условий обитания.

Показаны защитные меры гидробионтов от высыхания и то, как они защищаются от осмотического обезвоживания и обводнения. Рассмотрены механизмы активного и пассивного солевых обменов у гидробионтов. Приведены способы дыхания и виды дыхательных органов у простейших, кишечнополостных, червей, ракообразных, насекомых, моллюсков, бесчерепных и позвоночных. Показаны особенности адаптаций гидробионтов к газообмену, описаны заморные явления – случаи массовой гибели гидробионтов от асфиксии.

Рассматриваются особенности питания водных членистоногих, насекомых, моллюсков, бесчерепных, рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц, млекопитающих.

Представлены особенности влияния различных экологических факторов среды на гидробионты. Показаны сезонные трансформации в жизни гидробионтов, вызванные климатическими изменениями.

Приведены различные показатели, характеризующие популяцию: численность, плотность, рождаемость, смертность, скорость роста, плодовитость. Анализируется ее возрастная и половая структуры.

Рассмотрены основные отличия гидробиоценозов от наземных сообществ. Показаны круговороты веществ и энергии в гидробиоценозах.

Пособие знакомит обучающихся и с другими материалами о влиянии факторов окружающей среды на жизнь гидробионтов, особенностями среды их обитания, отражает многообразие взаимосвязей живых существ в водных сообществах.

Настоящее пособие дает сведения, необходимые для понимания и важнейших общебиологических положений, что будет способствовать развитию у учащихся научного мировоззрения и мышления.

Автор надеется, что после изучения курса, который в сжатом виде изложен в настоящей работе, студенты не только получат представления об основных положениях экологии гидробионтов, но и смогут применять эти знания в своей профессиональной деятельности.

РАЗДЕЛ I. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ, СРЕДА ОБИТАНИЯ, ВИДЫ ВОДОЕМОВ, РАЗНООБРАЗИЕ ГИДРОБИОНТОВ

Глава 1. Понятия и теории общей экологии:

1.1. Основные понятия.

1.2. Основные законы экологии.

1.3. Отличия растений от животных.

1.4. Теория Дарвина.

1.5. Концепция коэволюции.

1.6. Синтетическая теория эволюции.

1.7. Современная эволюционная биология.

1.8. Глобальный эволюционизм.

1.9. Гипотеза Геи-земли.

1.1. Основные понятия

В буквальном смысле слово *экология* означает науку о *доме* (от греч. «ойкос» – жилище, местообитание). **Экология** – это одна из биологических наук, изучающая отношения живых организмов между собой и с окружающей их природной средой обитания, а также исследующая структуру и функционирование надорганизменных систем различных уровней: популяций, сообществ, экосистем.

Термин «экология» предложил немецкий зоолог Геккель в 1866 г.

Существует большое количество научных отраслей и дисциплин в составе экологии.

Экология по размерам объектов изучения делится:

1) **на аутоэкологию** или экологию особей, которая исследует взаимодействие отдельных организмов со средой их обитания;

2) **демэкологию** или экологию популяций, которая изучает взаимодействие популяций между собой и окружающей их средой;

3) **эйдэкологию** или экологию видов, изучающую взаимодействие видов между собой и окружающей их средой;

4) **синэкологию** или экологию биоценозов, которая изучает сообщества. Сообществом, или **биоценозом**, называют совокупность растений и животных, населяющих участок среды обитания. Животный компонент биоценоза называется зооценозом; растительный – фитоценозом; бактериальный – микробиоценозом;

5) **географическую** или ландшафтную экологию, которая изучает биогеоценозы и происходящие в них процессы. Совокупность сообщества и среды (биотопа) носит название **экологической системы**, или **биогеоценоза**. Процесс развития экосистемы от ее зарождения до гибели, сопровождающийся сменой существующих в ней сообществ и видов в данном районе называется **сукцессией**. Развитие экосистем идет в направлении повышения их устойчивости, достигаемой за счет увеличения разнообразия;

6) **глобальную** экологию или экологию биосферы, которая исследует все организмы на Земле.

Также экологию подразделяют *по предметам изучения* (общая, бактерии, грибы, растения, животные, человек, сельскохозяйственная и промышленная).

По компонентам и средам выделяют экологию суши, водоемов (морских и пресных), высокогорий, Крайнего Севера и т. д.

Один из важнейших принципов экологии – это **принцип устойчивости**, в соответствии с которым, чем больше трофических уровней и чем они разнообразнее, тем более устойчивой является биосфера.

В живой природе играет огромную роль **принцип равновесия**. Равновесие существует между видами и смещение его в одну сторону, скажем, уничтожение хищников, может привести к исчезновению других видов (жертв), которые размножатся до такой степени, что у них не будет хватать пищи. Естественное равновесие существует и между организмом и окружающей его неживой средой. Равновесие в живой природе не статично, а динамично, представляя собой движение вокруг точки устойчивости. Если эта точка не меняется, то такое состояние называется гомеостазом. **Гомеостаз** – это механизм, посредством которого живой организм поддерживает параметры своей внутренней среды, противодействуя внешним воздействиям, на таком постоянном уровне, который обеспечивает нормальную жизнь. Кровяное давление, частота пульса, температура тела – все это обусловлено гомеостатическими механизмами.

В экосистемах необходим период эволюционного приспособления к условиям среды, который называется **адаптацией**. Только после него устанавливается надежный гомеостатичес-

кий контроль. Адаптация организма может быть структурной, физиологической и поведенческой. Структурной адаптацией является изменение окраски, строения тела, органов и т. д. К физиологической относится, например, появление слуховой камеры у летучей мыши. Пример поведенческой адаптации демонстрирует мотылек с полосатыми крыльями, садящийся на полосатые листья лилий так, чтобы его полосы были параллельны полоскам на листьях, для того, чтобы затруднить действия хищников (птиц), которые на него охотятся.

Механизм, ответственный за эволюцию живой природы, получил название **гомеореза**. Он дает возможность как бы перескакивать с одного устойчивого состояния на другое через неравновесные точки.

1.2. Основные законы экологии

1. Закон минимума (Ю. Либиха) – ограничивает развитие лишь тех факторов, которые имеются в недостаточном количестве.

2. Закон толерантности (В. Шелфорда) – избыток какого-либо фактора (тепло, свет, вода), также может ограничивать распространение данного вида.

3. Принцип Олли – недонаселенность и перенаселенность могут оказывать лимитирующее (ограничивающее) влияние.

4. Принцип конкурентного исключения – состоит из двух видов, занимающих одну нишу, которые не могут сосуществовать в одном месте неограниченно долго. Однако у гидробионтов этот принцип не всегда применим к доминирующим видам. Он не действует, когда время заметных сезонных изменений среды меньше или равно тому, которое требуется для вытеснения одного вида другим, т. е. чем короче жизненный цикл у особей данного вида, тем меньше применим к нему этот принцип.

5. Чем больше трофических уровней в цепи питания, тем больше потери энергии в системе.

6. Развитие экосистем во многом аналогично развитию отдельного организма.

7. Принцип гетеротрофной утилизации продуктов автотрофного метаболизма. Это свойство экосистем сейчас под угрозой в связи с хозяйственной деятельностью человека, ведущей к накоплению отходов, которые природа не в состоянии утилизировать.

1.3. Отличия растений от животных

Около 1 млрд лет назад произошло разделение живых существ на два царства: растений и животных. Основные различия между ними можно разделить на три группы:

1. По структуре клеток и их способности к росту. В растительной клетке присутствуют все органоиды, которые свойственны животной. Но она имеет существенные особенности строения:

- а) прочную клеточную стенку, содержащую целлюлозу;
- б) пластиды. В хлоропластах, зеленых пластидах, происходит процесс фотосинтеза;
- в) развитую сеть вакуолей, в значительной мере обуславливающую осмотические свойства клеток.

2. По способу питания. Большая часть растений является автотрофами – организмами, потребляющими неорганические вещества. Животные – гетеротрофные организмы – они нуждаются в готовом органическом веществе, образованном автотрофами.

3. По способности к движению.

Отнесение к одному из царств производится не по каждому признаку, а по совокупности различий.

1.4. Теория Дарвина

Можно выделить восемь основных источников, ставших затем основой для того синтеза эволюционной мысли, который был осуществлен Чарльзом Дарвином:

1. Линнеевская систематическая биология с ее принципом иерархичности систематических категорий.

2. Вторая историческая заслуга Карла Линнея – отказ от принципа антропоцентризма, помещение человека в мир животных на правах особого семейства в отряде приматов.

3. Трансформизм.

4. Катастрофизм Кювье, приведший к созданию био-стратиграфии, палеонтологии и исторической геологии.

5. Идеалистическая морфология и эмбриология.

6. Космогоническая гипотеза И. Канта.

7. Возникновение первобытной археологии и первые свидетельства древности человеческого рода.

8. Учение Лайеля об эволюции лика Земли и принцип актуализма.

Творцом первой подлинно научной теории эволюции стал английский ученый Чарлз Роберт Дарвин (1809–1882). Главным трудом Ч. Дарвина является книга «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» (1859), существенным дополнением к которой служат его книги: «Изменение домашних животных и культурных растений» (1869) и «Происхождение человека и половой отбор» (1871).

Эволюционное учение Дарвина состоит из трех разделов, а именно:

- совокупность доводов в пользу того, что историческое развитие организмов действительно имеет место;
- положение о движущих силах эволюции;
- представления о путях эволюционных преобразований.

1. Доводы в пользу того, что эволюция действительно имеет место, Ч. Дарвин черпал из разных наук.

Наиболее убедительные доказательства были взяты им из палеонтологии. Например, обнаружение в древнейших слоях ископаемых остатков организмов, сильно отличающихся от современных, и постепенное увеличение сходства ископаемых остатков организмов из позднейших слоев, для Ч. Дарвина было летописью эволюции.

Также Ч. Дарвин использовал данные эмбриологии того времени, которые говорили:

- а) о единстве происхождения организмов;
- б) закономерностях распределения организмов на суше и в воде и явной зависимости организации животных и растений от условий обитания (на материках и островах), которые свидетельствовали в пользу эволюции и разных направлений эволюции на материках и островах.

Он широко использовал достижения сельскохозяйственной практики.

2. Движущими силами эволюции Ч. Дарвин назвал наследственность, изменчивость и естественный отбор. Он считал, что наследственность и изменчивость позволяют фиксировать изменения и трансформировать их в последующих поколениях. Изменчивость вызывает разнообразие, а наследственность передает эти изменения потомству. Следовательно, для всех живых существ в результате изменений и скрещиваний ха-

рактерна наследственная гетерогенность. Именно Ч. Дарвин пришел к выводу, что породы животных и сорта растений созданы искусственным, а не естественным отбором.

Ч. Дарвин сформулировал представления о борьбе за существование и естественном отборе: «Сохранение благоприятных индивидуальных различий и изменений и уничтожение вредных я назвал естественным отбором или переживанием наиболее приспособленных». Дарвин считал, что естественный отбор является главным механизмом эволюции.

3. Основу представлений Ч. Дарвина о путях эволюционных преобразований составляла мысль о дивергенции или расхождении признаков и именно оно вело к уменьшению конкуренции. Дарвин считал, что в результате дивергенции образуются разновидности, которые являются зачатком вида.

Учение Дарвина касалось эволюции крупных групп организмов, включая все таксоны, в большие отрезки времени, измеряемые геологическими масштабами и на обширных территориях. Следовательно, классический дарвинизм является учением о макроэволюции.

Основные положения теории естественного отбора (при этом каждое последующее положение логически вытекает из предыдущего):

1) все организмы обладают свойством изменяться в процессе существования, все они обладают индивидуальными особенностями и не существует двух одинаковых существ;

2) некоторые черты индивидуальности, передаются из поколения в поколение, от предков к потомкам;

3) размножение организмов происходит по закону Т. Мальтуса, т. е. в геометрической прогрессии. В результате этого организмы оставляют после себя гораздо больше потомков, чем их доживает до начала будущего размножения;

4) гибель большей части потомков происходит в результате жестокой внутри- и межвидовой конкуренции, а также борьбы с природными явлениями, в результате выживают и дают потомство только самые сильные и приспособленные особи;

5) избирательное размножение наиболее приспособленных форм называется *естественным отбором*;

6) в результате действия естественного отбора возникают новые таксоны (виды, роды и т. д.), происходит постепенное усложнение организмов.

Исходя из перечисленных положений, можно сказать, что основными движущими силами эволюции являются: изменчивость, наследственность, борьба за существование и естественный отбор.

Важнейшей заслугой Дарвина перед наукой является то, что он не просто доказал реальность развития органического мира (реальность эволюции), но и установил его естественный характер, выявил факторы и движущие силы эволюции.

1.5. Концепция коэволюции

Коэволюция – совместная эволюция видов, взаимодействующих в экосистеме. Концепция коэволюции возникла в результате критики теории дарвинизма. У истоков ее стоял русский ученый – революционер П.А. Кропоткин. В основе его взглядов лежали представления о том, что взаимопомощь является более важным фактором эволюции, чем борьба (у Ч. Дарвина ведущее место отводилось борьбе). Концепция утверждала, что изменения происходят не беспорядочно и случайно, а по законам форм, в то время как у Дарвина они идут во всех направлениях и случайно. Возникшая концепция коэволюции под влиянием экологических исследований смогла объяснить возникновение полов, эволюцию в системе «хищник–жертва», постоянное совершенствование обоих компонентов в ней, эволюцию в системе «паразит–хозяин». Изменения, затрагивающие какие-либо признаки особей одного вида, приводят к изменениям у другого или других видов (например, взаимодействие в системе «хищник–жертва»). При этом обе группы устойчиво сохраняются на изучаемой территории. Приспособления, вырабатываемые жертвами для противодействия хищникам, способствуют выработке у хищников механизмов преодоления этих приспособлений. При нарушении в такой системе возникают отрицательные экологические последствия.

По этой теории, биологическая эволюция может рассматриваться как результат взаимодействия организмов. Случайно образовавшиеся более сложные формы увеличивают разнообразие и устойчивость экосистем. И, наоборот, негативное влияние нарушения коэволюционных связей наблюдается при интродукции видов (например, завоз кроликов в Австралию привел к разрушению природных экосистем). Удивительная согласованность всех видов жизни в экосистеме – есть следствие коэволюции.

1.6. Синтетическая теория эволюции

Синтетическая теория эволюции (СТЭ) возникла в результате синтеза нескольких биологических дисциплин (классический дарвинизм, генетика, систематика, палеонтология, экология), причем этот синтез произошел не одновременно. Свое название синтетическая теория эволюции получила от книги Дж. Хаксли «Эволюция: современный синтез», опубликованной в 1942 г.

Основные постулаты СТЭ по Любищеву:

1. Основная проблема СТЭ – «проблема приспособления, целесообразности».

В природе нет целеполагающих начал».

Все признаки имеют приспособительное значение:

– потребность в приспособлении и само приспособление возникают синхронно;

– приспособления носят утилитарный характер.

2. Средством эволюции является «отбор наилучших среди множества худших»:

– изменчивость непрерывна и неограниченна;

– эволюция дивергентна;

– изменчивость носит случайный характер;

– моничность факторов на всех уровнях эволюции.

Основные постулаты СТЭ по Воронцову:

1. Материалом для эволюции служат мутации. Мутационная изменчивость является поставщиком материала для естественного отбора и носит случайный характер.

2. Основным движущим фактором эволюции является естественный отбор, основанный на отборе (селекции) случайных и мелких мутаций.

3. Наименьшая единица эволюции – популяция, а не особь.

4. Эволюция носит дивергентный характер.

5. Эволюция носит постепенный и длительный характер.

6. В состав вида входит множество соподчиненных, морфологически, физиологически и генетически отличных, но репродуктивно не изолированных единиц – подвидов, популяций.

7. Обмен аллелями, «поток генов» возможен лишь внутри вида.

8. Поскольку критерием, так называемого, биологического вида является его репродуктивная обособленность, то эти критерии вида не применимы к формам, не имеющим полового процесса.

9. За рамками концепции биологического вида СТЭ оказалось большое множество видов.

Исходя из перечисленных постулатов видно, что эволюция непредсказуема и не имеет направленности.

1.7. Современная эволюционная биология

Новый синтез генетики и учения о факторах исторического развития живого (в 60-х–80-х гг. XX в.) привел к углублению синтетической теории эволюции, к обоснованию ее всеобщего значения, поднял новые нерешенные вопросы.

Основные постулаты современной эволюционной биологии:

1. Наименьшая единица эволюции – популяция.

2. Естественный отбор, бесспорно, остается движущим фактором эволюции, но не единственным.

3. Эволюция далеко не всегда носит дивергентный характер (например, при формировании нового вида в результате симбиотических взаимоотношений происходит слияние видов, а не деление одного вида на два).

4. Эволюция всегда идет постепенно.

5. Постулат о том, что вид является генетически замкнутой и целостной системой, в основном, остается в силе.

6. Макроэволюция может идти как через микроэволюции, так и своими путями.

7. Сознвая недостаточность репродуктивного критерия вида, мы все еще не можем предложить универсального определения вида как для форм с половым процессом, так и для агамных форм.

8. Эволюция может быть в какой-то степени прогнозируема и предсказуема.

Как видно из сравнения, современная эволюционная биология далеко ушла от той синтетической теории эволюции, которая сформировалась к началу 1940-х гг.

1.8. Глобальный эволюционизм

Глобальный эволюционизм – синергетическая концепция всепланетарного эволюционизма. Синергетика – теория самоорганизации сложных систем. В концепции глобального эволюционизма рассматриваются планетарные и космические явления («Большой взрыв», эволюция планет и т. д.).

Основные положения глобального эволюционизма:

1. В начальный момент Вселенная не обладала никакими параметрами.

2. Единая теория взаимодействий может быть создана как иерархическая структура. В ней отдельные теории будут рассматриваться как последовательные звенья в цепочке вывода, а не как частные решения некоторой обобщающей системы. Фактически эта система должна выглядеть, как иерархическая последовательность уравнений, имеющих изменяемый параметр.

3. Направление эволюционного движения задается двумя процессами: дифференциацией исходного неопределенного состояния и интеграцией продуктов распада.

Стронники глобального эволюционизма предлагают большое количество версий, подробно рассматривающих весь ход эволюции мира от момента возникновения Вселенной до сегодняшнего дня, а некоторые даже высказывают предположения об ее дальнейшем развитии. При этом эволюция Земли – частный случай эволюции Вселенной.

1.9. Гипотеза Геи-земли

Эта гипотеза возникла три десятилетия назад и ее авторами являются английский химик Д. Лавлок и американский микробиолог Л. Маргулис. Образовалась она на основе учения о биосфере, экологии и концепции коэволюции.

Суть этой гипотезы: Земля является саморегулирующейся системой, созданной биотой и окружающей средой, способной сохранять и поддерживать химический состав атмосферы, тем самым создавая благоприятное для жизни постоянство климата. Если такая система попадает в состояние стресса, опасно близкого к границам авторегуляции, то даже незначительное потрясение может толкнуть ее к переходу в новое стабильное состояние или даже полностью уничтожить.

Эволюция биосферы рассматривается как процесс, выходящий за рамки полного понимания, контроля и даже участия человека.

Если рассматривать гипотезу Геи-земли с биологических, а не философских позиций, то жизнь на Земле представляет собой сеть взаимозависимых связей, позволяющих планете действовать как саморегулирующейся и самопроизводящейся системе (по мнению Л. Маргулис). В 1960-х гг. она предположила, что зукаристические клетки произошли в результате симбиоза двух простых прокариотических клеток, таких, как бактерии. Л. Маргулис выдвинула гипотезу, что митохондрии (ДНК-содержащие клеточные органонды, которые производят энергию из кислорода и углеводов) произошли от аэробных бактерий; хлоропласты растений (также содержат ДНК) когда-то были фотосинтезирующими бактериями. По ее мнению, симбиоз – это образ жизни большинства организмов и один из наиболее созидательных факторов эволюции. Если рассматривать взаимоотношения растений и грибов, то они в 90 % являются симбионтами. Именно совместная жизнь приводит к появлению новых видов и признаков. **Эндосимбиоз** (внутренний симбиоз партнеров) – механизм усложнения строения многих организмов, способствующий биоразнообразию. Изучение ДНК простых растительных организмов подтверждает, что сложные растения произошли из соединения простых либо их усложнения.

Вопросы для самоконтроля

1. Что изучает экология и каковы ее основные задачи и методы исследований?
2. Дать определение экологии. Какой принцип лег в основу классификации экологии?
3. Какие основные принципы экологии?
4. Кратко охарактеризуйте основные законы экологии.
5. В чем различие между животными и растениями?
6. В чем заслуга Ч. Дарвина?
7. Перечислите основные постулаты современной эволюционной биологии.
8. Перечислите основные постулаты глобального эволюционизма.
9. Что такое коэволюция?
10. В чем суть гипотезы Геи-земли?

Глава 2. Введение в водную экологию:

2.1. История развития.

2.2. Современное состояние и связь с другими экологическими дисциплинами.

2.3. Объект, предмет, цели и задачи.

2.1. История развития

Биология (от греч. *bios* – жизнь, *logos* – наука, учение) – наука о жизни, одна из старейших наук. Она вместе с физикой, химией, геологией и другими науками, изучающими природу, относится к числу естественных наук. В настоящее время биология – это комплекс наук о живой природе.

Термин «биология» впервые упоминает в 1797 г. немецкий профессор анатомии Т. Роозе, в 1800 г. его использовал профессор Дерптского университета (ныне г. Тарту) Ф. Бурдах; в 1802 г. его независимо друг от друга предложили использовать Ж.Б. Ламарк и Г.Р. Тревираниус.

Одна из биологических наук – экология. В составе современной экологии существует большое количество научных отраслей и дисциплин. Одна из них – экология гидробионтов (водная экология, гидроэкология, экология гидросферы), которая изучает не только водные организмы, но и водные экосистемы как целостную систему взаимодействующих живых (биотических) и неживых (абиотических) компонентов.

Водные организмы начали изучать еще в глубокой древности. В работах Анаксимандра встречаются схемы происхождения наземных животных от водных. Аристотель описывает ряд водных животных – рыб, головоногих и других моллюсков, кольчатых червей, иглокожих. Теофраст специальный раздел в своем труде «История растений» посвятил растениям рек, болот и прудов. Плиний в работе «Естественная история» приводит некоторые сведения о жизни пресных вод. В XVII в. А. Левенгук с помощью изготовленных им увеличительных стекол открыл инфузорий, наблюдал коловраток, гидр. В XVIII–начале XIX в. О. Мюллер описал значительное количество инфузорий, коловраток, клещей, ракообразных и моллюсков. В XVIII и XIX вв. фауну и флору пресных вод в России исследовали Паллас, Эйхвальд, Гмелин, Лепехин, Двигубский, Шренк, Миддендорф, Кесслер и др.

В 1871 г. была основана первая в России морская гидробиологическая станция на Черном море (г. Севастополь). Сейчас это Институт биологии южных морей. Первая пресноводная биологическая станция в России начала работу в 1891 г. на оз. Глубокое (под Москвой).

В начале XX в. были организованы экспедиции на Байкал, Каспий, Амур, Арал, Волгу, Ладожское озеро. Экология гидробионтов развивается быстрыми темпами: в эти же годы гидроэкологические исследования внутренних, морских и океанических вод ведутся в разных странах мира.

В 20-е гг. XX в. водная экология заняла прочные позиции в решении рыбохозяйственных и санитарно-технических вопросах. В 1930-е гг. выдающуюся роль в организации и развитии гидробиологических и гидроэкологических исследований сыграл академик С.А. Зернов. Его труд «Общая гидробиология», который вышел в 1934 г., рассматривал взаимоотношения между водными организмами и окружающей средой, был первым фундаментальным руководством, послужившим основным пособием для подготовки кадров гидробиологов, гидроэкологов и формированию водной экологии как самостоятельной науки.

В 1940 г. выходит книга В.И. Жадина «Фауна рек и водохранилищ», в которой приведены закономерности биологических процессов в водоемах, разработана теория аккумуляции биологических процессов и экологической обеспеченности рек, рассмотрены изменения биоценозов рек при превращении их в водохранилища.

В 60–70 гг. XX в., наряду с эколого-фаунистическим направлением работ, развивается и новое направление – эколого-физиологическое. Это направление исследований, как и исследований, ориентированных на выяснение закономерностей продукционного процесса, биотического круговорота и процесса самоочищения, в значительной степени было связано с именем Г. Винберга. Исследования сопровождались последовательным изучением общих вопросов экологической физиологии водных животных. Количественно изучались основные функции, через которые осуществляется участие водных организмов в продукционном процессе и круговороте веществ в водоемах. Общие итоги этих фундаментальных исследований опубликованы в 1979 г. в коллективной монографии под редакцией Г. Винберга «Общие основы изучения водных экосистем».

Комплексные исследования дальневосточных морей начались с 60-х гг. XX в. и продолжаются до настоящего времени. Эти моря являются наиболее богатыми в России по разнообразию морских организмов и по биологическим ресурсам.

Среди дальневосточных Охотское море является самым продуктивным водоемом, несмотря на то, что оно – самое холодное внутреннее море российских вод северо-западной части Тихого океана, Это море имеет важное промысловое значение и ежегодно обеспечивает в среднем до 47 % вылова водных биоресурсов в Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне. Акватория шельфа северной половины моря является одним из важнейших районов промысла на Дальнем Востоке, а доля добываемых здесь биологических ресурсов достигает 28 % от их общего вылова в дальневосточных морях [26].

Установлено, что рыбопродуктивность эпипелагиали и донных ихтиоценов северной части Охотского моря намного выше южной глубинной части моря, а биомасса донных и придонных видов рыб и промысловых беспозвоночных в Охотском море достигает 4–7,5 млн. т [34; 35].

Одним из организаторов морской биологической науки на Дальнем Востоке был академик А.В. Жирмунский. Под его руководством в 1967 г. в г. Владивосток был создан Институт биологии моря Дальневосточного научного центра АН СССР.

В течение последних десятилетий в мире, ввиду возросшего антропогенного загрязнения окружающей среды, усилились исследования проблемы чистоты вод. В связи с этим, в ряде стран (особенно с высокоразвитой промышленностью) быстрыми темпами стали развиваться санитарно-гидробиологические исследования в области водной экологии. Решались практические задачи охраны водоемов, сохранения чистоты вод для рыбохозяйственных целей и питьевого водоснабжения.

2.2. Современное состояние и связь с другими экологическими дисциплинами

Водная экология, развиваясь на стыке географии и биологии, имеет два аспекта. С биологической точки зрения водная экология – это наука о взаимоотношениях организмов, обитающих в водной среде, между собой и с окружающей их неорганической средой, о связях в надорганизменных системах,

о структуре и функционировании этих систем. С географической точки зрения, водная экология – наука, изучающая исключительно свойства водных объектов, которая занимается изучением особенностей водных объектов в современных условиях, их качественных характеристик, прогнозированием изменения количества и качества водных ресурсов водоемов и водотоков.

Водная экология тесно связана с гидрологией, так как использует данные, полученные при гидрологических исследованиях. Такие, например, как температура воды, ледовые явления, морфометрические показатели водоемов и другие. Водная экология часто пользуется знаниями, используемыми в гидротехнике, которые используются для оценки качества воды, последствий гидротехнического строительства.

Гидроэкология, как наука, тесно связана с гидрохимией, так как каждая из них изучает экологическое (гидрохимическое) состояние воды водоемов и водотоков. Взаимосвязь также существует с ихтиологией, гидробиологией и биоэкологией – дисциплинами биологического цикла, изучающими гидробионтов и условия их развития, а также реакции этих организмов на поллютанты.

2.3. Объект, предмет, цели и задачи

Объектом изучения водной экологии являются водные экосистемы (гидроэкосистемы) в их связи с окружающей средой. Это водотоки и водоемы, в т. ч. и находящиеся под влиянием хозяйственной деятельности человечества.

Предметом изучения являются вода как активная среда, 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, а также способы защиты гидроэкосистем от загрязнения и истощения, пути принятия решений для улучшения качества водной среды.

Цель дисциплины – формирование углубленных профессиональных знаний по различным аспектам экологии гидробионтов в зависимости от условий окружающей среды, в т. ч. и интенсивного антропогенного воздействия на континентальные и морские экосистемы.

Основные задачи водной экологии:

- выявить общие законы функционирования гидроэкосистем различного порядка;
- раскрыть природные и антропогенные факторы, воздействующие на гидроэкосистемы;
- оценить экологическое состояние водных объектов по различным показателям;
- оценить действующую систему мониторинга за состоянием водной среды;
- оценить экологическую напряженность и стадии развития гидроэкосистем;
- оценить экономические и социальные последствия антропогенного влияния на гидроэкосистемы.

Вопросы для самоконтроля

1. Кто и когда начал использовать термин «биология»?
2. Кто и когда начал использовать термин «экология»?
3. Что изучает водная экология?
4. С какими экологическими дисциплинами тесно связана водная экология?
5. Перечислить и охарактеризовать объект и предмет водной экологии.
6. Назвать цель и задачи водной экологии.

Глава 3. Вода как среда обитания:

3.1. Вода как среда обитания. Биологическое значение воды.

3.2. Условия существования в море.

3.3. Условия существования в пресных водах.

3.1. Вода как среда обитания. Биологическое значение воды

В процессе исторического развития живые организмы освоили четыре среды обитания. Первая из них – водная. В воде жизнь зародилась и развивалась многие миллионы лет. Вторая – наземно-воздушная, на суше и в атмосфере возникли и активно приспособлялись к новым условиям растения и животные. Постепенно преобразуя верхний слой суши – литосферы, они создали третью среду обитания – почвенную, а сами стали четвертой средой обитания – организменной.

Вода, как среда обитания, уникальна. Молекула воды, состоящая из двух атомов водорода и одного атома кислорода, удивительно стабильна. Вода является единственным в своем роде соединением, которое одновременно существует в газообразном, жидком и твердом состоянии.

Интересное свойство воды заключается в приобретении весьма плотного состояния при температуре выше уровня заморзания. Для пресной воды эти параметры составляют соответственно 4 и 0 °С. Это имеет решающее значение для выживания водных организмов в зимний период. Благодаря этому свойству лед плавает на поверхности воды, образуя защитный слой на озерах, реках и в прибрежных зонах. Это же свойство способствует термальной стратификации водных слоев и сезонному обороту водных масс в озерах в местностях с холодным климатом, что очень важно для жизни водных организмов. Плотность воды обеспечивает возможность опираться на нее, что особенно важно для бесскелетных форм. Опорность среды служит условием парения в воде, и многие гидробионты приспособлены именно к этому образу жизни.

Вода покрывает 71 % площади земного шара и составляет 1/800 часть объема суши. Основная масса воды – 94–98 %, сосредоточена в морях и океанах: в полярных льдах содержится около 1,2 % воды и совсем малая доля – менее 0,5 %, в пресных водах рек, озер и болот. Соотношения эти постоянны, хотя в природе, не переставая, идет круговорот воды.

В водной среде обитает около 150 000 видов животных и 10 000 растений, что составляет соответственно всего 7 и 8 % от общего числа видов, обитающих на Земле.

Биологическое значение воды:

- 1) является основой внутренней и внутриклеточной среды;
- 2) обеспечивает поддержание пространственной структуры;
- 3) обеспечивает транспорт веществ;
- 4) служит растворителем и средой для диффузии;
- 5) участвует в реакциях фотосинтеза и гидролиза;
- 6) способствует охлаждению организма;
- 7) является средой обитания для многих организмов;

- 8) способствует миграциям и распространению семян, плодов, личиночных стадий;
- 9) является средой, в которой происходит оплодотворение;
- 10) у растений обеспечивает прорастание семян;
- 11) способствует равномерному распределению тепла в организме.

3.2. Условия существования в море

В Мировом океане и в настоящее время обитают представители очень древних групп животных, которые за миллионы лет изменились сравнительно мало. Это указывает на замедленность темпов эволюции морских животных, в сравнении с наземными.

Между водной и наземными средами наблюдаются значительные различия в физико-химических свойствах. Вода отличается от воздуха своей плотностью и вязкостью. Из-за плотности вода обладает значительной выталкивающей силой. Благодаря этому в воде уменьшается масса гидробионтов. Для морских организмов большое значение имеют распределение температуры и плотности воды, давление, глубина проникновения солнечной радиации, содержание газов (особенно кислорода) и растворенных солей, течения.

Температура. Играет важную роль в жизни водных животных. Все жизненно важные процессы, которые протекают в организмах, зависят от температуры. Она определяет скорость и характер обмена веществ. Особенно ярко зависимость от температуры проявляется у холоднокровных организмов. Благодаря высокой теплоемкости воды, колебания температуры в ней не так значительны, как в атмосфере над сушей. Вода сглаживает суточные и сезонные колебания температуры. С точки зрения температурного режима водные организмы находятся в более благоприятных условиях, чем сухопутные. Оптимальная температура для вида зависит от условий его обитания, к которым он приспособился в процессе эволюции.

Среди организмов различают пойкилотермных – имеющих непостоянную температуру тела и гомойотермных, у которых температура тела постоянна. Повышение температуры окружающей среды у пойкилотермных организмов вызывает ускорение жизненных процессов. Чем выше до известных преде-

лов температура, тем быстрее происходит развитие организмов. У гомойотермных организмов в процессе эволюции выработалась способность поддерживать постоянную температуру тела, благодаря интенсивному обмену веществ, хорошей тепловой изоляции, которая может создаваться слоем подкожного жира, густым оперением или волосатым покровом.

Основным источником тепла в морях служит энергия солнечной радиации, поэтому распределение температур на поверхности и в верхнем слое воды в значительной степени зависит от климата соответствующей части планеты, в которой располагается данный водный бассейн.

Действующие подводные вулканы также служат источником тепла, однако их вклад локален и незначителен.

Мировой океан способен улавливать теплоту в несколько раз больше, чем суша. От его поверхности отражается только 8 % солнечной радиации.

В морях наблюдается вертикальное зональное распределение температур. Однако эта зональность нарушается течениями. Верхний слой (термосфера) характеризуется сезонными изменениями температуры, на глубине 300–500 м наблюдается скачок температур, называемый термоклином. В переходном от него слое (постоянного термоклина), примерно до глубины 1500 м, температура, не испытывая сезонных изменений, постепенно понижается. Глубинный слой имеет относительно постоянную температуру (3–4 °С в низких широтах, около 0 °С – в полярных).

По горизонтали в морях также отмечаются изменения температур, причем на малых расстояниях, причинами этого могут быть теплые или холодные течения, впадение речных вод, приливы и отливы, а также подводный рельеф.

Плотность. Плотность тканей морских животных в основном примерно равна плотности морской воды в поверхностных слоях. Более подробно взаимоотношения тканей морских животных и окружающей среды будут рассмотрены в главе «Солевой обмен».

Давление. Организмы испытывают давление, которое возрастает при погружении на каждые 10 м соответственно на 101,325 кПа или на 1 атмосферу. Внешнее давление нейтрализуется внутренним, что и позволяет животным обитать на боль-

ших глубинах. Среди морских животных по отношению к давлению различают эврибатные (широкий диапазон глубин обитания) и стенобатные (узкий диапазон глубин обитания) виды. На дне глубоководных желобов жизнь может существовать под давлением более 1000 атмосфер.

Начиная с некоторых глубин (максимум несколько сотен метров) давление становится столь высоким, что регулирование плавучести с помощью плавательного пузыря или воздушных камер становится невозможным. Это ограничивает проникновение на глубину рыб и головоногих моллюсков, использующих этот механизм

Свет. Глубина проникновения солнечной радиации (иными словами – свет) зависит от веществ, растворенных и взвешенных в воде, и, оказывает существенное влияние на распределение животных в море. По мере увеличения глубины степень проникновения солнечной радиации уменьшается. На глубине 1 м инфракрасное излучение полностью поглощается, а видимый свет наполовину слабее, чем на поверхности. На глубине 200–400 м света для существования растений уже не хватает. Большие глубины практически лишены освещения и животные там обитают в темноте. Глубина, где энергия солнечного света, которую могут усвоить растения, становится равной их затратам на дыхание, т. е. наступает невозможность фотоавтотрофного питания, называется *компенсаторной*. Фитопланктон, в отличие от зоопланктона, не способен к вертикальным миграциям, поэтому ему необходимо находиться выше точки компенсации.

Кислород. Содержание этого газа в морской воде колеблется незначительно и ограничено, так как он слабо растворяется в воде. Насыщение им осуществляется в верхних слоях, где живут растения, наблюдается волнение и перемещение вод. Количество кислорода здесь достигает 9 мл/л при 0 °С. В экваториальных водах оно значительно меньше (на поверхности кислорода обычно не более 3 мл/л), а иногда падает до нуля, как это отмечается в открытом море около Аравии. Холодная вода наиболее «кислородоемкая». По мере приближения к полюсам содержание кислорода в морской воде увеличивается. На глубинах 1000–1500 м его концентрация повышается из-за холодных течений, идущих из северных в бореальные области океана.

По И.А. Жиркову низкое содержание кислорода характерно [4]:

- для сильно стратифицированных вод (например, Черного моря), где дефицит кислорода возникает из-за слабой вертикальной циркуляции;

- мелких прогреваемых водоемов, где, в результате летнего прогрева могут возникать сильные градиенты плотности (температуры и солености), приводящие к локальным заморам (например, в Азовском море);

- районов с очень высокой продукцией, где дефицит кислорода возникает из-за его расхода на окисление большого количества органического вещества.

Относительно *углекислого газа*, то, из-за избытка катионов морская вода имеет $pH = 8,1-8,3$. Поэтому в морской воде углекислый газ хорошо растворяется и дефицита этого газа в морской воде – нет.

Соленость. В морской воде соленость имеет большое значение. В открытом океане средняя концентрация растворенных солей равна 35 ‰, в тропических морях она бывает выше из-за значительного испарения, а в полярных водах – ниже, особенно летом, из-за тающих льдов.

Соленость морской воды подвержена значительным пространственным и сезонным колебаниям. Моря значительно различаются между собой по концентрации солей. Например, в Красном море и Персидском заливе соленость доходит до 40 ‰, а в Балтийском – менее 29 ‰, на поверхности падая до 1 ‰.

Течения. Являются важнейшим фактором существования и распространения морских организмов. Они влияют на распределение температуры в море, смещая его температурные зоны, а также на соленость отдельных участков. Основные океанические течения описывают гигантские круговороты. Это объясняется вращением планеты, т. е. так называемым эффектом Кориолиса (в северном полушарии круговороты направлены по часовой стрелке, в южном – наоборот). Кроме того, Южная Америка, Африка и Юго-Восточная Азия преграждают путь пассатным течениям, отклоняя их к северу или югу.

Различают теплые и холодные течения. Теплые – возникают в тропической зоне, холодные – приносят воду из приполярных областей. Некоторые течения проходят в определенном направлении и постепенно сходят на нет (Гольфстрим), другие образуют замкнутый круг (Экваториальное противотечение в тропической части Атлантики).

Течения часто определяют количественное богатство животного населения моря. Там, где сходятся течения разных температур, возникают сильные восходящие токи воды. Происходит подъем глубинных вод. Это явление называется *апвеллинг*. В прибрежных районах он поднимает в поверхностные слои обогащенные питательными веществами массы воды, что стимулирует развитие одноклеточных водорослей, которыми питаются рачки (планктон), служащие кормом для рыб. Один из наиболее продуктивных районов Мирового океана – Перуанский апвеллинг. На Дальнем Востоке России известен Ямский апвеллинг, находящийся в Магаданской области у Ямских островов.

Сила Кориолиса создает экваториальный апвеллинг, хорошо выраженный в Тихом океане. Экваториальные апвеллинги не так интенсивны, как прибрежные, но из-за их большой площади, значительно превышающей площадь прибрежных, они обеспечивают создание большого количества первичной продукции.

Обратный процесс, т. е. опускание вод на дно, называется *даунвеллингом*.

Биотопы. В море выделяют две основные группы биотопов в зависимости от того, имеется ли у них твердый субстрат в виде дна (берега) или нет. Толщу морской воды, где жизнь не связана с твердым субстратом, называют *пелагиалью*; поверхность дна, включая берег, называется *бенталь*. Важнейшей особенностью пелагиали является полное отсутствие каких-либо неподвижных субстратов, при этом в пелагиали существуют многочисленные плотные, но подвижные субстраты – стволы деревьев, а также организмы nekтона, на которых формируется своя биота.

Пелагическая зона – это акватория океана, где обитатели в течение всей жизни пассивно или активно плавают.

В пелагиали выделяют четыре группы биомов: океанические, неритические, прибрежные и глубоководные. Биотопы океанических зон – океанические круговороты; неритических – водные массы открытого шельфа; прибрежных – локальные прибрежные водные массы; глубоководных биомов – глубинные воды.

Часто выделяют и несколько вертикальных зон (от поверхности в глубину): эпипелагиаль, мезопелагиаль, батипелагиаль, абиссопелагиаль. Рыбы, весь жизненный цикл которых от икры до взрослых особей проходит в эпипелагиали, характерны только для тропических биомов. К таким рыбам относятся: филогенетически молодые семейства костистых рыб (преимущественно окунеобразные) и акулы.

Мезопелагиаль часто разделяют на верхнюю и нижнюю. В верхней части доминируют рыбы с зеркальными боками и частично прозрачные частично красные декаподы. В нижней части рыбы не имеют отражающих свет боков, а декаподы полностью красные. И то, и другое связано с падением освещенности на глубине: внешний вид более глубоководных видов не учитывает возможность освещения организмов, поэтому они имеют фактически черную или близкую к черному окраску (красные лучи проникают на меньшую глубину, чем остальные лучи видимого спектра).

В эпипелагиали много видов, совершающих суточные вертикальные миграции: ночью поднимающихся вверх, а днем опускающихся вниз.

Часто мигрирующих гидробионтов так много, что они образуют звукорассеивающие слои, которые показывают на экране эхолота как бы второе дно. В то же время большинство более мелких видов макропланктона нижней части мезопелагиали не мигрирует вовсе.

Вертикальные миграции зоопланктона особенно отчетливы в тропических биомах: существенная часть макропланктона и нектона поднимается к поверхности вечером и опускается вниз днем. Такие ежедневные вертикальные миграции фитофагов позволяют фитопланктону за день восстановить свою численность.

Пассивно перемещающиеся мелкие организмы представляют собой *планктон*. Большинство из них совершает плавательные движения, но они обеспечивают лишь незначитель-

ные, в основном вертикальные перемещения, не позволяющие противостоять течениям. Планктонные животные имеют специальные приспособления (обычно – длинные нитевидные придатки), уменьшающие массу тела или увеличивающие его поверхность, что позволяет им находиться в воде, как бы, во взвешенном состоянии.

У рачков-копепод нейтральную плавучесть обеспечивают запасы липидов и восковых эфиров.

Эуфаузииды – более крупные животные, размеры которых на порядок превышают размеры копепод. Вес их тела слишком велик для парения в воде: будучи неподвижным, этот рачок за 3 часа опускается на 50 м. Для поддержания нейтральной плавучести с помощью регуляции удельного веса тела эуфаузиидам требуются очень значительные запасы липидов, превышающие 50 % от веса тела. Создать такие запасы в высоких и даже умеренных широтах практически невозможно. Поэтому, чтобы не тонуть, эуфаузииды в этих районах должны постоянно двигаться и питаться, а при недостатке корма – расходовать внутренние резервы. Это вынуждает их постоянно находиться в поверхностном слое воды с более высокой температурой, приводящей к более высоким тратам на обмен. Поэтому эуфаузииды не совершают вертикальных миграций.

В состав планктона входят одноклеточные водоросли, мелкие рачки, личинки рыб, некоторые моллюски, рыбы, медузы и др.

Группу животных, благодаря специальным органам активно передвигающихся по вертикали и горизонтали, активно выбирающих свое место в пространстве – составляет **нектон**. В нее входят рыбы, китообразные, крупные головоногие моллюски (например, кальмары), многие птицы. Все они широко распространены. Многим видам присущи протяженные миграции, в таком случае нерестовые и нагульные части ареала могут быть значительно отдалены друг от друга. Большинство костных рыб и некоторые головоногие имеют планктонные стадии и на ранних этапах развития временно входят в состав планктона. Быстро передвигающиеся организмы обычно имеют обтекаемую форму тела, что позволяет им уменьшить сопротивление, которое они испытывают в воде. Большое значение для них имеет сильная мускулатура. Конечности у таких организмов: плавники (у рыб), щупальца (у кальмаров), лапы (у млеко-

питающих). Полуводные животные, например, бобр, выдра, имеют лапы с плавательными перепонками. У нектонных организмов имеются специальные приспособления, препятствующие погружению в воду или замедляющие его. У рыб, например, в полости тела имеется плавательный пузырь. В тропических районах имеются специфические формы нектона, например, рыбы-прилипалы. Они используют крупных особей нектона для снижения энергетических затрат на плавание. Сопровождают крупные объекты (например, китовых акул и корабли) для снижения собственных энергозатрат на плавание не только указанные рыбы, но и такие хорошие пловцы, как тунцы и дельфины

Бенталь имеет более сложное вертикальное деление. Здесь различают литоральную и абиссальную зоны. **Литораль** охватывает часть континентального шельфа (материковая отмель) от зоны заплеска (участки, не заливающиеся водой, но постоянно увлажненные брызгами морской воды) до начала материкового склона. Другими словами, это зона, ограниченная максимальными уровнями прилива и отлива. В некоторых местах она достигает ширины в несколько километров, в среднем по Мировому океану – 10–15 м.

Резкой границы между литоралью и абиссалью нет, их разделяет переходная **баттальная зона**.

Литоральная зона – это область континентального шельфа, составляющая лишь 7,5 % площади дна Мирового океана, но очень богатая животным населением. Объясняется это разнообразием биотопов (наличие различных грунтов и зарослей подводных растений, опресненность прилегающих к устьям рек участков и т. д.) и обилием пищи. Пищей служат заросли водорослей и морских трав на мелководьях, где для них имеются хорошие условия освещенности, а также органические вещества, приносимые материковыми водами.

Абиссальная зона – глубоководная зона ложа океана, как правило, ниже 2000–2500 м. По площади она во много раз превышает другие зоны, к ней относится около 80 % морского дна. Здесь нет фотосинтезирующих растений. В отличие от пелагиали, здесь постоянно царит темнота, держится ровная температура (в Северной Атлантике – 3 °С, на экваторе – 4 °С, в Антарктиде – 0,5 °С), течения слабые, соленость высокая, грунт очень мягкий, илистый, а давление очень высоко. Ресур-

сы пищи ограничены и представлены, по большей части, детритом, падающим сверху. Погружаясь, он разлагается бактериями, и до дна доходит лишь его небольшая часть. Поэтому в глубоких водах не бывает обилия животных. Главными обитателями являются иглокожие, которые питаются илом. На дне есть и фильтраторы: актинии, черви, моллюски, стеклянные губки, а также крабы и морские пауки.

Многие глубоководные животные, существуя в постоянной темноте, утратили органы зрения. Другие, наоборот, приобрели огромные глаза, часто располагающиеся на длинных стебельках. Эти животные улавливают самый слабый фосфоресцирующий свет, который испускают светящиеся организмы. Постоянство условий обитания в абиссали привело к тому, что здесь сохранились многие формы древних животных, которые в других участках Мирового океана давно вымерли. Биота абиссали обитает на значительных глубинах (более 2–3 км), где из-за высокого давления, превышающего 200–300 атмосфер, биохимические процессы значительно отличаются от таковых на малых глубинах. Здесь существенно увеличиваются энергетические затраты на поддержание известкового скелета (иглокожие) и раковин (моллюски). В связи с малым количеством ресурсов, активное хищничество в абиссали энергетически невыгодно.

Обитающие в глубоководных биомах рыбы приступают к размножению позднее и малоплодовиты, обладают крупными личинками. С ростом глубины у них упрощается строение, все системы организма становятся менее развитыми, боковые плавники редуцируются, чешуя пропадает.

Если рассматривать вертикальную зональность в Мировом океане с экологической точки зрения, то особенно сильно различаются пелагиаль – вся толща воды, и бенталь – дно.

Особенно четко зональность проявляется в озерах умеренных широт. В водной массе, как среде обитания организмов, по вертикали может быть выделено 3 слоя: эпилимнион, металимнион и гиполимнион. Воды поверхностного слоя, эпилимниона, летом прогреваются и перемешиваются под воздействием ветра и конвекционных токов. Осенью поверхностные воды, охлаждаясь и становясь более плотными, начинают погружаться, и температурная разность слоев выравнивается. При дальнейшем охлаждении воды эпилимниона становятся холоднее

вод гипolimниона. Весной происходит обратный процесс, заканчивающийся периодом летнего застоя. Дно озер (бенталь) подразделяется на 2 зоны: более глубоководную – профундаль, примерно соответствующую части ложа, заполненной водами гипolimниона, и прибрежную зону – литораль, обычно простирающуюся вглубь до границы произрастания макрофитов. По поперечному профилю реки различают прибрежную зону – рипаль и открытую – медиаль. В открытой зоне скорости течения выше, население количественно беднее, чем в прибрежной.

3.3. Условия существования в пресных водах

Пресные воды представляют вторую, значительно отличающуюся от морской, жизненную область гидробионтов. В нее входят озера, реки и ручьи, которые образуются за счет атмосферных осадков. Площадь пресных водоемов сравнительно невелика – около 4 млн. кв. км. Условия среды в них резко отличаются от морских и характеризуются, прежде всего, пестротой и большим размахом колебаний. Большинство материковых водоемов неглубоки, в среднем их глубина менее 100 м. Есть некоторые исключения, например, Байкал (глубина около 1600 м) или Танганьика (1435 м).

Пресноводным бассейнам свойственны общие факторы среды, влияющие на распространение гидробионтов. Прежде всего, это – химический состав, температура, свет, наличие или отсутствие движения воды. Давление, в отличие от морей, в пресных водоемах практически не играет большой роли.

Химический состав воды. Хлористый натрий, главная составная часть солей морской воды, в пресноводных водоемах отсутствует. Только некоторые озера содержат соленоватую или соленую воду, причем колебания солёности в них значительны: от 0,3 ‰ (совершенно пресные водоемы) до 12–17 ‰ (Каспийское море) и даже 230 ‰ (Мертвое море). Некоторые животные приспособлены к колебаниям солёности, например, проходные рыбы, обитатели эстуариев рек. Различные формы жизни могут существовать в водоемах с солёностью от 0 до 300 ‰.

Жесткость воды (содержание извести) является существенным фактором для пресноводных водоемов. Содержание гумуса, а также количество кислорода, растворенного в воде, также имеет важное значение для пресноводных животных. Гумусные водоемы обычно бедны жизнью, в них мало не толь-

ко рыб и моллюсков, но даже личинок комаров. Разложение органических веществ в этих водоемах приводит к обеднению воды кислородом и зачастую к так называемым «заморам» – массовой гибели гидробионтов.

Температура. Этот показатель имеет большое значение в жизни обитателей пресных вод. Температурный режим континентальных водоемов определяется географической широтой, на которой располагается местность и ее климатом. Кроме того, даже в одном водоеме могут происходить резкие температурные скачки, поэтому большинство обитателей внутренних вод относятся к эвритермным организмам.

Свет. Этот фактор не играет особой роли, так как пресные водоемы в большинстве своем мелководны. Свет обычно проникает до дна и вызывает развитие богатой водной растительности.

Течения. Играют значительную роль, так как в пресноводных водоемах отсутствуют приливы и отливы. Проточные воды значительно отличаются от стоячих. Вода в них всегда пресная и постоянно обновляется. Состав и распространение водной фауны зависят от скорости течения. Размах колебаний скорости движения пресной воды огромен: от стоячих водоемов (озера) до быстротекучих горных потоков.

По отношению к скорости течения воды пресноводные организмы разделяются на реофилов – обитателей текущих вод и лимнофилов – любителей стоячей воды.

Вопросы для самоконтроля

1. Показать основные биологические процессы, на которые влияет вода в организме.
2. Охарактеризовать пойкилотермные и гомойотермные водные организмы.
3. Какие основные экологические факторы влияют на водные организмы?
4. Кратко описать явления апвеллинга и даунвеллинга.
5. Охарактеризовать пелагическую зону океана и обитающих в ней гидробионтов.
6. Привести характеристику бентали и ее частей: литорали и абиссали.
7. Привести основные отличия условий существования в пресных и морских водах.

Глава 4. Основные биоценозы и биотопы гидросферы:

4.1. Биоценозы пелагиали.

4.2. Биоценозы бентали Мирового океана.

4.3. Особенности биотопы литорали (коралловые рифы и мангровые заросли).

4.4. Биоценозы континентальных водоемов.

4.5. Характерные пресноводные биотопы.

Гидросфера планеты, будучи единой системой, вместе с тем состоит из отдельных взаимосвязанных между собой элементов – водоемов, которые, в свою очередь, разделяются на отдельные участки разного размера, существующие в условиях некоторой обособленности от остальной водной массы. Относительная автономность отдельных водоемов и их участков в рамках единой гидросферы, которая обуславливается различными абиотическими и биотическими факторами. В различных участках гидросферы биоценозы приобретают специфические черты строения и функций, тем самым выделяясь в качестве относительно самостоятельных ячеек.

Кроме биоценозов, для гидросферы характерны биологические системы, функционирующие за счет поступления в них материала и энергии, концентрируемых в готовом органическом веществе.

Биоценозы неполного состава характерны для подземных вод, где фотосинтезирующие растения отсутствуют, и для сточных вод, в которых обилие органических веществ исключает существование автотрофов.

4.1. Биоценозы пелагиали

Ввиду подвижности воды пелагические сообщества Мирового океана хорошо выражены только в пределах крупных водных масс, которые существуют в форме более или менее замкнутых круговоротов. Например, первичная субарктическая водная масса Тихого океана обновляется в год всего на 10 %. Первичные водные массы, формирующиеся в каждой из климатических зон океана и остающиеся в их пределах, трансформируются в своих краях, образуя вторичные водные массы в областях соприкосновения основных круговоротов. Вода здесь обновляется быстрее, чем в замкнутых круговоротах.

Ввиду того, что популяции могут устойчиво существовать только в условиях относительно стабильной или меняющейся циклически среды, основными биотопами пелагиали могут быть лишь круговороты с достаточно замкнутой циркуляцией воды. В них пелагические биоценозы могут устойчиво существовать неопределенно долгое время. Биоценозы зон соприкосновения круговоротов непрерывно образуются с одного края и разрушаются с другого.

Биоценозы пелагиали в значительной степени зависят от состояния абиотического компонента экосистемы, поэтому всякое изменение в движении воды, которое сопровождается сдвигами в ее гидрологических характеристиках, незамедлительно сказывается на распределении пелагических сообществ. Этим они заметно отличаются от донных биоценозов, большая устойчивость которых определяется сильнее выраженной способностью направленного воздействия на среду. В пелагиали организмы окружены водой, на основные свойства которой они практически не влияют, и не изменяют ее направленно.

Для биоценозов пелагиали характерны непрерывные перемещения относительно географических координат, так как биотопы пелагических сообществ (водные массы) представляют собой круговороты. Другая характерная черта биоценозов пелагиали – резкая изменчивость во времени. В бентали они долгое время сохраняют постоянство своих доминантов, в пелагиали – лишь короткие сроки. Поэтому биоценозы пелагиали различаются между собой, особенно в динамике: характером смены своего состава в течение годового цикла, сменой своих временных аспектов.

В пелагиали Мирового океана выделяют *неритическую* и *океаническую* зоны. Для первой характерно большое количество гетеротопных форм, обитающих в одних стадиях на дне, в других – в толще воды. Планктонные растения часто имеют зародыши, находящиеся на дне, а многие животные представлены в планктоне только личинками. Для *неритического* фитопланктона характерно, особенно в средних широтах, четко выраженное чередование максимумов и минимумов численности. Как правило, имеются две вспышки в году: одна, более сильная – весной; вторая – поздним летом, или ее нет. Наиболее массовые формы относятся к *диатомовым* и *динофлагел-*

лятам. Для зоопланктона неритической зоны характерно присутствие огромного количества пелагических личинок бентосных организмов. Роль бентоса в неритических сообществах часто велика. По данным В.П. Шунтова, продукция бентоса (без учета продукции пелагических личинок) в дальневосточных морях России всего в 10 раз меньше продукции зоопланктона [33].

В *океанической области* фитопланктон не так богат видами и количеством, как в неритической зоне, но, ввиду высокой прозрачности воды проникает в более глубокие горизонты, в результате чего под единицей поверхности воды планктона не меньше, чем в прибрежной зоне. Зоопланктон здесь беднее, чем в неритической зоне, так как в нем отсутствуют личинки бентосных животных; для его представителей характерна высокая прозрачность и *криптическая* окраска.

Большинство неритических пелагических видов в той или иной степени используют дно. На больших глубинах, т. е. в океанической области, бентосные и планктонные виды связаны гораздо меньше, фактически только тем, что энергия для функционирования бентали поступает из пелагиали.

В соответствии с существованием наиболее крупных круговоротов, в пределах эвфотического слоя неритической и открытой зоны Мирового океана К.В. Беклемишев выделяет шесть основных типов сообществ [1]:

1. *Южное холодноводное (ледово-неритическое) сообщество*. Является общим для Тихого, Атлантического и Индийского океанов. Характеризуется присутствием специфических холодноводных диатомей, резко выраженными сезонными изменениями фитопланктона, отсутствием в зоопланктоне личинок донных животных. Трофический цикл сбалансирован слабо, видовое разнообразие в разные сезоны сильно изменяется.

2. *Северные холодноводные сообщества*. Существуют в северном полярном бассейне, в северо-западных частях Тихого и Атлантического океанов, а также в части их морей. Ввиду соседства участков в разном сезонном состоянии, из-за неравномерности очищения моря ото льда, пространственная структура характеризуется неоднородностью и пестротой вдоль берегов; наибольшая численность водорослей отмечается в июне–июле.

3. *Южное умеренно-холодноводное сообщество.* Является общим для Тихого, Атлантического и Индийского океанов. Здесь в фитопланктоне доминируют океанские виды, частично – специфические, частично – те же, какие встречаются в холодноводных и умеренно-холодноводных сообществах. Биомасса фито- и зоопланктона значительна. Сезонные колебания численности организмов велики. Трофический цикл сбалансирован слабо.

4. *Северные умеренно-холодноводные сообщества.* В Тихом океане это сообщество характеризуется высокой биомассой зоопланктона и низкой – фитопланктона. Видовое разнообразие зоопланктона мало. В начале вегетации фитопланктона доминируют средние и старшие возрастные группы веслоногих, сильное выедание ими водорослей препятствует возникновению весеннего максимума. Сезонные колебания численности организмов очень малы. Сезонный цикл сбалансирован хорошо.

В Атлантическом океане сообщество характеризуется высокой биомассой зоопланктона и фитопланктона. Характерно доминирование одного вида планктонных фитофагов с 2–3 генерациями в году. Сезонный цикл не сбалансирован. Фитопланктон выедается недостаточно.

5. *Тепловодные олиготрофные сообщества.* Распространены в субтропических круговоротах (по два – в Тихом и Атлантическом океанах, один – в Индийском). Занимают большие площади. Биомасса фито- и зоопланктона мала, видовое разнообразие очень велико, нет резко доминирующих видов. Преобладают мелкие животные. Велико относительное значение хищников. Сезонные колебания количества фито- и зоопланктона малы, сезонный цикл сбалансирован хорошо.

6. *Тепловодные эвтрофные сообщества.* Расположены в тропических круговоротах, хорошо выражены в экваториальных зонах Тихого, Атлантического и Индийского океанов. В составе имеются специфические формы фито- и зоопланктона. Отношение биомассы фитопланктона к биомассе зоопланктона выше, чем в субтропических сообществах, доминирование отдельных видов может быть выражено резче, иногда наблюдается плохая сбалансированность трофического цикла. Характерно уменьшение продуктивности с востока на запад, связанное в основном с постепенным увеличением глубины залегания

ния слоя температурного скачка. Между шестью перечисленными типами биоценозов располагаются переходные, соответственно находящиеся между основными круговоротами промежуточных водных масс. При этом в пределах каждого крупного сообщества можно выделять более мелкие, так как любая крупная водная масса складывается из соподчиненных объемов со специфическим гидрологическим обликом и характерным населением.

4.2. Биоценозы бентали Мирового океана

Сообщества бентали Мирового океана разнообразнее, чем пелагические и более четко очерчены в связи с сильно выраженной мозаичностью условий существования на дне и неподвижностью его как биотопа. Как наиболее крупные сообщества донных организмов рассматривают население материковой отмели и более глубоких участков океана. На материковой отмели разделяют население супралиторали, литорали и сублиторали. Иногда бенталь разделяют на фиталь и афиталь, соответственно границам распространения фитобентоса.

В каждом отдельном районе побережья зообентос литорали, как правило, несколько беднее в видовом отношении, чем в сублиторали, но в целом в литорали фауна и флора значительно разнообразнее, чем в сублиторали. Это объясняется значительным варьированием условий жизни на литорали, так как здесь встречаются самые различные грунты и тем самым создаются условия для существования организмов, нуждающихся в разных субстратах. На литорали наиболее велик диапазон температур, изменяющихся на протяжении года в широтном направлении, соответственно в различных участках этой зоны могут обитать эвритермные, тепловодные и холодноводные формы. Существованию на литорали огромного количества животных способствует обилие пищи – огромной массы прикрепленных растений, которыми непосредственно или косвенно питаются донные животные. Отрицательно сказывается на жизни животных литорали унос их личинок от берега, опреснение прибрежных вод стоком с суши, значительные суточные и сезонные колебания температуры, периодическое осушение этой зоны. Литоральные формы, следовательно, должны обладать высокой устойчивостью к воздействию перечисленных неблагоприятных факторов окружающей среды.

Литоральный бентос отличается большим числом сессильных форм. Этому благоприятствует, с одной стороны – наличие твердых грунтов, удобных для прикрепления гидробионтов, с другой – большие возможности получения пищи для неподвижных организмов, что связано не только с высокой концентрацией пищи в воде, но и с значительной ее подвижностью (приливно-отливные движения), благодаря чему обеспечивается транспорт частиц пищи к ловчим органам неподвижных животных. Кроме того, отсутствие застоя воды облегчает сессильным формам дыхание, размножение (перенос гамет) и удаление продуктов метаболизма. Подавляющее большинство бентосных организмов питается детритом, который может находиться в придонном слое воды, на грунте и внутри него, причем часто значительные площади дна морей характеризуются присутствием детрита преимущественно в какой-либо одной форме. В частности, на выпуклых элементах рельефа, размываемых водой, детрит в основном находится во взвешенном состоянии, на ровных поверхностях он главным образом сосредоточивается на грунте, а во впадинах – внутри его. В зонах, где мало взвешенного детрита, преимущественно живут сестонофаги, там, где его много на поверхности – формы, собирающие корм на грунте, а в местах повышенного содержания детрита на грунте – организмы, питающиеся пропусканьем грунта через кишечник. Таким образом, морским участкам с различными условиями накопления осадков соответствуют районы распространения биоценозов одного трофического типа, которые получили название трофических зон. В трофических зонах наблюдается определенная последовательность: на каменистом побережье наиболее выражена фауна неподвижных сестонофагов, за ней идет зона с преобладанием животных, собирающих детрит на грунте, еще глубже располагается зона, преимущественно заселенная организмами, поедающими грунт.

В чередование зон могут вносить изменения особенности физико-географических условий водоема. Например, в мелководных замкнутых морях обычно наблюдается однократное чередование трофических зон, в глубоководных – многократное. Системы чередующихся трофических зон образуют в

прибрежье океанов трофические области, которые опоясывают узкими лентами обширную площадь океанического дна, где расположение трофических зон носит уже не поясной, а мозаичный характер.

В Мировом океане выделяются области с олиготрофными и эвтрофными условиями питания донных животных. Для первых характерны биоценозы сетонофагов, при этом биомасса бентоса незначительна, для второй – присутствие всех трех пищевых группировок, а биомасса бентоса значительно выше.

Обычно сестонофаги однообразнее по своему видовому составу, но имеют большую биомассу, чем собиратели детрита и организмы, поедающие грунт. Это объясняется тем, что сестонофаги развиваются в зонах с пониженным накоплением осадков, где грунты бедны органическими веществами, но его много во взвешенном состоянии. Поэтому пищевая специализация здесь затруднена, развиваются только сестонофаги, но обилие пищи делает возможным их существование в колоссальных количествах.

4.3. Особенности биотопы литорали (коралловые рифы и мангровые заросли)

Коралловые рифы являются особым биотопом литорали с твердым грунтом в тропической части океана, они расположены между 30° северной и 30° южной широт. Причиной этого являются экологические требования рифообразующих коралловых полипов: вода должна быть прозрачной, обладать высокой соленостью, температура ее не должна опускаться ниже 20,5 °С (среднегодовая – не менее 23,0 °С). Глубже 50 м эти кораллы не живут. Кроме того, они нуждаются в слабом течении, очищающем их тела от оседающего ила. Кораллы дают приют большому количеству разнообразных животных. Например, на Большом Барьерном рифе у берегов Австралии обитает более 3000 видов организмов.

Рифообразующие кораллы в значительной степени контролируют свой биотоп, так как сами создают субстрат, на котором обитают.

Мангровые заросли являются составляющей частью литорали. Это типичные для побережий тропической зоны заросли вечнозеленых низкорослых деревьев и кустарников. Как пра-

вило, от прибоя и штормов они защищены коралловыми рифами или прибрежными островами. Деревья растут у самого уреза воды в приливно-отливной зоне на илистом субстрате, опираясь на обнаженные до половины корни-подпорки, из которых вырастают новые деревья. Эти заросли представляют собой непролазную болотистую чащу, пересеченную каналами, где скапливаются приливные воды. Кроме корней-подпорок, мангры имеют надземные дыхательные корни (пневматофоры), способные поглощать кислород из атмосферы. Во время приливов деревья заливаются водой до самых крон. В клеточном соке их корневищ содержание солей выше, чем в воде, поэтому благодаря осмосу растение «сосет» необходимую ему воду.

Воздух в манграх насыщен влагой, поэтому здесь животные, обычно обитающие в воде, могут долгое время пребывать на воздухе. Фауна мангровых зарослей довольно бедна.

4.4. Биоценозы континентальных водоемов

Небольшие размеры континентальных водоемов обычно снижают дифференциацию их водоемов. Вместе с тем высокая степень изоляции континентальных водоемов друг от друга, своеобразие режима в каждом из них и большая зависимость от сухопутного окружения, которое может сильно варьировать по многим показателям, создают значительные различия между сообществами гидробионтов даже в географически близких водоемах.

В частности, крайним разнообразием условий существования характеризуются озера различного происхождения, местоположения и состояния, соответственно чему имеют резко отличное друг от друга население. Это же относится и к рекам, различающимся по характеру питания, гидрологическому режиму и гидрохимическим особенностям. Еще более разнообразны биоценозы искусственных водоемов, из которых одни подвергаются подогреванию (сброс теплых вод), другие – сильному загрязнению, третьи – осушению и промерзанию. Для биоценозов континентальных водоемов характерно преобладание деструкции органических веществ над их новообразованием. Континентальные водоемы, в отличие от Мирового океана, получают с суши вместе с поверхностным стоком относительно большое количество аллохтонного органического материала. За счет его энергии, дополняющей ту, которая связывает-

ся автотрофами, в континентальных водоемах развивается добавочное количество консументов. Соответственно, в этих водоемах биологическое рассеяние энергии преобладает над ее аккумуляцией автотрофами.

В пределах одного водоема наибольшее варьирование различных факторов характерно для рек, и их биотопическому разнообразию соответствует значительное биоценотическое разделение.

4.5. Характерные пресноводные биотопы

Планктон рек испытывает существенные изменения с продвижением из верховьев к низовью. Формирование речного планктона начинается с момента поступления его в реку из водоемов придаточной системы, а также за счет различных зачатков, заносимых в реку с суши.

Верховья рек, имеющие характер горных потоков, отличаются крайне неблагоприятными условиями обитания. Здесь очень быстрые течения, нередко водопады и пороги, поток воды несет камни, в т. ч. и крупные. Растительность в этих местах представлена зелеными и сине-зелеными водорослями, водяным мхом. Планктонные организмы отсутствуют, мало нектона. Однако бентос может быть богат и разнообразен.

В среднем течении рек дно образовано крупными частицами (песком, галькой). Скорость течения здесь еще достаточно высокая. Донные животные не имеют приспособлений для закрепления. Из моллюсков преобладают придонные беззубки и перловицы, много личинок комаров и поденок, из рыб встречаются пескарь, окунь, голавль, при медленном течении – карп, лещ, линь, плотва, щука.

В тропических реках в среднем течении нередко встречаются черепахи, игуаны, которые ведут полуводный образ жизни, каймановые ящерицы и другие рептилии. Биогеоценозы рек, в отличие от биогеоценозов озер, имеют сообщение с морем. В связи с этим из рек ряд рыб мигрируют на нерест в море или наоборот. Например, лососевые, осетровые – идут на нерест из соленых вод в пресные, угри, наоборот, – нерестятся в соленом Саргассовом море.

Низовья рек благоприятны не только для обитания типичных речных гидробионтов, но и привлекают морских обитате-

лей. На севере в реки заходят тюлени, на юге – акулы и скаты. В низовьях крупных рек тропической зоны встречаются пресноводные дельфины, дюгоны и ламантины.

С продвижением вниз по течению реки биоценозы пелагиали испытывают закономерные изменения: с падением скорости течения и осветлением воды фитопланктон равнинных рек обогащается, количество образуемой им пищи увеличивается. Ракообразные начинают доминировать над коловратками. Степень утилизации гидробионтами продуцируемого автотрофами органического вещества далека от максимальной, поэтому значительное количество водорослей и продуктов их распада поступает на дно. Обогащение грунта органическим веществом создает благоприятные условия для существования детритофагов. Дифференциация населения на дне реки выражена резче, чем в пелагиали. Автотрофный компонент в речных биоценозах, как правило, значительно уступает гетеротрофному по количеству трансформируемой энергии.

Биоценозы отдельных *озер* отличаются крайним разнообразием по своему видовому составу, трофической структуре, характеру круговорота веществ и энергобалансу. В большинстве случаев в озерах продукция органического вещества значительно ниже деструкции, так как биоценозы озер работают не только с использованием солнечной энергии, но и той, которая поступает в них в форме аллохтонного органического вещества. Автотрофный компонент озерных биоценозов, в отличие от рек, в значительной мере представлен фитобентосом, особенно в прибрежной части водоемов, где часто образуются мощные заросли высших растений. Высокая прозрачность озерной воды благоприятна для развития фитопланктона. В зоопланктоне в более холодных озерах преобладают коловратки и веслоногие рачки, в более теплых – ветвистоусые. В центральной части крупных озер зоопланктон количественно и по видовому составу беднее, чем в прибрежье. В небольших озерах дифференциация в распределении зоопланктона по горизонтали выражена слабо. По вертикали с удалением от поверхности зоопланктон обедняется количественно и в видовом отношении. С продвижением в глубину происходит резкое обеднение фауны ветвистоусых рачков.

Население стоячих водоемов зависит также от их глубины, климатических условий и химизма. В озерах и глубоких старицах перемешивание воды не доходит до дна, поэтому в них образуется бедная кислородом застойная зона. В мелких водоемах вода перемешивается постоянно.

Озера имеют различную степень заселенности гидробионтами, в зависимости от степени их плодородия.

Эвтрофные озера богаты азотом и фосфором. Обычно мелководные и хорошо прогреваемые, расположенные в равнинных или слабохолмистых районах. Удобрятся выпадающими в них водами, которые приносят разнообразные минеральные и органические вещества. На их дне оседает ил – сапропель. В этих озерах развивается богатая подводная растительность, а планктон и бентос многочисленны и представлены разнообразными видами. Однако обилие организмов может приводить к снижению количества кислорода в глубине воды и снижению ее прозрачности, ввиду чего нередко заморы.

Олиготрофные озера обычно глубоки (глубиной до нескольких сот метров), часто имеют крутые берега и высокую прозрачность воды. Они бедны минеральным азотом и фосфором, плотность гидробионтов в них низкая. К этому типу относятся высокогорные (альпийские) озера, где вода плохо прогревается, а также холодные озера севера Евразии и Северной Америки.

Дистрофные озера неглубоки. Чаще всего они встречаются на торфяниках, поэтому их берега обычно покрыты торфообразующей растительностью, а воды окрашены в бурый цвет, так как богаты гуминовыми веществами. В таких озерах мало кислорода и кислая реакция воды, степень плодородия низкая, поэтому гидробионтов там мало.

Существуют и различные переходные формы (*мезотрофные*) между вышеуказанными типами озер.

Отдельно следует отметить *галотрофные озера* – соленые озера бессточных областей с аридным климатом. В зависимости от состава солей различают содовые, хлоридные и сульфатные озера.

Во внутренних материковых водоемах в фауне четко наблюдаются черты зональности, определяемые климатом мест-

ности. По характеру температурного режима озера подразделяются на тропические, умеренной зоны и приполярных областей, к которым относятся и *альпийские озера*.

Тропические озера характеризуются незначительными колебаниями температуры воды и слабыми ее различиями между поверхностными и донными слоями. Фауна в этих озерах богата и разнообразна, многие виды stenothermy и теплолюбивы.

Озерам приполярных областей также присущи малые колебания температур, но вода в них постоянно холодная: в верхних слоях температура не поднимается выше 10 °С, зимой на них образуется ледовый покров. В этих водоемах очень бедная фауна: как правило, мало беспозвоночных, из рыб часто обитают лососевые. В этих водоемах у ряда животных, например, даллии (*Dallia pectoralis*), обитающей на северо-востоке России (на Чукотке) и Аляске, выработалось такое приспособление к суровым климатическим условиям, как способность переносить длительное замерзание.

Озера умеренной области имеют переходный характер. В течение года температура воды в них колеблется значительно. Летом верхние слои теплее донных, а зимой – наоборот. Это вызывает резкие сезонные смены планктонного населения и изменения в жизненных циклах других гидробионтов.

В *водных источниках* изменения условий незначительны, что обеспечивает постоянство их населения и способствует выживанию реликтовых форм. Источники могут значительно отличаться друг от друга температурой (в холодных источниках она близка к 0 °С, в термальных – может достигать до 100 °С) и химическим составом воды.

В *холодных источниках* главным образом обитают планарии, которым, кроме низких температур, необходимо хорошее обеспечение кислородом.

Фауна *горячих источников* очень бедна, но отдельные обитающие там виды имеют поразительную выносливость. Большинство коловраток, нематод, ракообразных, насекомых исчезает при температуре около 40 °С, а некоторые черви выдерживают температуру до 80 °С. Пустынный карпозубик (*Syprinodon macularius*), редкий вид, распространенный в Мексике и США, обитает в горячих ключах с температурой 45 °С, а лукания (*Lucania*) выдерживает температуру до 52 °С.

Биоценозы водохранилищ отличаются от озерных меньшей представленностью автотрофного компонента, так как условия развития фитопланктона и фитобентоса в водохранилищах менее благоприятны. Сравнительно высокая мутность воды ухудшает условия существования водорослей, а периодические колебания уровня, сопровождающиеся обнажением и обсыханием широкой прибрежной полосы, практически исключают произрастание водных макрофитов. Деструкция органического вещества в водохранилищах резко преобладает над его созданием.

По видовому разнообразию и биомассе население пелагиали и зообентоса водохранилищ занимает промежуточное положение между речным и озерным. Фитобентоса в водохранилищах заметно меньше, чем в озерах и реках. Весьма вероятно, что по этой причине энергетика биоценозов в водохранилищах отличается особенно резко выраженной зависимостью от поступления органического вещества извне.

Болота – водоемы, возникающие в результате заболачивания озер. Занимают промежуточное положение между водными объектами и сушей.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие черты характерны для биоценозов пелагиали?
2. Перечислите шесть основных типов сообществ в пределах открытой зоны Мирового океана.
3. Опишите отрицательные факторы, влияющие на жизнь животных литорали.
4. Экологические требования рифообразующих коралловых полипов.
5. Почему животные, обычно обитающие в воде, могут долгое время пребывать на воздухе в мангровых зарослях?
6. Какое соотношение деструкции органических веществ и их новообразования характерно для биоценозов континентальных водоемов?
7. Чем представлена растительность в верховьях рек?
8. Опишите характерные черты эвтрофных озер.
9. Привести особенности олиготрофных и дистрофных озер.
10. На какие категории разделяются озера по характеру температурного режима?
11. Приведите примеры обитателей фауны горячих источников.
12. Какие черты характерны для биоценозов водохранилищ?

Глава 5. Разнообразие гидробионтов:

5.1. Биологическая систематика.

5.2. Царства природы.

5.1. Биологическая систематика

Биологическая систематика – научная дисциплина, в задачи которой входит разработка принципов классификации живых организмов и практическое приложение этих принципов к построению системы.

Основные цели систематики:

- 1) наименование (в т. ч. и описание) таксонов;
- 2) диагностика (определение, т. е. нахождение места в системе);
- 3) экстраполяция, т. е. предсказание признаков объекта, основывающееся на том, что он относится к тому или иному таксону.

Систематика всегда предполагает, что:

- 1) разнообразие живых организмов имеет определенную внутреннюю структуру;
- 2) эта структура организована иерархически, т. е. разные таксоны последовательно подчинены друг другу;
- 3) эта структура познаваема до конца, а значит, возможно, построение полной и всеобъемлющей системы органического мира («естественной системы»).

Современные классификации живых организмов построены по иерархическому принципу. Различные уровни иерархии (ранги) имеют собственные названия (от высших к низшим): царство, тип или отдел, класс, отряд или порядок, семейство, род и, собственно, вид. Виды состоят уже из отдельных особей.

Этот принцип построения системы получил название Линнеевской иерархии, по имени шведского натуралиста Карла Линнея, труды которого были положены в основу традиции современной научной систематики.

История систематики

Первые известные попытки классифицировать формы жизни предприняли в античном мире Гептадор, а затем Аристотель и его ученик Теофраст. Впоследствии эпоха великих открытий позволила ученым существенно расширить знания о живой

природе. Шведский естествоиспытатель К. Линней в XVIII в. определил и реализовал на практике основные положения научной систематики, что позволило биологии в достаточно короткие сроки стать полноценной наукой.

Линней использовал в классификации четыре уровня (ранга): классы, отряды, роды и виды. Этот метод формирования научного названия для каждого из видов используется до сих пор. Использование латинского названия из двух слов – название рода, затем видовой эпитет – позволило отделить номенклатуру от таксономии. Дарвин предположил, что наблюдаемая таксономическая структура, в частности, иерархия таксонов, связана с их происхождением друг от друга. Так возникла эволюционная систематика, ставящая во главу угла выяснение происхождения организмов, для чего используются как морфологические, так и эмбриологические и палеонтологические методы.

5.2. Царства природы

Высший таксономический уровень – это царство. Принята система пяти царств: Прокариоты, Протоктисты, Грибы, Растения, Животные.

5.2.1. Царство Прокариоты

Включает бактерии и цианобактерии (раньше назывались сине-зелеными водорослями). Клетки прокариотов более простые, чем клетки других организмов, и не имеют ограниченного мембраною ядра, а ДНК содержится не в хромосомах ядра, как у других организмов, а в отдельной части цитоплазмы, называемой нуклеотидом. В настоящее время выделяют два подцарства прокариотов – археобактерии и эубактерии.

5.2.2. Царство Протоктисты

К данному царству отнесены эукариотические относительно просто устроенные организмы. Среди них: грибоподобные организмы – хитридиомикоты, оомикоты, слизевики, а также водоросли (ранее низшие растения) – зеленые, бурые, диатомовые и другие.

Основные черты представителей данного царства: чаще обитают в водной среде; одноклеточные, колониальные или

многоклеточные; тело не разделено на вегетативные органы; размножение вегетативное, бесполое и половое; в онтогенезе (индивидуальное развитие организма) отсутствуют зародышевые стадии; питание автотрофное и гетеротрофное.

5.2.3. Царство Грибы

В водной среде процветают хитридиомицеты и другие группы грибов. По Р. Уиттекеру, грибы – это гетеротрофные эукариотические организмы, обладающие исключительно осмотрофным, т. е. всасывающим, типом питания [14]. Такой способ питания обуславливает характерные особенности морфологии и физиологии грибов.

Вегетативное тело их чаще всего представляет собой мицелий или одноклеточный таллом, что обеспечивает максимально эффективное извлечение питательных веществ всей поверхностью тела.

Спороносящие органы у большинства грибов выносятся над поверхностью субстрата.

У грибов, в отличие от растений и животных, в одной клетке или неклеточном талломе может быть одно, два (дикарион) или много ядер.

Грибы имеют клеточную стенку, это признак, общий для них и растений, но не обнаруживаемый у животных.

Центральная вакуоль у грибов и животных формируется только при старении клетки, в отличие от растений, у которых она имеется в фазе метаболической активности. Из-за отсутствия хлорофилла грибы лишены присущей растениям способности к фотосинтезу и обладают характерным для животных гетеротрофным типом питания, откладывают гликоген, а не крахмал в качестве запасяющего вещества, основой клеточной стенки является хитин, а не целлюлоза (кроме оомицетов), используют в обмене мочевины – все это сближает их с животными.

Большинство грибов способно к вегетативному, собственно бесполому и половому размножению.

Водные грибы разлагают органические остатки, паразитируют на растениях и животных, вступают в симбиотрофные отношения с другими организмами и участвуют в различных биогенных обрастающих.

5.2.4. Царство Растения

Растения – одна из основных групп многоклеточных организмов, включающая в себя мхи, папоротники, хвощи, плауны, голосеменные и цветковые растения.

Общие признаки:

1. Клетки растений имеют плотные целлюлозные оболочки.
2. В клетках находятся зеленые пластиды – хлоропласты, в них зеленый пигмент хлорофилл, поэтому возможен фотосинтез (получение энергии из неорганических веществ на свету при участии фотосинтетических пигментов). Благодаря хлоропластам большинство растений имеет зеленый цвет.
3. В основном ведут прикрепленный образ жизни.
4. Запасные вещества в клетках накапливаются в виде крахмала.
5. Растут в течение всей жизни.

Мхи – отсутствуют цветки, корни и проводящая система. Размножаются спорами, которые созревают в спорангиях на спорофите. В жизненном цикле преобладает гаплоидный (т. е. с одинарным набором непарных хромосом) гаметофит (половое поколение). Пример водного мха – риччия плавающая (*Riccia fluitans L.*).

Папоротники, хвощи и плауны – высшие споровые растения. В отличие от мхов, имеют покровные, механические и проводящие ткани.

Папоротники (папоротниковидные) – одна из наиболее древних групп высших споровых растений. В жизненном цикле папоротника чередуется бесполое и половое поколение – спорофит и гаметофит. Преобладает фаза спорофита. Листья обладают верхушечным ростом, достигают больших размеров и выполняют две функции: фотосинтеза и спорообразования.

Папоротники размножаются бесполом путем – спорами, вегетативным путем – с помощью корневищ и половым путем. Пример водного папоротника – Сальвиния плавающая (*Salvinia natans*).

Хвощи – характерно членистое строение побегов, состоящих из междоузлий и узлов с мутовчато-расположенными редуцированными листьями стеблевого (теломного) происхождения. В оболочках клеток эпидермиса стеблей и на их поверхности

откладывается кремнезем в виде прочного слоя, покрытого восковым налетом. Этот слой придает стеблям хвощей прочность и защищает их от вредителей. Характерной чертой хвощевидных является наличие особых структур (спорангиофоров), отличающихся по строению от спорофиллов (специализированных листьев, несущих спорангии). Пример водного хвоща – хвощ речной (*Equisetum fluviatile*).

Плауны – вечнозеленые многолетние травы, большей частью с дихотомическим ветвлением. Побеги ползучие с приподнимающимися ветвями. Листья (филлоиды) очерёдные или в мутовках, от линейных до ланцетовидных. Спорофиллы расположены в плотных стробилах. Споры прорастают через 3–8 лет после высыпания. Размножение спорами и вегетативное – укоренением ветвей, выводковыми почками, клубеньками. Среди современных плаунов водный образ жизни характерен лишь для 7 % (двух видов рода *Stylites* и семидесяти видов рода *Isoetes*).

Семенные растения

Основная особенность семенных растений в том, что они размножаются семенами. Это одно из важнейших приспособлений в растительном мире, связанных с выходом растений на сушу. В отличие от высших споровых растений, размножающихся спорами, размножение семенами имеет значительные преимущества. Семя является многоклеточным образованием, оно содержит в себе сформированный зародыш и запас питательных веществ для его развития. У всех семенных растений средством распространения вида являются семена.

Высшие семенные растения подразделяют на два отдела: голосеменные и покрытосеменные.

Голосеменные – у них семяпочки, а затем и происшедшие из них семена не имеют замкнутого вместилища. Голосеменные в воде не обитают.

Цветковые (покрытосеменные) растения – высшие растения, отличительной особенностью которых является наличие цветка в качестве органа полового размножения и замкнутого вместилища у семяпочки (а затем и у происшедшего из нее семени, откуда и появилось название покрытосеменные). Еще одна существенная особенность цветковых растений – двойное оплодотворение.

По числу видов цветковые растения значительно превосходят все остальные группы высших растений, вместе взятые. Общее число современных видов цветковых растений на планете составляет примерно 350 тысяч.

Пример водного цветкового растения – кувшинка белая (*Nymphaea alba*).

Представители водного семейства Podostemaceae, которые особенно разнообразны в Южной Америке, обитают исключительно в быстротекущих водах (перекаты, водопады), где они сидят, прочно прикрепившись к покрытым водой камням. У них нет проводящей ткани и приспособлений, предохраняющих от потери влаги.

5.2.5. Царство Животные

Тип Инфузории (ресничные) – около 6 тысяч видов простейших, органеллами движения которых служит большое количество ресничек. Для большинства инфузорий характерно присутствие двух ядер: крупного вегетативного – макронуклеуса, и более мелкого генеративного – микронуклеуса. Макронуклеус имеет полиплоидный набор хромосом и регулирует процессы обмена веществ. Микронуклеус содержит диплоидный набор хромосом и участвует в половом процессе. Живут в морях и пресных водоемах, некоторые виды – в почве и во мхах. Бесполое размножение осуществляется путем поперечного деления. Через несколько поколений в жизненном цикле происходит половой процесс, который называют конъюгацией. Две инфузории подходят друг к другу брюшными сторонами, оболочка в месте их соприкосновения растворяется, и между ними образуется цитоплазматический мостик. Макронуклеусы при этом разрушаются, а микронуклеусы делятся мейозом на четыре ядра, три из которых разрушаются, а четвертое вновь делится пополам митозом.

Тип Губки – примитивные многоклеточные животные, ведущие сидячий образ жизни, прикрепившись к твердым субстратам в воде. Известно примерно 5 тысяч видов, большинство – морские. Тело радиально симметричное и состоит из окруженной двухслойной стенкой центральной полости. Вода входит через поры в стенку в эту полость, а оттуда выходит наружу через широкое устье – на ее верхнем конце; у некоторых губок устье редуцировано или отсутствует, что ведет к усилению тока воды сквозь поры. Ее движение обусловлено биением жгути-

ков, которыми снабжены клетки, выстилающие каналы в стенках. Пища, кислород, половые продукты и отходы метаболизма переносятся этой водой. В губке можно различить два элемента: скелет и паренхиму. Скелет состоит из кремниевых игл или спикул, склеенных между собой в пучки прозрачным веществом – спонгином. Скелет пронизывает мягкое слизистое вещество – паренхиму и служит ей опорой. Паренхима состоит из мезоглии и рассеянных в ней клеточных элементов. Нервные клетки у губок отсутствуют. Все губки являются раздельнополыми. Сперматозоиды проникают через поры вместе с водным током внутрь женских особей и оплодотворяют яйца. Когда личинка созреет, она покидает его и становится на некоторое время свободноплавающей. Метаморфоз личинки, начинающийся после ее прикрепления, представляет характерный для всех губок процесс, отличающий их от всех остальных многоклеточных животных.

Тип Гребневики – широко распространенный тип морских животных. Отличительная особенность гребневиков – «гребни» из ресничек, используемые при плавании. Гребневики – самые большие среди передвигающихся при помощи ресничек животных. Их тела состоят из желеобразной массы, выстеленной одним слоем клеток снаружи и еще одним – изнутри. Нервная система децентрализована. Почти все гребневики – хищники. Описано около 150 видов. Большинство видов – гермафродиты, встречаются как одновременные (одновременно производящие яйца и сперму), так и последовательные (производящие разные гаметы в разное время) в своем гермафродитизме формы. Оплодотворение, как правило, наружное. Личинки чаще являются планктонными формами, но в процессе онтогенеза их строение меняется, пока они не становятся похожими на взрослые формы. Гребневики обладают двухлучевой радиальной симметрией, приближающейся к билатеральной. Основные элементы симметрии – уплощенная глотка, каналы гастральной системы (а у щупальцевых гребневиков и щупальца), расположенные в плоскости, перпендикулярной плоскости глотки, четыре ресничных бороздки, расходящихся от аборального (противоположного ротовому отверстию) полюса, дихотомически ветвящиеся и переходящие в восемь меридиональных рядов гребных пластинок. Взрослым гребневикам свойственна регенерация.

Тип Плоские черви – более 12 тысяч видов. Отличительный признак – сплющенное в спинно-брюшном направлении тело. У плоских червей между эктодермой и энтодермой (внешним и внутренним слоем клеток) расположен третий слой клеток – мезодерма. Поэтому их называют трехслойными животными, не имеющими полости тела (она заполнена паренхимой – рыхлой клеточной массой, в которой помещаются внутренние органы). Имеются свободноживущие виды. Они населяют пресные и морские воды, влажные места почвы. Очень многие виды ведут паразитический образ жизни, поселяясь в организме человека и животных. Симметрия тела двусторонняя.

Тип подразделяется на классы: ресничные, сосальщики, ленточные черви.

Тип Круглые черви – более 15 тысяч видов. Свободноживущие представители обитают на дне водоемов и в почве. Многие виды являются паразитами животных, человека и растений.

Характерные черты организации типа следующие:

1. Тело тонкое, цилиндрическое, вытянутое в длину и заостренное на концах. На поперечном срезе оно круглое.

2. Кожно-мускульный мешок состоит из наружной многослойной не имеющей клеточного строения кутикулы, расположенного под ней однослойного эпителия и слоя продольных мышечных волокон, благодаря сокращениям которых тело может змеевидно изгибаться.

3. Полость тела – первичная, заполненная жидкостью, находящейся под давлением. Полостная жидкость придает телу упругость и выполняет роль гидроскелета. Она также обеспечивает транспорт питательных веществ и продуктов жизнедеятельности.

4. Впервые в животном мире пищеварительная система представлена пищеварительной трубкой, подразделенной на три отдела – переднюю, среднюю и заднюю кишки.

5. Выделительная система представлена парой боковых продольных каналов, сливающихся под глоткой в один проток и открывающийся на брюшной стороне тела выделительным отверстием. Конечные продукты жизнедеятельности накапливаются в полостной жидкости, а из нее поступают в выделительные каналы.

6. Нервная система представлена кольцевым окологлоточным ганглием и отходящими от него несколькими продольными нервными стволами. Имеются органы вкуса, осязания, а у свободноживущих круглых червей есть светочувствительные глазки.

7. Размножаются только половым способом. Половая система имеет трубчатое строение: у самки – парные яичники, яйцеводы, матки и непарное влагалище, у самца – непарный семенник, семяпровод, семяизвергательный канал, совокупительный аппарат. Оплодотворение внутреннее, развитие обычно проходит с неполным превращением (со стадией личинки).

Тип Кольчатые черви – около 9 тысяч видов, обладающих самой совершенной организацией среди прочих червей. Обитают в пресных водоемах, морях и в почве. Тело состоит из большого числа члеников, у многих по бокам каждого членика имеются щетинки, играющие важную роль при передвижении. Внутренние органы расположены в полости тела, называемого целомом. Есть кровеносная система. В передней части находится скопление нервных клеток, образующих подглоточный и надглоточный нервные узлы.

Тип делится на классы: малощетинковые, многощетинковые и пиявки.

Тип Членистоногие – самый многочисленный тип во всем животном царстве: 1,2 млн. видов. Среди них появляются первые и единственные группы в ряду беспозвоночных, освоившие воздушное пространство (представители класса насекомые), имеющие хорошо развитые крылья и активно перемещающиеся в воздухе.

Для представителей типа членистоногих характерны следующие особенности организации:

1. Тело подразделено на ряд сегментов, которые не однородны – гетеромерная (гетерономная) метамерия. Передний отдел тела, несущий органы чувств и конечности для захвата пищи, называется головой (сегменты, образующие голову, сливаются в единую монолитную структуру), средний – несущий ходильные конечности – грудью, задний – брюшком.

2. Характерно наличие плотного наружного покрова (экзоскелета) – кутикулы, образованного в основном хитином и покрытого сверху водоотталкивающим восковым слоем.

3. Конечности из-за развития плотного покрова имеют членистое строение.

4. Кожно-мускульный мешок редуцируется (это связано с появлением плотного наружного покрова). К внутренней поверхности экзоскелета прикрепляются пучки поперечно-полосатых мышц – появление мускулатуры этого типа обеспечивает увеличение подвижности членистоногих и увеличение скорости их передвижения в пространстве.

5. В связи с развитием прочного экзоскелета вторичная полость тела утрачивает опорную функцию.

6. Полость тела у членистоногих смешанная: образуется в результате смещения первичной и вторичной полости тела.

7. Из-за того, что экзоскелет обладает значительной жесткостью, рост членистоногих возможен только во время линьки, когда прежний покров уже сброшен, а новый – еще мягкий и поддается растяжению.

8. Нервная система представлена либо брюшной нервной цепочкой, либо брюшной нервной «лестницей» (у примитивных групп).

9. Кровеносная система незамкнута, имеется просто устроенное сердце.

10. Органы дыхания могут быть трех основных типов: жабры, легкие и трахеи.

11. Выделительная система представлена мальпигиевыми сосудами и придатками средней кишки.

Тип Членистоногие делится на четыре подтипа, каждый из которых включает один или несколько классов:

– подтип Трилобитовые (класс Трилобиты) – полностью вымершая группа;

– Хелицеровые (классы Мечехвосты, Паукообразные и Ракоскорпионы, представители последнего класса вымерли);

– Жабродышащие (класс Ракообразные);

– Трахейные (классы Многоножки и Насекомые).

Тип Моллюски – оценка общего количества видов колеблется в диапазоне от 100 до 200 тысяч видов. Тип обычно делят на 9 или 10 классов, два из которых полностью вымерли. Головоногие моллюски, такие как кальмары, каракатицы и осьминоги, занимают одно из первых мест среди беспозвоночных по степени развития нервной системы. Около 80 % видов моллюсков относятся к классу Брюхоногих.

Большинство моллюсков могут передвигаться с помощью ноги. У головоногих моллюсков нога трансформирована в щупальца. Одна из характерных особенностей моллюсков – минерализованная раковина, форма и строение которой меняется у разных классов. У большинства головоногих раковина отсутствует. Характерным для моллюсков является особый ротовой орган – радула. У двустворчатых радула (как и вся голова) полностью редуцирована. Жизненные циклы моллюсков также весьма разнообразны. Класс головоногих развиваются без промежуточных форм, у других классов существуют личиночные формы.

Тело моллюсков, как правило, состоит из четырех отделов: головы, ноги, висцеральной массы (внутренностного мешка) и мантии. У некоторых нога отсутствует. Двустворчатые моллюски вторично утрачивают голову.

Нервная система – разбросанно-узлового типа. К органам чувств моллюсков относятся глаза и щупальца, расположенные на голове. Кровеносная система незамкнутая. В нее входят сердце (орган, обеспечивающий движение крови по сосудам и полостям тела) и сосуды. Сердце состоит из желудочка и одного или, чаще, двух предсердий (у наутилуса 4 предсердия). Пищеварительная система начинается ротовым отверстием, ведущим в ротовую полость, в которую обычно открываются слюнные железы. Пищеварительная система состоит из глотки, пищевода, желудка, средней и задней кишки. Есть пищеварительная железа (печень). Головоногие располагают также поджелудочной железой (у остальных моллюсков ее функции выполняет пищеварительная железа).

Тип Иглокожие – около 7 тысяч современных видов. Исключительно морские донные животные. Современными представителями типа являются морские звезды, морские ежи, офиуры (змеихвостки), голотурии (морские огурцы) и морские лилии. Для взрослых иглокожих характерна радиальная и обычно пятилучевая симметрия тела, в то время как их личинки – билатерально-симметричные. Иглы выполняют защитную функцию. Часто они бывают подвижными. Иглокожие, в отличие от всех других животных, могут обратимо менять жесткость своих покровов и соединительной ткани. Внутренние органы лежат в полости тела. Стенка полости тела состоит из перито-

неального эпителия – одного слоя плоских клеток, окружающего все внутренности. Некоторые органы лежат в карманах полости тела, где подвешены на особых складках – мезентериях. В коже иглокожих есть выросты, в которые заходит полость тела – кожные жабры, выполняющие дыхательную функцию. У голотурий формируются особые органы дыхания – водные легкие. Полость тела заполнена целомической жидкостью, содержащей многочисленные амебоидные клетки. Эти клетки поглощают продукты жизнедеятельности и чужеродные тела и выходят из тела через покровы, т. е. выполняют выделительную и иммунную функции.

Кровеносная система слабо развита и представляет собой систему полостей в соединительной ткани (лакун), не имеющих эндотелиальной выстилки. В каждом луче находятся два радиальных перигемальных канала, в перегородке между которыми располагается радиальный кровеносный сосуд. Радиальные сосуды впадают в оральное кровеносное кольцо, лежащее в перегородке между двумя кольцевыми перигемальными каналами. Большинство иглокожих – раздельнополые животные, образуют много мелких, бедных желтком яиц и выметывают их в воду. Оплодотворение наружное. Свободноплавающие билатерально-симметричные личинки приступают к метаморфозу, в результате которого трансформируются в радиально-симметричное взрослое животное.

Тип Хордовые – включает более 85 тысяч видов. Характерно наличие хорды, т. е. расположенной над кишечником нервной трубки, состоящей из массы вакуолизированных клеток, заключенных в волокнистую оболочку, парных глоточных мешков и жаберных щелей в стенках глотки. Последние имеются у всех хордовых, если не во взрослом, то хотя бы в эмбриональном состоянии (у высших позвоночных). Хорда предотвращает укорочение тела при сокращении продольных мышц стенки тела и облегчает боковые волнообразные движения тела у рыб при плавании. Нервный тяж, лежащий над хордой на спинной стороне тела, отличается от нервных тяжей беспозвоночных не только своим расположением, но и строением: он одиночный, а не двойной, и представляет собой полую трубку. Хордовые обладают рядом особенностей, общих с некоторыми беспозво-

ночными: у них три зародышевых листка, тело двусторонне-симметричное и построено по типу двух трубок, вложенных одна в другую, между которыми находится истинный целом, отделяющий кишку от стенки тела. Кровеносная система замкнутая. Кишечник сквозной. Сердце расположено на брюшной стороне тела, под пищеварительным каналом. Сильно выражена цефализация, т. е. важнейшие нервные центры и органы чувств сосредоточены в голове. Классы – рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие. Обитают не только в воде, но и во всех средах жизни.

Вопросы для самоконтроля

1. Биологическая систематика – определение и цели.
2. Какие уровни (ранги) использовал Линней в своей классификации?
3. Что характерно для царства Прокариоты?
4. Какие характерные черты у царства Протоктисты?
5. Сходные и отличительные черты грибов, в сравнении с растениями и животными.
6. Общие признаки царства Растений.
7. Какая отличительная особенность цветковых растений?
8. Какие типы включает в себя царство Животные?
9. Чем отличаются Иглокожие от всех других животных?
10. Какие характерные черты у типа Хордовые?

РАЗДЕЛ II. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ГИДРОБИОНТОВ С ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДОЙ

Глава 6. Водный и солевой обмены:

- 6.1. Защита от высыхания и выживание в высохшем состоянии.*
- 6.2. Защита от осмотического обезвоживания и обводнения.*
- 6.3. Пассивный солевой обмен.*
- 6.4. Активный солевой обмен.*

Регулирование водного обмена для гидробионтов очень важно. С одной стороны, – водные животные и растения часто оказываются вне воды: пересыхание водоемов, осушение прибрежной зоны во время отлива или снижения уровня воды, а также во время перемещения гидробионтов из одного водоема в другой. С другой, – даже если гидробионт находится в воде, возможны случаи ее дефицита или избыточного обводнения тканей. Так, если осмотическое давление в жидкостях организма будет ниже, чем в окружающей среде, вода будет отсасываться из тела, а если выше, то вода будет поступать внутрь тела. Для предупреждения этого у гидробионтов выработаны различные механизмы, осуществляющие функцию осморегуляции.

Для гидробионтов 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.

Поддержание солевого состава жидкостей тела обеспечивается ионной регуляцией. Осмотическая и ионная регуляции возможны благодаря работе органов (жабры, экскреторные органы, кишечник, некоторые участки кожи и др.), осуществляющих активный транспорт веществ.

Протоплазма клеток имеет определенный солевой состав. Поддержание стабильности ее состава крайне важно для существования организма. Разные участки биосферы имеют различный химический состав, поэтому содержание отдельных элементов в живых организмах заметно варьирует. Для гидробионтов основной способ поддерживать свой солевой баланс – избегать местообитаний с неподходящей соленостью.

Ответ биоты на изменение солености обычно дискретен: до определенного предела она как бы не замечает изменений солености. При дальнейшем изменении солености происходит резкое изменение биоты – падение ее видового разнообразия и биомассы. Самая существенная перестройка происходит на стыке морской и пресноводной биот и приурочена к солености 5–8 ‰ [4].

Поддерживать постоянство определенного химического, и, в частности, солевого состава, гидробионтам труднее, чем наземным животным и растениям. Покровы водных организмов проницаемы для солей, поэтому сохранение их постоянства в теле требует непрерывной и интенсивной работы. Совершенством механизмов регуляции солевого состава, а также выносливостью тканей к его изменению определяется выживаемость гидробионтов в водах с различным химическим составом солей.

6.1. Защита от высыхания и выживание в высохшем состоянии

Защита от высыхания на воздухе у гидробионтов, с одной стороны, – достигается тем, что они избегают условий, грозящих обсыханием, а с другой – тем, что они снижают влагоотдачу в случае пребывания вне воды. Если обсыхание становится обычным в жизни гидробионтов и длится долго, как это часто бывает у обитателей временных водоемов, то вырабатываются приспособления к переживанию неблагоприятных воздействий в анабиотическом состоянии, которое сопровождается почти полной потерей воды.

Избегание обсыхания. Для того, чтобы избегнуть обсыхания, многие гидробионты заблаговременно уходят из мест, подвергающихся осушению. Если животные не уходят с водой во время отлива, то они прячутся под камни, где остаются небольшие скопления воды, а затененность места снижает испаряемость. В других случаях они зарываются в грунт или закрывают створки раковин (в случае их наличия) для сохранения запаса воды. Ряд организмов, например, некоторые черви, могут выделять защитную оболочку из затвердевающей слизи.

Уменьшение влагоотдачи. Влагоотдача может снижаться путем образования плотных наружных покровов. Простейшие во время обсыхания образуют плотные цисты.

Выживание в высохшем состоянии. Ряд гидробионтов, когда сохранение в теле нужного количества воды становится невозможным, переходит в анабиотическое состояние. Пребывать в высохшем состоянии длительное время способны многие простейшие, коловратки, круглые черви, личинки насекомых. Чем дольше животные находятся в высохшем состоянии, тем больший срок пребывания во влажной среде им необходим для перехода в активное состояние. Способность выживать в отсутствие воды особенно характерна для обитателей пересыхающих пресных водоемов, что является важным приспособлением к широкому расселению форм, обитающих в маленьких изолированных водоемах. Цисты или другие стойкие стадии (покоящиеся яйца ракообразных, статобласты мшанок, геммулы губок и др.), которые выдерживают существование в высохшем состоянии месяцы и годы, могут переноситься на большие расстояния ветром, на ногах водоплавающих птиц, другими способами и таким образом проникать в другие водоемы.

6.2. Защита от осмотического обезвоживания и обводнения

Между тканями гидробионтов и окружающей средой существуют осмотические градиенты, что создает опасность либо обезвоживания, либо избыточного обводнения. Чем резче эти градиенты, тем опасность больше. Способность избегать гидратации в пресной воде и дегидратации в морской лежит в основе эвригалинности гидробионтов.

Морские беспозвоночные в большинстве несколько гипертоничны в отношении окружающей среды, а все пресноводные — заметно или сильно гипертоничны. Большинство морских животных являются пойкилосмотическими, т. е. их осмотическое давление зависит от такового в воде. Только 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.

Пойкилосмотические морские организмы, обитающие вдали от берега и на значительной глубине, где условия солености практически неизменны, имеют постоянное осмотическое давление, даже не обладая способностью регулировать его. Такие организмы называют псевдогомойосмотическими.

Один и тот же организм может быть пойкилосмотическим в одном диапазоне концентрации солей и гомойосмотическим – в другом.

Многие пойкилосмотические 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 и др. Солевой анабиоз – средство переживать неблагоприятные периоды в условиях переменной солености воды.

Приспособления гидробионтов к защите от осмотического обезвоживания или обводнения сводятся прежде всего к избеганию среды с резко отличными условиями солености (стеногалинные формы). У эвригалинных гидробионтов регулирование водного обмена может достигаться частичным или полным устранением осмотического тока за счет образования непроницаемых покровов, сведением к минимуму разницы в тоничности тканей и окружающей среды или противопоставлению осмотического давления механическому. Однако защитные средства не безупречны: уплотнение покровов ухудшает условия дыхания; отождествление концентраций солей в своем теле с той, какая имеет место в окружающей среде, невыгодна, так как соленость воды варьирует и гомеостаз организма может нарушаться. Поэтому выработка различных средств регулирования у гидробионтов шла в разных направлениях. Проходные рыбы, которые являются эвригалинными организмами, проводят часть жизни в море, а часть – в пресной воде. При переходе из одной среды в другую, например, во время нерестовых миграций, они переносят большие колебания солености. Это возможно благодаря тому, что проходные рыбы могут переходить с одного способа осморегуляции на другой. В морской воде у них действует такая же система осморегуляции, как у морских рыб, в пресной – как у пресноводных, так что их кровь в морской воде гипотонична, а в пресной – гипертонична.

6.3. Пассивный солевой обмен

Физико-химические процессы выравнивания концентраций ионов, находящихся по обе стороны покрова организмов, тем интенсивнее, чем сильнее ионный состав организма отличается

ся от того, какой имеется в окружающей среде и тем слабее, чем менее проницаемы для ионов покровы тела. Содержание различных ионов в организмах резко иное, чем в воде. Как правило, морские организмы богаче калием, но беднее магнием и сульфатами, чем окружающая вода.

Молекулы воды легко проникают сквозь клеточные оболочки. Различием скорости проникновения через покровы ионов электролитов и молекул воды объясняется изменение веса животных после осолонения или опреснения воды. В случае резкого осолонения среды осмотическое равновесие достигается, главным образом, миграцией воды наружу и вес животных уменьшается. Резкое опреснение воды сопровождается выравниванием осмотического градиента в первую очередь за счет проникновения воды внутрь тела и вес организмов увеличивается. Постепенно вес животных в сильно опресненной или осолоненной воде возвращается к норме ввиду выравнивания давлений из-за миграции ионов.

Скорость миграции ионов через клеточные мембраны с повышением температуры возрастает и, следовательно, в этих условиях пассивный солевой обмен гидробионтов заметно увеличивается. Это имеет большое экологическое значение для многих водных организмов, так как влияет на их выживаемость в средах с низкой и высокой соленостью.

6.4. Активный солевой обмен

Полная изотония исключает прохождение через организм тока воды, который необходим для устранения метаболитов. Поэтому не только у гомойосмотических, но и у подавляющего большинства пойкилосмотических гидробионтов существуют различные механизмы, которые поддерживают разницу концентраций солей в среде и теле вопреки физико-химическим силам выравнивания.

Активный солевой обмен, связанный со способностью некоторых клеток захватывать ионы из воды или выделять их из тела вопреки физико-химическим силам, свойственен как растениям, так и животным. У пресноводных гидробионтов стабильная концентрация ионов в теле связана с их сорбцией клетками, лежащими на поверхности тела или в специальных экскреторных органах. У костистых рыб захват или отдача ионов

происходит в результате деятельности кейс-вильмеровских клеток в жабрах. У морских рыб эти клетки служат для экскреции (выделения) избытка солей наружу, у пресноводных – для захвата ионов из внешней среды. Если рыба переходит из морской среды в пресную, то кейс-вильмеровские клетки начинают работать в противоположном направлении. Это наблюдается, например, у проходных рыб, идущих на нерест из моря в реки. У таких рыб преобразования в кейс-вильмеровских клетках происходят до изменения солености среды и поэтому дальнейшее пребывание рыбы в соленой среде становится невозможным, что побуждает рыбу идти в пресную воду.

Активный захват различных ионов клетками поверхности тела может играть существенную роль в минеральном питании многих животных. Например, высшие раки поглощают из воды растворенный в ней кальций и цинк. Ряд карповых и осетровых через поверхность тела поглощают соединения серы, фосфор и другие элементы минерального питания.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие органы тела гидробионтов обеспечивают осмотическую и ионную регуляцию?
2. Описать способы, применяемые гидробионтами для защиты от высыхания на воздухе.
3. Какими путями может снижаться влагоотдача у водных организмов?
4. Какие гидробионты являются пойкилосмотическими, гомойосмотическими и псевдогомойосмотическими?
5. Как отличается соотношение калия, магния и сульфатов в морских организмах и окружающей среде?
6. Что происходит с весом гидробионтов после осолонения или опреснения воды?
7. Зависит ли пассивный солевой обмен гидробионтов от температуры окружающей воды?
8. С чем связана стабильная концентрация ионов в теле пресноводных гидробионтов?
9. Что делают с солями кейс-вильмеровские клетки в жабрах морских и пресноводных рыб?
10. Какие элементы минерального питания поглощают через поверхность тела карповые и осетровые рыбы?

Глава 7. Дыхание гидробионтов:

7.1. Способы дыхания и виды дыхательных органов у простейших, кишечнополостных, червей, ракообразных, насекомых.

7.2. Способы дыхания и виды дыхательных органов у моллюсков, бесчерепных и позвоночных.

Гидробионты, как и все живые организмы, постоянно дышат и используют для дыхания кислород атмосферного воздуха или кислород, растворенный в воде. Различают три этапа в процессе дыхания: внешнее дыхание, заключающееся в обмене газов между внешней средой и кровью в органах дыхания; транспорт газов кровью; внутреннее (тканевое) дыхание, представляющее собой обмен газов кровью и тканями. В митохондриях клеток непрерывно идут окислительные процессы, в ходе которых потребляется кислород и выделяется углекислый газ. Кислород необходим для обмена веществ в клетках тела. В процессе обмена веществ освобождается энергия, которая расходуется на жизнедеятельность организма.

Условия дыхания в воде менее благоприятны, чем на суше, с одной стороны, так как – концентрация кислорода в воде в десятки раз ниже, чем в воздухе, с другой, – диффузия газа в воде в 320 тысяч раз медленнее, чем в атмосфере. Большинство вторичноводных животных, адаптируясь в водной среде, не выработало способности к водному дыханию, сохранив исходный, более эффективный способ добывания кислорода из воздуха.

Обеспечение аэробного дыхания для водных организмов, из-за низкого содержания кислорода в воде, является одной из наиболее трудных задач. Поэтому у гидробионтов вырабатывается ряд сложных адаптаций к добыванию кислорода, для обеспечения примерно такой же интенсивности дыхания, какая свойственная организмам суши. Параллельно у водных организмов развиваются адаптации к выживанию в условиях временного дефицита или полного отсутствия кислорода.

7.1. Способы дыхания и виды дыхательных органов у простейших, кишечнополостных, червей, ракообразных, насекомых

У **простейших** кислород поступает в цитоплазму, а углекислота удаляется путем диффузии через всю поверхность тела.

Кишечнополостные дышат растворенным в воде кислородом, который они поглощают поверхностью всех клеток тела. Углекислый газ выделяется из клеток эктодермы непосредственно в воду, из клеток энтодермы – в кишечную полость, а затем наружу.

Свободноживущие **плоские черви** дышат кислородом, растворенным в воде. Поступление в организм кислорода и удаление из него углекислого газа осуществляется через всю поверхность кожи путем диффузии.

У **кольчатых червей** дыхание происходит по-разному. Большая часть многощетинковых имеют специальные органы дыхания – жабры, расположенные на спинных ветвях параподий. Жабры снабжены системой кровеносных сосудов – капилляров, в которых происходит газообмен. Значительное место в дыхании занимает кожа, в которой также имеется густая сеть капилляров. У некоторых многощетинковых (например, у нерейд) нет специальных органов дыхания и дыхательную функцию выполняет кожа. У большинства малощетинковых червей, например, у обитающих в пресных водоемах олигохет, органом дыхания служит кожа, в которой широко разветвляется сеть капилляров.

Первичноводные членистоногие (ракообразные) дышат кислородом, растворенным в воде. Органами дыхания им служат листовидные жабры, связанные с конечностями. Например, у дафний грудные ножки несут жаберные лепестки. Движением ножек вода загоняется под головогрудный щит и омывает жабры. У циклопов жабры отсутствуют, поэтому они дышат всей поверхностью тела. У десятиногих раков жабры находятся в жаберных полостях. У речного рака непрерывный ток воды в жаберных полостях обусловлен быстрыми движениями наружной лопасти второй пары нижних челюстей.

Насекомые, перешедшие к жизни в воде (водные жуки, клопы, личинки комаров и др.), используют для дыхания атмосферный воздух, поэтому они должны время от времени подниматься к поверхности для дыхания. Их органами дыхания являются трахеи. Водные жуки, подплывая к поверхности воды, выставляют задний конец тела и набирают под надкрылья запас воздуха, который постепенно используют во время пребывания под водой.

Личинки многих **водных насекомых** дышат растворенным в воде кислородом при помощи трахейных жабр, расположенных по краям брюшка и имеющим листовидную или нитевидную форму. Кислород из воды проникает через стенку трахейных жабр в трахейную систему насекомого.

7.2. Способы дыхания и виды дыхательных органов у моллюсков, бесчерепных и позвоночных

У большинства **моллюсков** органами дыхания являются парные жабры, симметрично расположенные в мантийной полости. Жабры представляют собой видоизмененные участки мантии. Внутри каждой из них проходят приносящий и выносящий кровеносные сосуды.

У **первичноводных брюхоногих** органы дыхания чаще всего представлены одной жаброй, имеющей форму пера. Она состоит из осевого стрежня с двумя рядами жаберных лепестков, покрытых ресничками. Колебание ресничек обеспечивает циркуляцию воды в мантийной полости и улучшает газообмен. В жаберных лепестках кровь обогащается кислородом и освобождается от углекислого газа.

У **вторичноводных брюхоногих** (прудовики, катушки) жабры утратились, а мантийная полость превратилась в легкое – орган, приспособленный для дыхания атмосферным воздухом. Мантийная (легочная) полость сообщается с внешней средой через дыхательное отверстие. Имеющие легкие водные моллюски время от времени должны подниматься к поверхности воды, чтобы набрать запас воздуха в мантийную полость. В стенке этой полости имеется густое сплетение кровеносных сосудов, в которые путем диффузии поступает кислород.

У **двустворчатых моллюсков** (перловица, беззубка, мидии) в мантийной полости с каждой стороны ноги находятся по две двойные решетчатые жаберные пластинки. Эта полость и жабры постоянно омываются водой, которая поступает через вводной сифон. Вода, омывая жабры, отдает им кислород и забирает углекислый газ, после чего через выводной сифон удаляется наружу. Циркуляция воды в мантийной полости обусловлена колебанием ресничек, расположенных на жабрах, мантии и ротовых лопастях.

Органы дыхания **головоногих моллюсков** представлены одной или двумя парами жабр, расположенных в мантийной полости. Жабры имеют перистое строение, лишены ресничек, а циркуляция воды обеспечивается ритмичными сокращениями мускулатуры мантии.

У **бесчерепных** (ланцетник) жаберные щели открываются в особую околожаберную полость, возникшую в результате срастания боковых складок кожи. Входящая в глотку вода, благодаря движению ресничек, выстилающих ее полость (эндостиль), омывает жаберные лепестки. Растворенный в воде кислород поступает в кровь, которая движется по тонкостенным сосудам межжаберных перегородок.

У **первичноводных позвоночных** органы дыхания – жабры. У некоторых позвоночных имеет место кожное дыхание. У костных рыб внутренние края жаберных дуг несут жаберные тычинки, а внешние – жаберные лепестки, пронизанные мельчайшими кровеносными сосудами. Свободные концы жаберных лепестков находятся в жаберной полости, прикрытой снаружи жаберной крышкой.

У рыб акт дыхания осуществляется действием жаберных крышек и рта, движения которых вызывают нагнетание воды в жаберные полости и выталкивание ее наружу. Для получения растворенного в воде кислорода рыбы постоянно заглатывают воду. Когда жаберная крышка приподнимается, образуется пространство с пониженным давлением и вода из ротоглоточной полости всасывается в боковую жаберную полость. При опускании жаберной крышки создается избыточное давление и вода через наружные жаберные отверстия выталкивается наружу. Из воды, которая омывает жабры, в кровь проникает кислород, а из крови в воду удаляется углекислый газ.

Большинство **земноводных** во взрослом состоянии дышат с помощью легких и кожи. Их дыхательные пути представлены носовой и ротоглоточной полостями и гортанью. Гортань открывается двумя отверстиями в легкие, имеющие вид продолговатых мешков. Их тонкие ячеистые стенки содержат многочисленные капилляры, в которых происходит газообмен. Роль насоса выполняет ротоглоточная полость. Когда дно ротовой полости опускается, в ней создается разреженное пространство. Вследствие этого воздух из внешней среды через ноздри заса-

сывается в ротоглоточную полость. Когда дно ротовой полости поднимается и ноздри закрываются, воздух через гортань проталкивается в легкие. Там кислород воздуха поступает в кровь, а углекислый газ выходит из крови в воздух. Отработанный воздух удаляется наружу под действием мускулатуры тела.

Легкие земноводных имеют небольшую дыхательную поверхность, поэтому большое значение имеет дыхание при помощи кожи. В случае длительного пребывания в воде земноводные полностью переходят на кожное дыхание. У земноводных, которые большую часть жизни проводят в воде (например, тритоны, озерные лягушки) кожное дыхание развито хорошо, а легкие развиты слабо. У земноводных, которые обитают вдали от водоемов (например, жабы) легкие развиты хорошо, а кожное дыхание развито слабо.

Личинки земноводных дышат растворенным в воде кислородом при помощи жабр, которые в дальнейшем исчезают у большинства видов. У некоторых хвостатых земноводных жабры сохраняются пожизненно, чаще наружные, реже внутренние.

Пресмыкающиеся дышат только при помощи легких, так как в связи с появлением рогового покрова кожное дыхание у них отсутствует. Внутренние стенки легких имеют многочисленные перегородки, которые делят их полость на множество мелких ячеек, значительно увеличивая тем самым дыхательную поверхность. У этих гидробионтов воздух входит в легкие и выходит наружу благодаря расширению и сужению грудной клетки, которые происходят из-за движения ребер. Такое дыхание обеспечивает более совершенный газообмен.

У птиц и у млекопитающих единственным органом дыхания являются легкие.

Органы дыхания **птиц**: носовая полость, верхняя гортань, нижняя (плечевая) гортань, трахея, бронхи, легкие и воздухоносные мешки. Общий объем дыхательной системы птиц примерно в три раза выше, чем у млекопитающих той же массы.

Особенности дыхания у птиц обусловлены их образом жизни – полетом и своеобразием анатомического строения дыхательных путей. Эти особенности свойственны всему классу птиц как летающих, так и нелетающих. У птиц сильно развита грудная клетка, большая грудная кость вместо реберных хрящей,

грудные костные ребра подвижно соединены с позвоночными ребрами. Диафрагма у птиц редуцирована, поэтому не имеет большого значения в дыхании. Наружная поверхность легких вдавлена между ребрами и прочно срастается с ними.

Воздухоносные мешки не играют значительной роли в газообмене. Они способствуют втягиванию и выталкиванию воздуха. При вдохе давление в мешках понижается, при выдохе увеличивается. Циркуляция воздуха сложная. Чтобы порция воздуха прошла через всю дыхательную систему, необходимо два полных дыхательных цикла. Такая система обеспечивает:

а) движение воздуха в легких только в одном направлении – от задней области к передней;

б) прохождение воздуха через легкие как при вдохе, так и при выдохе.

Процессы газообмена у птиц идут более интенсивно, чем у млекопитающих, благодаря наличию поперечно-противоточного механизма обмена между воздухом и кровью. Поэтому в разреженной воздушной среде птицы чувствуют себя лучше, чем млекопитающие. Таким образом, дыхательная функция воздушных мешков заключается лишь в том, что благодаря им обеспечивается однонаправленный поток воздуха через легкие при вдохе и при выдохе. Кроме того, заполнение воздухом мешков облегчает массу тела и полет, плавание.

Некоторые ныряющие птицы могут оставаться под водой значительное время, в течение которого воздух циркулирует между легкими и воздухоносными мешками, а большая часть кислорода переходит в кровь, поддерживая оптимальную концентрацию кислорода.

Органы дыхания **млекопитающих**: носоглотка, гортань с голосовыми связками (парными складками слизистой оболочки, посредством вибрации, которых издаются различные звуки), трахея и парные бронхи. Бронхи в свою очередь, разветвляются в легких и образуют альвеолярные мешочки. Эти мешочки на своих стенках имеют множество легочных пузырьков – альвеол, оплетенных развитой сетью капилляров.

Площадь легких млекопитающих в несколько раз превышает дыхательные органы птиц и пресмыкающихся, при этом сами легкие не касаются внутренних стенок грудной клетки. Это обусловлено тем, что легкие и внутренние стенки грудной клет-

ки покрыты слоем плевры. Слои соприкасаются, но пространство между ними не содержит воздуха. При вдохе легкие наполняются воздухом и увеличиваются в объеме, при выдохе же сжимаются. Это происходит посредством хорошо развитых дыхательных мышц.

У водных млекопитающих наблюдается относительное увеличение легких. Так, у китов существует кольцеобразная мускулатура, запирающая входы в альвеолы и позволяющая задерживать в них воздух даже на больших глубинах. Кроме того, грудная клетка морских млекопитающих, например, дельфиновых, имеет подвижность и высокую устойчивость к давлению и его перепадам. Она менее замкнута в отличие от наземных млекопитающих и имеет укороченную сегментированную грудную кость с прикрепленными к ней четырьмя парами ребер. Остальные десять пар ребер крепятся к диафрагме.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие три этапа существуют в процессе дыхания?
2. У каких гидробионтов кислород поступает через всю поверхность тела?
3. Какие органы дыхания у ракообразных?
4. Как дышат водные насекомые и их личинки?
5. Как устроены органы дыхания у первичноводных и вторичноводных брюхоногих моллюсков?
6. Как осуществляется акт дыхания у рыб?
7. Описать процесс дыхания земноводных.
8. Органы дыхания пресмыкающихся и их устройство.
9. Особенности строения органов дыхания млекопитающих, связанные с их обитанием в воде.

Глава 8. Особенности адаптаций гидробионтов к газообмену:

- 8.1. Увеличение площади и газопроницаемости дыхательных поверхностей.*
- 8.2. Контакт с аэрированной водой.*
- 8.3. Контакт с газообразным кислородом.*
- 8.4. Комбинирование водного и атмосферного дыхания.*
- 8.5. Зависимость газообмена от биологических особенностей гидробионтов.*

8.6. Зависимость интенсивности газообмена от внешних условий.

8.7. Ритмические изменения интенсивности газообмена.

8.8. Устойчивость гидробионтов к дефициту кислорода.

8.9. Заморы.

У гидробионтов ускорение газообмена может достигаться, соответственно законам диффузии, увеличением площади дыхательных поверхностей, истончением и разрыхлением покровов, через которые должны диффундировать газы, созданием высокого градиента концентрации кислорода на внутренней и наружной сторонах покровов, приведением последних в контакт с аэрированной водой или газообразным кислородом.

8.1. Увеличение площади и газопроницаемости дыхательных поверхностей

Газообмен гидробионтов осуществляется либо через всю поверхность тела, либо через его отдельные участки, превращенные в специальные органы дыхания: жабры, трахеи, легкие и другие образования. Если гидробионты лишены специальных органов дыхания, то они обычно имеют тело с большой дыхательной поверхностью. Самый простой способ ее увеличения – уменьшение размера организма. Например, икринки рыб, обитающих и размножающихся в водоемах с пониженным содержанием кислорода, часто бывают мельче, чем у обитающих в более благоприятных условиях для дыхания.

Увеличение поверхности тела часто достигается его уплощением, вытягиванием, образованием различных выростов и т. п. Иногда животные сами активно увеличивают дыхательную поверхность за счет изменения формы тела. Например, олигохеты, гидры и актинии при недостатке кислорода сильно вытягивают свое тело, благодаря этому их поверхность увеличивается.

Скорость диффузии газов определяется не только величиной дыхательной поверхности, но и толщиной покровов, сквозь которые проходит газообмен, поэтому истончение покровов на дыхательных поверхностях представляет собой одну из основных адаптаций к газообмену.

Очень тонки покровы на жабрах, в легких и других специальных образованиях, которые функционируют как органы дыхания. Если нет специальных органов дыхания, то утончаются покровы всего тела, например, у некоторых личинок насекомых (ручейников, хирономид). Другие гидробионты способны увеличивать проницаемость наружных покровов, когда возникает потребность усиления газообмена. Например, изменяется степень проницаемости яйцевых оболочек у рыб.

8.2. Контакт с аэрированной водой

Контакт дыхательных поверхностей с хорошо аэрированной водой прежде всего достигается выбором местообитания гидробионтов там, где вода имеет высокое содержание кислорода и периодически обновляется вблизи тела гидробионта. В случае резкого ухудшения содержания кислорода в среде, многие организмы перемещаются в не свойственные им биотопы. Например, морские черви выползают на поверхность грунта. Пелагические организмы могут перемещаться на значительные расстояния в поисках аэрированной воды.

Обновление контактирующей с телом воды может обеспечиваться естественными токами воды, передвижением организмов в ее толще или за счет специальных дыхательных движений. Наиболее экономичное решение – обитание в проточной воде. Так делают, например, личинки поденок. Обновление воды за счет поступательного движения организма осуществляется у ряда ракообразных, червей и многих других организмов.

Специальные дыхательные движения, осуществляемые всем телом, присущи многим червям, личинкам насекомых и некоторым рыбам. Часто эти движения служат одновременно для фильтрации пищи, например, у полихет, живущих в трубках. Если вода в слое, где находится животное, бедна кислородом и ее обновление не улучшает условий дыхания, вода берется из вышележащих более аэрированных слоев с помощью трубок или сифонов.

Иногда обновление воды достигается не созданием ее тока, а движениями самого организма или его отдельных частей в толще воды. Так делают многие олигохеты. Многие рыбы и беспозвоночные делают быстрые энергичные движения жабрами. Чем хуже респираторные условия, тем энергичнее дыхательные движения.

8.3. Контакт с газообразным кислородом

Контакт дыхательных поверхностей с газообразным кислородом возможен в результате его захвата из атмосферного воздуха, из подледных скоплений, из содержащих воздух тканей растений и из пузырьков, образующихся в толще воды. Захват кислорода из атмосферы достигается путем периодического всплывания гидробионтов к поверхности воды (легочные моллюски, земноводные, млекопитающие) или выдвиганием в воздух специальных дыхательных трубок (например, водяной скорпион *Nepa* и др.).

Паук *Argyroneta aquatica* строит под водой колокол и заполняет его воздухом, приносимым с поверхности.

Многие насекомые, например, жуки-плавунцы, в зимнее время, когда поверхность воды покрыта льдом, образуют на конце тела пузырек воздуха, одевающий дыхальца. Такой пузырек работает в качестве своеобразной «физической» жабры. Когда концентрация кислорода в пузырьке падает, газ диффундирует в него из окружающей среды, а углекислый газ выводится из пузырька, когда его концентрация начинает превышать ту, которая в воде.

Некоторые насекомые используют кислород, выделяемый растениями. Так, нимфы стрекоз могут заворачиваться в ковер из нитчатых водорослей и поглощать выделяемый ими кислород. Гусеницы некоторых водяных бабочек живут в домиках, построенных из живых листьев растений и пользуются кислородом, выделяющимся в результате фотосинтеза.

Многие вторичноводные животные, в т. ч. и млекопитающие, в зимнее время используют для дыхания подледные скопления воздуха. Например, ондатра может дышать за счет подледных скоплений воздуха, которые образуются из выдыхаемых ею газов. После слияния этих пузырьков (ондатра сама часто соединяет их) образуется достаточное для использования количество воздуха, причем вследствие газообмена с водой содержание кислорода в ранее использованном воздухе повышается и он снова становится годным для дыхания.

Ряд животных используют для дыхания воздух, находящийся в тканях растений. Например, личинки жука-радужницы *Donatia* втыкают крючки заднего конца тела, у основания которых находятся стигмы трахейной системы, в стебли и корневища

водных растений, используя для своего дыхания кислород, находящийся в воздухоносных тканях этих растений. Гусеницы некоторых бабочек, например *Hydrocampidae*, используют кислород, выделяющийся из межклеточных ходов поедаемых ими листьев. Многие насекомые откладывают яйца в ткани растений и воздух, который в них содержится, обеспечивает дыхание зародышей.

Иногда морские гидробионты используют кислород, выделяемый симбиотическими водорослями. Так обеспечивают себе дыхание многие простейшие, кишечнополостные, черви, моллюски. Например, актиния *Aiptasia diaphana*, в теле которых находится большое количество симбиотических водорослей, днем не только не потребляет кислород из окружающей среды, но даже выделяет его.

8.4. Комбинирование водного и атмосферного дыхания

У многих растений и животных встречается способность к комбинированию водного и атмосферного дыхания, которая помогает им маневрировать в различных респираторных ситуациях.

Многие растения, листья которых плавают в воде, обладают таким способом дыхания. Устьица на таких листьях есть только на верхней стороне, причем их количество очень велико. Плавающий лист устроен так, что устьица не заливаются водой во время волнения (изогнутость листовой пластинки, несмачивающийся восковый налет). Кроме атмосферного воздуха, который проникает через устьица, водные растения потребляют растворенный в воде кислород через кожицу погруженных в воду листьев, которая в 5–20 раз более тонкая, чем у наземных растений. Через эту же кожицу переходит в воду углекислый газ. В воздушных листьях водных макрофитов газообмен идет интенсивнее, чем в плавающих, а у последних – сильнее, чем у погруженных.

У **кишечнополостных** дыхание в основном обеспечивается за счет растворенного в воде кислорода, но существует и использование атмосферного воздуха. Некоторые актинии при недостатке кислорода в воде выставляют над нею часть своего тела и дышат атмосферным воздухом.

Многие **легочные моллюски** способны брать кислород из воды и из воздуха. У пресноводных улиток *Ampullariidae*, ведущих амфибиотический образ жизни, мантийная полость разделена перегородкой на две сообщающиеся между собой части, из которых верхняя может функционировать как легкое, а нижняя имеет внутри ктенидии.

Обитающая в американских реках *Ampullaria gigas* в воде, богатой кислородом, дышит жабрами, а когда условия дыхания ухудшаются, высовывает дыхательную трубку вверх и забирает воздух из атмосферы. Легочный моллюск *Limnaea palustris*, живущий в условиях прибойного побережья, где не может всплывать для забора воздуха, наполняет водой полость легкого и переходит к водному дыханию. *L. abyssicola*, обитающий на мелководье глубоких озер, периодически всплывает к поверхности воды и наполняет свое легкое воздухом. В более глубоких участках водоема, где периодические поднятия от дна до поверхности для моллюсков невозможны, особи этого вида наполняют легкое водой и оно функционирует как жабра. На ранних стадиях развития все представители *Limnaeidae* имеют легочную полость, заполненную водой, и дышат растворенным кислородом. Позднее легкое заполняется воздухом, вытесняющим воду, и гидробионты переходят к дыханию газообразным кислородом.

Широко распространено комбинирование воздушного и водного дыхания у ракообразных, например, у *Gammarus lacustris*. Личинки некоторых стрекоз при резком снижении концентрации кислорода в воде поднимаются к ее поверхности и забирают пузырек воздуха в заднюю кишку. Личинки жука *Cemis*, живущие на камнях горных ручьев, находясь в воде, дышат жабрами, а взбираясь на камни, выступающие над водой, дышат воздухом с помощью трахейной системы. Часто встречается комбинирование различных способов дыхания и у рыб. У одних гидробионтов такая способность является адаптацией к существованию в среде, периодически или постоянно неблагоприятной для дыхания. У других она обеспечивает возможность перехода из водной среды в воздушную для питания или расселения сухопутным способом. Необходимо отметить,

что большинство гидробионтов, дышащих растворенным и атмосферным кислородом, обитает в тропической и субтропической областях, где высокая влажность воздуха облегчает выход на сушу.

8.5. Зависимость газообмена от биологических особенностей гидробионтов

Интенсивность дыхания водных организмов у представителей разных видов неодинакова, меняется с возрастом, зависит от пола и физиологического состояния особей. Суммарное потребление кислорода организмом определяется соотношением отдельных тканей, их массой и респираторной активностью, которая, в свою очередь, зависит от выполняемой ими работы, меняющейся в различных условиях среды и при различных формах поведения гидробионтов.

В пределах одного организма интенсивность дыхания разных тканей может различаться почти в 20 раз, причем в организме другого вида соотношение респираторной активности тех же тканей может выражаться обратными величинами. Иначе говоря, представители разных видов обладают характерным, свойственным только им типом энергетического режима.

С увеличением размера организмов интенсивность их обмена, как правило, снижается. Эта закономерность объясняется тем, что у многих гидробионтов величина обмена прямо пропорциональна площади поверхности организма. Ряд организмов, например, олигохеты, в неблагоприятных респираторных условиях вытягивают тело, тем самым увеличивая его поверхность для усиления интенсивности обмена.

С возрастом соотношение в организме различных тканей с разной респираторной активностью меняется, что влияет на интенсивность дыхания растущих особей.

Соотношение респираторно активных и неактивных тканей периодически изменяется, например, в периоды линьки, образования половых продуктов и др.

В зависимости от подвижности гидробионта интенсивность дыхания может меняться в несколько раз.

У особей одного вида и возраста величина обмена может сильно колебаться в зависимости от степени их накормленности. Накормленные рыбы обычно дышат значительно интенсив-

нее, чем ненакормленные. Часто прослеживается связь между интенсивностью дыхания и степенью половой зрелости гидробионтов. Например, потребление кислорода зрелыми самками рачка *Galanus hyperboreus* вдвое выше, чем незрелыми.

8.6. Зависимость интенсивности газообмена от внешних условий

Наибольшее влияние на потребление кислорода гидробионтами оказывают температурные и респираторные условия. Величина газообмена также может зависеть от солености воды, от ионного состава растворенных солей и других абиотических факторов.

С повышением температуры до известного предела интенсивность дыхания, как правило, возрастает. В ряде случаев величина газообмена с повышением температуры сначала возрастает, затем в какой-то период, называемый «температурной зоной адаптацией», остается довольно стабильной и вновь поднимается, когда пройден определенный температурный порог, характерный для каждого отдельного вида. В период вышеуказанной зоны адаптации организмы за счет работы регуляторных механизмов способны сохранять сходный энергетический режим вопреки изменениям температуры.

С падением концентрации кислорода ниже определенных значений интенсивность газообмена гидробионтов обычно падает.

На величину газообмена соленость может влиять двояко. С одной стороны, отклонения тоничности среды от наиболее благоприятной для организма сопровождается увеличением работы осморегуляторных механизмов, что влечет за собой усиление дыхания. В других случаях изменение солености может угнетать жизнедеятельность организмов и тогда их газообмен падает.

Изменение интенсивности газообмена с повышением или понижением солености у пойкилосмотических организмов прослеживается обычно только кратковременно. Если гидробионты находятся в условиях измененной солености несколько дней, то обычно адаптируются к новой среде и их газообмен возвращается к норме.

Интенсивность газообмена гидробионтов обычно выше в проточной воде. Усиление дыхания с повышением проточности воды может быть связано с дополнительными энергетическими затратами на противостояние току воды, а с другой стороны – отражает улучшение условий дыхания.

На интенсивность дыхания гидробионтов своеобразно влияет давление воды. У некоторых рыб (пескарь, карась, окунь) в летние и весенние месяцы с повышением давления на 2–4 атмосферы потребление кислорода возрастает на 20 %, а осенью и зимой с повышением давления газообмен у них заметно снижался.

Дыхание единичных особей может резко отличаться от того, которое наблюдается в группах. «Групповой эффект» отмечен в дыхании многих рыб, личинок хирономид, ракообразных. Так, потребление кислорода у одиночных мальков рыб рыбака и шемаи, а также у рачков-бокоплавов в 3–4 раза выше, чем в группах из 2–3 особей; с увеличением числа гидробионтов в группах с 2–3 до 10 экземпляров интенсивность их дыхания понижалась примерно вдвое. Снижение газообмена у особей, находящихся в стае, видимо, связано с уменьшением количества беспорядочных движений.

Газообмен гидробионтов иногда возрастает, когда они находятся в группе с высокой концентрацией. Видимо это происходит потому, что гидробионты, которые держатся разрозненно, не тревожат друг друга, ведут себя спокойнее и поэтому дышат менее интенсивно.

8.7. Ритмические изменения интенсивности газообмена

У многих гидробионтов наблюдаются циклические изменения величины дыхания, связанные с чередованием дня и ночи, приливов и отливов, сменой сезонов года и периодичностью процессов в самом организме. У организмов, ведущих дневной образ жизни, например, моллюсков *Rissoa splendida*, минимальное ночное дыхание ниже максимального дневного в 1,3 раза. У гидробионтов с преимущественно ночным образом жизни прослеживается обратная закономерность, например, у паука *Argyroneta aquatica* дневное потребление кислорода составляет одну треть от ночного.

У многих организмов ритмы дыхания связаны с чередованием приливов и отливов. Максимум потребления кислорода незадолго до установления самого высокого уровня прилива и минимум – в конце прилива, отмечены у актинии *Actinia equine*, морского ежа *Paracentrotus lividus* и др. Крабы *Uca pugnax* и *U. pugstator* наименее интенсивно дышат во время высокой воды и наиболее энергично – незадолго до установления самого низкого уровня.

Периодические колебания интенсивности дыхания, могут вызываться не только циклическими изменениями внешних условий, но и состоянием организмов, например, у членистоногих повышается потребление кислорода после очередной линьки, а у самок веслоногих рачков увеличивается газообмен во время вынашивания яиц.

8.8. Устойчивость гидробионтов к дефициту кислорода

Лишь немногие гидробионты, в основном бактерии и простейшие, являются анаэробами, т. е. способны к нормальной жизнедеятельности в среде без кислорода. Большинству гидробионтов кислород необходим, хотя иногда они способны временно переносить его дефицит или даже полное отсутствие, впадая в особую форму анабиоза – аноксибиоз. Способность гидробионтов выживать в воде с низкими концентрациями кислорода зависит от видовой принадлежности организмов, их состояния и условий внешней среды. Минимальная, или пороговая, концентрация кислорода, переносимая гидробионтами, как правило, ниже для организмов, живущих в естественных местообитаниях в слабо аэрированной воде. Поэтому пелагические формы обычно менее устойчивы к низким концентрациям кислорода, чем бентосные, а среди последних те, кто обитает в иле, выносливее форм, живущих в песке или глине. По сходным причинам речные формы требовательнее к кислороду, чем озерные, а обитатели сильно прогреваемых водоемов устойчивее к снижению кислорода, чем холодноводные.

Величина пороговой концентрации может значительно изменяться с возрастом гидробионтов, обычно понижаясь у взрослых особей. Чувствительность к дефициту кислорода может

обостряться на отдельных стадиях развития. Например, для молоди лосося в первые 40 дней после выклева пороговое количество кислорода равно 1,5 мг/л, к 50 дню оно повышается до 3 мг/л, а на 107 день падает до 1,3 мг/л.

Из внешних факторов на пороговую концентрацию кислорода в наибольшей степени влияет температура. С ее повышением обмен в организме возрастает, потребность в кислороде увеличивается и для ее удовлетворения нужны более благоприятные респираторные условия.

Способность к аноксибиозу наиболее характерна для представителей донной фауны, которые обитают в условиях периодического снижения концентрации кислорода до величин, близких к нулю. Во время аноксибиоза они не питаются, теряют подвижность, перестают расти и развиваться. Концентрация кислорода, ниже которой гидробионты переходят от активного существования к пассивному, зависит от видовых особенностей, размера и ряда других факторов. Как правило, формы, живущие в более аэрированной среде, впадают в аноксибиоз раньше, когда кислород присутствует еще в заметных количествах. Молодые организмы, обычно более требовательные к содержанию кислорода, выключаются из активной жизни раньше взрослых.

Длительность нахождения гидробионтов в состоянии аноксибиоза может значительно различаться и определяется видовыми особенностями организмов, их состоянием и условиями среды.

У ряда видов длительность выживания гидробионтов в анаэробных условиях возрастает, когда концентрация кислорода снижается не резко, а постепенно. Например, моллюск *Modiola phasiolina* выживал при постепенном снижении кислорода в 3 раза дольше, чем при непосредственном его перенесении из аэробной среды в анаэробную.

8.9. Заморы

В тех случаях, когда адаптации гидробионтов к существованию в условиях дефицита кислорода оказываются недостаточными, наступает гибель организмов. Если она вследствие резкого ухудшения кислородных условий в водоемах приобретает массовый характер, то такое явление называется замор.

Случаи массовой гибели гидробионтов от асфиксии часто наблюдаются в естественных водоемах. Они возникают не только вследствие дефицита кислорода, но и в результате накопления в воде значительных количеств углекислого газа, сероводорода и метана. Содержание этих газов обычно повышается параллельно снижению концентрации кислорода и потому особенно губительно для гидробионтов. Во время заморозов в первую очередь гибнут формы, менее устойчивые к дефициту кислорода, а затем и более выносливые, вплоть до самых стойких, если катастрофическое ухудшение условий дыхания затягивается на долгий срок. В водоемах высоких широт заморы обычно возникают зимой, когда лед препятствует поступлению кислорода в воду из воздуха. Летние заморы обычно наблюдаются в стоячих водоемах, особенно во время массового появления водорослей. Вследствие фотосинтетической деятельности растений днем в водоеме кислорода много, ночью его концентрация резко снижается и могут возникать заморные явления, сопровождающиеся гибелью гидробионтов.

Летние заморы могут возникать не только в прудах и озерах, но даже в морях, например, в Азовском и Балтийском. В Азовском море заморы наблюдаются обычно с мая по август во время тихой погоды, когда из-за отсутствия циркуляции воды содержание кислорода в толще, особенно у дна, значительно падает. Снижение кислорода у дна вызывается разложением отмирающих здесь водорослей.

У берегов Перу раз в 11–12 лет происходит массовая гибель зоопланктона и рыб вследствие недостатка кислорода, когда в этот район подходит теплое экваториальное течение Эль-Ниньо.

Особенно остро протекают заморные явления зимой. Донные гидробионты, более приспособленные к существованию в условиях дефицита кислорода, во время заморозов страдают меньше, чем пелагические.

Вопросы для самоконтроля

1. Какими способами достигается увеличение площади тела для улучшения газообмена гидробионтов?
2. Какие способы применяют гидробионты для усиления контакта дыхательных поверхностей с хорошо аэрированной водой?

3. Как ондатра в зимнее время дышит подо льдом?
4. В каких областях и почему обитает большинство гидробионтов, дышащих как растворенным в воде, так и атмосферным кислородом?
5. Как изменяется интенсивность дыхания с ростом и накормленностью гидробионтов?
6. От каких абиотических факторов зависит величина газообмена у гидробионтов?
7. С чем могут быть связаны циклические изменения величины дыхания гидробионтов?
8. Какие формы гидробионтов более устойчивы к дефициту кислорода?
9. Причины заморов.

Глава 9. Питание:

- 9.1. Простейшие.**
- 9.2. Кишечнополостные.**
- 9.3. Черви (плоские, круглые, кольчатые).**
- 9.4. Членистоногие.**
- 9.5. Насекомые.**
- 9.6. Моллюски.**
- 9.7. Бесчерепные.**
- 9.8. Рыбы.**
- 9.9. Земноводные.**
- 9.10. Пресмыкающиеся.**
- 9.11. Птицы.**
- 9.12. Млекопитающие.**

Ни один из гидробионтов не может обойтись без пищи. Она является строительным материалом и источником энергии для жизнедеятельности организма. В процессе питания из окружающей среды поступают соли, вода и органические питательные вещества, которые разносятся по всему организму, при этом из него постоянно должны удаляться ненужные продукты распада. У разных организмов эти процессы происходят по-разному.

По характеру ассимиляции различают: 1) автотрофные; 2) гетеротрофные; 3) миксотрофные организмы.

1. Автотрофные (от греч. *autos* – сам, *trophe* – пища) – это организмы, способные синтезировать органические соединения из неорганических (углекислого газа, воды и неорганических соединений азота и серы). В зависимости от источника потребляемой энергии автотрофы классифицируют на фотосинтезирующие (используют световую энергию) и хемосинтезирующие организмы, которые используют энергию экзотермических химических реакций (в ходе превращения неорганических соединений), т. е. энергию, образующуюся при окислении различных неорганических соединений (водорода, сероводорода, аммиака и др.).

2. Гетеротрофные (от греч. *heteros* – другой, *trophe* – пища) – это организмы, которые нуждаются в готовых органических соединениях. Ими являются животные, а также микроорганизмы. Гетеротрофные организмы получают энергию путем окисления органических соединений.

Для животных характерен голозойный способ гетеротрофного питания, заключающийся в потреблении пищи в виде твердых частиц, с последующей ее механической и химической переработкой.

Для микроорганизмов характерен осмотический способ гетеротрофного питания. При этом способе питание происходит растворенными питательными веществами путем поглощения их всей поверхностью тела.

3. Миксотрофные (от лат. *mixtus* – смешанный и от греч. *trophe* – пища) организмы – это организмы, способные как к синтезу органических веществ, так и к использованию их в готовом виде. Например, эвглена зеленая на свету является автотрофом, в темноте – гетеротрофом.

9.1. Простейшие

Простейшие обладают различными приспособлениями для питания.

У амебы псевдоподии служат не только для движения, но и для захвата пищи. Если в процессе своего образования псевдоподия наталкивается на какой-либо мельчайший организм (бактерии, одноклеточные водоросли и т. п.), то обтекает его со всех сторон. В результате добыча амебы вместе с небольшим ко-

личеством жидкости оказывается внутри цитоплазмы, расщепляется ферментами на простые органические вещества, которые всасываются в эндоплазму. Пищеварительная вакуоль с неперевавшими остатками подходит к любому участку поверхности тела, где ее содержимое выбрасывается наружу.

У инфузории-туфельки на дне особого углубления – около-ротовой впадины помещается клеточный рот (отверстие в пелликуле). Колебания ресничек в направлении ротового отверстия создают непрерывный ток воды. В результате взвешенные в воде частицы пищи через ротовое отверстие попадают в клеточную глотку. Скопившийся пищевой комок, образуя пищеварительную вакуоль, поступает в цитоплазму, где расщепляется ферментами, затем продукты переваривания всасываются через стенку вакуоли в цитоплазму.

9.2. Кишечнополостные

Кишечнополостные – хищники, которые питаются планктоном и другими гидробионтами. У них впервые появляется внеклеточное (полостное) пищеварение, которое происходит одновременно с более примитивным внутриклеточным.

У гидры парализованная или убитая добыча подтягивается щупальцами к растяжимому ротовому отверстию и продвигается в гастральную полость, куда выделяется секрет особых железистых клеток энтодермы, под влиянием которого пища превращается в кашу. Затем эти мелкие частицы подгоняются жгутиками эпителиально-мышечных (пищеварительных) клеток и захватываются с помощью образующихся псевдоподий. Дальнейшее пищеварение происходит в пищеварительных вакуолях пищеварительных клеток. Затем питательные вещества поступают во все клетки организма, а неперевавшие остатки удаляются наружу через ротовое отверстие.

У сцифоидных медуз четырехугольный рот ведет в глотку, представляющую собой короткую трубку. Глотка переходит в желудок, в котором начинается пищеварение под влиянием ферментов, выделяемых железистыми клетками. Затем мелкие частицы пищи поглощаются пищеварительными клетками энтодермы, внутри которых заканчивается переваривание пищи. От желудка отходит система каналов, выстланная клетками, снабженными ресничками. Движение ресничек обеспечивает постоянный ток жидкости.

9.3. Черви (плоские, круглые, кольчатые)

У свободноживущих **плоских червей** имеется пищеварительная система. Например, у трехветвистой планарии на брюшной стороне находится рот, который ведет в глотку. Она переходит в кишечник, имеющий три основные ветви, которые расходятся на слепые отростки. Пищеварительная система слепо замкнута, поэтому ротовое отверстие, как и у кишечнополостных, служит для удаления непереваренных остатков. Стенки кишечника состоят из одного слоя клеток, которые переваривают проглоченные частицы. Переваривание пищи происходит и в кишечной полости под воздействием ферментов, которые выделяются железистыми клетками кишечника.

У **круглых червей** (нематод) пищеварительная система сложнее. У большинства она сквозная. Она начинается ротовой полостью, переходит в пищевод, затем в переднюю, среднюю и заканчивается задней кишкой, открывающейся на заднем конце тела с брюшной стороны анальным отверстием.

У **кольчатых червей** пищеварительная система также состоит из трех основных отделов (передней, средней и задней кишки), но она более дифференцирована. Передний и задний отделы кишечника развиваются из эктодермы, а средний – из энтодермы. У некоторых видов имеются парные слюнные железы. У большинства передняя кишка состоит из глотки, пищевода, зоба и мускульного желудка. Из пищевода пища переходит в зоб, где накапливается, а затем небольшими порциями поступает в желудок. Там пища перетирается и поступает в среднюю кишку. Короткая задняя кишка открывается наружу анальным отверстием.

9.4. Членистоногие

У **членистоногих** в пищеварительной системе появляется сложно устроенный ротовой аппарат, представляющий собой видоизмененные передние конечности. В разные отделы кишечного тракта впадают протоки различных пищеварительных желез.

У **ракообразных**, например, у речного рака, основная роль в откусывании и измельчении пищи принадлежит верхним челюстям. Они имеют вид широких зазубренных пластинок.

Две пары нижних челюстей выполняют функцию жевания. Следующие за ними три пары ногочелюстей помогают при захвате пищи и подаче ее ко рту. Для захвата добычи речной рак пользуется первой парой ходильных ног, снабженных клешнями.

Десятиногие раки питаются в основном водными беспозвоночными, растениями, гниющими органическими остатками. Ротовое отверстие ведет в короткий пищевод, который переходит в желудок, состоящий из двух отделов. В первом (жевательном) отделе происходит механическое измельчение пищи с помощью хитиновых зубцов, а во втором, пилорическом (цедильном), пищевая кашка процеживается и уплотняется. Затем эта кашка поступает в среднюю кишку, затем в пищеварительную железу, где происходит окончательное переваривание пищи и питательные вещества всасываются в кровь. Непереваренные остатки попадают в заднюю кишку, откуда удаляются наружу через анальное отверстие.

Пауки питаются насекомыми, содержимое которых высасывают при помощи специальных приспособлений.

У всех пауков на брюшке развиваются паутинные бородавки – видоизмененные брюшные конечности, на которых мельчайшими отверстиями открываются протоки паутинных желез. Паутинные железы выделяют жидкое вещество, которое застывает, образуя тончайшую нить. С помощью гребенчатых коготков задних ног пауков соединяет все эти нити в одну общую, более толстую неклеящую нить. Из таких нитей паук изготавливает остов ловчей сети в виде рамы с лучами, сходящимися в центре. Когда остов готов, паук выделяет тонкую клейкую паутину, которую располагает в виде спирали.

Самый распространенный на территории России вид водных пауков – паук-серебрянка (*Clubiona fallax*). Он приспособился к существованию под водой, где выстраивает несколько видов наполненных кислородом куполов, имеющих различное назначение.

Перед ртом паука находится первая пара конечностей – короткие когтевидные хелицеры. Вблизи заостренного конца каждой из хелицер открывается проток ядовитой железы. Рот паука ведет в глотку, переходящую в тонкий пищевод, который впадает в сосательный желудок. В глотку открываются протоки слюнных желез, выделяющий секрет, который расщепляет

белки. Средняя кишка имеет несколько слепых выростов, которые увеличивают вместимость и всасывающую поверхность кишечника. В среднюю кишку открываются протоки парной печени, которая выделяет пищеварительные ферменты, а также переваривает и всасывает питательные вещества. Непереваренные остатки пищи скапливаются в задней кишке и через анальное отверстие удаляются наружу.

Паук подстерегает добычу, притаившись недалеко от своей сети, с которой его связывает сигнальная нить, благодаря которой он чувствует малейшие колебания ловчей сети. Когда добыча попадает в сеть, паук вонзает в нее хелицеры и впрыскивает яд, который убивает добычу. После укуса паук окутывает жертву паутиной и удаляется в укрытие. Паук возвращается примерно через час. Проколов покровы добычи, паук выпускает в рану слюну, которая растворяет ткани жертвы. С помощью сокращений мускулатуры глотки и сосательного желудка паук всасывает полужидкое содержимое добычи, от которой остается лишь хитиновый покров. Таким образом, у пауков пищеварение начинается вне организма.

9.5. Насекомые

Ротовые органы **насекомых** имеют разное строение, которое определяется характером пищи и способом ее добычи. У многих насекомых личинка и взрослая форма имеют различно устроенные ротовые аппараты, так как питаются разной пищей.

Исходным типом строения ротового аппарата является грызущий. Такой аппарат имеют насекомые, которые питаются в основном твердой пищей. Спереди и сверху ротовые органы прикрыты складкой хитинового покрова – верхней губой. За ней расположены парные верхние челюсти, представляющие собой твердые зубчатые пластинки, приводимые в движение мышцами. Парные нижние челюсти являются членистыми конечностями. Дальше идет непарная нижняя губа. Другие ротовые аппараты были образованы путем срастания и видоизменения грызущих частей в связи с переходом к питанию жидкой пищей.

Многие перепончатокрылые, которые питаются жидкой пищей, имеют грызуще-сосущий или сосуще-лижущий (лакающий) ротовой аппарат, который сохраняет некоторые черты

грызущего ротового аппарата. Гусеницы бабочек ряда видов семейства ширококрылые огневки (Putaustidae) обитают под водой, а у подводной огневки *Acentria ephemerella* под водой живут и взрослые бескрылые самки.

У бабочек ротовые органы претерпели значительные изменения. У них сформировался сосущий ротовой аппарат, для которого характерна редукция верхней и нижней губ, верхних челюстей. Сосущий аппарат представлен сильно измененными нижними челюстями, которые вытянулись и образовали длинный хоботок. В спокойном состоянии хоботок у бабочек скручен в спираль, а при питании он раскручивается и запускается в цветок. У разных видов бабочек длина хоботка различна и зависит от строения цветков, из которых они добывают нектар.

У комаров ротовой аппарат превращен в колюще-сосущий. Нижняя губа вытянута в длинный сгибающийся желобок, прикрываемый сверху сильно вытянутой верхней губой. Они вместе образуют трубочку, в которую вложены пять очень тонких колющих щетинок, образовавшихся из верхних и нижних челюстей и языкообразного придатка нижней части головы – подглоточника. Когда комар прокалывает кожу, щетинки вонзаются в рану, выдвигаясь из желоба нижней губы, которая, сгибаясь, остается на поверхности раны. Пища всасывается через верхнюю губу, края которой смыкаются, образуя трубку.

Пища насекомых очень разнообразна. Значительное количество питаются различными частями растений, другие – падалью и продуктами гниения. Многочисленны и хищные насекомые, поедающие других насекомых, червей, моллюсков и т. д. Есть и всеядные насекомые, которые питаются как растениями, так и животными.

Пищеварительная система насекомых начинается небольшой ротовой полостью, в которую открываются протоки одной или нескольких пар слюнных желез, секрет которых обеспечивает начальные этапы пищеварения, а также может выполнять другие функции. У насекомых, которые питаются твердой пищей, секрет слюнных желез смачивает и частично растворяет пищу. Слюна кровососущих насекомых содержит вещества, препятствующие свертыванию крови.

Ротовая полость продолжается в мускулистую глотку. У насекомых, которые питаются жидкой пищей, глотка осуществляет сосательные движения. Глотка ведет в узкий пище-

вод, задний конец которого часто расширяется в зоб. У насекомых, которые питаются твердой пищей, за зобом находится жевательный желудок с многочисленными твердыми выростами, способствующими дополнительному перетиранию пищи.

Средняя кишка выполняет функцию переваривания и всасывания пищи. У многих насекомых она имеет многочисленные выросты, увеличивающие ее железистую и всасывающую поверхность. Средняя кишка переходит в заднюю, которая часто имеет большую длину и разделяется на несколько участков. В задней кишке происходит всасывание воды из непереваренных остатков, которые удаляются через анальное отверстие наружу.

9.6. Моллюски

Пищеварительная система моллюсков состоит из трех отделов: переднего отдела, средней и задней кишок, но, в зависимости от характера питания у разных систематических групп, она может иметь свои особенности.

У брюхоногих рот расположен на переднем конце головы. Ротовая полость переходит в мускулистую глотку, в самом начале которой находятся роговые челюсти, за ними – мускулистый язык с радулой. При помощи радулы брюхоногие, например, прудовики, скребут листья и стебли водных растений, а также соскабливают налет из микроорганизмов, образующийся на подводных предметах. С глоткой связаны 1–2 пары слюнных желез. За глоткой следует пищевод, который обычно расширяется в зоб, а затем – в желудок, в который открываются протоки печени. Печень выполняет функцию переваривания и всасывания пищи, а также выделяет ферменты, как пищеварительная железа. В печени также откладываются запасные питательные вещества в виде жира и гликогена. За желудком идет тонкая кишка, которая у разных видов образует одну или несколько петель. Задняя кишка проходит сквозь желудочек сердца и открывается анальным отверстием наружу.

Основу питания двустворчатых составляют одноклеточные водоросли, бактерии, детрит. Двустворчатые пропускают за сутки десятки литров воды, т. е. относятся к группе биофильтраторов. С током воды в мантийную полость поступают пище-

вые частицы. Пищеварительная система двустворчатых, в связи с редукцией головы, имеет более простое строение. У них отсутствуют глотка, челюсти, радула, слюнные железы. Рот у двустворчатых расположен над основанием ноги. По бокам рта находятся ротовые лопасти, покрытые ресничками, которые гонят пищевые частицы к ротовому отверстию. Рот ведет в короткий пищевод, который переходит в желудок. По бокам желудка размещается парная, хорошо развитая печень, которая не вырабатывает ферменты и впадает в желудок. В слепых ответвлениях печени происходит всасывание и переваривание пищи. От желудка отходит средняя кишка, которая образует несколько петель в основании ноги и переходит в заднюю кишку. Задняя кишка, пройдя через желудочек сердца, открывается анальным отверстием, расположенным недалеко от выводного сифона.

У головоногих рот находится на переднем конце тела и всегда окружен щупальцами. Внутренняя поверхность щупалец покрыта присосками, которые помогают хватать и удерживать крупную и скользкую добычу. Рот ведет в мускулистую глотку с мощными роговыми челюстями, которые внешне похожи на клюв попугая. Челюсти используются для дробления добычи на мелкие куски. В задней части глотки расположена радула.

В прямую кишку перед порошицей впадает проток чернильного мешка. Эта железа выделяет чернильную жидкость, которая накапливается в резервуаре. При опасности моллюск сокращает мышцы стенки резервуара, выдавливая содержимое через проток в прямую кишку и далее – через анальное отверстие и воронку. Пигмент, растворяясь в воде в форме облака, дезориентирует нападающего хищника. Моллюск в это время бледнеет и резко изменяет траекторию своего движения. Кроме того, жидкость раздражает глаза хищника и приводит к временной анестезии органов обоняния, что дает моллюску возможность скрыться.

9.7. Бесчерепные

У низших водных хордовых (бесчерепных) пищеварительная система слабо дифференцирована и тесно связана с дыхательной. Для ланцетника не характерно активное разыскива-

ние и захватывание пищи. Он питается мелкими растительными и животными организмами, взвешенными в воде. Пища попадает через рот в глотку вместе с током воды, который возникает при движении окружающих ротовую воронку щупалец. Через жаберные щели вода из глотки поступает в околожаберную полость, а из нее через отверстие у заднего конца тела выводится наружу. Пищевые частицы оседают на желобке, который находится на брюшной стороне глотки и колебаниями ресничек, расположенных на желобке, продвигаются из глотки в кишку. Кишка прямая и не делится на отделы. От брюшной стороны кишки отходит печеночный вырост, выполняющий функцию пищеварительной железы. Непереваренные остатки удаляются наружу через анальное отверстие.

9.8. Рыбы

Рыбы питаются самой разнообразной пищей. Большинство поедают животную или животно-растительную пищу, лишь немногие – только растительную. Устройство ротового аппарата, в связи с различным характером питания, может значительно различаться. Хищные рыбы, например, щука, судак, имеют широкий хватательный рот с острыми зубами на челюстных костях. У рыб, которые питаются планктоном (сельдь), рот средней величины, с небольшими зубами. У питающихся донными беспозвоночными (лещ) характерен всасывательный рот, имеющий вид длинной, иногда выдвигающейся трубки. У добывающих пищу со дна (осетровые) рот расположен на нижней стороне головы.

Слюнные железы у рыб отсутствуют.

У хищных рыб кишечник обычно короткий, а желудок развит хорошо. Рыбы, питающиеся растительной или смешанной пищей, имеют длинный кишечник. Желудок рыб слабо обособлен или совсем отсутствует.

Приемы добычи пищи у рыб очень разнообразны. Многие хищники преследуют свою добычу в открытой воде (судак, акулы). Другие подкарауливают добычу и пытаются сразу же ее схватить, не предпринимая попыток гнаться за ней на большое расстояние (сомы, щуки). Многие донные рыбы приспособлены к раскапыванию грунта и выбору из него кормовых объектов. Электрический угорь поражает электрическим разрядом добычу, перед тем, как ее схватить.

9.9. Земноводные

Земноводные (взрослые особи) исключительно плотоядные животные. Их пищу составляют черви, моллюски и насекомые. Личинки многих бесхвостых земноводных питаются в основном растительной пищей. Они скоблят роговыми челюстями стебли подводных растений, заглатывают плавающие водоросли, а также питаются планктоном. Личинки хвостатых и безногих земноводных питаются животными организмами.

Способы добывания пищи у различных земноводных отличаются. Бесхвостые ловят только движущуюся добычу. Ротовая щель у них ведет в обширную ротоглоточную полость. На дне этой полости находится язык, имеющий собственную мускулатуру. У лягушек язык прикреплен ко дну рта своим передним концом, а его свободная часть в спокойном состоянии обращена внутрь. При ловле добычи язык выбрасывается далеко вперед. У всех земноводных язык выделяет клейкое вещество и служит для ловли мелких животных.

В ротоглоточную полость открываются протоки слюнных желез. Слюна служит только для смачивания пищевого комка, но не способствует пищеварению. Проталкиванию пищевого комка в пищевод помогают глазные яблоки, которые с помощью специальных мышц могут втягиваться внутрь ротоглоточной полости.

Короткий пищевод переходит в слабо выраженный желудок. Кишечник у земноводных более длинный, чем у рыб. Поджелудочная железа развита хорошо. Печень крупная и имеет желчный пузырь. Проток печени впадает в переднюю часть тонкой кишки – двенадцатиперстную кишку. Тонкая кишка переходит в толстую. Прямая кишка хорошо обособлена и открывается в клоаку.

9.10. Пресмыкающиеся

Большинство пресмыкающихся питаются различными животными – от мелких беспозвоночных до крупных млекопитающих, но некоторые, например, черепахи, употребляют и растительную пищу. Способы отыскивания и добывание пищи различны. Крокодилы и водные черепахи подкарауливают добычу, медленно подкрадываются, а затем бросаются на нее с короткого расстояния.

Почти все пресмыкающиеся глотают пищу целиком, не разделяя ее на части и не измельчая. Змеи часто заглатывают добычу, которая в несколько раз толще их тела. Это происходит потому, что кости черепа и неба у них соединены растяжимыми связками, а зубы загнуты назад. Заглатывание добычи происходит постепенно, благодаря попеременному движению левой и правой половины нижней челюсти. Прохождение пищи облегчается выделениями слюнных желез. Большинство змей убивают добычу механическим действием зубов или тела. Например, удав душит добычу, обвиваясь вокруг нее своим телом в несколько витков. Ядовитые змеи убивают добычу ядом. Ядовитые змеи составляют лишь небольшую часть от общего числа змей. В их голове позади глаз находятся ядовитые железы, которые представляют собой видоизмененные слюнные железы, которые вырабатывают яд. Передние зубы имеют каналы или бороздки, по которым в образовавшуюся от укуса на теле жертвы рану стекает яд.

Желудок пресмыкающихся характеризуется толстыми мышечными стенками. Кишечник разделен на тонкую и толстую кишки. На границе толстой и тонкой кишок отходит зачаточная слепая кишка. Толстая кишка открывается в клоаку.

9.11. Птицы

Птицы, в связи с широким распространением, приспособились к питанию разнообразной пищей. Среди них встречаются: растительноядные, плотоядные и всеядные виды. Все современные птицы не имеют зубов. Захват и удерживание пищи происходят с помощью роговых чехлов, покрывающих верхние и нижние челюсти (клюва). Форма и размеры клюва зависят от характера пищи и способов ее добывания. Птицы, которые достают пищу из воды, имеют очень длинные клювы. У хищных птиц относительно короткий, но крепкий и острый крючковидный клюв. Схватывать и удерживать добычу этим птицам помогают острые загнутые когти. Клювом они разрывают добычу на части.

Водоплавающие птицы имеют широкий, сжатый сверху вниз клюв. По краям клюва располагается ряд поперечных ротовых пластинок, которые образуют цедильный аппарат. На конце клюва имеется утолщение – ноготок.

Пищеварительная система птиц состоит из таких же отделов и желез, как и у других позвоночных животных, но у зерноядных птиц имеется зоб, в котором пища смачивается и размягчается. Желудок птиц состоит из двух отделов: железистого и мускульного. В железистом отделе пища подвергается воздействию секрета пищеварительных желез, в мускульном – перетирается. Перетирание пищи происходит благодаря толстым мышечным стенкам мускульного желудка и присутствию в нем специально проглоченных камешков, которые выполняют роль жерновов. В желудке пища превращается в кашицу и поступает в кишечник.

Толстая кишка у птиц короткая и открывается в клоаку. Прямая кишка у птиц отсутствует, что является приспособлением к облегчению тела, так как функция этой кишки – накопление непереваренных остатков и высасывание из них воды.

9.12. Млекопитающие

Млекопитающие по характеру питания делятся на растительноядных и плотоядных, но большинство видов питаются как растительной, так и животной пищей.

Для млекопитающих характерно общее удлинение пищеварительного тракта, его более развитая, по сравнению с другими позвоночными, дифференциация и лучшее развитие пищеварительных желез. Пищеварительная система начинается предротовой полостью, расположенной между мясистыми губами, щеками и челюстями. Губы служат для схватывания пищи, а предротовая полость у некоторых видов – для временного ее накапливания. За челюстями находится ротовая полость, в которую открываются протоки четырех пар слюнных желез. Секрет слюнных желез смачивает пищу и химически воздействует на крахмал, превращая его в сахар. В ротовой полости пища подвергается механическому измельчению с помощью зубов.

Зубы млекопитающих сидят в ячейках челюстных костей и дифференцированы: на резцы, клыки, предкоренные и коренные. У разных групп млекопитающих число, форма и функция зубов, в зависимости от характера питания, значительно отличаются.

В ротовой полости размещен мускулистый язык, который служит для схватывания пищи, лакания воды, поворачивания пищи во время ее пережевывания.

Желудок млекопитающих обладает многочисленными железами, которые вырабатывают желудочный сок, под действием которого начинается расщепление белков. Объем и строение желудка зависят от характера потребляемой пищи. Наиболее сложно желудок устроен у жвачных копытных (гиппопотам, болотная антилопа), которые поедают большое количество грубых растительных кормов. На границе тонкой и толстой кишок у этих животных отходит длинная слепая кишка, в которой пища под влиянием деятельности бактерий подвергается брожению. Из толстой кишки непереваренные остатки поступают в прямую кишку, из которой через анальное отверстие удаляются наружу.

Вопросы для самоконтроля

1. Как захватывает добычу амеба?
2. Как устроен пищеварительный тракт у гидры?
3. Описать пищеварительную систему трехветвистой планарии.
4. Описать устройство пищеварительного тракта десятиногих раков.
5. Описать ротовой аппарат насекомых, питающихся твердой пищей.
6. Из каких отделов состоит пищеварительная система моллюсков?
7. Чем питается ланцетник и как пища попадает в его глотку?
8. Какие отличия в пищеварительном тракте у хищных рыб и питающихся растительной пищей?
9. Как у лягушек проталкивается пищевой комок в пищевод?
10. Как пресмыкающиеся заглатывают пищу?
11. Что такое клюв птиц и как он устроен у большинства водоплавающих птиц?
12. Какие изменения в пищеварительном тракте характерны для млекопитающих?

Глава 10. Экологические факторы среды:

10.1. Абиотические факторы.

10.2. Биотические факторы.

10.3. Антропогенные факторы.

10.4. Типы связей между организмами.

10.5. Действия экологических факторов.

Каждая из сред жизни отличается от другой по характеру воздействия экологических факторов. **Экологический фактор** – это любое условие окружающей среды, способное оказывать прямое или косвенное влияние на живой организм, хотя бы на протяжении одной из фаз его индивидуального развития. Эти факторы делятся на различные группы.

10.1. Абиотические факторы

Абиотические факторы – включают явления и компоненты неживой природы. К ним относятся:

– климатические (свет, влажность, температура, атмосферное давление, солнечная радиация, осадки, и др.);

– геологические (движение ледников, землетрясение, извержения вулканов, и др.);

– орографические (рельеф местности, высота над уровнем моря, экспозиция склона, перепад высот, крутизна склона, и т. д.);

– эдафические или почвенно-грунтовые (плотность, структура, уровень грунтовых вод, химический состав, рН, влагоемкость, тепловой режим почвы, и др.);

– гидрологические (прозрачность воды, соленость, давление, течение, текучесть, проточность, температура, газовый состав, кислотность, и т. д.);

– пирогенные (воздействие огня, или пожары).

10.2. Биотические факторы

Биотические факторы – совокупность воздействий живых организмов друг на друга в популяциях и между популяциями в сообществах. При этом воздействие может происходить между особями одного вида (внутривидовые) и между особями разных видов (межвидовые). По типу взаимодействия, которое оказывают организмы друг на друга, различают:

1. Симбиотические отношения (симбиоз) – это взаимовыгодные отношения, при которых участники извлекают из совместного сожительства пользу или хотя бы не вредят друг другу. Основными видами симбиоза являются: протокооперация, мутуализм, комменсализм.

Протокооперация – взаимовыгодное, но не обязательное сосуществование организмов, пользу из которого извлекают все участники. Например, раки-отшельники и актинии. Актиния защищает рака от хищных рыб, а рак-отшельник, перемещаясь, способствует распространению актиний и увеличению их кормового пространства.

Мутуализм (облигатный симбиоз) – взаимовыгодное сожительство, когда либо один из партнеров, либо оба не могут существовать без сожителя. Например, нахождение симбиотических водорослей в теле простейших, губок, кишечнорастворимых и червей.

Комменсализм – взаимоотношения организмов, при которых один из партнеров получает пользу от сожительства, а другому присутствие первого безразлично. Различают две формы комменсализма: синойкия (квартирничество) и трофобиоз (нахлебничество). Примером синойкии являются взаимоотношения некоторых актиний и тропических рыбок. Тропические рыбки укрываются от нападения хищников среди щупалец актиний, которые имеют стрекательные клетки. Примером трофобиоза служат взаимоотношения крупных хищников и падальщиков.

2. Антибиотические отношения – отношения, при которых один или оба партнера испытывают отрицательное воздействие. Основными видами отрицательного влияния являются: хищничество, паразитизм, аменсализм, конкуренция и др.

Хищничество – одно из наиболее распространенных взаимоотношений между организмами, при котором один из участников (хищник) умерщвляет другого (жертва) и использует его в качестве пищи (например, щука и карась). Состояние популяции хищника тесно связано с состоянием популяции жертв. Однако при сокращении численности популяции одного вида жертв, хищник переключается на другой вид. Например, сомы могут использовать в качестве пищи – рыб, лягушек, птиц и т. д. Хищники сдерживают чрезмерное размножение растительноядных организмов, а также, поедая больных и ослабленных,

препятствуют распространению болезней. Когда защищенность жертвы мала, а хищников много, они могут резко снижать численность поражаемой популяции. Если хищник при этом не может перейти на добывание другой пищи, его численность также снижается. В результате популяция потребляемых организмов начинает восстанавливаться, условия для существования хищников постепенно улучшаются и их снова становится много.

Создается подвижное равновесие между плотностью популяций хищника и жертвы, достигаемое через колебания обоих компонентов системы.

Когда поражаемость жертвы невелика (наличие укрытий и других средств защиты), хищник в отношении ее выступает как стабилизатор численности, предупреждая возникновение демографического взрыва, т. е. резкого возрастания численности популяции жертв, которое приведет к истощению пищевых ресурсов с последующим резким сокращением численности.

В случае малочисленности хищников они не оказывают существенного влияния на популяцию жертв, не усиливая и не ослабляя колебаний ее плотности.

В биоценозах, которые существуют длительное время, острота воздействия хищников на жертву сглаживается, так как в эволюционном процессе вырабатываются различные приспособления, предупреждающие разрушение взаимодействующих популяций.

Каннибализм – частный случай хищничества, при этом хищники и жертвы являются особями одного вида. Например, окуни, не способные потреблять планктон и бентос, могут быть единственными представителями ихтиофауны в некоторых озерах, существуя за счет поедания части своей молодежи, питающейся мелкими гидробионтами. Таким образом, хищники через посредство своей молодежи осваивают кормовые ресурсы, которые не могут использовать непосредственно. В других случаях каннибализм помогает популяции выжить за счет снижения своей численности, если снижается обеспеченность кормом.

Паразитизм – это форма антибиотических отношений, при которой организмы одного вида (паразита) живут за счет другого организма другого вида (хозяина). При этом паразит ис-

пользует живого хозяина как источник пищи и среду обитания. К паразитам относятся: вирусы, патогенные бактерии, грибы, простейшие, паразитические черви и др. Если говорить о месте обитания паразитов, то важно заметить, что могут встречаться эндопаразиты (обитающие внутри хозяина) и эктопаразиты (обитающие на коже и способные передвигаться с места на место и даже находить себе нового хозяина). Различают облигатных и факультативных паразитов. Облигатные паразиты ведут исключительно паразитический образ жизни и вне организма хозяина или при его гибели либо погибают, либо находятся в неактивном состоянии (вирусы). Факультативные паразиты ведут паразитический образ жизни, но в случае необходимости способны жить во внешней среде, вне организма хозяина (патогенные грибы и бактерии).

В процессе эволюции у паразита и хозяина возникли различные адаптации, обеспечивающие выживание как одного, так и другого.

Паразиты играют в биоценозах примерно такую же роль, как и хищники. В одних случаях они вызывают резкие периодические снижения численности поражаемых ими популяций, в результате чего падает численность самих паразитов. Если численность паразитов не очень высока и поражаемость ими ограничена, они могут играть роль стабилизатора плотности популяций.

В случае акклиматизации гидробионтов могут происходить резкие перестройки биоценозов и во взаимодействие вступают паразит и хозяин, исторически не адаптированные друг к другу. В таком случае может произойти массовая гибель новых хозяев.

Аменсализм – тип межвидовых взаимоотношений, при котором один вид воздействует на другой и подавляет его жизнедеятельность, а сам не испытывает никаких отрицательных влияний со стороны подавляемого и не извлекает пользу для себя. Аллелопатия – частный случай аменсализма, при этом один организм выделяет во внешнюю среду продукты жизнедеятельности, губительные для другого организма (распространено у растений, грибов, бактерий).

Конкуренция – тип внутривидовых и межвидовых отношений, при котором организмы соперничают друг с другом за одни и те же ресурсы внешней среды при недостатке последних.

Организмы могут конкурировать за жизненное пространство, пищевые ресурсы, полового партнера, убежище, свет и т. д. Конкуренция приводит к естественному отбору в направлении увеличения экологических различий между конкурирующими видами и образованию ими разных экологических ниш. Конкуренция проявляется тем резче, чем более сходны потребности участвующих в ней. Она может привести к вытеснению одних другими.

Виды конкуренций:

- косвенная (пассивная) – потребление ресурсов среды, необходимых обоим видам;
- прямая (активная) – подавление одного вида другим;
- внутривидовая – это соперничество между особями одного вида;
- межвидовая – между особями разных видов. Возникает между особями экологически близких видов. Ее результатом может быть либо взаимное приспособление двух видов, либо замещение одного вида другим, при этом первый вид переселяется на другое место, переключается на другую пищу или вымирает. Иногда в гидробиоценозе имеется несколько массовых видов одного трофического уровня со сходным типом питания, но в таком случае у них наблюдается расхождение пастбищ, или они держатся на различной глубине, либо на разных участках дна. Если в какой-то период пища имеется в неограниченном количестве, расхождение гидробионтов, например, пресноводных циклопов, по районам обитания наблюдается не столь резко или исчезает.

При внутривидовой конкуренции популяции имеется ряд адаптаций к снижению остроты пищевой конкуренции между особями, например, расхождение спектров питания у гидробионтов разного возраста, пола и состояния.

3. Нейтрализм – такой тип взаимоотношений, при котором два вида сосуществуют на одной территории независимо и не оказывают друг на друга никакого влияния (например, в Антарктике на определенных территориях обитают три вида тюленей. Тюлени Ведделя питаются исключительно рыбой, морские леопарды поедают пингвинов и своих сородичей, а тюлени Росса употребляют в пищу только головоногих моллюсков).

По типу воздействующего организма делят:

- 1) на фитогенные – влияние растительных организмов;
- 2) зоогенные – влияние животных организмов;
- 3) микробогенные – влияние микроорганизмов.

10.3. Антропогенные факторы

Антропогенные факторы – это деятельность человека, приводящая к прямому воздействию на живые организмы и среду их обитания. Воздействие может быть прямым и косвенным. Прямое воздействие направлено непосредственно на живые организмы. Так, нерациональное рыболовство привело к уменьшению численности и даже полному исчезновению многих видов рыб. Акклиматизация некоторых видов гидробионтов привела к их появлению в районах, где они ранее не обитали. Например, сейчас в водоемах Австралии обитают карповые рыбы, которых там прежде не было, они были завезены человеком.

Косвенное воздействие осуществляется человеком сознательно или бессознательно путем изменения ландшафтов, растительного и животного миров, химического состояния атмосферы и водоемов, и т. д.

Например, при незаконной вырубке лесов на Дальнем Востоке образуется много отходов, которые в виде брошенной малоценной древесины, загрязняют водоемы, выделяя высокотоксичные фенольные соединения [31].

Многие дальневосточные предприятия, связанные с добычей и химическими отраслями, часто сливают свои неочищенные отходы прямо в реки и моря. При этом способность дальневосточных рек к самоочищению мала из-за особенностей гидрорежима, дефицита кислорода и малой протяженности.

На условия обитания и воспроизводства рыб существенно влияет зарегулирование стока рек и строительство гидроэлектростанций, при этом происходит сокращение речного стока и, как следствие, сокращаются или полностью уничтожаются места нереста рыб и их нагула [17]. Из естественного оборота изымаются затопленные водохранилищем нерестилища, а ры-

бам проход вверх по реке преграждают плотины. Изменение гидрологического режима, санитарные и непланные попуски воды ухудшают условия развития икры и молоди на значительном протяжении зоны воздействия ГЭС.

Указанные факторы снижают численность популяций рыб в водоемах и, в первую очередь, наиболее ценных видов, что приводит к изменениям как в количественном, так и качественном составе ихтиофауны. В уловах возрастает доля частичковых рыб, снижается или совсем исчезает доля наиболее ценных видов [36].

В настоящее время на р. Колыма в пределах Магаданской области построены две ГЭС и образованы Колымское и Усть-Среднеканское водохранилища. В условиях зарегулирования стока р. Колыма произошли изменения в гидрологическом режиме реки. Более медленный прогрев водных масс в вегетационный период, вследствие сбросов в нижний бьеф ГЭС более холодной воды в летнее время и теплой в зимнее время, отрицательно сказывается на условиях обитания и воспроизводства большинства обитающих в р. Колыма видов рыб [37].

Очень вредна для окружающей среды, в т. ч. и гидросферы, деятельность горнодобывающих предприятий. Например, на территории Магаданской области ведется активная хозяйственная деятельность, связанная с добычей россыпного золота. Это приводит к трансформации речных долин и нанесению большого ущерба речным экосистемам, восстановление которых в северном регионе – очень длительный процесс [36].

Для культурных растений и домашних животных человек создал более комфортные условия существования, что увеличило продуктивность освоенных земель, в результате этого численность диких животных и растений уменьшилась. Создание каскада водохранилищ на р. Волга и каналов, которые связывают ее с северными и южными морями, не только ухудшило среду обитания для многих обитавших там видов рыб, но и создало благоприятные условия для развития новых видов, ранее там не обитавших. Так, в Куйбышевское водохранилище с севера вселился снеток, а с юга – тюлька.

10.4. Типы связей между организмами

Живые организмы определенным образом связаны друг с другом.

Типы связей между видами: трофические, топические, форические, фабрические.

Наиболее важными являются трофические и топические связи, так как именно они удерживают организмы разных видов друг возле друга, объединяя их в сообщества.

Трофические связи возникают между видами, когда один вид питается другим: живыми особями, мертвыми остатками, продуктами жизнедеятельности. Эти связи бывают:

- прямая – проявляется при непосредственном питании, например, хищник–жертва (нерпа–лосось);
- косвенная – возникает при конкуренции разных видов за один пищевой ресурс.

Топические связи проявляются в изменении одним видом физико-химических условий обитания другого вида. Например, аэрация воды фотосинтетиками.

Форические связи возникают, когда один вид участвует в распространении другого вида. Перенос животными семян, спор растений называется *зоохория*, а мелких особей *форезия*.

Фабрические связи заключаются в том, что один вид использует для своих сооружений продукты выделения, мертвые остатки или даже живых особей другого вида. Например, птицы, в т. ч. и водоплавающие, при постройке гнезд используют ветки деревьев, траву, пух и перья других птиц.

10.5. Действия экологических факторов

Существует огромное количество факторов среды, но, несмотря на это, можно выявить общий характер их воздействия на организм. В характере воздействия различных экологических факторов имеются общие закономерности. Факторы среды имеют определенное количественное выражение. Если рассматривать какой-либо фактор, то можно выделить зону оптимума (зону наиболее благоприятную для жизнедеятельности организма), зону пессимума или зону угнетения, и пределы выносливости организма. Оптимум – интенсивность экологического фактора, наиболее благоприятная для жизнедеятельности. Пес-

симум – такое количество экологического фактора, при котором интенсивность жизнедеятельности угнетена. Диапазон устойчивости (выносливости) или толерантности – весь интервал воздействия экологического фактора, при котором возможна жизнь. Различают верхний и нижний пределы выносливости.

Для каждого вида существует оптимум, пессимум и пределы выносливости в отношении каждого экологического фактора. Виды с широкой зоной толерантности называются эврибионтными, с узкой (маловыносливые) – стенобионтными. Организмы, переносящие значительные колебания солености называются эвригалинными, приспособленные к узкому интервалу солености – стеногалинные. Таким же образом по отношению к свету различают эври- и стенофотные, по отношению к температуре – эври- и стенотермные, по отношению к давлению – эври- и стенобатные, и т. д.

Существование и выносливость организма часто чувствительны к двум или более факторам окружающей среды, но решающее значение будет принадлежать фактору, который имеется в минимальном, с точки зрения потребностей организма, количестве. Эта идея легла в основу **закона минимума**, открытого в 1840 г. Ю. Либихом: «Относительное действие отдельного экологического фактора тем сильнее, чем больше он находится по сравнению с другими факторами в минимуме». Другими словами, выносливость организма определяется самым слабым звеном в цепи его экологических потребностей.

Существование организма может определяться не минимальным значением, а, наоборот, избытком любого из факторов. Об этом говорит **закон толерантности**, открытый в 1913 г. В. Шелфордом: «Лимитирующим фактором процветания организма (вида) может быть как минимум, так и максимум экологического воздействия, диапазон между которыми определяет величину выносливости (толерантности) организма к данному фактору». Температура – важнейший из ограничивающих факторов. Большая часть живых существ способна жить при температуре между 0 и 50 °С, что обусловлено свойствами протоплазмы клеток.

Экологические факторы среды могут выступать:

- 1) как раздражители (вызывают приспособительные изменения функций организма);
- 2) ограничители (обуславливают невозможность существования организма в данных условиях);
- 3) модификаторы (вызывают анатомо-морфологические изменения организмов);
- 4) сигналы (свидетельствуют об изменениях других факторов среды).

Существует три основных пути избегания неблагоприятных условий среды:

1. Активный – способствует усилению сопротивляемости и развитию регуляторных процессов организма. При этом осуществляются все жизненные функции организма, несмотря на неблагоприятные факторы среды. Примером могут служить теплокровные животные, которые приспособились к изменениям температуры окружающей среды и способны поддерживать постоянную температуру тела.

2. Пассивный – жизненные функции организма подчиняются изменению факторов среды. Например, при резком изменении условий окружающей среды некоторые организмы (многие бактерии, усоногие раки, насекомые, черви, грибы, и т. д.) способны впадать в анабиоз.

3. Избегание неблагоприятных воздействий – выработка организмом таких жизненных циклов, при которых наиболее уязвимые стадии его развития завершаются в самые благоприятные периоды. Примером могут служить миграции.

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое экологический фактор?
2. Виды экологических факторов.
3. Какие типы взаимоотношений организмов друг с другом известны?
4. Каким может быть воздействие человека?
5. Объяснить суть закона толерантности.
6. Объяснить суть закона минимума.
7. Какие типы связей между видами известны?
8. Как организм может избегать воздействия неблагоприятных условий среды?

Глава 11. Сезонные изменения в жизни гидробионтов:

11.1. Приспособления к климатическим изменениям у простейших, моллюсков, рыб.

11.2. Приспособления к климатическим изменениям у земноводных, пресмыкающихся, птиц, млеко- питающих.

Жизнь водных организмов значительно изменяется в зависимости от сезона. Наиболее ярко сезонные изменения в жизни гидробионтов выражены в северных и умеренных широтах. В основе сезонных явлений лежат сложные приспособительные реакции ритмического характера.

Совпадение периодов жизненного цикла с соответствующим временем года позволяет организмам выжить в конкретных условиях окружающей среды. Сигнальным фактором, который определяет сезонную перестройку биологических процессов в организме, является продолжительность дня. Она служит астрономическим предвестником сезонных изменений температуры. В связи с этим, у организмов, обитающих в северных и умеренных широтах, сформировались специальные фото-периодические реакции – приспособления к климатическим изменениям в разные сезоны.

С наступлением осени во всех средах обитания, в т. ч. и в воде, значительно изменяются условия жизни: уменьшается количество света, понижается температура верхних слоев воды. У большинства гидробионтов при этом замедляются все жизненные процессы.

11.1. Приспособления к климатическим изменениям у простейших, моллюсков, рыб

Простейшие в осенне-зимний период прекращают размножаться, у них замедляется обмен веществ. Через некоторое время они полностью перестают питаться и, освободившись от излишка воды, покрываются плотными оболочками и переходят в покоящееся состояние – цисту. При наступлении благоприятных условий простейшие покидают оболочку цисты и переходят к активному образу жизни.

Взрослые пресноводные гидры осенью погибают, а их многочисленные зародыши, покрытые плотной оболочкой, зимуют на дне водоема. Весной развитие продолжается и появляется новое поколение гидр.

Моллюски проводят зиму в состоянии резко пониженной жизнедеятельности – оцепенении. Они могут без вреда для себя вмерзнуть в лед, а с наступлением подходящих условий возвращаются к активной жизни.

Обитающие на дне водоемов беззубки на зиму зарываются в грунт.

В зимнее оцепенение впадают многие холоднокровные позвоночные: некоторые виды рыб, земноводные и пресмыкающиеся.

У **рыб** годовой жизненный цикл складывается из ряда последовательно сменяющих друг друга этапов: созревания, размножения, нагула и зимовки. Каждый из этих этапов требует различных специфических условий среды, которые присущи местам, находящимся на значительном расстоянии друг от друга. Поэтому рыбам в течение года приходится совершать миграции.

Кроме нерестовых миграций всем рыбам свойственны кормовые миграции. Большинство рыб в период размножения перестают питаться, но затрачивают много энергии на этот процесс, поэтому после размножения у них резко возрастает потребность в пище. В связи с этим они вынуждены перемещаться в места, которые богаты кормом.

Многие виды рыб при зимнем понижении температуры воды становятся малоактивными или даже впадают в состояние оцепенения, при этом сильно понижается обмен веществ. В таком случае они совершают зимовальные миграции и собираются в местах, благоприятных для зимовки, обычно такими местами являются ямы на дне водоемов. У многих видов поверхность тела в это время покрывается толстым слоем слизи, которая защищает их от воздействия низких температур.

Некоторые рыбы, например, караси, зимуют, закапываясь в ил. Иногда они вмерзают в ил и успешно перезимовывают.

Даллия (*Dallia pectoralis*) – вид лучеперых рыб рода даллий семейства умбровых, обитает на северо-востоке России (Чукотка) и Аляске. На зиму закапывается в ил и часто вмерзает в лед, долгое время оставаясь живой.

Хищные рыбы, например, окунь и щука, зимой не прекращают питаться, однако интенсивность их питания меняется. Основной откорм у таких рыб приходится на теплое время года.

11.2. Приспособления к климатическим изменениям у земноводных, пресмыкающихся, птиц, млекопитающих

Все *земноводные* умеренных и северных широт с наступлением неблагоприятных условий впадают в спячку, часто, как и рыбы, собираясь в большие группы. Перед началом спячки в организме земноводных и рыб накапливаются питательные вещества.

Местом зимовки лягушкам может служить любой непромерзающий водоем. В период спячки лягушки живут за счет кожного дыхания и питательных веществ, накопленных с осени. Резкое понижение обмена веществ приводит и к понижению температуры их тела. Лягушки способны переносить охлаждение тела до $-1\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Жабы, тритоны и остромордые лягушки зимуют на суше. Весной земноводные, зимовавшие на суше, переселяются в воду, где происходит спаривание и оплодотворение. После размножения поведение земноводных значительно изменяется. Травяные лягушки и жабы покидают водоемы. Тритоны обитают в воде около 2–3 месяцев. В середине лета они тоже покидают водоемы и вновь становятся наземными животными, причем активны только ночью. В период жизни в воде кожа у тритонов тонкая, обильно увлажняемая выделениями желез. На суше кожа становится толстой и грубой. У обыкновенного тритона полностью исчезает гребень, а у гребенчатого тритона он заметно уменьшается. Это происходит ввиду того, что в период жизни в воде тритоны дышат в основном через кожу, а гребень снабжен значительной сетью кровеносных сосудов, в которых происходит газообмен.

Пресмыкающиеся, как и земноводные, также зимуют на суше в состоянии оцепенения.

Сезонные изменения влияют и на жизнь *птиц*. Их жизненный цикл складывается из нескольких периодов: подготовки к размножению; выведения птенцов; линьки; подготовки к зиме; зимовки.

Подготовка к размножению выражается в образовании пар и занятии определенной территории для гнездования.

Период линьки обычно протекает после размножения. Многие птицы во время линьки теряют способность к полету, поэтому держатся в труднодоступных местах. Во время линьки птицы сильно худеют.

Зимой условия жизни ухудшаются, что связано, в т. ч. и с затруднением в добывании необходимого количества пищи. Это объясняется как ее недостатком в связи с исчезновением насекомых и опаданием семян и плодов, так и сокращением возможности добыть пищу в связи с уменьшением продолжительности светлой части суток, появлением снегового покрова, замерзанием большинства водоемов.

Для периода подготовки к зиме характерно очень интенсивное питание и кочевки в поисках корма, при этом птицы сильно жиреют. У оседлых птиц это является важным приспособлением к переживанию зимы, у перелетных – к дальним перелетам.

Перелетные птицы, придерживаясь постоянных путей, ежегодно совершают перелеты на расстояние в несколько тысяч километров. Время отлета и прилета зависит от условий жизни, в частности от температуры воздуха и замерзания водоемов, в местах гнездования.

У *млекопитающих* жизненный цикл складывается из следующих периодов подготовки к размножению: деторождения и воспитания молодняка; подготовки к зиме и зимовки.

Хотя спаривание может происходить в разное время года, период деторождения и воспитания молодняка обычно приходится у млекопитающих на весну и лето. При выкармливании потомства потребность в корме повышается и животные могут покидать обжитые места.

Период подготовки к зиме у млекопитающих также характеризуется их интенсивным питанием. Увеличение массы тела является важнейшим приспособлением для перенесения неблагоприятных зимних условий.

Зимний период в жизни млекопитающих характеризуется сокращением кормов, трудностями в их добывании и ухудшением качества пищи. Приспособлением для переживания неблагоприятных в кормовом отношении периодов года является запасание корма. Бобры, например, летом питаются водными травянистыми растениями, а на зиму заготавливают древесный корм.

Вопросы для самоконтроля

1. Что является сигнальным фактором, который определяет сезонную перестройку биологических процессов в организме гидробионтов?
2. Как ведут себя простейшие в осенне-зимний период?
3. Что происходит с рыбами при зимнем понижении температуры воды?
4. Как и где зимуют пресмыкающиеся и земноводные?
5. Перечислить этапы жизненного цикла птиц.
6. Как изменяется питание в период подготовки к зиме и в ходе зимовки у млекопитающих?

**РАЗДЕЛ III. ОСОБЕННОСТИ
ПОПУЛЯЦИЙ ГИДРОБИОНТОВ,
КРУГОВОРОТЫ ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ
В ГИДРОБИОЦЕНОЗАХ**

Глава 12. Структура популяций гидробионтов:

- 12.1. Понятие о популяции.*
- 12.2. Пространственные подразделения популяций.*
- 12.3. Величина, численность и плотность популяций.*
- 12.4. Рождаемость и смертность.*
- 12.5. Плодовитость.*
- 12.6. Возрастная структура популяции.*
- 12.7. Половой состав популяции.*
- 12.8. Пространственная структура популяции.*
- 12.9. Этологическая структура популяции.*
- 12.10. Экологические стратегии популяций.*

12.1. Понятие о популяции

Биологический вид – это совокупность особей, обладающих наследственным сходством морфологических, физиологических и биохимических особенностей, способных к скрещиванию с образованием плодовитого потомства, приспособленных к определенным условиям жизни и занимающих в природе определенную область (ареал). Виды часто занимают большой ареал, в пределах которого особи распределены неравномерно, группами. Такие группы называются *популяциями*.

Термин «популяция» был впервые введен в 1903 г. В.Л. Йогансенем для обозначения «естественной смеси особей одного и того же вида, неоднородной в генетическом отношении». По определению, данному в 1980 г. С.С. Шварцем, популяция – это элементарная группировка организмов определенного вида, обладающая всеми необходимыми условиями для поддержания своей численности необозримо длительное время в постоянно изменяющихся условиях среды.

Термин «популяция» используют в узком смысле слова, когда говорят о конкретной внутривидовой группировке, населяющей определенный биогеоценоз, и в широком смысле, для обозначения обособленных групп вида, независимо от того, какую территорию она занимает.

Популяция – не просто сумма особей, обитающих на определенном пространстве, а новое биологическое образование, структурная единица биосистемы.

Каждая структурная единица биосистемы имеет свои «индивидуальные» цели и вместе с тем обладает тенденцией к образованию коллективов, так как в них легче достигается реализация собственной цели – сохранения индивидуальности, сохранения совокупности собственных задач.

Каждая живая система всегда стремится повысить степень своей стабильности, создать условия, при которых воздействия факторов, способных разрушить систему, сводятся к минимуму. Совместными усилиями отдельных членов биоценоза среда видоизменяется в направлении большей пригодности для обитания. Чем мощнее коллективы гидробионтов, тем более эффективнее они осуществляют преобразование среды в интересах стабилизации своего существования.

Коллективы гидробионтов преобразуют косное тело (воду) в биокосное, делая ее более пригодной для массового развития жизни.

Размерная структура биоценозов зависит от величины организмов, образующих популяции. Размерный состав популяции – важный момент в их характеристике, так как с увеличением особей величина их относительной поверхности и соответственно энергетическая активность падают. С возрастанием порядка размерной группы снижается темп размножения и численность организмов, повышается высота их организации и продолжительность жизни.

В биосфере выделяют отдельные участки, более или менее разграниченные в пространстве, в которых биоценозы взаимодействуют с абиотической средой. Такие участки биосферы называют *биогеоценозами*.

Трофическая структура. В каждом биоценозе есть популяции автотрофных организмов (*продуцентов*), образующих из минеральных веществ органические. Продуценты вне зависимости от систематического положения представляют в биоценозе его первый трофический уровень. Следующие трофические уровни представлены потребителями органического вещества – *консументами*. Консументы, которые питаются продуцентами, образуют второй трофический уровень биоценоза.

Третий трофический уровень возникает в биоценозе, когда в нем присутствуют популяции хищников, живущих за счет поедания растительноядных животных. Организмы второго и последующих трофических уровней соответственно называются консументами первого, второго и последующих порядков. Кроме продуцентов и консументов, в каждом биоценозе существует еще одна трофическая группа, образуемая *редуцентами*. К этой группе относятся гетеротрофные растения (бактерии и грибы), которые существуют за счет отмерших организмов, минерализуя их органическое вещество. Благодаря деятельности редуцентов многие минеральные вещества, необходимые для существования продуцентов и постепенно изымаемые ими из окружающей среды, снова возвращаются в нее и делают возможным непрерывный круговорот веществ в биоценозах.

Путь, по которому органическое вещество продуцентов перемещается с одного трофического уровня на другой, называется пищевой цепью. Совокупность пищевых цепей в биоценозе образует пищевую сеть. С переходом от одного трофического уровня к другому численность и общая биомасса особей обычно снижаются, так как на каждой ступени трансформации органического вещества происходит его потеря. В результате образуются так называемые пирамиды чисел и биомасс, характеризующие степень уменьшения количества организмов с переходом от одного трофического уровня к другому. Ввиду того, что мелкие организмы при данной биомассе обычно создают больше органического вещества, чем совместно с ними существующие крупные, то пирамида биомасс не всегда закономерно сужается к вершине.

Трофическую структуру характеризует соотношение в биоценозе количества организмов разных трофических уровней и редуцентов, а также соотношение форм с разными типами питания. Пищевая структура наиболее проста, когда все особи данного трофического уровня принадлежат к одной и той же пищевой группировке или же все организмы других трофических группировок играют в нем очень малую роль. Самая сложная пищевая структура у биоценозов, в которых формы с различными типами питания многочисленны и представлены сходным количеством особей.

Установлено, что чем выше биомасса биоценоза (т. е. чем больше пищи в биотопе), тем однообразнее его пищевая структура. С передвижением от полюсов к тропикам уменьшается количество пищи, биомасса биоценозов падает и одновременно повышается пищевое разнообразие. Биоценозы высоких широт не обладают такой разветвленной пищевой сетью, как в тропической зоне. Кроме этого, пищевые цепи в тропиках обычно значительно длиннее, часто образованы четырьмя–пятью звеньями, а в высоких широтах характерны 3–4-членные цепи. Способы питания животных в тропиках более разнообразны, чем в высоких широтах. Заметно упрощается трофическая структура биоценозов и с повышением кормности водоемов. Подобная картина прослеживается и в случае резкого обеднения фауны, вызываемого крайними условиями существования. Чем сбалансированнее биоценозы, тем сложнее их пищевая структура.

Видовая структура. В состав каждого биоценоза входит некоторое количество видов, каждый из которых представлен популяциями различной величины. Число видов и их представленность количеством особей, биомассой или другими показателями характеризуют видовую структуру биоценозов. В состав биоценозов обычно входит много видов, но только один или несколько резко выделяются по своей численности и биомассе. Такие виды называются *доминантными*, несколько уступающие им по количеству – *субдоминантными*, остальные – *второстепенными* и совсем редкие – *случайными*. Оценка значения вида в биоценозе зависит от выбора показателя. Так, вид может оказаться доминантным по биомассе, но субдоминантным или даже второстепенным по численности. В биоценозе значение по численности относительно выше у популяций, представленных мелкими организмами, по биомассе – у форм с крупными особями. Часто степень доминантности вида оценивают по той роли, какую он играет в трансформации веществ и энергии.

Доля доминирующего вида в биоценозе обычно тем выше, чем количественно богаче биоценоз. В небольших водоемах, например, в прудах с однообразной фауной, но высокой плотностью населения, видовая структура биоценозов менее сложна, чем в крупных озерах и морях.

Иногда наблюдается явления *викариата* – замещение видов одного рода другими видами того же рода. Это замещение может происходить в географическом аспекте, когда виды одного рода встречаются в разных водоемах, занимая одну и ту же нишу (белуга в Волге и калуга в Амуре), тогда это явление называется *географический викариат*. Экологический викариат – когда близкородственные виды встречаются в одном водоеме (лещ и синец), но занимают разные экологические ниши. Все такие виды называются *викарирующими* [18].

Популяциям свойствен рост, развитие, способность поддерживать существование в постоянно меняющихся условиях. В экологическом понимании популяция представляет собой важнейшую генетическую единицу вида и с позиций современной экологии ее рассматривают как элементарную единицу процесса микроэволюции. Именно популяция обладает важнейшим качеством – способностью к перестройке своего генофонда в ответ на изменения в окружающей среде. Любая популяция занимает определенное местообитание и определенную экологическую нишу.

12.2. Пространственные подразделения популяций

Ареал вида – это область географического распространения (территория или акватория) особей рассматриваемого вида вне зависимости от степени постоянства их обитания в данной местности, но исключая места случайного попадания (заноса, залета, захода, заплыва, и т. п.) в соседние регионы [28].

Ареал может быть сплошным и дизъюнктивным (разорванным). Разрыв ареала может происходить из-за возникновения различных преград (водных, горных) и в результате этого появляются пространства, не заселенные представителями данного вида. Выделяют различные центры ареалов: центр возникновения вида в пределах ареала; геометрический центр; центр обилия – часть ареала, на которой сосредоточено наибольшее количество представителей данного вида.

Величина ареала может зависеть от приспособительных возможностей вида: от исторически сложившихся условий; способности вида к расселению; наличия конкурирующих видов.

Виды различаются в зависимости от характера распространения и величины ареала: космополиты, убикисты, эндемики, реликтовые виды.

Космополитами называются виды, представители которых встречаются на всех материках. Таких видов очень мало, большинство являются полукосмополитами. **Убиквисты** характеризуются очень широкими ареалами и способны существовать в несходных местообитаниях. **Эндемики** имеют небольшие ограниченные ареалы. **Реликтовые** виды имеют узкие ареалы, а ранее они имели более широкое распространение.

Для животных различают трофический и репродуктивный ареалы, между которыми существует связь в виде путей пролета (птицы) и путей миграции (млекопитающие и рыбы).

Для рыб ареал обычно делят на следующие части:

- репродуктивная, т. е. область, где обычно происходит размножение особей вида;
- нагульная, где совершается откорм особей;
- зимовальная, т. е. область зимовки вида;
- иногда выделяют стерильную, т. е. участки, куда заносится молодь, но жить невозможно.

Популяции различаются по размерам занимаемой территории, размерам и степени генетической самостоятельности, длительности существования, способу размножения особей и т. д.

В зависимости от размеров занимаемой территории Н.П. Наумов в 1963 г. выделил три типа популяций: элементарные, экологические и географические.

Элементарная (локальная) популяция, или **микрораспуляция** – это совокупность особей вида, занимающих какой-то небольшой участок однородной по условиям обитания площади. Количество микрораспуляций зависит от того, насколько разнообразны условия обитания (чем они разнороднее, тем больше локальных популяций, и наоборот). Смешение особей элементарных популяций, которое часто происходит в природе, нередко стирает границы между ними.

Экологическая популяция формируется как совокупность элементарных популяций. В основном это внутривидовые группировки, которые слабо изолированы от других экологических популяций вида, и обмен генетической информацией происходит между ними часто, но существенно реже, чем между элементарными популяциями.

Географическая популяция формируется как совокупность экологических популяций. Это группа особей, населяю-

щих территорию с географически однородными условиями существования. Географические популяции занимают сравнительно большую территорию, довольно основательно разграничены и относительно изолированы. Они различаются плодовитостью, размерами особей, рядом экологических, физиологических, поведенческих и других особенностей. Генетический обмен между особями географической популяции является редким, но все же возможен. Если же между особями двух географических популяций обмен генетической информацией не происходит длительное время в результате влияния каких-либо факторов (например, пространственной изоляции), то происходит возникновение новых видов. Такой процесс называется аллопатрическим видообразованием.

С.С. Четвериковым в 1903 г. было сформулировано **правило объединения в популяции**: индивиды любого живого вида всегда представлены не изолированными отдельностями, а их определенным образом организованными совокупностями.

По способности к самовоспроизведению и самостоятельной эволюции популяции делят:

1. **Перманентные** (постоянные) – относительно устойчивые в пространстве и во времени, способные к неограниченно длительному самовоспроизведению, являются элементарными единицами эволюции.

2. **Темпоральные** (временные) – неустойчивые в пространстве и во времени, неспособные к длительному самовоспроизведению, с течением времени такие популяции либо преобразуются в перманентные, либо исчезают.

Способность к воспроизводству является одним из важнейших свойств живых систем, а, следовательно, и популяций. Иногда встречаются совокупности особей одного вида, которые не воспроизводят себя и существуют в определенном биотопе длительное время за счет поступления новых особей извне. Такие группировки называют *псевдопопуляциями*. *Зависимыми* называются популяции, которые воспроизводят себя лишь частично и в значительной мере существуют за счет иммиграции особей. Популяции, которые полностью воспроизводят себя, а в отдельных случаях обеспечивают и пополнение псевдопопуляций и зависимых популяций, К.В. Беклемишевым были названы независимыми [1].

По способу размножения популяции делят:

1. **Панмиктические** – состоят из особей, размножающихся половым путем (для них характерно перекрестное оплодотворение).

2. **Клональные** – состоят из особей, которым характерно только бесполое размножение.

3. **Клонально-панмиктические** – включают в себя особей с половым и бесполом размножением.

Популяции, будучи групповыми объединениями, обладают рядом специфических свойств, которые не присущи каждой отдельной особи. Различают свойства популяции (скорость роста, численность, плотность, рождаемость, смертность, выживаемость и др.) и структуру популяции (половая, возрастная, генетическая, пространственная и др.). Особое значение для человечества имеет такое свойство популяции, как воспроизводство биомассы (биологическая продуктивность), т. е. образование органического вещества (биологической продукции). Темп продуцирования органического вещества зависит от специфических особенностей популяции и от условий ее существования.

12.3. Величина, численность и плотность популяций

Величина популяции определяется числом и суммарным весом (биомассой) составляющих ее особей. В одних случаях популяции имеют колоссальную численность и сравнительно малую биомассу, например, бактерии, простейшие, водоросли. Сравнительно невысокую численность, но значительную биомассу могут иметь популяции рыб, млекопитающих.

Соотношение между численностью и биомассой популяции является одним из ее характерных признаков.

Популяции одного вида, обитающие в разных водоемах или на отдельных участках, могут значительно отличаться между собой по соотношению численности и биомассы особей. Популяции гидробионтов, обитающие в водоемах или их участках с большой акваторией, обычно многочисленнее, так как имеют больше жизненных ресурсов.

Чем больше особей в популяции, тем разнообразнее ее генофонд и шире диапазон каждого фактора, в пределах которого могут существовать особи. Резкие изменения среды, в связи

с этим, легче переносятся большой популяцией, чем малой. При таких изменениях часть особей, которые оказались за пределами своей экологической валентности, погибает, но другие выживают и популяция сохраняется.

Численность популяции – это общее количество особей на данной территории или в данном объеме. Численность популяции может значительно изменяться во времени. Она зависит от биотического потенциала вида и внешних условий.

По состоянию численности популяции разделяются:

1. **Стабильная** – интенсивности рождаемости и смертности сбалансированы, численность и ареал обитания находятся на одном уровне.

2. **Растущая** – происходит превышение рождаемости над смертностью, т. е. наступает вспышка массового размножения.

3. **Сокращающаяся** – смертность превышает рождаемость. Обычно это происходит из-за изменений факторов внешней среды.

Плотность популяции – это количество особей или биомасса на единицу площади либо объема. Средняя плотность – численность или биомасса на единицу всего пространства. Удельная или экологическая плотность – численность или биомасса на единицу обитаемого пространства, доступной площади объема, которые фактически могут быть заняты популяцией. Плотность популяции – изменчивая величина и зависит от ее численности. При возрастании численности не наблюдается увеличение плотности лишь в том случае, когда возможно расширение ее ареала и перераспределение особей популяции по территории.

Известно, что при уменьшении размера организмов интенсивность их обмена возрастает, поэтому, чем они мельче, тем при меньшей их общей биомассе достигается определенная величина суммарного метаболизма, играющая роль в ограничении плотности популяции. Например, в оптимальных условиях число крупных особей, развивающихся и живущих одновременно в 1 м³ воды, в несколько раз ниже, чем мелких.

От плотности популяции зависят дыхание, питание, размножение и многие другие жизненные функции отдельных особей популяции. Так, молодь мурманской сельди не питается, когда

рыбы содержатся поодиночке. Молодь азовского леща в стае питается интенсивнее, чем в одиночку, а взрослые рыбы, наоборот, потребляют корма больше, когда находятся вне стаи.

Групповой эффект иногда может возникать на основе зрительного восприятия особи. Например, золотые рыбки снижают потребление кислорода, когда содержатся поодиночке, но видят свое отображение в зеркале.

Недостаточная плотность популяции отрицательно на нее влияет, затрудняя отыскание особей противоположного пола, создание необходимой концентрации половых продуктов в водной среде во время размножения и т. п. Избыточная плотность популяции также ухудшает условия ее существования, снижая обеспеченность особей пищей. Для каждого вида существует оптимальная плотность популяции для существования в той или иной конкретной обстановке. В связи с этим, имеется ряд механизмов поддержания плотности популяций на необходимом уровне. Главный из них – саморегуляция численности по принципу обратной связи с количеством ограниченных жизненных ресурсов, в частности пищи. Когда пищи становится меньше, темп роста особей снижается, возрастает смертность, половая зрелость наступает позже, снижается пополнение популяции, и ее плотность падает. Улучшение условий существования сопровождается изменениями противоположного характера и плотность популяции возрастает до определенного предела, превышение которого снова ведет к уменьшению концентрации особей.

Регуляция плотности может обеспечиваться изменением темпа размножения, а также регулироваться за счет *каннибализма*.

С увеличением плотности популяций усиливается активная и пассивная эмиграция особей.

Плотность популяций может регулироваться и выделением метаболитов, угнетающих рост и развитие особей своего вида.

В пространстве, которое занимает популяция, распределение особей может быть различным.

Типы распределения особей внутри популяции:

1. **Случайное** (беспорядочное) – когда вероятность встретить особь в каждой из точек пространства одинакова. Такой

тип распределения встречается редко и, в частности, характерен для потребителей донного органического вещества, когда его содержание в грунте на разных участках сравнительно одинаково.

2. Равномерное (однообразное) – возникает в однородной среде и острой конкуренции или антагонизме между гидробионтами. Например, особь офиуры прогоняет со своего кормового участка других офиур. Рассредоточиваясь, особи проявляют свою активность на определенной площади, защищая ее от вторжения других особей. Такое поведение характерно для многих форм бентоса, некоторых головоногих и иглокожих.

3. Групповое (пятнистое) – встречается наиболее часто, при этом может быть беспорядочно-кучным, однообразно-кучным и агрегатно-кучным. Такое распределение имеет место, если наиболее благоприятные для существования особей условия среды распределены мозаично, что чаще всего и наблюдается в водоемах. Этот тип, несмотря на усиление конкуренции между особями внутри скопления, обеспечивает популяции более высокую устойчивость по отношению к неблагоприятным условиям, по сравнению с отдельной особью. Скопления гидробионтов могут возникать в местах с благоприятным кислородным, температурным, солевым, световым или другими режимами. Такие скопления называют *агрегациями*. В случае, когда сгущения организмов создаются в результате проявления биотических отношений, говорят о *конгрегациях* особей.

Кратковременные конгрегации для охоты могут образовывать различные гидробионты. Например, хищные рыбы образуют временные коалиции, чтобы окружить добычу, оттеснить ее от укрытий. Часто организмы образуют в толще воды брачные рои, которые помогают особям разного пола находить друг друга.

12.4. Рождаемость и смертность

Рождаемость – число новых особей, появившихся за единицу времени в результате размножения. Различают максимальную рождаемость (максимальную реализацию возможности рождения при отсутствии лимитирующих факторов среды) и фактическую рождаемость (реальную реализацию возможности рождения).

Общая рождаемость – число новых особей, появившихся за единицу времени. Удельная рождаемость выражается в числе особей на особь в единицу времени.

Правило максимальной рождаемости (воспроизводства): в популяции имеется тенденция к образованию теоретически максимально возможного количества новых особей.

Если вид размножается с большой скоростью и чутко реагирует на изменения условий среды, то численность его популяций быстро и существенно изменяется.

Численность каждой популяции непрерывно снижается вследствие естественной смертности, в результате уничтожения другими организмами и гибели из-за неблагоприятных контактов с абиотическим окружением. Темп этого снижения характеризует смертность популяций.

Смертность популяции – это количество особей, погибших за одну единицу времени. Различают минимальную смертность (минимально возможную величину смертности) и фактическую смертность (реальную величину смертности).

Абсолютная (общая) смертность – это число особей, погибших в единицу времени. Относительная (удельная) смертность выражается отношением абсолютной смертности к численности популяции. В популяциях мелких гидробионтов смертность в значительной степени определяется выедаемостью особей и их гибелью в результате неблагоприятных условий абиотической среды. В популяциях крупных организмов ведущую роль играет отмирание старых особей.

Для популяций гидробионтов наиболее обычна смертность, характеризующаяся снижением гибели организмов по мере их роста и усиления эффективности различных защитных средств. Иногда наблюдается пульсация смертности в связи с цикличностью наступления у организмов такого состояния, когда они особенно уязвимы для врагов, например, периодическое сбрасывание защитного покрова у высших раков.

Типы смертности:

1. Одинаковая смертность во всех возрастах. Встречается редко и только у популяций, которые постоянно находятся в оптимальных условиях.

2. Повышенная гибель особей на ранних стадиях развития. Этот тип свойственен большинству растений и животных. Максимальная гибель животных происходит в личиночной фазе

или в молодом возрасте, у многих растений – в стадии произрастания семян и всходов. У насекомых до взрослых особей доживает 0,3–0,5 % от отложенных яиц, у многих рыб – 1–2 % от количества выметанной икры.

3. Повышенная гибель взрослых, в первую очередь – старых особей. Отмечается у насекомых, личинки которых обитают в местах с благоприятными условиями.

Под ростом популяции понимается увеличение их численности или биомассы, выраженное в абсолютных или относительных показателях. Рост численности популяции наблюдается, когда она к исходному моменту имеет меньше особей по сравнению с их количеством, возможным в данных условиях. Такая ситуация возникает, например, ранней весной во многих водоемах с почти отсутствующим фитопланктоном, который затем начинает бурно развиваться, давая весеннюю вспышку. Когда величина популяции достигает определенного уровня, ее рост прекращается, заменяясь колебаниями в обе стороны от некоторой средней величины, если не происходит каких-либо изменений в среде, в соответствии с чем установится новый уровень численности и биомассы особей.

Скорость роста популяции – изменение ее численности в единицу времени. Скорость роста популяции может быть положительной, отрицательной и нулевой. Она зависит от рождаемости, смертности и миграции.

Прирост популяции – разница между рождаемостью и смертностью.

Физиологическая продолжительность жизни – определяется только физиологическими возможностями организма. **Максимальная продолжительность жизни** – та, до которой может дожить лишь малая доля особей в реальных условиях среды.

12.5. Плодовитость

Плодовитость гидробионтов – это видовое приспособление, направленное на сохранение оптимальной численности популяции в изменяющихся условиях среды. Плодовитость популяции определяется числом особей, участвующих в размножении, частотой этого процесса и количеством зачатков, образуемых отдельными организмами.

Основные понятия и термины, принятые для характеристики плодовитости рыб [30]:

Плодовитость рыб – количество нормально развитых икринок, выметываемых самками. В случае так называемого *живорождения* – количество выметываемых личинок или мальков.

Потенциальная плодовитость – количество первоначально сформированных половых клеток [27]. Применяется для моноциклических рыб.

Исходная потенциальная плодовитость – число ооцитов, заканчивающих протоплазматический рост и готовых перейти к трофоплазматическому росту [21]. Применяется для полициклических рыб.

Конечная плодовитость (КП) – количество зрелых икринок, сформированных в яичнике самки к началу очередного икрометания.

Рабочая плодовитость (РП) – количество икринок, которое можно извлечь из самки при взятии ее на инкубацию при искусственном разведении рыб (термин используется в рыбководстве). РП, как правило, всегда ниже ИАП, особенно у рыб, которые нерестятся порционно.

Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) – общее количество зрелых икринок, выметываемое одной самкой за один нерестовый сезон (или количество икринок, находящихся в яичниках самок непосредственно перед икрометанием). С увеличением размера гидробионтов этот показатель обычно растет.

Физиологическая индивидуальная плодовитость (ФИП) – количество зрелых икринок, отложенных одной самкой в течение вегетационного периода.

Относительная плодовитость (ОП) – количество икринок, приходящихся на 1 г массы тела самки. С увеличением размера гидробионтов этот показатель как правило падает.

Индивидуальная относительная плодовитость (ИОП) – количество зрелых икринок, выметываемых одной самкой за один нерестовый сезон в пересчете на 1 г массы тела самки без внутренностей [20]. Иногда ИОП обозначается как число икринок в расчете на единицу длины рыбы. Этот показатель, как

правило, изменяется, в большую или меньшую стороны, по мере увеличения размеров тела рыбы. Поэтому для сравнения ИОП рыб из различных популяций целесообразно брать особей одинаковых размеров.

Популяционная плодовитость (ПП) – количество зрелых икринок, выметываемых всеми самками популяции за один нерестовый сезон [15]. Другие авторы называют плодовитостью популяции суммарное число икринок, отложенное одной самкой за всю ее жизнь [22].

М.В. Бондаренко с соавторами, рассматривая популяцию норвежской весенне-нерестующей сельди, указывает на популяционную плодовитость как на основу универсального показателя условий формирования численности поколений [16].

Г.В. Никольский предложил показатель относительной популяционной плодовитости – плодовитость ста, тысячи или десяти тысяч рыб данной возрастной структуры нерестового стада [24].

Если невозможно определить общее количество нерестящихся самок, в качестве ПП можно принять количество икринок, выметываемых одной самкой за один нерестовый сезон, в пересчете на одну среднюю самку или на одного среднего производителя в популяции [15].

Следует учитывать, что абсолютную численность рыб можно определить лишь для небольших популяций, которые легко можно наблюдать в природных условиях. Например, для лососей, обитающих в небольшой реке. В большинстве случаев мы можем определить лишь относительную численность рыб в популяции, причем численность рыб из года в год может колебаться и притом значительно. Следовательно, популяционная плодовитость, как суммарная плодовитость всех рыб популяции в определенный год, может также сильно колебаться, что неудобно при сравнении ПП различных популяций в разные годы. Поэтому показатель популяционной плодовитости удобнее обозначать как плодовитость одной средней самки, т. е. половозрелой самки, имеющей осредненные показатели длины, возраста и т. д.

Средняя величина плодовитости выработана исторически как приспособление, которое обеспечивает пополнение убыли

популяций. Следовательно, у менее приспособленных видов к неблагоприятным условиям высокая смертность в молодом (личиночном) возрасте компенсируется значительной плодовитостью.

Формы с длительным циклом развития, как правило, более плодовиты, чем с коротким циклом. Число генераций, образуемых в течение жизни, и количество зачатков за один срок размножения, с одной стороны представляет собой видовое свойство, с другой – зависит от внешних условий. По числу образуемых поколений различают формы, размножающиеся в течение своей жизни один или несколько раз. Только один раз в жизни размножаются и потом гибнут поденки, многие двукрылые, большинство дальневосточных лососей и многие другие гидробионты. Организмы, размножающиеся несколько раз в своей жизни, могут быть однолетними и многолетними. Среди многолетних могут быть формы, дающие за один год одно, два или много поколений.

С приближением к экватору увеличивается число популяций гидробионтов с многократным икротетанием, так как кормовая база для молоди здесь более стабильная, чем в высоких широтах.

Установлено, что существуют зависимости индивидуальной абсолютной плодовитости от других биологических показателей (от возраста, длины и массы тела рыбы, от ее темпа роста, от упитанности и жирности, от массы ооцитов), а также от абиотических факторов среды: температуры воды и воздуха, сроков нереста, ледовитости, численности хищников, циклов солнечной активности, интенсивности промысла, численности гидробионтов в популяции, от обеспеченности пищей на различных этапах жизненного цикла [30].

С увеличением возраста, размеров и массы тела самок ИАП обычно возрастает, хотя у самых крупных и старых особей этот показатель снижается, что объясняется, видимо, замедлением темпа роста и затуханием репродуктивных способностей, как это показано для гижигинско-камчатской сельди, основные нерестилища которой расположены на побережье Гижигинской губы зал. Шелихова, в пределах Магаданской области [29].

Обычно младшие возрастные группы относительно наиболее плодовиты.

Выявлено, что у быстрее растущих и более жирных рыб количество икринок оказывается больше. Механизм этого явления связан или с созреванием дополнительных ооцитов или, наоборот, в условиях голодания – с резорбцией их части.

В значительной степени плодовитость зависит от размера образуемых ооцитов. Чем они меньше, тем большее их число может рождасть организм, но при этом перспектива достижения каждым зародышем репродуктивной зрелости сильно сокращается.

Популяционная плодовитость может увеличиваться в результате созревания особей в более раннем возрасте.

Плодовитость обычно тесно коррелирует со степенью заботы о потомстве. Как правило, у червей, ракообразных, моллюсков и рыб, охраняющих свои яйца, зародышей образуется гораздо меньше, чем у гидробионтов этих же групп, не проявляющих никакой заботы об охране потомства. У водных организмов в большинстве случаев преобладает наружное оплодотворение, поэтому для них характерна относительно высокая плодовитость. При наружном оплодотворении шансы на встречу гамет относительно невысоки и гидробионты компенсируют это повышением числа вырабатываемых гамет.

В условиях низкой обеспеченности пищей при высоком прессе хищников иногда образуются карликовые, рано созревающие формы, имеющие высокую воспроизводительную способность.

У популяций одного и того же вида и у близких видов, обитающие в высоких широтах обычно менее плодовиты, чем в низких, что связано с большим прессом хищников в низких широтах.

У многих гидробионтов с повышением плотности популяций плодовитость снижается, с повышением – возрастает. В уплотненных популяциях часто наблюдается снижение количества самок, что приводит к падению темпа размножения и снижению численности популяции.

12.6. Возрастная структура популяции

Соотношение особей разного возраста в популяции изменяется в зависимости от состояния окружающей среды.

В популяции группы по экологическому возрасту разделяются:

1. **Предрепродуктивная** (префертильная) – объединяет особей, возраст которых не достиг способности к воспроизведению.

2. **Репродуктивная** (фертильная) – группа, способная воспроизводить новых особей. У большинства гидробионтов длительность этой стадии выше, чем предрепродуктивной.

3. **Пострепродуктивная** (постфертильная) – группа особей, которые по ряду причин утратили способность участвовать в воспроизведении новых поколений. У многих поденок, дальневосточных лососей эта стадия отсутствует, так как организмы после размножения эти организмы погибают.

Для одних видов характерна многовозрастная структура, другие представлены организмами с короткими жизненными циклами.

В популяции со сложной возрастной структурой представлены все возрастные группы, одновременно живут несколько поколений. Для рыб многовозрастная структура отражает приспособленность популяции к устойчивой кормовой базе, слабому уничтожению взрослых особей и лабильным условиям воспроизводства, а гидробионты с коротким жизненным циклом адаптированы к противоположным условиям.

В сокращающихся популяциях преобладают старые особи, которые уже не способны интенсивно размножаться. В благоприятных условиях наблюдается прирост популяции, при этом характерна относительно высокая численность молодых особей.

В быстрорастущих популяциях преобладают интенсивно размножающиеся молодые особи. В стабильных популяциях это соотношение, как правило, составляет 1:1.

Возрастную структуру популяции можно представить графически при помощи **возрастных пирамид**. Если основание пирамиды широкое, это означает, что рождается больше потомства, рождаемость превышает смертность и численность растет. Если же особей младших возрастных групп меньше, чем более старых, то пирамида перевернута и численность будет сокращаться.

А. Лотка в 1925 г. сформулировал **правило стабильности возрастной структуры популяции**: любая естественная популяция стремится к стабильной возрастной структуре, четкому количественному распределению особей по возрастам. Но правило применимо лишь к высшим организмам с возрастной структурой популяций и не имеет свойств универсальности.

12.7. Половой состав популяции

Генетический механизм определения пола обеспечивает расщепление потомства по полу в отношении 1:1, так называемое соотношение полов. В силу разной жизнеспособности мужского и женского организмов это первичное соотношение часто отличается от характерного для взрослых особей.

С увеличением доли самок возрастает темп воспроизводства популяции, но снижается жизнестойкость пополнения, поэтому в благоприятных условиях у некоторых гидробионтов резко преобладают самки, вплоть до полного исчезновения самцов. Это наблюдается летом у многих низших ракообразных и коловраток. Когда условия обитания ухудшаются, относительная численность самцов в популяциях повышается, так как это ведет к более жесткому отбору производителей и соответствующему повышению жизнестойкости потомства.

Одинаковое соотношение самцов и самок в популяции, обеспечивая необходимый темп пополнения и достаточный уровень его жизнестойкости, в наилучшей степени отвечает требованиям рекомбинирования наследственного материала и обогащения генофонда, что резко повышает возможности выживания популяций в меняющихся условиях среды.

12.8. Пространственная структура популяции

Особи в пространстве могут размещаться неравномерно, от мозаичности – с незанятым пространством между отдельными скоплениями особей, до диффузности – когда члены популяции независимы друг от друга.

По типу использования пространства все животные подразделяются на оседлых и кочевых. **Оседлые** – отличаются инстинктами привязанности к своему участку и стремлением вернуться на хорошо знакомую территорию. Оседлому образу жизни присущи преимущества: на знакомой территории облегчается ориентация, животное тратит меньше времени на поиски

корма и быстрее находит укрытие от врага. С другой стороны, – оседлый образ жизни угрожает быстрым истощением пищевых ресурсов, если плотность популяции становится чрезмерно высокой. **Кочевой** образ жизни имеет свои преимущества: животные не зависят от запасов корма на определенной территории. Однако постоянные перемещения способствуют большей гибели от хищников. Поэтому кочевой образ жизни, как правило, присущ стадам и стаям.

12.9. Этологическая структура популяции

Этологическая или поведенческая структура популяции – система взаимоотношений между членами одной популяции.

Наиболее характерные образы жизни:

1. **Одиночный.** Полностью одиночное существование организмов в природе не встречается. Причиной этого является невозможность осуществления их основной жизненной функции – размножения. Однако для некоторых видов характерны очень слабые контакты между совместно живущими особями. Встречается у сомов, шук и т. д.

2. **Семейный.** Усиливает связи между родителями и их потомством. Различают семьи отцовского, материнского и семейного типов.

3. **Колониальный.** Колонии – это групповые поселения оседлых животных, которые могут существовать длительное время или создаваться на период размножения. Колонии животных отличаются разнообразием – от простых территориальных скоплений одиночных форм до объединений, где отдельные члены, как органы в целостном организме, выполняют разные функции видовой жизни. По мере усложнения колониального объединения поведение, а нередко физиология и строение отдельной особи все больше и больше подчиняются интересам всей колонии.

4. **Стаи** – временные объединения животных, которые проявляют биологически полезную организованность действий. Стаи облегчают выполнение каких-либо функций в жизни вида: добыча пищи, защита от врагов, миграции.

Действия стаи по способам координации действий:

1. Эквипотенциальные – без выраженного доминирования отдельных членов (обычно у рыб). Стаи рыб изменчивы по ве-

личине, форме, плотности, нередко переформируются по несколько раз в сутки. Обычно рыбы группируются в стаи в светлое время суток, при зрительном контакте с другими особями. Нахождение в стае помогает рыбам эффективнее спасаться от преследований хищников. Оборонительный маневр стаи состоит в том, что особи быстро и согласованно разбегаются в стороны перед хищником, огибая его, и снова сплачиваются, а нападающий оказывается в пустоте. Это дезориентирует хищника, исключает его прицельные броски и затрудняет охоту. Вечером стаи рыб часто рассредоточиваются, а утром формируются заново, ввиду того, что в темноте рыбы не могут согласованно маневрировать и легче обнаруживаются хищниками с помощью обоняния. Часто новое формирование происходит за счет объединения особей ранее входивших в состав разных стай. Благодаря этому, во вновь формирующуюся стаю входят особи с разным опытом, объединенный фонд условных рефлексов возрастает и становится доступным всей стае. Для поведения рыб в стае характерен имитационный рефлекс – подражание действиям соседей. При этом имитационный рефлекс наблюдается у рыб только по отношению к особям того же размера и с ненарушенной координацией движений.

В стаях птиц существует постоянная сигнализация, звуковая и зрительная связь между особями, которая используется для обнаружения благоприятных мест ночевки и отдыха, источников корма, восходящих потоков воздуха и т. д.

2. Стаи с лидерами, где животные ориентируются на поведение одной или нескольких, как правило, наиболее опытных особей (стаи крупных птиц или млекопитающих).

5. **Стада** – более длительные и постоянные объединения животных по сравнению со стаями. Здесь осуществляются все основные функции жизни вида: добывание корма, защита от хищников, миграции, размножение, воспитание молодняка и т. д.

В основе группового поведения животных в стадах лежат взаимоотношения доминирования-подчинения, основанные на индивидуальных различиях между особями. Одним из вариантов организации стад являются группы с временными или относительно постоянными лидерами. Это особи, на которых концентрируется внимание других, а они, в свою очередь, своим поведением определяют направление перемещения, места кор-

мления, реакцию на хищника и т. д. Деятельность лидера не направлена непосредственно на подчинение других особей. Лидером становится более опытный член стада. Стадо действует как единое целое, подражая лидеру. Часто стадо ведет старая самка.

Выделяются объединения в крупных стадах, которые представляют семейные или возрастные группы с внутренними, более дружелюбными контактами, чем с членами других аналогичных групп.

Наибольшей сложностью отличается поведенческая организация стад с вожаками и иерархическим соподчинением особей. В отличие от лидеров, вожаки характеризуются поведением, направленным непосредственно на активное руководство стадом: специальными сигналами, угрозами и прямыми нападениями. Здесь нередко возникают разделения «прав» и «обязанностей» и более сложные формы общественного поведения, выгодные для группы в целом. В стаде ранг каждой особи определяется многими причинами: возрастом, физической силой, опытом и наследственными качествами животного. Как правило, сильные и опытные особи, с устойчивым типом нервной системы, доминируют над слабыми. Это проявляется в праве на самку, преимуществе при поедании пищи, передвижении в группе и др.

Доминирование-подчинение весьма различно у разных видов. Главные из них – «линейная» иерархия и деспотия. При *линейной* иерархии особи, принадлежащие к каждому рангу, подчинены предыдущим, но главенствуют над последующими. В таком ряду последние животные – самые бесправные в группе. Животные низшего ранга ведут себя покорно перед всеми остальными, подходят к пище в последнюю очередь. Они изгоняются с лучших мест отдыха, не подпускаются к самкам и т. д.

Следующим вариантом иерархии является *деспотия* или доминирование одного животного над всеми остальными членами группы.

Ранг животного в группе определяется столкновениями между особями в виде прямой борьбы или ритуальных угроз. После установления ранга всех членов группы прямые столкновения между ними прекращаются и порядок поддерживается

сигнальным или ритуальным поведением. Иерархически организованному стаду свойствен закономерный порядок перемещения, определенная организация при защите, расположении на местах отдыха и т. д.

Биологический смысл иерархической системы доминирования-подчинения является в создании согласованного поведения группы, выгодного для всех ее членов. После «расстановки сил» животные не тратят лишней энергии на индивидуальные конфликты, а в целом группа получает преимущества, подчиняясь наиболее сильному и опытному индивидуумам. Это имеет большое значение для выращивания молодняка, в обеспечении защиты от хищников, предупреждении от опасности, миграциях и т. д. Например, в сложных ситуациях (голодовках и др.) гибнут большей частью слабые, подчиненные особи, но под защитой группы они имеют больше возможности выжить, чем в одиночку. Иерархия четко выражена не только в стадах у млекопитающих, но и в колониях у птиц, у ряда беспозвоночных: насекомых, ракообразных и пр.

Многие виды животных нормально развиваются только тогда, когда объединяются в большие группы. Оптимизация физиологических процессов, ведущая к повышению жизнеспособности при совместном существовании, называется *эффект группы*. Он проявляется как психофизиологическая реакция отдельной особи на присутствие других особей своего вида и вызывает ускорение темпов роста животных, повышение плодовитости, более быстрое образование условных рефлексов, повышение средней продолжительности жизни индивидуума и др.

12.10. Экологические стратегии популяций

Приспособления особей в популяции направлены на повышение вероятности выживания и оставление потомства. Экологическая стратегия популяции – это общая характеристика ее роста и размножения.

Экологические стратегии популяций отличаются большим разнообразием, но существует всего два типа эволюционного отбора: *r*-стратегия и *K*-стратегия. Быстро размножающиеся виды называют *r*-видами. Это, как правило, пионерные виды

нарушенных местообитаний. Эти виды быстро размножаются, их скорость размножения не зависит от плотности популяции, они расселяются широко и в больших количествах, обычно имеют малые размеры и малую продолжительность жизни особей, являются слабыми конкурентами, защитные приспособления развиты слабо.

У K -видов скорость размножения чувствительна к плотности популяции и остается близкой к уровню равновесия, определяемому величиной K , они размножаются и расселяются медленно, обычно имеют крупные размеры и большую продолжительность жизни особей, являются сильными конкурентами, защитные приспособления развиты хорошо.

Одну и ту же среду обитания разные популяции могут использовать по-разному, поэтому в одном и том же местообитании могут сосуществовать виды с r - и K -стратегией. Между этими крайними стратегиями существуют переходы. Ни один из видов не подвержен только r - или только K -отбору.

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое популяция?
2. Что такое ареал вида?
3. Какие виды ареалов известны?
4. Какие типы популяций известны?
5. Какой тип распределения особей наиболее распространен в природе?
6. Охарактеризуйте численность и плотность популяции.
7. Охарактеризуйте рождаемость, смертность, скорость роста популяции.
8. Чем определяется плодовитость популяций гидробионтов?
9. Каким образом живые организмы могут разделять жизненное пространство?
10. Что такое стая?
11. Что такое колония?
12. Что такое стадо?
13. Что такое «эффект группы»?
14. В чем различия экологических стратегий популяций?

Глава 13. Особенности популяций гидробионтов:

- 13.1. Основные отличия гидробиоценозов от наземных сообществ.**
- 13.2. Особенности размножения гидробионтов и его ритмы.**
- 13.3. Особенности роста популяций гидробионтов.**
- 13.4. Особенности возрастной структуры, а также связи параметров популяции с улучшением условий питания гидробионтов.**
- 13.5. Особенности периодичности динамики численности и биомассы популяций гидробионтов.**

13.1. Основные отличия гидробиоценозов от наземных сообществ

По сравнению с наземными сообществами, гидробиоценозы имеют существенные отличия. Главное отличие – микроскопические размеры подавляющего большинства продуцентов, обуславливающие высокий уровень их метаболизма и соответственно исключительно быстрый темп размножения. Ввиду этого соотношение производителей и потребителей органического вещества в водных сообществах иное, чем в наземных. Например, в Мировом океане зоомасса выше фитомассы примерно в 19 раз, а на суше растительная масса почти в 1000 раз больше животной.

В гидробиоценозах за счет единицы фитомассы, представленной быстро размножающимися водорослями, может существовать значительно большая зоомасса консументов, чем в наземных сообществах. Дисбаланс усиливается еще и тем обстоятельством, что микроскопические водоросли могут полностью использоваться на питание водными животными, а наземные растения, особенно деревья, непосредственно утилизируются фитофагами лишь в небольшой степени. Кроме того, роль фотосинтетиков в водной среде существенна только в верхней части литорали, в других вертикальных зонах они не имеют значения. На суше растения существуют почти во всех вертикальных зонах.

Другая характерная черта водных биоценозов – огромная роль в них биохимических межорганических связей. В воду выделяются и в ней содержатся различные продукты метабо-

лизма организмов, оказывающих различное влияние на особи своего и других видов. При этом в одних случаях наблюдается стимулирующее воздействие одних популяций на другие, в других – угнетающее. Например, у берегов Флориды и Южной Африки от «красного прилива», когда в воде массово развиваются водоросли динофлагелляты, от их токсических выделений гибнут миллионы рыб.

Третье значительное отличие водных биоценозов от наземных заключается в том, они очень часто функционируют в условиях дефицита кислорода, который на суше имеется практически в неограниченном количестве.

Кроме того, водные биоценозы в отличие от наземных сильно стратифицированы по вертикали, так как их компоненты располагаются в водной толще, иногда имеющей многокилометровую глубину.

Наряду с этим, основными факторами, влияющими на биопродуктивность, на суше являются температура и режим увлажнения. В воде второй фактор не играет значения.

Кроме биоценозов полного состава, в водной среде имеются своеобразные биологические системы, в которых автотрофный компонент частично или полностью отсутствует. К таким системам относятся планктон и бентос афотической зоны морей, население очень загрязненных сточных вод, фауна и флора, которые развиваются на очистных сооружениях, в подземных водах, в различных закрытых хранилищах воды и т. п. Население всех перечисленных биотопов имеет свои характерные параметры, которые могут поддерживаться неопределенно долгое время, т. е. представляют собой самовоспроизводящуюся биологическую систему. Она функционирует за счет поступлений в нее готового органического вещества, в котором одновременно содержится и энергия для обеспечения процессов трансформации.

Будучи целостной биологической системой, биоценозы характеризуются определенной структурой, спецификой взаимодействия между отдельными элементами, определенным типом круговорота веществ и потока энергии, обеспечивающим самовоспроизводство сообщества, и рядом других характерных черт.

Биоценозы как системы слагаются из отдельных элементов, разнообразные признаки которых можно рассматривать в различных аспектах: трофическом, таксономическом, размерном и т. д.

В низких широтах, где условия обитания гидробионтов обычно стабильнее, популяции малочисленнее, чем в умеренных и полярных зонах. По мнению Л.Л. Численко (1981), популяции гидробионтов, которые обитают в тропических морях, вероятно, благодаря своей малочисленности, легче проникают в континентальные водоемы, чем формы, обитающие в высоких широтах, которые адаптированы к существованию в больших популяциях и поэтому не могут проникать в водоемы, объемы которых недостаточны для поддержания количества особей на высоком уровне.

При увеличении плотности популяций гидробионтов у малоподвижных форм бентоса наблюдается всплывание особей в толщу воды и перенос их течениями, часто на очень большие расстояния. Чрезмерное увеличение плотности в популяциях гидробионтов, особенно морских, предупреждается образованием пелагических личинок, переносимых течениями также на значительные расстояния.

В значительной мере плотность популяций гидробионтов, особенно бактерий, водорослей и беспозвоночных, зависит от выедания их другими организмами. С повышением плотности популяций указанных выше групп гидробионтов, возрастает кормовая ценность образуемых ими пастбищ (кормовой базы) и соответственно увеличивается приток потребителей, снижающих концентрацию поедаемых особей. Уход потребителей с оскудевших пастбищ создает благоприятные условия для повышения плотности популяций кормовых организмов. На плотность популяций может влиять и паразитарный фактор: чем выше плотность популяции и больше контакт их друг с другом, тем сильнее осуществляется циркуляция паразитов и тем сильнее они воздействуют на численность хозяев. У промысловых гидробионтов на плотность популяций значительное влияние оказывает интенсивность вылова.

13.2. Особенности размножения гидробионтов и его ритмы

Для каждой популяции гидробионтов характерна та или другая форма размножения, причем она может изменяться в зависимости от внешних условий, например, бесполое размножение может смениться половым. Обычно это происходит в связи с ухудшением условий существования и ведет к снижению рождаемости, вместе с тем повышая жизнестойкость пополнения.

Губки и мшанки используют наряду с половым размножением вегетативное, что повышает эффективность пополнения популяций в неблагоприятных условиях (перенаселения, подкисления воды, изменения ее солевого состава, ухудшении дыхания и питания, недостатке света и др.), когда образующиеся стойкие стадии (геммулы губок, статобласты мшанок) обеспечивают воспроизводство популяции, прерванное на тот или иной период (высыхание и промерзание водоемов).

Метагенез свойствен многим кишечноплостным. Гетерогония широко распространена в популяциях низших ракообразных и коловраток.

Размножение в популяциях гидробионтов обычно происходит с различной интенсивностью, т. е. ритмично. Существование ритмики размножения объясняется с одной стороны необходимостью синхронизации образования новых поколений с теми периодами, когда в водоемах имеются условия для роста и развития молоди. С другой стороны, выброс половых продуктов будет сопровождаться наибольшим эффектом их встреч в случае одновременного массового появления яиц и сперматозоидов. В любом участке гидросферы условия для развития молоди не постоянны во времени, следовательно, возникает та или иная периодичность размножения, которая связана в основном с сезонными и суточными изменениями в поступлении солнечной энергии. В водоемах умеренных и высоких широт ритмы размножения выражены особенно четко, так как там колебания притока солнечной энергии наиболее резки.

Приуроченность периода размножения к определенному сезону определяется, в основном, динамикой температур. Некоторые виды начинают размножаться не при определенной

температуре, а в случае резких изменений в ее ходе. Гидробионты, обитающие в одном водоеме, но имеющие разное зоогеографическое происхождение, обычно размножаются в разные сроки: холодноводные виды в теплых водах – с наступлением температурного минимума (наибольшего похолодания), а тепловодные виды в холодных водах – с наступлением максимума, т. е. в самое теплое время года. У космополитов период размножения обычно сильно растянут и температура окружающей среды может различаться на 16 °С.

Сроки наступления размножения у видов, имеющих пелагических личинок, коррелируют с периодом массового появления фитопланктона, которым питается молодь.

Лунная периодичность размножения.

Периодичность размножения, связанная с чередованием фаз Луны, по-видимому, в значительной степени вызвана чередованием периодов различной освещенности, а также сменой приливов и отливов. Она бывает двух типов:

1. Размножение происходит несколько раз в течение одного лунного месяца, причем наиболее интенсивно в новолуния или полнолуния.

2. Размножение приурочено только к какой-то одной фазе Луны, т. е. происходит один раз на протяжении лунного месяца.

Суточные ритмы размножения.

Изменения в интенсивности размножения, связанные с чередованием дня и ночи, наиболее характерны для популяций мелких организмов, у которых очень короткий жизненный цикл. Кроме того, суточная ритмика при откладке яиц наблюдается у тех гидробионтов, которые размножаются многократно на протяжении одного или нескольких сезонов года.

Утренние и вечерние роения с последующей откладкой яиц характерны для многих водных насекомых.

13.3. Особенности роста популяций гидробионтов

На рост популяции гидробионтов влияет эффективность использования съеденной пищи [10]. Эффективность питания является важнейшим фактором, регулирующим численность вида. Ни один организм не может прирасти на большую и даже равную величину вещества, чем составляла его пища, так как не всё из пищи усваивается и не все из усвоенного идет в рост.

Степень усвояемости разных пищевых объектов существенно отличается. Одним из показателей эффективности питания является кормовой коэффициент, показывающий, сколько килограммов данного корма должно быть съедено рыбой для получения одного килограмма прироста ее массы. При питании легкоусвояемой, калорийной пищей кормовой коэффициент уменьшается. Для хищных рыб он обычно равен 2–5, для питающихся зоопланктоном и ракообразными – 10–20, для тех, кто поедает моллюски – около 40, для растительных – от 30 до 150. С ростом рыбы кормовой коэффициент возрастает. Если качество пищи не соответствует потребностям рыбы, то кормовой коэффициент повышается. Таким образом, численность и биомасса вида зависят от биомассы пищи.

Первичными продуцентами органического вещества являются хемосинтезирующие бактерии и в основном микро- (фитопланктон) и макрофиты. Растениями питаются многие беспозвоночные и некоторые рыбы. Причем с продвижением от экватора в низкие широты число видов, питающихся макрофитами, резко и быстро падает. Например, рыбы и морские ежи, специализирующиеся на питании морскими травами, отсутствуют в бореальных водах, хотя многочисленны в тропиках.

Беспозвоночных потребляют мирные рыбы, а их – хищники. В результате различных пищевых взаимодействий складываются трофические (пищевые) цепи. Чем ниже трофический уровень, который занимает вид, тем, как правило, мельче размеры его особей, выше прирост их общей биомассы, например, за год за счет быстрой смены поколений, а численность – выше. Чем выше трофический уровень (хищники), тем крупнее особи по сравнению с объектом их питания (жертвой), а их биомасса – меньше, вследствие чего их численность еще меньше. Есть исключения из этого правила: наиболее крупные водные животные – киты, а из рыб – китовые акулы, питаются зоопланктоном, а многие крупные наземные животные – растительные.

В водных экосистемах зоопланктонные организмы крупнее одноклеточных водорослей, рыбы, поедающие планктон, еще крупнее, а хищные рыбы, как правило, крупнее своих жертв, но имеют наименьшую численность, по сравнению с ними и тем более с фито- и зоопланктонными организмами.

У большинства видов рыб в процессе их онтогенеза происходит смена кормовых объектов. На ранних этапах развития рыбы питаются мелкими объектами низкого трофического уровня. На поздних этапах развития они переходят на крупный корм более высокого трофического уровня и, следовательно, меньший по биомассе. Таким образом, в процессе онтогенеза внутривидовая пищевая конкуренция возрастает, являясь наименьшей на ранних этапах развития. Однако следует учесть, что и сама численность рыб с возрастом падает из-за естественной смертности, снижая пищевую конкуренцию.

Из-за ограниченности территорий нереста и возможного несовпадения мест нереста и мест концентрации кормовых объектов, недостаток пищи может непосредственно вызывать гибель части популяции и на ранних этапах онтогенеза, особенно на этапе перехода с питания желтком на внешний корм. Существенное значение при этом имеет обеспеченность личинок желточным кормом, что в большей степени зависит от обеспеченности пищей родительского стада в предыдущий нересту сезон.

Напряженность пищевых отношений между видами, питающимися сходными группами кормов (планктон, бентос и др.), в пределах фаунистического комплекса может быть ослаблена благодаря специализации в питании различными видами организмов. В таких случаях обычно совпадают лишь второстепенные компоненты пищи. В случае резких изменений жизни, виды, слагающие комплекс, могут в основном переходить на питание второстепенными объектами, и на почве питания этими объектами у них могут обостряться пищевые отношения с видами-конкурентами того же комплекса.

В условиях недостатка пищи копеподы высоких и умеренных широт опускаются в глубинные слои и впадают в диапаузу, неподвижно вися в толще воды. При этом низкая температура более глубоких слоев дополнительно снижает траты на обмен.

В процессе формирования вида вырабатывается ряд приспособлений для расширения его кормовой базы.

Повышение выживаемости особей в процессе индивидуальной жизни достигается прежде всего существованием разных видов специфических форм постэмбрионального развития. В благоприятных условиях чаще встречаются виды с непрямым

развитием, а в более суровых – с прямым. Развитие с метаморфозом, т. е. существование вида в форме особей, резко отличных друг от друга по своему строению и потребностям, имеет существенное значение для увеличения численности популяций. Наличие питающихся планктоном пелагических личинок у бентосных организмов позволяет им использовать корм, не потребляемый взрослыми гидробионтами, а ранний переход личинок к самостоятельному питанию делает возможным сокращение количества питательных веществ в яйцах, что в свою очередь создает предпосылку для повышения плодовитости особей. С другой стороны, молодь, образующаяся при развитии с метаморфозом, менее сформирована и выживаемость неокрепших личинок низкая. Пелагические личинки бентосных организмов в конце своего развития должны осесть на дно, но каким оно окажется под ними в это время – далеко не всегда зависит от их выбора и значительное количество молоди гибнет, оказываясь на неподходящих субстратах. Таким образом, обе формы развития выгодны и уязвимы по своему, ввиду чего в различной степени свойственны видам, обитающим в разных условиях.

Характерно, что с продвижением от экватора к полюсам и от прибрежных мелководий к батиметральным глубинам непрямо развитие, характеризующееся наличием пелагических личинок, наблюдается все реже. Это отмечено у переднежаберных и двустворчатых моллюсков. Важный фактор, определяющий распространение бентосных форм с пелагическими личинками, – степень обеспеченности их пищей. В тропиках количество фитопланктона, следовательно, количество пищи для пелагических личинок на протяжении всего года сравнительно одинаково. С продвижением к полюсам периоды присутствия фитопланктона укорачиваются, и приурочить выход пелагических личинок ко времени, когда для них есть пища, биологически сложнее. Следовательно, экологическая выгода непрямого развития с перемещением к полюсам снижается, и виды, которым оно свойственно, становятся более редкими.

Большинство видов имеет один тип развития на протяжении своего ареала, однако у некоторых гидробионтов, например, у многих моллюсков с ареалом, захватывающим резко раз-

личные по своим условиям районы моря, отдельные особи, живущие в неодинаковых экологических условиях, могут обладать разными формами развития (прямой и непрямой).

Большое значение для выживания особей имеет регулирование темпа развития. Например, при отсутствии подходящего субстрата метаморфоз личинок донных гидробионтов может задерживаться на несколько дней или даже недель. Это имеет огромное значение для увеличения возможностей выбора подходящего субстрата и представляет собой важнейший фактор повышения выживаемости личинок.

С ускорением развития особей все меньшее их число становится жертвой различных неблагоприятных воздействий внешней среды. Вместе с тем сокращение развития часто сопровождается уменьшением размеров и соответственно плодовитости особей, и поэтому не всегда выгодно для вида. Когда среда становится особенно неблагоприятной, многие гидробионты прекращают активное существование и, приобретая в это время значительно большую устойчивость к внешним воздействиям, за счет снижения темпа развития повышают свою выживаемость.

В соответствии с конкретными условиями среды и состоянием популяции, скорость роста и его характер у особей могут существенно меняться, обеспечивая маневренность использования жизненных ресурсов и наибольшую эффективность выживания организмов. Высокий темп роста обычно сокращает длительность жизненного цикла особей, уменьшая вероятность гибели каждой из них и, следовательно, снижает смертность в популяциях. Когда условия благоприятны, темп роста повышается, и популяция, используя сложившуюся обстановку, быстро увеличивает свою биомассу. В неблагоприятных условиях рост особей замедляется и популяция может полностью останавливать процесс своего воспроизводства, когда режим для ее работы становится полностью неудовлетворительным. Так возникает периодичность роста у особей популяций, обитающих не только в высоких, но и в низких широтах. Например, у тропических кораллов рост замедляется в период выпадения дождей, когда вода более мутная, и во время ослабления пассатных ветров, что влечет за собой снижение проточности воды

с ухудшением условий дыхания и питания. С продвижением к полюсам в природе возрастают сезонные контрасты и периодичность роста в популяциях гидробионтов приобретает все более массовый и резче выраженный характер, особенно в континентальных водоемах, где условия среды меняются особенно сильно.

Как правило, рост носит аллометрический характер, т. е. пропорции тела гидробионтов в онтогенезе меняются. Вместе с тем он обычно сопровождается изменением пропорций и в соотношении отдельных тканей, т. е. является гетерогенным. Аллометрия и гетерогенность роста имеют приспособительное значение и заметно влияют на выживаемость особей и смертность популяций. Например, преимущественный рост в высоту, обуславливающий высокотелость рыб, резко снижает их выедаемость хищниками. Аллометрия роста беспозвоночных, особенно сопровождающаяся образованием различных шипов, выростов, колючек, играет огромную защитную роль и сильнее выражена в условиях повышенного пресса хищников. По этой причине, в частности, «колючесть» особей в популяциях тропиков высока, так как там относительное количество хищников выше, чем в умеренных и высоких широтах.

Приспособительное значение гетерогенности роста хорошо прослеживается на примере жиронаклопления. В тропиках, где условия питания на протяжении года сходны, жирность особей в популяции колеблется в небольших пределах. В высоких широтах в благоприятные для питания периоды рост особей сопровождается образованием большого количества жира, последующее использование которого во время перерыва в питании повышает их выживаемость. Например, у сигов в северной части их ареала сезонная ритмика жиронакопления выражена слабее, чем в южной, где имеет место перерыв или значительное снижение интенсивности питания в жаркое время года.

Анализируя биологические закономерности роста рыб, указывает на следующие особенности [23]:

1. Рост – это видовое приспособление, направленное на регуляцию численности и биомассы популяции и темпа ее воспроизводства.

2. Более быстрый линейный рост неполовозрелых особей способствует более раннему наступлению половой зрелости и меньшему выеданию хищниками до достижения половой зрелости. В большинстве случаев наступление половой зрелости связано с достижением определенных, специфических для данного вида размеров, а не возраста. Более интенсивный, чем в предыдущий период жизни, темп наращивания массы тела у половозрелых особей обеспечивает более быстрый темп наращивания плодовитости популяции.

3. До достижения половой зрелости основные энергетические ресурсы, поступающие в организм, расходуются на белковый рост и увеличение длины особей. После достижения половой зрелости основные энергетические ресурсы расходуются на наращивание массы тела и накопление резервных веществ.

4. Изменчивость роста особей в популяции изменяется в связи с изменением обеспеченности пищей. Увеличение изменчивости при ухудшении условий питания приводит к расширению кормовой базы и увеличению возрастного ряда особей, впервые достигших половой зрелости. При повышении обеспеченности пищей изменчивость размеров одновозрастных особей уменьшается, а возрастной ряд впервые созревших особей сокращается.

5. Смежные поколения оказывают взаимное влияние на рост особей, их слагающих. Мощные (урожайные) поколения обычно несколько затормаживают рост как последующего, так и предыдущего поколений. Это является одним из эффективных способов самонастройки популяции на определенный режим воспроизводства в меняющихся условиях жизни.

13.4. Особенности возрастной структуры, а также связи параметров популяции с улучшением условий питания гидробионтов

Для популяций гидробионтов характерны сезонные изменения возрастной структуры: весной в пресных водоемах появляется колоссальное количество молодежи, зимой доминируют более старшие возрастные группы. В море периодическое омоложение популяций происходит в период, благоприятный для размножения. У видов, которые размножаются один раз

в год или реже, возрастная структура сильно зависит от урожайности отдельных поколений. Во многих популяциях отнерестившиеся особи погибают, тем самым изменяя соотношение возрастных групп.

С перемещением от полюса к экватору в возрастной структуре популяций наблюдаются характерные изменения. В арктической и бореальной зоне устойчивость воспроизводства в резко меняющихся условиях внешней среды обеспечивает более разновозрастная структура популяции. В низких широтах преобладают популяции с коротким жизненным циклом особей и небольшим числом возрастных групп, что позволяет им выдерживать значительную смертность в условиях интенсивного выедания, при этом особи могут размножаться круглый год.

Возрастная структура популяций мелких гидробионтов в значительной мере определяется степенью выедания особей разных возрастов. Как правило, в большей мере уничтожаются мелкие, менее защищенные особи, в частности, молодь, что влияет на соотношение возрастных групп. У промысловых гидробионтов возрастная структура часто определяется характером вылова и обычно отличается снижением доли вылавливаемых крупноразмерных особей, особенно в условиях перелова.

На ухудшение кормовых условий популяция реагирует снижением своей численности, на улучшение – ростом.

Для рыб Г.В. Никольский указывает на следующие основные пути приспособительного увеличения численности популяций с улучшением условий питания [23]:

1) увеличение скорости роста, более ранняя половозрелость, сокращение возрастного ряда впервые созревающих особей, увеличение плодовитости одноразмерных особей;

2) повышение жирности, увеличение плодовитости одноразмерных особей;

3) снижение поедания собственной молоди;

4) уменьшение смертности личинок на первых этапах активного питания (икра содержит больше жира, и молодь переходит на внешне питание более окрепшей);

5) повышение количества оплодотворяемой икры у более молодых самок, позднее приходящих на нерестилища.

Перечисленные закономерности характерны и для многих беспозвоночных.

13.5. Особенности периодичности динамики численности и биомассы популяций гидробионтов

Численность и биомасса популяций могут иметь динамику различной периодичности.

Суточная динамика.

Суточные изменения численности и биомассы прослеживаются в популяциях мелких организмов с очень кратким жизненным циклом: бактерий, одноклеточных водорослей и простейших, у которых есть суточная ритмика размножения или смертности. Для большинства таких видов максимум делящихся клеток приходится на утренние часы, поэтому в дневное время численность и биомасса таких популяций возрастают.

Сезонная динамика.

Сезонные колебания численности и биомассы популяций водных организмов главным образом связаны с изменением интенсивности солнечной радиации, как источника энергии для фотосинтезирующих растений и фактора, который влияет на температурный режим водоемов. Эти изменения, обуславливая периодичность развития водорослей, определяют и цикличность динамики численности животных, питающихся растениями.

По аналогии с временами года, в жизни Мирового океана можно различать биологические лето, весну, осень и зиму.

Биологическая весна характеризуется обилием фитопланктона, но количество зоопланктона еще не достигает своего максимума. В зоопланктоне в это время в большом количестве находятся яйца и личинки бентосных организмов, которые в это время размножаются. Среди водорослей большинство составляют виды, нуждающиеся в сравнительно высоких концентрациях питательных веществ. С точки зрения гидрологии биологическая весна характеризуется увеличением продолжительности и интенсивности солнечного освещения, началом прогревания воды, часто наблюдающимся опреснением ее поверхностного слоя, максимумом присутствия в ней биогенов, а в полярных морях – началом освобождения от сплошных льдов.

Биологическое лето связано с наступлением максимального освещения, температура воды повышается, количество биогенов снижается. Биомасса зоопланктона достигает максимума, из него исчезают весенние и появляются летние личинки. Размеры планктонных организмов уменьшаются, среди водорослей начинают доминировать формы, менее требовательные к количеству питательных веществ в воде.

Биологическая осень наступает с понижением максимальных годовых температур. Заметно уменьшаются длительность и интенсивность солнечной радиации. Количество питательных веществ в воде вначале несколько повышается за счет разложения весеннего и летнего планктона, а затем снова падает. В биологическом отношении осень в полярных морях характеризуется уменьшением концентрации фитопланктона, а в умеренных и южных – ее вторым максимумом, значительно более слабым, чем весной.

Биологическая зима наступает при нарастающем похолодании, поверхность полярных морей покрывается льдом, интенсивность освещения наименьшая, количество биогенов непрерывно нарастает в результате разложения отмирающего планктона и апвеллинга, т. е. поднятия богатых питательными веществами глубинных вод к поверхности. Количество планктона достигает минимума. Различные виды водорослей часто находятся в стадии покоя или зимующих клетках; в зоопланктоне доминируют взрослые гидробионты или их зимующие стадии, новых генераций не образуется.

В водоемах различных широт одни и те же биологические сезоны имеют различную продолжительность и приходятся на разные месяцы.

Период вегетации, соответствующий биологическим весне, лету и осени, сокращается с 12 месяцев в экваториальных морях до 1–2 месяцев в полярных; в экваториальных водах нет биологической зимы, а в полярных она достигает 10–11 месяцев. С передвижением к полюсам срок наступления биологической весны запаздывает: в тропических морях она наступает в зимние месяцы; в полярных – в августе. Продолжительность биологического лета: в тропических водах составляет 7 меся-

цев; в полярных – от 1 до 2 месяцев. С продвижением от полюса к экватору биологическая осень наступает всё позже, ее продолжительность сокращается и в высоких арктических широтах становится кратковременной.

Сезонная динамика фитопланктона.

Динамика численности и биомассы водорослей определяется в основном сезонными изменениями освещенности, количества питательных веществ, температуры, вертикальной устойчивости водных масс, а также ритмикой выедания водорослей животными. Сезонные изменения освещенности увеличиваются в направлении высоких широт, соответственно этому сильнее разница в количественном богатстве фитопланктона с переходом от биологической весны к лету, осени и зиме.

По мнению И.А. Жиркова, чем меньше размер клеток фитопланктона, тем меньшие максимальные биомассы они создают в природе, и тем меньшая концентрация минерального азота лимитирует их рост [4]. Поэтому рост биомассы фитопланктона во время сезонных вспышек («цветения») обеспечивают водоросли с крупными клетками, а в бедных биогенами водах основную продукцию создают виды с мелкими клетками.

По мере развития фитопланктона вода обедняется питательными веществами, а численность водорослей начинает снижаться. Последующее накопление биогенов сопровождается новым увеличением количества водорослей. В тех случаях, когда количество питательных веществ имеет не один, а несколько максимумов на протяжении периода вегетации, в развитии фитопланктона наблюдается соответствующее число вспышек. Как правило, в тропических и умеренных водах прослеживаются два пика численности водорослей с продвижением в высокие широты все более сближающиеся друг с другом во времени. В водах высоких широт из-за краткости вегетационного периода наблюдается только один пик численности водорослей.

Прослеживается тесная зависимость богатства фитопланктона от вертикальной устойчивости водных масс. С одной стороны, – перемешиваемость водных масс в вертикальном направлении благоприятна для развития водорослей, так как обеспечивает пополнение поверхностных слоев биогенами за счет их выноса из глубин. С другой стороны, – вертикальные токи

воды могут заносить на такие глубины, где света для них недостаточно. Чем толще слой воды, в котором рассредоточены водоросли, тем меньше света они могут утилизировать, так как часть его поглощается водой. Кроме этого, вертикально перемещаемые водоросли не могут приобрести температурных и световых адаптаций, повышающих эффективность фотосинтеза. Такие свойства вырабатываются только в условиях вертикальной стратификации водной массы. По сходным причинам в прибрежных водах наблюдается более раннее «цветение» фитопланктона, так как здесь быстрее устанавливается вертикальная устойчивость водной массы.

Сезонная динамика зоопланктона.

Сезонные колебания биомассы и численности популяций планктонных животных связаны в основном с периодичностью массового появления в водоемах водорослей и других растений, прямо или косвенно служащих пищей организмов зоопланктона. Вторым важным фактором, определяющим сезонность изменения численности планктонных животных, является колебания температуры окружающей среды. Третий важнейший фактор динамики зоопланктона – сезонность его выедания рыбами и другими гидробионтами. Основная часть планктонных животных растительноядна, поэтому зоопланктон обогащается количественно только после массового появления водорослей, причем с некоторым опозданием. В самом зоопланктоне растительноядные формы появляются в массовом количестве раньше зоопланктофагов, а наличие последних представляют собой предпосылку повышения численности хищников, живущих за счет плотоядных планктонных животных.

Ввиду того, что с продвижением в высокие широты продолжительность вегетационного сезона водорослей снижается, то сокращаются и периоды высокой численности зоопланктона. Параллельно с этим возрастают сезонные колебания количества зоопланктона, которые сравнительно невелики в низких широтах и более резки в высоких. Иногда массовое появление водорослей сопровождается угнетением зоопланктона. По-видимому, высокие концентрации некоторых метаболитов, создающиеся во время массового появления водорослей, угнетают жизнедеятельность многих представителей зоопланктона.

Богатство зоопланктона резко возрастает в периоды размножения донных животных за счет появления их пелагических личинок через некоторое время после весенней вспышки фитопланктона. Личинки живут в толще воды от нескольких недель в водоемах высоких широт до многих месяцев в тропических водах. После достижения максимума численность зоопланктона начинает снижаться в результате их выедания и отмирания.

Сезонная динамика зообентоса.

Сезонные колебания численности и биомассы донных животных в первую очередь зависят от особенностей их размножения, роста и выедания, а также от ряда абиотических факторов, в частности колебаний температурного режима водоемов. Этот фактор определяет время размножения донных животных как непосредственно, так и через появление водорослей, которыми питаются пелагические личинки бентосных организмов.

В континентальных водоемах резкие колебания численности и биомассы водных животных могут образовываться массовым вылетом насекомых. В прудах и озерах, где на долю личинок насекомых часто приходится более половины всей биомассы бентоса, его обеднение во время вылета имаго часто носит опустошительный характер. В зависимости от количества генераций у массовых форм насекомых резкие снижения биомассы бентоса в континентальных водоемах происходят от 1 до 3–4 раз в год.

Годовая динамика.

Часто в водоемах или их отдельных участках на протяжении нескольких лет происходят циклические изменения численности и биомассы популяций. Обычно они связаны с периодическими колебаниями интенсивности солнечной радиации, многолетними колебаниями уровня водоемов, с изменением их солености, кислородного режима и некоторых других свойств. Наиболее частая периодичность годовых колебаний численности в связи с изменениями солнечной активности – 9–12 лет. Например, раз в 11–12 лет теплое течение Эль-Ниньо достигает берегов Перу, оттесняя холодное Перуанское течение, и в это время катастрофически гибнут планктонные животные и рыбы из-за недостатка кислорода и заметного повышения температуры воды.

Часто годовые колебания численности гидробионтов не связаны с ритмичкой геофизических циклов. В частности, к ним относятся те периодические изменения, которые возникают в результате взаимодействия популяций жертвы и хищника. Когда численность жертвы достигает высоких величин, условия питания хищников улучшаются и их в водоеме становится больше. Это увеличение ведет к усилению выедания жертвы, ее популяции становятся малочисленнее и соответственно ухудшаются условия воспроизводства хищника, в результате чего его численность снова снижается. Подобная динамика численности может возникать в популяциях промысловых объектов как следствие вылова. Когда их концентрация велика, промысел делается особенно выгодным, и объем вылова возрастает, обуславливая резкое снижение промыслового стада. Если в результате интенсивного вылова численность промысловых объектов резко снижается, промысел по необходимости прекращается и начинается восстановление стада.

Годовые колебания численности резче выражены у форм с коротким жизненным циклом. У видов с длительно существующими пелагическими личинками численность популяций менее устойчива, чем у организмов с прямым развитием или с краткой пелагической стадией развития. Первые формы, которые характеризуются высокой плодовитостью, но вместе с тем и малой жизнестойкостью зародышей, дают высокий подъем численности в годы с благоприятными условиями и резкое снижение в годы, неблагоприятные для размножения.

Непериодические изменения.

Иногда численность и биомасса популяций испытывают существенные изменения, не сопровождающиеся возвращением к исходному состоянию. Такие непериодические сдвиги обуславливаются ациклическими изменениями режима функционирования водоемов. К ним относятся прежде всего те, которые вызываются деятельностью человека, в частности, гидростроительством, изменением уровня водоемов, сбросом промышленных и бытовых стоков. Известно, что зарегулирование стока рек и строительство гидроэлектростанций существенно влияет на условия обитания и воспроизводства рыб [17]. В результате численности популяций одних гидробионтов возрастают, другие становятся малочисленными или исчезают совсем.

Изменение величины стока существенно отражается на численности популяций, обитающих в участках морей, где сказывается воздействие речных вод. Характерные ациклические изменения численности популяций гидробионтов наблюдаются в ряде озер с повышением их трофности. В этом случае возрастает численность популяций гидробионтов, менее требовательных к кислороду, но нуждающихся в больших количествах пищи.

Вопросы для самоконтроля

1. Главное отличие гидробиоценозов от наземных сообществ, кроме среды обитания.

2. Чем отличается соотношение производителей и потребителей органического вещества в водных сообществах и в наземных?

3. В связи с чем бесполое размножение у гидробионтов может смениться половым?

4. Типы периодичности размножения гидробионтов, связанные с чередованием фаз Луны.

5. В каких условиях окружающей среды чаще встречаются виды гидробионтов с непрямым развитием, а в каких – с прямым?

6. Как связаны темп роста и длительность жизненного цикла гидробионтов?

7. Какие изменения наблюдаются в возрастной структуре популяций гидробионтов с перемещением от полюса к экватору?

8. Как изменяется скорость роста, половозрелость и плодовитость гидробионтов с улучшением условий питания?

9. Как развивается фито- и зоопланктон в ходе биологической весны в жизни Мирового океана?

10. Какие виды деятельности человека вызывают ациклические изменения режима функционирования водоемов?

Глава 14. Круговорот веществ и энергии в гидробиоценозах:

14.1. Основные положения.

14.2. Круговорот веществ.

14.3. Круговорот энергии.

14.4. Сукцессии гидробиоценозов.

14.5. Формы сукцессий.

14.1. Основные положения

Обмен веществ и энергии (метаболизм) – это важнейшее свойство живого, проявляющееся на разных уровнях организации живого. Благодаря обмену веществ и энергии происходят рост и размножение, формируются другие важнейшие свойства клеток и организмов. В основе регуляции метаболических путей лежат общие механизмы, поэтому энергетические процессы у всех живых существ сходны.

Биоценозы как автономные системы могут существовать без поступления веществ извне за счет перемещения имеющегося в системе материала по замкнутому кругу. Это перемещение происходит по сложно разветвленной циркуляционной сети с различной пропускной мощностью в разных направлениях.

Круговорот веществ в биоценозах совершается за счет утилизации солнечной энергии, которую связывают фотосинтезирующие растения. Аккумулированная энергия постепенно расходуется при перемещениях вещества с одних трофических уровней на другие и постепенно деградирует в тепловую. Круговорот веществ требует для своего осуществления тем больше энергии, чем длиннее пробег вещества, который в свою очередь определяется числом трофических уровней в замкнутом цикле. Сравнение величины энергопотока, поступающего на вход системы и проходящего через отдельные трофические уровни, позволяет судить о термодинамической эффективности биоценозов как блоков живой природы.

14.2. Круговорот веществ

В биоценотической циркуляции веществ принимают участие все атомы, входящие в состав организмов данного биоценоза. Идеальная схема круговорота предполагает перемещение по замкнутому кругу одних и тех же атомов, в действительности отмечается несколько другая картина. Значительное количество атомов, которые стартовали с одного трофического уровня, может сойти с дистанции и не достичь следующего уровня, перемещаясь в резерв. Например, углекислый газ, который выделяется животными, не полностью употребляется растениями, часть его выходит в атмосферу или связывается в соли угольной кислоты. Органическое вещество организмов после

их отмирания частично опускается на грунт и хранится в толще донных осадков. Основными резервами, в который перемещаются вещества, временно выходящие из круговорота данной системы, являются донные осадки и атмосфера.

Общий круговорот веществ и энергии в экосистеме складывается из суммы отдельных потоков разной мощности и протяженности. Различают восходящие и нисходящие потоки. К первым относятся те, по которым вещества в биоценозе перемещаются из низших трофических уровней на высшие. Восходящий поток, например, это тот, который возникает в результате поедания растительноядными животными водорослей с последующим включением в пищевую цепь консументов последующих, более высоких порядков, а также редуцентов. Нисходящий поток возникает в результате минерализации органического вещества, которая обуславливается жизнедеятельностью организмов всех трофических уровней. Особое значение в образовании нисходящего потока веществ имеют бактерии и грибы, ввиду их массовости, широкого распространения, высокой метаболической активности и способности к ассимиляции самых стойких органических веществ.

Мощность круговорота веществ в биоценозах может быть подвержена значительным колебаниям. С одной стороны, значительно меняются скорости перемещения атомов в зависимости от условий окружающей среды (температура, соленость, и др.), с другой – масса биоценозов непостоянна. Увеличение мощности круговоротов обычно сопровождается мобилизацией веществ из резерва, а снижение – перемещением веществ в резерв. Увеличение мощности круговорота за счет увеличения биомассы биоценоза обычно осуществляется путем вовлечения в круговорот, кроме автохтонных веществ, и аллохтонных материалов. Особенно велика роль аллохтонных веществ в процессах круговорота во внутренних водоемах, в частности в реках, озерах, водохранилищах. Например, в большинстве водохранилищ деструкция (распад) органических веществ значительно превышает их синтез, и образующийся дефицит покрывается за счет органических веществ, которые поступают с водосборных площадей.

В полностью сбалансированных биоценозах часть веществ постоянно выходит за пределы системы, перемещаясь в резерв в периоды снижения биомассы, и поступает в систему из резер-

ва, когда биомасса возрастает. Даже в условиях постоянства биомассы не все продукты трансформации веществ снова полностью включаются в состав гидробионтов, их выход из циркуляционного потока компенсируется входом в систему аллохтонного материала.

Круговорот веществ в водоемах может носить циклический или транзитный характер.

Циклический тип наблюдается в стоячих водоемах, когда в каждом его крупном участке одни гидробионты существуют, используя вещества, образующиеся в результате отмирания других. Другая картина наблюдается в потоках, в частности, в реках. Гидробионты, которые рождаются в верхнем участке реки, сносятся вниз по течению и больше не участвуют в процессе круговорота веществ в месте своего возникновения. В рассматриваемом участке новые организмы развиваются за счет аллохтонного материала, который поступает с водой из вышележащих участков, из атмосферы, с поверхностным стоком и грунтовых вод.

Транзитный тип характерен для многих участков Мирового океана, расположенных в пределах мощных горизонтальных течений. Например, такие океанские потоки, как Гольфстрим, Куроисио и другие, переносят вещества и организмы, которые образовались в одном месте, на многие тысячи километров. Убыль веществ, выносимых из данного района, пополняется поступлением из других областей.

Циркуляция веществ в водоемах происходит по разным каналам, главные из которых трофические цепи. Миграция в этих цепях в направлении от низших трофических уровней к высшим может совершаться двумя способами. Один из них наблюдается в случае прямого поедания кормовых организмов их потребителями. Такая пищевая цепь называется *пастбищной*. В других случаях гидробионты питаются отмершими растениями и животными, т. е. органическим детритом, который находится в толще воды или на грунте. Эта пищевая цепь называется *детритной*. Детритные пищевые цепи в водных биоценозах представлены значительно, чем в наземных. Водные гидробионты дисфотической и афотической зон водоемов существуют в основном за счет потока детрита, который идет сверху, из зоны фотосинтеза. Принимая во внимание, что зона фото-

синтеза в Мировом океане и многих континентальных водоемах занимает лишь небольшую часть толщи воды, становится ясным, насколько велика роль детритной пищевой цепи в биоценозах биосферы.

Значительная часть веществ циркулирует в водных биоценозах по осмотическим или метаболитным трофическим цепям. В процессе жизнедеятельности организмы выделяют в воду большое количество разнообразных энергоемких веществ, которые осмотически используются другими гидробионтами в качестве пищи. Очень большое значение имеет циркуляция веществ в водных биоценозах по непитцевым каналам (кислорода, углекислого газа, и др.).

Мощность круговорота веществ определяется количеством мигрирующих атомов и скоростью перемещения по отдельным каналам. Чем большая часть биомассы продуцентов создается и уничтожается в единицу времени, тем выше скорость оборота и меньше время оборота веществ в биоценозе.

Необходимо отметить, что в водных биоценозах скорость циркуляции веществ значительно выше, чем в наземных. На суше полный круговорот веществ происходит примерно за год, в океане это совершается в течение нескольких недель или даже дней. Объясняется это тем, что основные продуценты гидросферы (мелкие водоросли) имеют очень высокий темп роста и развития.

Мощность восходящего потока с переходом веществ на более высокие трофические уровни последовательно падает, так как часть веществ, которые стартовали с предыдущего уровня, не доходит до следующего. При этом происходит не только перемещение части атомов в резерв, но и возвращение их на первый трофический уровень более короткими путями. Обычно в водных биоценозах продуценты выедаются консументами на 10–20 %, а в периоды массового развития – еще меньше. Кроме того, в условиях избыточного количества первичной пищи ее усвояемость растительоядными животными резко снижается. При этом только незначительная доля биомассы фитопланктона превращается в вещества, составляющие тела консументов, а основная часть, благодаря деятельности редуцентов, минерализуется и, усваиваясь продуцентами, совершает свой круговорот по самому короткому пути.

Хотя выедаемость растительных и животных выше, чем водорослей, однако и в этом случае значительная часть первичных консументов не поедается вторичными.

Для существования водных биоценозов особенно важное значение имеет характер циркуляции фосфора и азота, так как количество этих элементов в водоемах, как правило, определяет численность и биомассу фотосинтезирующих растений. Обычно скорость оборота этих элементов очень высока и часто составляет всего несколько дней.

Калий, входящий в состав биогенов на суше, в море есть в избытке. В отдельных случаях в водоемах необходимы и другие элементы, например, для фиксации азота атмосферы необходимо железо. Фиксация азота атмосферы широко развита в тропических биомах. Основные азотфиксаторы – цианобактерии, существенную роль играют и некоторые диатомовые водоросли. Основным источником железа в открытой пелагиали – пыль, приносимая ветрами с материков.

Чем меньше тех или иных веществ содержится в среде и чем в больших количествах они потребляются, тем скорость их циркуляции в водных биоценозах выше.

14.3. Круговорот энергии

Циркуляция атомов в биоценозах, соответственно законов термодинамики, совершается с приложением энергии извне. В водных биоценозах этот ввод энергии происходит в основном за счет работы фотосинтезирующих организмов, процессы хемосинтеза играют значительно меньшую роль. Энергия, различными путями введенная в биоценоз, в дальнейшем многократно трансформируется и рассеивается. Некоторая ее доля деградирует в процессе преобразования, но преобладающая часть затрачивается на существование организмов. Конечный термодинамический итог работы биоценотической системы – преобразование утилизируемой фотосинтезирующими организмами солнечной энергии в тепловую. На долю хемосинтетиков в основном выпадает работа по трансформации той солнечной энергии, которая, не полностью рассеявшись в процессе жизнедеятельности организмов, концентрируется в недоокисленных метаболитах.

Некоторая часть энергии, полученной биоценозом, может резервироваться в форме различных энергоемких соединений (нефти, торфа и т. п.). В других случаях возможен отрицательный энергетический баланс, который компенсируется поступлением в биоценоз готового органического вещества. В значительной части континентальных водоемов, имеющих относительно большую водосборную площадь, энергоемких соединений образуется меньше, чем разрушается. Возникшая разница покрывается приносом аллохтонных органических веществ, синтезируемых наземными биоценозами.

Во многих мелких континентальных водоемах, особенно с обильной донной растительностью, продуцирование органического вещества значительно превышает деструкцию. Для большинства открытых морей и океанов характерно преобладание (более или менее выраженное) процессов связывания энергии над ее рассеиванием. Однако, каким бы не было соотношение между аккумуляцией солнечной энергии и ее расходование на жизнедеятельность гидробионтов, некоторая часть органических веществ неизбежно перемещается в грунт. Органические вещества, заключенные в организмах одного трофического уровня, практически не могут полностью утилизироваться представителями другого уровня. В те моменты, когда подъем численности кормовых организмов не будет немедленно сопровождаться соответствующим увеличением количества потребителей, часть продукции останется неиспользованной, и за их счет может происходить накопление органического вещества в грунте.

С увеличением видового разнообразия консументов различного уровня вероятность выполнения ими наибольшей трансформационной работы возрастает. Например, один вид растительноядных организмов не может из-за ограниченности пищевых адаптаций поедать любые растения, ввиду их различных морфологических, физиологических и экологических особенностей. С ростом видового разнообразия консументов возрастает набор средств использования разных пищевых объектов и, следовательно, более полно реализуется заключенная в них потенциальная энергия. Таким образом, удлинение пищевых сетей и усложнение пищевой сети биоценоза связаны с все более полным рассеянием энергии, поступающей на вход системы.

Анализ трансформации энергии в биоценозах различных водоемов показывает, что ее количество с переходом на каждый следующий трофический уровень снижается в 10–15 раз. Наибольшее количество энергии рассеивается растительно-ядными животными (30–40 %), продуцентами (20–30 %) и редуцентами (20–40 %). Особенно велико относительное рассеивание энергии бактериями, биомасса которых в биоценозе составляет тысячные и меньшие доли от общей, а энергозатраты – 20–40 % и более.

14.4. Сукцессии гидробиоценозов

Структурные и функциональные особенности биоценозов формируются в соответствии с условиями их существования. Когда условия меняются, приспособительно начинает перестраиваться и структура биоценозов, взаимоотношения между отдельными компонентами. Круговорот веществ протекает иначе, иным становится поток энергии. Если водоем не испытывает каких-либо изменений, связанных с климатическим, геофизическим или иными изменениями, среда существования биоценозов все равно неостается постоянной. Процессы, протекающие в биоценозах, воздействуют на абиотическое окружение, вызывая в нем характерные изменения, направленные определенным образом. Соответственно этим сдвигам продолжается дальнейшее изменение биоценозов, которые в итоге представляют собой определенно направленные процессы. Таким образом, само функционирование биоценозов становится причиной их закономерного изменения, которое называется *сукцессией*. Физическое окружение биоценозов в значительной степени определяет характер сукцессии, но не является ее причиной.

В процессе сукцессии происходит приближение биоценоза к состоянию, наиболее соответствующему абиотической среде, к состоянию равновесия с ней. Такое состояние называется *климакс*. Это состояние равновесия может нарушаться с наступлением каких-либо перемен в абиотической среде, и тогда биоценоз снова претерпевает ряд последовательных изменений, отражающих проявления саморегуляторных свойств системы. Изменения идут в направлении повышения биомассы экосистемы на единицу доступной энергии и сопровождаются ста-

билизацией самой системы. Таким образом, сукцессии идут в направлении эволюционного развития биосферы – повышения ее гомеостаза, увеличения со временем контроля над физическими факторами среды и растущей независимостью от них.

14.5. Формы сукцессий

Среди изменений водных биоценозов различают первичные, когда сукцессия начинается с момента образования нового водоема, и вторичные, если водные сообщества возникают в местах, где когда-то имелись их предшественники. Как пример можно привести естественные, временно пересыхающие водоемы. Если в результате изменений относительное количество автотрофов в биоценозе снижается, говорят об автотрофной сукцессии, в случае повышения автотрофов – о гетеротрофной.

Автотрофная сукцессия. В подавляющем большинстве водоемов количественное богатство жизни определяется величиной утилизации солнечной энергии. Автотрофная сукцессия ведет к ускорению круговорота веществ, повышающему степень использования солнечной энергии. За счет все более эффективного использования этой энергии возрастает продукция первичной пищи, увеличивается количество гетеротрофов, усложняется пищевая цепь биоценоза. Автотрофная сукцессия, будучи свойством самого биоценоза, сопровождается направленным изменением его структуры и функциональных особенностей.

Автотрофы вызывают перемены в концентрации биогенов, что приводит к изменениям видового состава автотрофных организмов. Например, в морских заливах типична смена массово появляющихся весной диатомовых водорослей на перидиниевые, которые менее требовательны к концентрации ряда биогенов. В озерах с большим количеством биогенов вначале преобладают диатомовые и зеленые водоросли, а с уменьшением концентрации питательных солей начинают доминировать сине-зеленые водоросли.

Общее число видов водорослей в процессе автотрофной сукцессии постепенно возрастает, но на поздних стадиях может снижаться. У гетеротрофных организмов наблюдается такая же картина: сначала число их видов возрастает, затем начинает падать. В озерах в процессе автотрофной сукцессии происходит все большее заиление дна и из бентоса выпадают

литофильные и псаммофильные гидробионты. В толще воды в результате обогащения ее органическими веществами и массового развития гетеротрофов концентрация кислорода снижается. Это сопровождается выпадением из планктона и nekтона оксифильных форм, видовой состав пелагиали обедняется.

На первых этапах автотрофной сукцессии видовая структура биоценозов усложняется, так как число видов увеличивается и ни один из них не получает резкого преобладания над другими. В последующем видовая структура упрощается за счет снижения общей численности видов и возрастающего доминирования немногих форм. Биомасса биоценозов в течение сукцессии непрерывно возрастает. Количество органических веществ, которые накапливаются в толще воды и в грунте, также возрастает. Не вся энергия, ассимилируемая фотосинтетиками, рассеивается гетеротрофами биоценоза, не всё органическое вещество, образуемое автотрофами, минерализуется. Часть вещества постоянно перемещается в резерв, накапливаясь в воде или в грунте и тем самым изменяя условия существования биоценоза. Избыточное накопление органического вещества может стать причиной разрушения биоценоза. Так, в процессе эвтрофикации, сопровождающей автотрофную сукцессию, заболачиваются и исчезают озера, деформируются и разрушаются озерные биоценозы.

По мере развития биоценозов наблюдаются значительные сдвиги в циркуляции веществ и трансформации энергии. На первых стадиях сукцессии в результате увеличения количества автотрофов мощность круговорота веществ может нарастать. Параллельно повышению численности и биомассы гетеротрофов увеличивается энтропизация энергии, показателем чего служит растущее потребление кислорода биоценозом. Образующееся вещество минерализуется все более полно. На стадиях старения, когда система упрощается, возможен обратный процесс, сопровождается ускорением темпа эвтрофикации водоема. Таким образом, процесс саморазвития биоценоза имеет направленный характер и содержит в себе причины старения и гибели системы. Различные изменения в окружающей среде, которые возникают независимо от функционирования биоценоза и направляют его развитие по многообразным путям.

Гетеротрофная сукцессия. В некоторых случаях биоценозы могут определенное время существовать за счет утилизации готового органического вещества, образованного другими гидробиоценозами или попадающими в водоемы в результате их загрязнения различными стоками. Например, когда образуются новые водохранилища, затопляющие плодородные земли, богатые растительностью, то первые 2–3 года количество гетеротрофов в водоеме оказывается непропорционально высоким. На грунте в очень значительных количествах развиваются личинки насекомых, поедающие детрит, в частности, хирономид. За счет массового размножения бактерий, перерабатывающих готовое органическое вещество, в водной толще водохранилищ появляется богатая фауна, представленная простейшими, коловратками и рачками. Значительную роль в их питании играет органическое вещество, образуемое продуцентами, однако потребление пищи значительно превосходит ее образование. Через 3–4 года биомасса бентоса начинает заметно сокращаться, и постепенно расход энергии приходит в соответствие с ее поступлением. Потребление кислорода биоценозами снижается, отношение рассеиваемой энергии и аккумулируемой фотосинтетиками постепенно уменьшается. Это объясняется значительным поступлением в водохранилища аллохтонного органического вещества, за счет которого могут существовать многие гидробионты.

Особенно резко проявляются черты гетеротрофной сукцессии в сточных водах с большим содержанием органического вещества. Например, воды канализации, выпускаемые для очистки в специальные водоемы, вначале полностью лишены автотрофов. Их населяют бактерии и немногие животные с анаэробным дыханием или потребляющие кислород из воздуха, например, личинки некоторых мух. Далее, по мере минерализации органических веществ и появления в воде кислорода, в водоеме, который богат пищей, появляются различные эвриоксибионтные формы (черви, личинки комаров, инфузории, и др.), при этом видовой состав биоценоза обогащается. Причем число видов пока еще остается малым, но каж-

дый из них представлен большим количеством особей, поэтому биомасса сообщества велика. С дальнейшей минерализацией органики в биоценозе появляются первые автотрофы (в первую очередь – сине-зеленые водоросли), но их роль пока еще очень незначительна. Процессы рассеяния энергии, бывшие единственными до появления автотрофов, начинают сопровождаться ее аккумуляцией, но потребление кислорода пока еще резко преобладает над его выделением. Фауна водоема обогащается за счет появления форм, более требовательных к кислороду. При дальнейшем уменьшении концентрации органических веществ, минерализуемых гетеротрофами, условия дыхания становятся более благоприятными и, соответственно, все большее число видов входит в состав биоценозов. Среди автотрофов появляются диатомовые, зеленые, протококковые водоросли, затем высшие растения. Производство кислорода увеличивается, отношение рассеиваемой энергии и аккумулируемой снижается. Биомасса биоценоза уменьшается за счет снижения численности массовых форм. Емкость системы возрастает ввиду увеличения числа видов, сглаживания их количественной представленности и усложнения пищевой структуры биоценоза.

Процессы, сходные с описанными выше, происходят в водоемах, в частности в реках, в местах их интенсивного загрязнения стоками с высоким содержанием органических веществ. В этом случае отдельные стадии гетеротрофной сукцессии оказываются пространственно локализованными, существуя параллельно и позволяя сразу наблюдать сообщества на различной стадии развития. У места поступления в водоем больших количеств органических веществ гидробионты представлены только гетеротрофными бактериями. С продвижением вниз по течению реки, в соответствии со степенью минерализации сбрасываемых органических веществ и улучшением условий обитания, население водоема становится разнообразнее. Автотрофов становится больше, их роль в биоценозе повышается и, в случае полной очистки сточных вод, эвтрофное состояние системы сменяется олиготрофным.

Вопросы для самоконтроля

1. За счет чего совершается круговорот веществ в биоценозах?
2. Опишите восходящий поток в общем круговороте веществ и энергии экосистемы.
3. Охарактеризуйте круговорот веществ в водоемах, который носит циклический характер.
4. Опишите транзитный характер круговорота веществ в водоемах.
5. Циркуляция каких химических элементов имеет особенно важное значение для существования водных биоценозов?
6. В каких водоемах продуцирование органического вещества значительно превышает их распад?
7. Приведите проценты рассеивания энергии в гидробиоценозах продуцентами, растительноядными организмами и редуцентами.
8. К какому состоянию приближается биоценоз в процессе сукцессии?
9. Как влияет автотрофная сукцессия на круговорот веществ?
10. Опишите этапы смены одних видов гидробионтов другими при гетеротрофной сукцессии в процессе образования нового водохранилища, затопляющего плодородные земли.

ГЛОССАРИЙ

Абиотическая среда – совокупность неорганических условий обитания организмов.

Автотрофы – организмы, способные питаться неорганическими соединениями.

Автохтонное (вещество) – относящееся к материалу (веществу), образуемому на месте своего первоначального произрастания или залегания (например, торф, сформировавшийся из растительной массы, выросшей в данном месте), в отличие от аллохтонного, принесенного извне.

Адаптация – приспособление строения и функций организма к условиям существования.

Акклиматизация – приспособление растений, животных и человека к новым для них условиям окружающей среды.

Актинии или **морские анемоны** (от лат. *Actiniaria*) – разновидность коралловых полипов (Anthozoa). Как правило, одиночные формы, лишённые минерального скелета. Большинство – сидячие организмы, обитающие на твердом грунте. Немногие виды (например, *Nematostella vectensis*) перешли к роющему образу жизни в толще донных осадков.

Аллометрия роста – неравномерный рост частей тела (в более широком смысле – различие пропорций у организмов с разными размерами).

Аллохтонный материал – относящийся к материалу (веществу), принесенному в данный природный объект извне.

Аменсализм – тип межвидовых взаимоотношений, при котором один вид воздействует на другой и подавляет его жизнедеятельность, а сам не испытывает никаких отрицательных влияний со стороны подавляемого.

Амёбы (от лат. *Amoeba*) – род микроскопических одноклеточных простейших из семейства Amoebidae. У амёб неправильная, все время меняющаяся форма. Передвигается при помощи ложноножек (псевдоподий), постоянно возникающих и исчезающих.

Амфибиотический образ жизни – обитание как в водной среде, так и на суше. Обычно такой образ жизни у гидробионтов, обитающих в полосе прибоя.

Аноксибиоз – разновидность адаптации, способ временного перенесения недостатка кислорода. Способность ряда гидробионтов-аэробов адаптироваться к перенесению неблагоприятных кислородных условий, т. е. выживать в воде с дефицитом кислорода.

Антропогенный – вызванный человеческой деятельностью, связанный с деятельностью человека.

Апвеллинг (от англ. Up – вверх и Well – хлынуть) – подъем глубинных холодных вод, насыщенных питательными элементами, к поверхности океана. В этом районе наблюдается, как правило, высокая биологическая продукция.

Ареал – область географического распространения (территория или акватория) особей рассматриваемого вида (рода, семейства) вне зависимости от степени постоянства их обитания в данной местности, но исключая места случайного попадания (заноса, залета, захода, заплыва, и т. п.) в соседние регионы.

Ассимиляция (анаболизм) – эндотермический процесс уподобления поступающих в клетку веществ веществам самой клетки.

Аутоэкология (экология особей) – наука, которая исследует взаимодействие отдельных организмов со средой их обитания.

Афиталь – подразделение бентали океана, в пределах которого из-за отсутствия света фитобентос не развивается. Начинается глубже 200 м.

Афотическая зона – глубинная водная толща водоема, характеризующаяся полным отсутствием солнечного света и практически полным отсутствием фотосинтеза.

Бабочки (чешуекрылые) – отряд насекомых. Имеют 2 пары широких крыльев, в размахе от 3–8 мм (у молей) до 20–30 см (у некоторых тропических совок и павлиноглазок), покрытых чешуйками – видоизмененными уплощенными волосками. Хорошо летают.

Беззубка – пресноводный двустворчатый моллюск отряда пластинчатожаберных. Обитает в пресных стоячих или медленно текущих водах. Створки раковины лишены зубов, образующих замок, и удерживаются вместе двумя мышцами-замыкателями. Питаются, отфильтровывая из воды частицы органических веществ.

Бенталь (от греч. *Bénthos* – глубина) – область водоемов, заселенная донными организмами, обитающими на грунте или в его толще (бентос).

Бентос (от греч. *Bénthos* – глубина) – совокупность организмов, обитающих на грунте и в грунте морских и пресноводных водоемов. В бентосе различают бентические (проводят большую часть жизни на дне), демерсальные или бентопелагические (большую часть жизни проводят, плавая над дном) виды.

Биогены – питательные вещества, выделяемые живыми организмами, а также неокончателные продукты разложения остатков организмов.

Биогеоценоз – экологическая система, включающая сообщество разных видов в определенных геологических условиях.

Биом – совокупность экосистем какого-либо региона.

Биомасса – суммарная масса особей вида, группы видов, отнесенная к площади или объему местообитания.

Биосфера – оболочка Земли, в которой живое взаимодействует с неживым.

Биотоп (от *Био...* и греч. *Topos* – место) – естественное, относительно однородное жизненное пространство определенного биоценоза. Биотоп включает в себя минеральные и органические вещества, климатические факторы, свет, давление и движение среды, влажность, рН среды, механические и физико-химические свойства субстрата, который может быть твердым (почва, дно водоема), жидким (вода), газообразным (атмосфера).

Биоценоз – биологическая система, образуемая совокупностью популяций, приспособленных к совместному обитанию на данной территории, населяющих тот или иной биотоп, и обусловливающая во взаимодействии с абиотическим окружением круговорот веществ за счет поступления энергии извне.

Бореальная (область) (от лат. *Borealis*, от греч. *Boreas* – северный) – зоогеографическая область Мирового океана, занимающая промежуточное положение между Арктической областью и Тропической областью. В отличие от тропических и приполярных областей, воды которых имеют почти неизменную температуру в течение года, для бореальной области харак-

терны значительные резкие сезонные колебания температуры. В связи с этим организмы, обитающие в бореальной области (бореальные организмы), способны переносить значительные изменения температуры.

Брюхоногие моллюски (гастроподы или улитки, *Gastropoda*) – это наиболее многочисленный класс беспозвоночных животных типа моллюсков, который включает около 100 тысяч видов. Характерным признаком является наличие у них целостной раковины, прикрывающей спину животного, т. е. внутренностный мешок. Вторым признаком брюхоногих – утрата билатеральной симметрии из-за наличия у многих моллюсков раковины, закрученной в спираль, обороты которой лежат в разных плоскостях.

Веслоногие рачки или **копеподы** (*Copepoda*) – ракообразные. Свободноживущие представители отрядов *Calanoida* (каланоиды) и *Cyclopoidea* (циклопоиды) являются важнейшими компонентами зоопланктона морей и континентальных водоемов.

Ветвистоусые рачки (*Cladocera*) – ракообразные. Имеют пару больших вторых антенн, состоящих из двух ветвей и служащих органами движения (отсюда название). Являются основными составляющими зоопланктона.

Вид (биологический) – это совокупность особей, обладающих наследственным сходством морфологических, физиологических и биохимических особенностей, способных к скрещиванию с образованием плодovитого потомства, приспособленных к определенным условиям жизни и занимающих в природе определенную область (ареал).

Гаметы – репродуктивные клетки, имеющие гаплоидный (одинарный) набор хромосом и участвующие в гаметном, в частности половом, размножении.

Гастральная полость – находится внутри тела кишечнополостных (там происходит пищеварение).

Геммулы – покоящаяся стадия (внутренняя почка), предназначенная для переживания неблагоприятных условий, а также распространения губок. Состоит из амебоидных клеток, богатых питательными веществами и окруженных защитной оболочкой.

Гермафродитизм (по имени греческого бога Гермафродита), одновременное или последовательное наличие у организма мужских и женских половых признаков и репродуктивных органов.

Гетерогенность – разнородность в строении или происхождении.

Гетерогония – вид размножения, когда у одного и того же вида животных чередуются между собой два различных половых поколения, один из видов чередования поколений. Сменяющие друг друга поколения могут быть или одни раздельнополые, другие гермафродитные, или же одни поколения размножаются при участии двух полов, другие партеногенетически (яйца развиваются, не будучи оплодотворены самцом). Гетерогония встречается в различных группах животного царства: у плоских и круглых червей, насекомых и ракообразных.

Гидры (от лат. *Hydra*) – род пресноводных сидячих кишечнорастворимых из класса гидроидных (Hydrozoa). Представители обитают в стоячих водоемах и реках с медленным течением, прикрепляясь к водным растениям или грунту. Длина тела гидры составляет от 1 до 20 мм, иногда несколько более. Одиночный малоподвижный гидробионт.

Гидробиология – наука, раздел экологии, изучающий водные экосистемы и слагающие их компоненты.

Глобальный – охватывающий всю Землю.

Головоногие (Cephalopoda) – класс моллюсков, характеризующийся двусторонней симметрией 8, 10 или большим количеством щупалец вокруг головы, развившихся из «ноги» моллюсков. Известно 2 современных подкласса: двужаберные (Coleoidea), который включает в себя осьминогов, кальмаров, каракатиц, и наутилоидеи (Nautiloidea), представленные наутилусами (*Nautilus*) и *Allonautilus*.

Гомойотермный – организм, у которого температура тела сохраняется постоянной, независимо от температуры окружающей среды.

Губки (от лат. *Porifera*) – тип водных (преимущественно морских) многоклеточных животных, ведущих прикрепленный образ жизни. Распространены по всему земному шару от прибрежной зоны и до почти максимальных глубин океана.

Насчитывают около 8000 видов. Не имеют настоящих тканей и органов, различные функции выполняют отдельные клетки и клеточные пласты. Питание большинства видов осуществляется путем фильтрации воды.

Гуминовые вещества – природные органические соединения, составляющие от 50 до 90 % органического вещества неживой материи водных экосистем и образующихся при разложении растительных и животных остатков под действием микроорганизмов и абиотических факторов среды.

Гумус (от лат. *Humus* – земля, почва) – основное органическое вещество почвы (грунта), содержащее питательные вещества, обычно необходимые высшим растениям. Гумус составляют органические соединения, продукты их взаимодействия, а также органические соединения, находящиеся в форме органоминеральных образований.

Двустворчатые или **пластинчатожаберные** (от лат. *Bivalvia*) – класс морских и пресноводных малоподвижных моллюсков, тело которых уплощено с боков и заключено в раковину из двух створок.

Деградация – ухудшение состояния, утрата качеств.

Декаподы (десятиногие **ракообразные** (Decapoda)) – обширный отряд класса высших раков, содержащий около трети всех его видов. Для них характерно симпластическое, т. е. характеризующееся отсутствием границ между клетками и расположением ядер в сплошной массе цитоплазмы, строение сердечной мышцы, в отличие от других многоклеточных, сердце которых имеет клеточное строение. Представители – крабы, креветки, речные раки.

Демографический взрыв – очень быстрое увеличение численности популяции.

Демэкология (экология популяций) – наука, которая исследует взаимодействие популяций между собой и окружающей их средой.

Детрит (*Detritus* – истертый) – мелкие частицы органического или частично минерализованного вещества, взвешенные в толще воды или осевшие на дно водоема.

Детритофаг (от лат. *Detritus* – истертый и греч. Phages – пожиратель) – водные и сухопутные организмы, питающиеся детритом, т. е. мелкими остатками мертвых и частично разложившихся животных, растений, грибов с содержащимися в них микроорганизмами.

Диапауза – состояние физиологического торможения обмена веществ и остановки формообразовательных процессов.

Дивергенция – усиление различий между близкородственными видами.

Диатомовые водоросли – группа одноклеточных и колониальных водорослей, отличающаяся наличием у клеток своеобразного «панциря», состоящего из диоксида кремния. Одноклеточные, но встречаются колониальные формы.

Динофлагелляты (динофитовые водоросли) – крупная группа протистов из надтипа альвеолят (Alveolata), которой традиционно присваивают ранг типа. 90 % обитает в морях, остальные – в пресных водах. Около половины представителей – свободноживущие фотосинтезирующие организмы. Известны бесцветные гетеротрофные, а также паразитические формы. Некоторые виды являются симбионтами коралловых полипов и двустворчатых моллюсков.

Диссимиляция (катаболизм) – экзотермический процесс, при котором в результате переваривания и дыхания происходит распад веществ с освобождением энергии.

Дистрофный (от греч. Dys – нарушение и Trophe – питание), озера с большим количеством гумусовых кислот. Имеют плохо развитую растительность.

Дифотическая зона – водная толща водоема, в которой вследствие недостатка солнечного освещения фотосинтез крайне незначителен. Лежит между приповерхностной эвфотической зоной и глубинной афотической зоной.

Дыхание – это основная форма диссимиляции у животных, растений и многих микроорганизмов, физиологический процесс, обеспечивающий нормальное течение метаболизма (обмена веществ и энергии) живых организмов и способствующий поддержанию гомеостаза (постоянства внутренней среды), получая из окружающей среды кислород и отводя в окружающую среду в газообразном состоянии некоторую часть продуктов метаболизма организма.

Дюгонь – травоядное млекопитающее, живет в опресненной (устья рек) и морской водах. Единственный современный представитель семейства дюгоневых из отряда сирен. Отличается от ламантина формой хвоста.

Замор – разновидность экологического бедствия, массовая гибель гидробионтов от удушья в результате кислородного голодания, вызванного недостатком или полным отсутствием растворенного в воде кислорода, а также появлением в воде ядовитых веществ. Замору в той или иной степени подвержены практически все мелкие водоемы, в которых отсутствует течение, а также водоемы, подверженные эвтрофикации. Первыми гибнут виды рыб, более чувствительные к недостатку кислорода (лососевые, осетровые, окуневые), а также раки, моллюски (перловица, беззубка) и некоторые виды насекомых.

Земноводные (амфибии) – это холоднокровные позвоночные животные, которые во взрослом состоянии обитают преимущественно на суше, однако их размножение и первоначальное развитие проходит в воде (влажные места, водоемы).

Иглокожие (Echinodermata) – тип животных, включающий около 7 тысяч современных видов. Исключительно морские донные животные. Для взрослых особей характерна радиальная и обычно пятилучевая симметрия тела, в то время как их личинки – билатерально-симметричные. В отличие от всех других животных, могут обратимо менять жесткость своих покровов и соединительной ткани.

Игуана – ящерица больших размеров, относящаяся к классу пресмыкающихся.

Изотония – равенство осмотического давления в жидких средах и тканях организма, которое обеспечивается поддержанием осмотически эквивалентных концентраций содержащихся в них веществ.

Инфузория-туфелька (от лат. *Paramecium caudatum*) – вид инфузорий, одноклеточных организмов из группы альвеолят. Иногда инфузориями-туфельками называют и другие виды рода *Paramecium*. Встречаются в пресных водах. Свое название получила за постоянную форму тела, напоминающую подошву туфли.

Ихтиология – наука, раздел зоологии, посвященный всестороннему изучению рыб и круглоротых.

Каймановая ящерица (от лат. *Dracaena guianensis*) – вид крупных полуводных ящериц. Обитает в Южной Америке. Сдвоенные чешуи на шее, хвосте и спине делают ее похожей на крокодила.

Каннибализм – частный случай хищничества, при котором хищники и жертвы являются особями одного вида.

Кейс-вильмеровские клетки – специализированные клетки жабер, способные поглощать и выделять Cl и Na (у морских или пресноводных рыб они действуют только в одном направлении).

Кишечнополостные или **радиальные животные** (от лат. *Coelenterata, Radiata*) – группа многоклеточных беспозвоночных животных. Обычно под этим названием объединяют два современных типа: стрекающих (*Cnidaria*) и гребневиков (*Stenophora*). Эту группу традиционно противопоставляют двусторонне-симметричным.

Клетка – основная единица живого, ограниченная полупроницаемой мембраной и способная к самовоспроизведению в среде, не содержащей живых систем.

Коловратки (*Rotatoria*) – класс мелких многоклеточных беспозвоночных организмов, насчитывающих более 1500 видов и разнообразных форм. Основным характерным признаком – наличие коловратательного аппарата, т. е. ресничного образования на переднем конце тела, который используется для питания и движения.

Колония – групповое поселение оседлых животных, которое может существовать длительное время или создаваться на период размножения.

Кольчатые черви (от лат. *Annelida*) – тип беспозвоночных из группы первичноротых (*Protostomia*). Включают многощетинковых и малощетинковых червей, пиявок и мизостомид. Тип насчитывает около 18 тысяч видов, обитающих в морских и пресных водах и в толще почвы. Некоторые виды пиявок перешли к наземному образу жизни в тропическом лесу. Одни из наиболее известных представителей – дождевые черви.

Комары (от лат. *Culicidae*) – семейство двукрылых насекомых, принадлежащих к группе длинноусых (*Nematocera*). Для этого семейства характерны ротовые органы: верхняя и нижняя губа вытянуты и образуют футляр, в котором помещаются длинные тонкие иглы (2 пары челюстей); у самцов челюсти недоразвиты – они не кусаются. Безногие личинки и подвижные куколки комаров живут в стоячих водах.

Комменсализм – взаимоотношения организмов, при которых один из партнеров получает пользу от сожительства, а другому присутствие первого безразлично.

Консументы – гетеротрофные организмы, главным образом животные, которые поедают продуцентов.

Костные рыбы (*Osteichthyes*) – группа водных позвоночных животных, которая характеризуется наличием костного скелета (в отличие от группы хрящевых рыб, у которых скелет состоит из хряща, а не из кости). Включают в себя два класса: лучеперые рыбы и лопастеперые рыбы. Лучеперые рыбы наиболее разнообразны, это самый разнообразный класс позвоночных, насчитывающий более 20 тысяч известных науке видов.

Козволюция – совместная эволюция двух или нескольких видов жизни, взаимодействующих в экосистеме.

Крабы (от лат. *Brachyura*) – отряд десятиногих ракообразных с широкой головогрудью, коротким брюшком и 10 ногами. Брюшные конечности у самца (1–2 пары) превращены в копулятивный (необходимый для размножения) орган, у самки (4 пары) служат для вынашивания икры. Обитают в морях, пресных водоемах и на суше.

Криптическая (защитная) окраска – это способность организма оставаться незамеченным другими организмами. Добиться этого можно либо физическими способами, при помощи мимикрии, маскировки (камуфляжа), или прозрачности, или же при помощи поведенческих методов, если животное ведет ночной или скрытный образ жизни (например, обитает в пещере или норе).

Круглые черви (нематоды) (от лат. *Nematoda*) – тип первичноротых из группы линияющих. Являются второй по видовому разнообразию группой царства животных после насекомых. Свободноживущие нематоды обитают в почве, пресных водах и море, где численность их может превышать 1 млн особей на 1 м³. Многие представители – паразиты или комменсалы всех крупных систематических групп, включая простейших.

Ктенидии (от греч. *Stenos* – весло) – первичные органы газообмена моллюсков (*Mollusca*). Исходно представляли собой парные двусторонне перистые жабры, расположенные в мантийной полости.

Ламантин – водное млекопитающее отряда сирен. Обитает на мелководье и питается водной растительностью. Отличается от представителей семейства дюгониформой хвоста: хвост ламантина имеет форму весла, в то время как хвост дюгоня – форму вилки.

Ландшафт – основная категория территориального деления географической оболочки Земли.

Ланцетник – подтип Бесчерепные, класс Головохордовые, который насчитывает всего около 30–35 видов морских животных, обитающих на мелководье. Размеры достигают 8 см. Тело овальное по форме, суженное к хвосту, сжатое с боков. Внешне напоминает рыбу.

Легочные моллюски – подкласс брюхоногих моллюсков. У большинства раковина хорошо развита; крышечка отсутствует. Большинство обитает на суше, меньшая часть – в пресной воде, немногие – в море. Дыхание воздушное с помощью своеобразного легкого – полости между мантией и телом; верхняя стенка легкого пронизана богатой сетью кровеносных сосудов. У видов, живущих на больших глубинах и в быстротекущей воде, легкое заполнено водой, и они дышат кислородом, растворенным в воде.

Литораль – участок берега, который затопляется морской водой во время прилива и осушается во время отлива.

Литофильные гидробионты – обитающие на каменистых грунтах.

Мантия моллюсков (от лат. *Pallium*) – складка стенки тела моллюсков, расположенная на границе внутренностного мешка и ноги, образующая карман (мантийную полость). Обычно в этой полости находятся жабры, а у легочных брюхоногих моллюсков мантийная полость функционирует, как легочный мешок.

Местообитание – это территория, занимаемая популяцией, обладающая всеми необходимыми для ее существования условиями, с комплексом присущих ей экологических факторов.

Метаболизм – обмен веществ организма с окружающей средой.

Метаболиты (от греч. *Metabolites*) – продукты метаболизма каких-либо соединений. Метаболиты бывают первичными, вторичными, промежуточными (подвергающимися дальнейшим биотрансформациям) и конечными.

Метагенез – форма жизненного цикла организмов, состоящая в закономерном чередовании бесполой и половой форм, размножающихся половым путем.

Миксиновые – древняя группа примитивных рыбообразных бесчелюстных животных. В настоящее время из них сохранились только миноги и миксины, ставшие паразитическими или полупаразитическими формами. Имеют червеобразную или змееобразную форму тела с гладкой слизистой кожей без чешуи, лишены парных плавников и костной ткани в скелете, обладают единственной непарной ноздрей.

Млекопитающие (от лат. *Mammalia*) – класс позвоночных животных, основной отличительной особенностью которых является вскармливание детенышей молоком. Анатомия и физиология характеризуется наличием тех же функциональных систем, что и у прочих четвероногих. Многие из этих систем достигли высокого уровня развития, так что данный класс среди позвоночных считается наиболее высокоорганизованным.

Моллюски – тип беспозвоночных животных. Их подразделяют: на панцирных, беспанцирных, брюхоногих, двустворчатых и головоногих.

Морские пауки (от лат. *Pantopoda*) – членистоногие, класс морских хелицероносных (*Chelicerata*). Обитают на всех глубинах и во всех морях. Преимущественно хищники. Известно более 1000 современных видов.

Мониторинг – система наблюдений, на основе которой дается оценка состояния биосферы и ее отдельных элементов, например, гидросферы.

Мутация – изменение в генетическом коде, передающееся по наследству.

Мутуализм – взаимовыгодное сожительство, форма взаимодействия, при которой пользу получают обе популяции, полностью зависящие друг от друга.

Насекомые (от лат. *Insecta*) – класс беспозвоночных членистоногих животных. Тело покрыто хитинизированной кутикулой, образующей экзоскелет, и состоит из трех отделов: головы, груди и брюшка. Во многих группах насекомых второй и третий сегменты груди несут по паре крыльев.

Нектон (от греч. *Nektos* – плавающий, плывущий) – совокупность активно плавающих пелагических животных, способных противостоять течению и преодолевать значительные рас-

стояния. В него входят рыбы, кальмары, китообразные, морские змеи, а также размножающиеся на суше, но питающиеся в воде животные, например, ластоногие, водяные черепахи, пингвины, и др. Для nektonных животных характерны обтекаемая форма тела и хорошо развитые органы движения.

Нематоды (от лат. *Nematoda, Nematodes*) – круглые первичнополостные черви, которые делятся на свободно обитающих и паразитических.

Нереиды (от лат. *Nereididae*) – семейство многощетинковых червей (Polychaeta). Обитают в прибрежной зоне морей, часто образуя плотные поселения на литорали и в сублиторали. Некоторые виды распространены в опресненных водах, например, японский нереис (*Nereis japonica*). Один из самых крупных представителей – зеленый нереис (*Alitta virens*) достигает 60–70 см в длину.

Нимфа – традиционное название личиночной стадии развития некоторых членистоногих с неполным превращением (клещей и ряда групп насекомых, в частности, стрекоз). Развитие членистоногих с неполным превращением имеет всего три стадии: яйцо, нимфа (внешне крайне похожа на взрослую особь, но не обладает половой зрелостью), имаго (половозрелая особь). Нимфа после многократных линек превращается в половозрелую особь (не проходя стадию куколки).

Облигатность – вынужденная связь, без которой популяция не может существовать.

Оксифильные гидробионты – организмы, которые требовательны к высокому содержанию кислорода.

Олиготрофный – относящийся к водоему, почве или болоту, бедному питательными веществами и поэтому способному поддерживать в своей среде богатую речную флору и фауну.

Олигохеты – малощетинковые черви. Обитают в воде или сырой почве.

Онтогенез – индивидуальное развитие организма, совокупность последовательных морфологических, физиологических и биохимических преобразований, претерпеваемых организмом от оплодотворения (при половом размножении) или от момента отделения от материнской особи (при бесполом размножении) до конца жизни.

Ооцит – женская половая клетка в период ее роста и созревания.

Органические вещества – включающие в свой состав углерод.

Осморегуляция – совокупность процессов, происходящих в живом организме, направленных на поддержание постоянного осмотического давления. Присуща всем пресноводным животным, среди морских организмов осморегуляцией обладают все позвоночные (кроме миксиновых), некоторые ракообразные, полихеты, моллюски.

Осмотическое давление – избыточное гидростатическое давление на раствор, отделенный от чистого растворителя полупроницаемой мембраной, при котором прекращается диффузия растворителя через мембрану. Это давление стремится уравнивать концентрации обоих растворов вследствие встречной диффузии молекул растворенного вещества и растворителя.

Пассатные течения – поверхностные океанические течения со скоростью 0,2–1 м/с в тропических и экваториальных широтах с востока на запад, вызываемые ветрами-пассатами. Преграды материков отклоняют пассатные течения, давая начало мощным Антильскому и Бразильскому в Атлантическом океане и Восточно-Австралийскому и Миндонао в Тихом океане. Вдоль экватора пассатные течения северного и южного полушарий разделяются узкой струей экваториального противотечения.

Паразитизм – это форма отношений, при которой организмы одного вида (паразита) живут за счет другого организма другого вида (хозяина).

Параподии (от *Para* – возле и *Podion* – ножка) – мускулистые выросты на теле многощетинковых червей, расположенные попарно на каждом сегменте туловища и необходимые главным образом в качестве органов движения. Обычно параподии состоят из двух ветвей: брюшной и спинной, каждая из которых снабжена пучком щетинок и осязательным усиком, который иногда превращается в жабру.

Партеногенез – так называемое «девственное размножение», одна из форм полового размножения организмов, при которой женские половые клетки (яйцеклетки) развиваются во взрослом организме без оплодотворения.

Пауки (от лат. *Araneae*) – отряд членистоногих, первый по числу известных видов в классе паукообразных. Распространены повсеместно. Хищники, питаются прежде всего насекомыми или другими мелкими животными. Поймав добычу,

убивают ее ядом и впрыскивают в нее пищеварительные соки. По истечении некоторого времени (обычно нескольких часов) высасывают образовавшийся питательный раствор.

Пелагиаль (от греч. Pelagos – море) – толща воды (от поверхности до дна), населенная растительными и животными организмами – планктоном, нектоном, плейстоном, нейстоном.

Пелликула (от лат. *Pellicula*, уменьшительное от *Pellis* – шкура, кожа) – наружный уплотненный слой цитоплазмы на поверхности тела простейших (жгутиконосцев, инфузорий и др.).

Перловица – вид двустворчатых моллюсков, обитающий в пресноводных водоемах. Створки раковины имеют овальную или вытянутую форму с максимальным размером до 14,5 см. Соединяются между собой замком, состоящим из 2-х передних коротких зубов и длинных задних (на правой створке – 1, на левой – 2).

Плавательный пузырь – орган, присутствующий у всех костистых рыб и развивающийся как вырост пищевода. Выполняет гидростатические, дыхательные и звукообразовательные функции.

Планарии – семейство плоских червей из подотряда Tricladida класса ресничных червей (Turbellaria), черви размером до 5 мм. Крупные тропические виды вырастают до 2 см в ширину. Тело сверху покрыто ресничками, колебание которых сообщает ему скользкое движение. Ведут скрытый ночной образ жизни. Питаются мелкими живыми организмами, икрой рыб, мальками. Способны к значительной регенерации: даже разделенная более чем на двести пятьдесят частей, сохраняет способность к восстановлению из каждой части нового организма.

Планктон (от греч. Planktos – блуждающий) – совокупность организмов, населяющих толщу воды континентальных и морских водоемов, не совершающие дальние миграции по горизонтали, но способные совершать вертикальные миграции на 1000 м и более. Различают фито-, бактерио-, зоо- и ихтиопланктон. По размерам организмов делится на макро- и микропланктон.

Плоские черви (от лат. *Plathelminthes*, *Platyhelminthes*) – тип первичноротых беспозвоночных (Protostomia). Представители класса ресничных червей обитают в соленых и пресных

водах, некоторые виды приспособились к жизни во влажных наземных местообитаниях. Представители остальных классов ведут исключительно паразитический образ жизни, паразитируя на различных животных.

Поденки – отряд крылатых насекомых. Личинка развивается в воде. Большинство во взрослом состоянии живут один день, иногда даже меньше – несколько часов, некоторые – по нескольку дней, но всегда недолго. Характерен уникальный для крылатых насекомых процесс – линька окрылившейся формы.

Пойкилотермный (организм) – тот, у которого температура тела меняется в широких пределах в зависимости от температуры внешней среды.

Полихеты – многощетинковые черви.

Поллютанты – вещества антропогенного происхождения, загрязняющие среду обитания живых существ.

Популяция – совокупность свободно скрещивающихся особей одного вида, занимающая длительное время определенную часть ареала, называемую местообитанием или областью распространения.

Поршица – анальное отверстие у головоногих.

Пресмыкающиеся или **рептилии** (от лат. *Reptilia*) – класс преимущественно наземных позвоночных животных, включающий современных черепах, крокодилов, клювоголовых, амфисбен, ящериц и змей.

Продуктивность – суммарное количество биомассы, образующееся за данный период времени.

Продуценты – автотрофные организмы, создающие пищу из простых неорганических веществ.

Прокариоты – организмы, у которых отсутствует структурно оформленное ядро.

Промилле (‰) – десятая доля процента, единица солености морской воды, т. е. количество твердых веществ в г, растворенное в 1 кг морской воды.

Простейшие – группа одноклеточных или колониальных эукариот, которые имеют гетеротрофный тип питания.

Протококковые водоросли – класс зеленых водорослей, объединяющий одноклеточные и колониальные формы, лишённые жгутиков в вегетативном состоянии.

Протокооперация – взаимовыгодное, но не обязательное сосуществование организмов, пользу из которого извлекают все участники.

Псаммофильные гидробионты – обитающие на песчаных грунтах.

Птицы (от лат. *Aves*) – класс теплокровных яйцекладущих позвоночных животных. Характерные признаки: покров из перьев; способность к полету (отсутствие ее у некоторых видов – вторичное явление), при этом верхние конечности приобрели форму крыльев; наличие клюва.

Равновесие – состояние, при котором отдельные параметры системы неизменны или колеблются вокруг некоторого среднего значения.

Радула или **тёрка** (от лат. *Radula* – скребок, скребница) – аппарат, служащий для соскребания и измельчения пищи у моллюсков. Располагается в ротовой полости на поверхности языка. В ее состав входит хитиновая базальная пластинка (*радулярная мембрана*) и расположенные поперечными рядами хитиновые зубы.

Ракообразные (от лат. *Crustacea*) – крупная группа членистоногих, в настоящее время рассматриваемая в ранге подтипа. К ракообразным относятся такие гидробионты, как крабы, омары, широкопалый речной рак, креветки. От других членистоногих (хелицероных, насекомых, многоножек) отличаются наличием двуветвистых конечностей и особой формы личинки – науплиуса. Кроме того, у них одновременно присутствуют 2 пары усиков: антеннулы и антенны. Дыхание у большинства осуществляется при помощи жабр, представляющих собой выросты ножек – эиподиты.

Редуценты – гетеротрофные организмы, главным образом бактерии и грибы, разрушающие сложные органические соединения и высвобождающие неорганические питательные вещества, пригодные для использования продуцентами.

Сессильные формы гидробионтов – неподвижные, прикрепленные к дну. Например, губки, мшанки, кораллы.

Сестонофаги – гидробионты, питающиеся взвешенными в воде частицами детрита с содержащимися в них микроорганизмами и мелким планктоном (сестоном).

Симбиоз – форма взаимодействия, при которой оба вида получают выгоду или хотя бы не вредят друг другу.

Синэкология – раздел экологии, изучающий взаимодействие сообществ со средой их обитания.

Сорбция (от лат. *Sorbeo* – поглощаю) – поглощение твердым телом либо жидкостью различных веществ из окружающей среды. Поглощаемое вещество, находящееся в среде, называют сорбатом.

Сообщество – совокупность живых организмов, входящих в данную экосистему.

Среда обитания – совокупность условий, в которых существует данная особь, популяция или вид.

Статобласты (от греч. *States* – стоящий, неподвижный и *Blastos* – зародыш, росток) – покоящиеся зимние почки у пресноводных беспозвоночных гидробионтов – мшанок.

Стая – временное объединение животных, которое проявляет биологически полезную организованность действий, облегчая выполнение каких-либо функций в жизни вида.

Стадо – более длительное и постоянное объединение животных по сравнению со стаей, где осуществляются все основные функции жизни вида.

Старица – пойменное озеро, медленно текущий или стоячий водоем в пойме реки, часто связывающий более крупные водоемы или впадающий в соседнюю реку; участок старого русла в нижнем течении рек; частично перегородженная протока в дельте реки. Обычно имеет продолговатую, извилистую или подковообразную форму.

Стенобатные (виды) – водные организмы с ограниченным диапазоном вертикального распространения, т. е. не способные существовать на разных глубинах. К таким видам относится большинство донных морских организмов. Многим из них свойственны узкие ареалы обитания.

Стенотермные (виды) – водные организмы, способные жить лишь при определенной или меняющейся в узких пределах температуре.

Стратификация – распределение плотности воды по вертикали. Характеризуется вертикальным градиентом плотности.

Стресс – состояние напряженного состояния системы или организма в какой-либо ситуации.

Структура – совокупность связей между элементами системы.

Сублитораль (эпибенталь) – прибрежная экологическая зона дна Мирового океана, лежащая в границах материкового шельфа между линией наибольшего сизигийного отлива и внешней границей шельфа.

Сукцессия – процесс развития экосистемы от ее зарождения до гибели, сопровождающийся сменой существующих в ней сообществ и видов.

Супралитораль (от лат. *Supra* – над, выше и *Litoralis* – береговой) – зона заплеска, т. е. экологическая зона на границе моря и суши, находящаяся выше уровня максимального прилива. Может рассматриваться как зона, лежащая выше литорали, или как верхняя часть литорали. Покрывается водой прибоя, при нагонных ветрах, сильных штормовых ветрах, во время самых высоких приливов. Отличается высокой влажностью.

Токсичные вещества – вещества, вызывающие определенные болезни и нарушения, вплоть до гибели гидробионтов.

Толерантность – способность организма переносить влияния факторов среды.

Трахей насекомых – внутренние образования организма насекомого в виде трубок различного диаметра, которые проводят кислород к клеткам и тканям.

Трофический – относящийся к питанию.

Фиталь – часть бентали, где развивается фитобентос. В этой зоне в результате фотосинтеза продуцируется больше энергии, чем тратится на поддержание популяций фотосинтетиков.

Фитобентос – совокупность растительных организмов, обитающих на дне морских и пресных водоемов.

Фотосинтез – процесс образования органических соединений из воды и углекислого газа с использованием солнечной энергии, при участии фотосинтетических пигментов (хлорофилл у растений, бактериохлорофилл и бактериородопсин у бактерий).

Фотосинтетики – различные зеленые растения, а также некоторые бактерии и водоросли, которые образуют кислород.

Хемосинтез – синтез органических веществ с помощью энергии, генерируемой окислением неорганических соединений (аммиака, оксида железа, сероводорода).

Хирономиды (от лат. *Chironomidae*) – личинки и куколки комаров, которые живут в придонном иле. Взрослые особи вообще не питаются, их ротовые органы недоразвиты. Личинки питаются детритом и микроорганизмами, некоторые являются хищниками.

Цепь питания – последовательность организмов, по которой передается энергия, заключенная в пище, от ее первоначального источника.

Циста – временная форма существования многих одноклеточных организмов, характеризующаяся наличием защитной оболочки, которая также называется цистой. У простейших (некоторые жгутиковые, корненожки, споровики, инфузории) различают цисту покоя и цисту размножения. Циста покоя образуются при неблагоприятных условиях (например, при пересыхании или промерзании водоема); у паразитических форм они обеспечивают переход от одного организма-хозяина к другому через внешнюю среду. Некоторые гидробионты могут существовать в форме цисты несколько лет. Цисты размножения образуются на короткий период, в течение которого содержимое их делится на несколько самостоятельных организмов.

Черви – разнообразный тип беспозвоночных животных. К червям относят животных с продолговатым телом, с ясно выраженной брюшной и спинной сторонами и передним и задним концом тела. Тело заключено в кожно-мускульный мешок. Всех червей подразделяют на типы: плоские, ресничные, ленточные, круглые, кольчатые.

Чернильный мешок или **чернильная железа** – непарный защитный орган, характерный для большинства головоногих моллюсков (Cephalopoda). Представляет собой вырост прямой кишки. В клетках его железистой части образуется пигмент.

Членистоногие (от лат. *Arthropoda*) – тип первичноротых животных, включающий насекомых, ракообразных, паукообразных и многоножек. По количеству видов и распространенности может считаться самой процветающей группой живых организмов. К представителям этого типа относится 2/3 всех видов живых существ на Земле. Основная особенность представителей данной группы животных организмов – наличие наружного скелета, образованного частично склеротизованной хитинсодержащей кутикулой, и сегментированное тело с парными членистыми конечностями (хотя бы на некоторых стадиях жизненного цикла).

Шельф (от англ. Shelf – отмель) – покрытая водой часть материковой платформы, примыкающая к суше, его граница – от уреза воды до глубины 200 м.

Эврибатный (вид) – водные организмы с широким диапазоном вертикального распространения, т. е. способные существовать на разных глубинах. Эврибатность облегчает возможность расселения, поэтому многие из таких видов характеризуются широким распространением.

Эвриоксибионты (от греч. Oxis – кислый и Bion – живущий) – организмы, живущие в среде со значительными колебаниями содержания кислорода в воде.

Эвритермный (вид) (от греч. Euris – широкий и Therme – тепло) – организмы, способные существовать при больших колебаниях температуры среды. Часто имеют широкое географическое распространение, так как заселяют области с существенными сезонными и суточными колебаниями температуры.

Эвтрофикация (от греч. Eutrophia – хорошее питание) – чрезмерное увеличение содержания биогенных элементов в водоемах, сопровождающееся повышением их продуктивности. Может быть результатом естественного старения водоема, поступления удобрений или загрязнения сточными водами. Для эвтрофных водоемов характерно наличие богатой растительности, обильного планктона. Эвтрофикация может приводить к бурному развитию водорослей («цветению» вод), дефициту кислорода и гибели (замору) гидробионтов. Основными химическими элементами, способствующими эвтрофикации, являются фосфор и азот.

Эйдэкология (экология видов) – наука, которая исследует взаимодействие видов между собой и окружающей их средой.

Экскреторные органы – выделительные органы, которые выводят ненужные и вредные вещества из организма наружу.

Экологическая валентность (экологическая пластичность, пределы толерантности) – это пределы выносливости организма к какому-либо фактору среды. Количественно она выражается диапазоном изменений среды, в пределах которого данный вид нормально функционирует.

Экологическая ниша – место популяции в природе, включающее не только положение вида в пространстве, но и функциональную роль его в сообществе (например, трофический статус) и его положение относительно абиотических условий существования (температуры, влажности и т. п.).

Экологический фактор – любое условие окружающей среды, способное оказывать прямое или косвенное влияние на живой организм, хотя бы на протяжении одной из фаз его индивидуального развития.

Экология – наука, изучающая отношения живых организмов между собой и с окружающей их природной средой обитания, а также исследующая структуру и функционирование надорганизменных систем различных уровней: популяций, сообществ, экосистем.

Экосистема – одно из основных понятий экологии, биологическая система, состоящая из сообщества живых организмов, среды их обитания, системы связей, осуществляющей обмен веществом и энергией между ними.

Эмиграция (особей) – переселение, вызванное необходимостью изменения условий обитания или связанное с прохождением цикла развития, в ходе которого гидробионты из одной области обитания перемещаются в другую.

Энтропия – функция состояния термодинамической системы, определяющая меру необратимого рассеивания энергии.

Эстуарий (от лат. *Aestuarium* – затопляемое устье реки) – однорукавное, воронкообразное устье реки, расширяющееся в сторону моря.

Эукариоты – организмы, у которых имеется структурно оформленное ядро.

Эуфаузиевые (Euphausiacea) – отряд высших ракообразных. Планктонные обитатели моря, внешне похожие на небольших креветок. Массами размножаются в некоторых районах моря, где служат пищей различным морским млекопитающим и рыбам. В антарктических водах скопления усатых китов связаны с зонами массового размножения так называемого криля – *Euphausia superba*. В Охотском море массовый вид *Thysanoesia raschii* – пища сельди, трески и других промысловых рыб.

Эффект Кориолиса – ввиду вращения планеты вокруг своей оси в северном полушарии водные круговороты направлены по часовой стрелке, в южном – наоборот.

ПРИМЕРНЫЙ ПЕРЕЧЕНЬ ВОПРОСОВ К ЗАЧЕТУ ПО ДИСЦИПЛИНЕ

1. Дать определение экологии. Что изучает эта наука, каковы ее основные задачи и методы исследований?
2. Какие основные принципы и законы экологии?
3. В чем основные различия между животными и растениями?
4. Основные положения теории эволюции Ч. Дарвина?
5. Основные постулаты современной эволюционной биологии.
6. Основные положения глобального эволюционизма.
7. Что такое коэволюция? Кто основатель этой теории?
8. В чем суть гипотезы Геи-земли?
9. Что изучает водная экология?
10. С какими экологическими дисциплинами водная экология тесно связана?
11. Объект и предмет водной экологии. Ее цель и задачи.
12. Основные биологические процессы, на которые влияет вода в организме?
13. Охарактеризовать пойкилотермные и гомойотермные водные организмы.
14. Кратко описать явления апвеллинга и даунвеллинга. Их экологическая роль.
15. Охарактеризовать пелагическую зону океана и обитающих в ней гидробионтов.
16. Привести характеристику бентали и ее частей: литорали и абиссали.
17. Какие черты характерны для биоценозов пелагиали?
18. Перечислить шесть основных типов сообществ открытой зоны Мирового океана.
19. Какие отрицательные факторы влияют на жизнь животных литорали?
20. Какие экологические требования рифообразующих коралловых полипов?
21. Какая характерная растительность в верховьях рек?
22. Описать характерные черты эвтрофных, олиготрофных и дистрофных озер.
23. Что характерно для биоценозов водохранилищ?
24. Биологическая систематика как наука. Ее цели.

25. Какие уровни (ранги) К. Линней использовал в своей классификации?
26. Какие характерные черты у царства Прокариоты?
27. Что характерно для царства Протоктисты?
28. Сходства и отличия грибов, в сравнении с растениями и животными.
29. Общие признаки царства Растений.
30. Какие типы включает в себя царство Животные?
31. Характерные черты иглокожих?
32. Типичные признак типа Хордовые.
33. Какие органы тела гидробионтов обеспечивают осмотическую и ионную регуляции?
34. Какие способы применяются гидробионтами для защиты от высыхания на воздухе?
35. Пути снижения влаготдачи у водных организмов.
36. Охарактеризовать пойкилосмотических, гомойосмотических и псевдогомойосмотических гидробионтов.
37. Какие этапы существуют в процессе дыхания?
38. У каких водных организмов кислород поступает через всю поверхность тела?
39. Какие органы дыхания существуют у ракообразных?
40. Процесс дыхания водных насекомых и их личинок?
41. Устройство органов дыхания у первичноводных и вторичноводных брюхоногих моллюсков?
42. Как происходит акт дыхания у рыб?
43. Процесс дыхания земноводных.
44. Органы дыхания пресмыкающихся и их устройство.
45. Особенности строения органов дыхания водных млекопитающих.
46. Способы увеличения площади тела гидробионтов для улучшения газообмена.
47. Что делают гидробионты для усиления контакта дыхательных поверхностей с аэрированной водой?
48. В каких областях и почему обитает большинство гидробионтов, дышащих как растворенным в воде, так и атмосферным кислородом?
49. Как изменяется интенсивность дыхания с ростом и кормленностью гидробионтов?
50. От каких абиотических факторов зависит величина газообмена у гидробионтов?
51. С чем могут быть связаны циклические изменения величины дыхания гидробионтов?

52. Для каких форм гидробионтов наиболее характерна способность к анаксиибиозу?
53. Заморные явления и их причины.
54. Описать способ питания амебы.
55. Устройство пищеварительного тракта гидры.
56. Как устроена пищеварительная система трехветвистой планарии?
57. Устройство пищеварительного тракта десятиногих раков.
58. Как устроен ротовой аппарат насекомых, питающихся твердой пищей?
59. Описать пищеварительную систему моллюсков.
60. Питание ланцетника.
61. Какие отличия в пищеварительном тракте у хищных рыб и питающихся растительной пищей?
62. Описать пищеварительную систему земноводных.
63. Как пресмыкающиеся заглатывают пищу?
64. Что такое клюв птиц и как он устроен у большинства водоплавающих птиц?
65. Какие изменения в пищеварительном тракте характерны для млекопитающих?
66. Экологический фактор – определение, виды.
67. Какие типы взаимоотношений организмов друг с другом известны?
68. Объяснить суть закона толерантности.
69. Объяснить суть закона минимума.
70. Способы избегания организмом воздействия неблагоприятных условий среды.
71. Какой сигнальный фактор определяет сезонную перестройку биологических процессов в организме гидробионтов?
72. Как ведут себя простейшие в осенне-зимний период?
73. Что происходит с рыбами при зимнем понижении температуры воды?
74. Как и где зимуют пресмыкающиеся и земноводные?
75. Этапы жизненного цикла птиц в связи с сезонными изменениями?
76. Изменения в питании млекопитающих в период подготовки к зиме и в ходе зимовки.
77. Популяция – определение, типы.
78. Что такое ареал вида и их виды?
79. Охарактеризовать численность и плотность популяции.

80. Охарактеризовать рождаемость, смертность, скорость роста популяции.
81. Чем определяется плодовитость популяций гидробионтов?
82. Что такое стая, колония, стадо?
83. Что такое «эффект группы»?
84. В чем различия экологических стратегий популяций?
85. Основные отличия гидробиоценозов от наземных сообществ, кроме среды обитания.
86. Чем отличается соотношение производителей и потребителей органического вещества в водных и наземных сообществах?
87. В связи с чем бесполое размножение у гидробионтов может смениться половым?
88. Типы периодичности размножения гидробионтов, связанные с чередованием фаз Луны.
89. В каких условиях окружающей среды чаще встречаются виды гидробионтов с прямым развитием, а в каких – с непрямым?
90. Как связаны темп роста и длительность жизненного цикла гидробионтов?
91. Какие изменения наблюдаются в возрастной структуре популяций гидробионтов с перемещением от полюса к экватору?
92. Как изменяется скорость роста, половозрелость и плодовитость гидробионтов с улучшением условий питания?
93. Какие виды деятельности человека вызывают ациклические изменения режима функционирования водоемов?
94. Описать восходящий поток в общем круговороте веществ и энергии экосистемы.
95. Охарактеризовать круговорот веществ в водоемах, который носит циклический характер.
96. Описать транзитный характер круговорота веществ в водоемах.
97. Циркуляция каких химических элементов имеет особенно важное значение для существования водных биоценозов?
98. В каких водоемах продуцирование органического вещества значительно превышает их распад?
99. Как отличаются проценты рассеивания энергии в гидробиоценозах продуцентами, растительными организмами и редуцентами?
100. Как влияет автотрофная сукцессия на круговорот веществ?

ТЕМЫ РЕФЕРАТОВ

1. Основные законы экологии.
2. Теория эволюции Ч. Дарвина.
3. Концепция коэволюции.
4. История изучения водных организмов (труды античных и современных ученых).
5. Современное состояние водной экологии и ее связь с другими экологическими дисциплинами.
6. Объект, предмет, цели и задачи водной экологии.
7. Вода как уникальная среда обитания. Биологическое значение воды.
8. Мировой океан: изменения температуры и давления, солевой состав, кислород, течения, подъем и опускание вод.
9. Условия существования гидробионтов в пресных водах.
10. Характеристика биоценозов пелагиали и бентали Мирового океана.
11. Биотопы коралловых рифов и мангровых зарослей.
12. Характерные виды пресноводных биотопов.
13. Различные царства природы, их характерные отличия.
14. Характерные особенности типа Инфузории.
15. Характерные особенности типа Губки.
16. Отличия гребневиков от других типов животных.
17. Особенности типа Плоские черви.
18. Характерные особенности типа Круглые черви.
19. Особенности типа Кольчатые черви.
20. Характерные особенности типа Членистоногие.
21. Особенности типа Моллюски.
22. Характерные особенности типа Иглокожие.
23. Особенности типа Хордовые.
24. Защитные меры гидробионтов от высыхания и их выживание в высохшем состоянии.
25. Защита гидробионтов от осмотического обезвоживания и обводнения.
26. Пассивный солевой обмен у гидробионтов.
27. Активный солевой обмен у гидробионтов.
28. Способы дыхания и виды дыхательных органов у простейших, кишечнополостных, червей, ракообразных, насекомых.

29. Способы дыхания и виды дыхательных органов у моллюсков, бесчерепных и позвоночных.
30. Особенности адаптаций гидробионтов к газообмену.
31. Заморные явления – случаи массовой гибели гидробионтов от асфиксии и их причины.
32. Характерные особенности питания водных простейших, кишечнорастворимых, червей.
33. Характерные особенности питания водных членистоногих, насекомых, моллюсков.
34. Характерные особенности питания водных бесчерепных, рыб, земноводных.
35. Характерные особенности питания водных пресмыкающихся, птиц, млекопитающих.
36. Экологические факторы среды: абиотические, биотические, антропогенные.
37. Типы связей между видами: трофические, топические, форические, фабрические.
38. Общие закономерности воздействия различных экологических факторов.
39. Приспособления к климатическим изменениям у простейших, моллюсков, рыб.
40. Приспособления к климатическим изменениям у земноводных, пресмыкающихся, птиц, млекопитающих.
41. Численность, плотность, рождаемость, смертность популяции.
42. Возрастная и половая структуры популяции.
43. Различные виды плодовитости.
44. Этологическая структура и экологические стратегии популяции.
45. Основные отличия гидробиоценозов от наземных сообществ.
46. Особенности размножения гидробионтов и его ритмы.
47. Особенности периодичности динамики численности и биомассы популяций гидробионтов.
48. Круговорот веществ в гидробиоценозах.
49. Круговорот энергии в гидробиоценозах.
50. Формы сукцессий в водных биоценозах.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

основной

1. Беклемишев К.В. Экология и биогеография пелагиали / К.В. Беклемишев. – М. : Наука, 1969. – 291 с.
2. Биология с основами экологии : учебник / под ред. А.С. Лукаткина. – М. : Академия, 2008. – 400 с.
3. Воронов А.Г. Биогеография / А.Г. Воронов. – М. : Моск. ун-т, 1987. – 264 с.
4. Жирков И.А. Биогеография. Общая и частная: суши, моря и континентальных водоемов / И.А. Жирков. – М. : Т-во науч. изд. КМК, 2017. – 568 с.
5. Зилов Е.А. Гидробиология и водная экология : учеб. пособие / Е.А. Зилов. – Иркутск : Иркут. ун-т, 2008. – 138 с.
6. Константинов А.С. Общая гидробиология : учебник / А.С. Константинов. – М. : Высш. шк., 1986. – 472 с.
7. Коробкин В.И. Экология / В.И. Коробкин, Л.В. Передельский. – М. : Феникс, 2012. – 608 с.
8. Логинова Е.В. Гидроэкология : курс лекций / Е.В. Логинова, П.С. Лопух. – Минск : БГУ, 2011. – 300 с.
9. Машкин В.И. Зоогеография : учеб. пособие / В.И. Машкин. – М. : Акад. Проект ; Константа, 2006. – 384 с.
10. Микулин А.Е. Зоогеография рыб / А.Е. Микулин. – М. : ВНИРО, 2003. – 436 с.
11. Наумов Н.П. Экология животных / Н.П. Наумов. – М., 1963. – 619 с.
12. Потапов И.В. Зоология с основами экологии животных : учеб. пособие / И.В. Потапов. – М. : Академия, 2001. – 296 с.
13. Смирнов А.А. Биология с основами экологии : учеб. пособие / А.А. Смирнов. – Магадан : СВГУ, 2014. – 175 с.
14. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М. : Прогресс, 1980. – 327 с.

дополнительный

15. Анохина Л.Е. Закономерности изменения плодовитости рыб на примере весенне- и осеннерестующей салаки / Л.Е. Анохина. – М. : Наука, 1969. – 291 с.

16. Бондаренко М.В. Нерестовый запас, пополнение и условия формирования численности поколений норвежской весенне-нерестующей сельди в 1907–1999 гг. / М.В. Бондаренко [и др.] // Вопросы рыболовства. – 2008. – Т. 9. – № 3(35). – С. 560–585.

17. Гетманенко В.А. Оценка влияния зарегулирования рек на сохранение и воспроизводство ресурсов Азовского моря / В.А. Гетманенко, Е.П. Губанов, Л.В. Изергин // Труды Южного науч.-исслед. ин-та рыбного хоз-ва и океанографии. – Керчь, 2010. – Т. 48. – С. 52–58.

18. Григорьев В.Н. Зоогеографическое районирование континентальных вод циркумполярной подобласти на основе закономерностей распространения рыб: учеб.-метод. пособие / В.Н. Григорьев. – Казань : КГУ, 2007. – 22 с.

19. Жадин В.И. Фауна рек и водохранилищ / В.И. Жадин // Труды Зоологического института АН СССР. – М. ; Л. [СПб.] : АН СССР, 1940. – Т. V, Вып. 3–4. – 992 с.

20. Иванков В.Н. Плодовитость рыб / В.Н. Иванков. – Владивосток : ДВГУ, 1985. – 88 с.

21. Кузнецов Ю.К. О потенциальной и конечной плодовитости снетка / Ю.К. Кузнецов, Н.И. Кухаренко // Труды Атлантического науч.-исслед. ин-та рыбного хоз-ва и океанографии. – 1971. – Вып. 35. – С. 124–131.

22. Лукин А.В. Плодовитость главнейших рыб Средней Волги / А.В. Лукин, А.Л. Штейнфельд // Известия Казанского филиала АН СССР. – 1949. – Вып. 1. – С. 87–106.

23. Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов / Г.В. Никольский. – М. : Наука, 1965. – 384 с.

24. Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб / Г.В. Никольский. – М. : Пищ. пром-сть, 1974. – 447 с.

25. Общие основы изучения водных экосистем / под ред. Г.Г. Винберга. – Л. [СПб.] : Наука, 1979. – 274 с.

26. Овчинников В.В. Водные биологические ресурсы северо-западной части Охотского моря / В.В. Овчинников [и др.] // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана : сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. – 2017. – Вып. 44. – С. 5–15.

27. Персов Г.М. «Популяционная» и «конечная» плодовитость рыб на примере горбуши, акклиматизируемой в бассейнах Белого и Баренцева морей / Г.М. Персов // Вопросы ихтиологии. – 1963. – Т. 3. – Вып. 3. – С. 490–496.

28. Реймерс Н.Ф. Природопользование / Н.Ф. Реймерс. – М. : Мысль, 1990. – 639 с.

29. Смирнов А.А. Биология, распределение и состояние запасов гижигинско-камчатской сельди / А.А. Смирнов. – Магадан : МагаданНИРО, 2014. – 170 с.

30. Смирнов А.А. Плодовитость и стадии зрелости рыб: учеб. пособие / А.А. Смирнов. – Магадан : СВГУ, 2016. – 57 с.

31. Смирнов А.А. Необходимость усиления роли экологического образования студентов не биологических специальностей в условиях опережающего экономического развития Дальнего Востока / А.А. Смирнов // Международный журнал экспериментального образования. – 2017. – Прил. к № 5. – С. 21–22.

32. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции / С.С. Шварц. – М. : Наука, 1980. – 153 с.

33. Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России / В.П. Шунтов. – Владивосток : ТИНРО-Центр, 2001. – Т. 1. – 580 с.

34. Шунтов В.П. Современный статус и многолетняя динамика биологических ресурсов Дальневосточной экономической зоны России / В.П. Шунтов, Е.П. Дулепова, И.В. Волвенко // Известия ТИНРО. – 2002. – Т. 130. – С. 3–11.

35. Шунтов В.П. Дополнения к генерализованным количественным оценкам макрофауны бентали в Дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана. Сообщ. 2. Региональные и батиметрические особенности распределения биомассы и плотности концентраций рыб и некоторых групп беспозвоночных / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко // Известия ТИНРО. – 2016. – Т. 186. – С. 32–60.

36. Чекалдин Ю.Н. Некоторые данные по экологии и биологическим показателям чукучана (*Catostomus catostomus rostratus* (Tilesius)) верхнего и среднего течения реки Колыма / Ю.Н. Чекалдин, А.А. Смирнов // Рыбное хозяйство. – 2017. – № 1. – С. 33–37.

37. Чекалдин Ю.Н. Некоторые данные по экологии рыб, образующих донный ихтиоценоз верхнего и среднего течения реки Колыма / Ю.Н. Чекалдин, А.А. Смирнов // Материалы докладов XXIX чтений имени эколога и зоолога, профессора В.А. Попова. – Казань : Фолиант, 2018. – С. 107–108.

38. Численко Л.Л. Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов / Л.Л. Численко. – М. : МГУ, 1981. – 208 с.

***Базы данных, информационно-справочные
и поисковые системы***

1. Научная электронная библиотека [Электронный ресурс]. – Режим доступа: e-library.ru.

2. Центр охраны дикой природы [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://biodiversity.ru/>.

3. Природа России. Национальный портал [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.priroda.ru/>.

Учебное издание

Андрей Анатольевич Смирнов

ЭКОЛОГИЯ ГИДРОБИОНТОВ

Учебное пособие

Ответственный за выпуск *Козенко К.П.*

Редактор *Черных Н.П.*

Технический редактор *Крюкова И.К.*

Компьютерная верстка *Водолажский-Колесников А.Ю.*

Подписано к печати 27.12.2018 г.

Формат 60×84/16. Объем 9,5 усл.-печ. л.

Гарнитура *Times New Roman Cyr.*

Тираж 300 экз.

Северо-Восточный государственный университет,
685000, Магадан, ул. Портовая, 13.