

МИНИСТЕРСТВО НАРОДНОГО ОБРАЗОВАНИЯ ВССР

ГОМЕЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМ. Ф.СКОРИНЫ

МЕТОДИЧЕСКОЕ РУКОВОДСТВО
по спецкурсу "Санитарно-техническая гидробиология"
для студентов 4 курса специальности "Биология"

Гомель 1990

МИНИСТЕРСТВО НАРОДНОГО ОБРАЗОВАНИЯ БССР

ГОМЕЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМ. Ф. СКОРИНЫ

МЕТОДИЧЕСКОЕ РУКОВОДСТВО
по спецкурсу "Санитарно-техническая гидробиология"
для студентов 4 курса специальности "Биология"

Гомель 1990

Составитель И. Ф. Рассашко,
доцент кафедры зоологии и охраны природы

Рекомендовано методическим советом биологического факультета Гомельского государственного университета им. Ф. Скорины

В основу настоящего руководства положены материалы лекций и практических занятий профессора Г. Г. Винберга по экологической физиологии водных животных. Эти материалы кратко отражают только основные положения некоторых разделов курса и дают студентам возможность ознакомиться с определениями важных эколого-физиологических характеристик гидробионтов, методами их изучения, способами расчетов, рекомендациями по использованию в условиях загрязнения вод.

Работа студентов с руководством должна способствовать углублению их общепроизических и экологических знаний, расширению представлений об особенностях жизнедеятельности водных организмов и функционирования водных экосистем в зависимости от условий среды.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ, КОТОРЫМ ОНИ ПОДЧИНЯЮТСЯ, В ЧИСТЫХ И ЗАГРЯЗНЯЕМЫХ ВОДОЕМАХ И ПОДСТОКАХ

С самой общей точки зрения есть два главных отличия между чистыми и загрязняемыми водами: 1) в загрязняемых водах большую роль играют поступающие в них, аллохтонные, органические вещества, которые могут служить источником энергии для гетеротрофного пути превращения веществ; 2) в них встречаются специфические нарушения биотического круговорота; последние осуществляются многими путями, например, через влияние на световые условия повышенной мутности воды, через токсическое действие внесенных загрязнений и др. Вместе с тем, биотический круговорот, другие процессы в загрязняемых и чистых водах имеют общую основу. Поэтому методы их изучения, разработанные на чистых водах, применимы для выяснения закономерностей, протекающих в загрязняемых водоемах и водотоках. Кроме того, чтобы иметь возможность в каждом отдельном случае понять механизм вредных воздействий, надо хорошо знать общие закономерности, которым подчиняются биологические явления. Чтобы иметь возможность выражать результаты жизнедеятельности организмов в виде определенных количеств вещества и энергии, переходящих из одного состояния в другое (для загрязняемых водоемов и водотоков это, очевидно, весьма важно) нужно детально знать такие функции массовых видов сообществ как питание, рост, обмен; знать зависимость биологических явлений от абиотических условий среды. Краткие сведения об указанных параметрах, способы их расчетов, рекомендации по применению в конкретных условиях и приводятся в настоящем руководстве.

Раздел I. ЗАВИСИМОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ ЯВЛЕНИЙ ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ.

Все процессы, протекающие в водоеме, в том числе формирование чистой воды, сильно зависят от температуры. Интерес к этому вопросу возрастает, в связи с тем, что к различным видам загрязнения водоемов добавились тепловые сбросы электростанций, нарушающие температурный режим водоемов. Последнее, в свою очередь, может влиять на разные функции гидробионтов, связанные с действием температуры, которая отличается от разных элементов среды гидробионтов тем, что представ-

ставляет собой неустрашимый фактор. Свет, различные газы, если, другие элементы среды можно исключить из окружения организмов, температуру — нет. По этой причине температуру следует отнести к числу наиболее универсальных экологических факторов. Значение температуры проявляется через воздействие на распределение гидробионтов в водах, на скорость протекания различных жизненных процессов.

Организмы, могущие существовать в широком температурном диапазоне, называются эвритермными, в узком — stenотермными. Для очень многих гидробионтов характерно приспособление к более высокой температуре в случае её постепенного повышения. Например, инфузории *Paramecium caudatum*, находившиеся до опыта при 12–13°, выжили в воде с температурой 40° только 6–12 мин, а содержащиеся при температуре 24–26° — от 32 до 42 мин. Какие же функции организмов изменяются с изменением температуры и каков механизм их изменений? Обратимся к холоднокровным (пойкилотермным) животным. Температура тела у них изменяется с изменением температуры внешней среды, в отличие от гомойотермных организмов, обладающих механизмами, позволяющими поддерживать постоянную температуру тела даже при сильных колебаниях температуры окружающей среды. Пойкилотермные животные могут в определенной степени, а иногда и весьма эффективно регулировать температуру своего тела, но механизм регуляции у них совсем иной — при помощи поведения, который уступает механизмам регуляции теплокровных животных.

В живых клетках, как и в пробирке химика, скорость химических реакций зависит от температуры: с повышением температуры возрастает и, наоборот. Поэтому с изменением температуры среды у пойкилотермных организмов изменяются обменные процессы. Установлено, что различным температурным условиям, в которых обитают организмы в активный период их жизни, соответствует определенная теплоустойчивость тканей. При этом, она является характерным видовым признаком. Установлена также различная теплоустойчивость химических компонентов тканей. Так, теплоустойчивость белков у теплолюбивых форм — ряда рыб, моллюсков, ракообразных, др. выше, чем у холодолюбивых. Ферменты у теплолюбивых форм максимально активны при более высоких температурах, чем у холодолюбивых. Одно из важнейших влияний температуры на развитие организма заключается в воздействии на ферменты, участвующие в синтезе белков, катализировании различных жизненных

процессов, в целом, в биохимических процессах. С повышением температуры скорость ферментативных процессов возрастает согласно общим законам химической кинетики, но одновременно начинается и разрушение самих ферментов. Поэтому наибольший эффект их работы наблюдается при какой-то оптимальной температуре.

Следует отметить и такую особенность действия температуры, которая приводит к нарушению дыхания. По мере повышения температуры потребность в кислороде растет, поступление газа через дыхательные поверхности становится недостаточным, и организм может погибнуть не от действия на структуру белков, тканей, а от недостатка кислорода. Таким образом, поскольку в основе действия температуры на организмы лежит изменение скорости биохимических процессов (через действие её на белки), то становится понятным действие её на скорость обмена, развитие гидробионтов.

По результатам многих биологических исследований установлена определенная форма связи между температурой и продолжительностью индивидуального развития (Д) пойкилотермного животного. Однако часто целесообразно пользоваться не продолжительностью развития, а обратной ей величиной — скоростью развития

($= \frac{1}{D}$), которая означает, какая доля от общей продолжительности развития приходится на единицу времени. Скорость развития как функция температура графически представляет собой S-образную кривую. Для математического описания зависимости скорости развития, интенсивности обмена, других биологических явлений от температуры широко применяют две функции с одной константой, значение которой передает ускорение рассматриваемого процесса от температуры. Чаще всего используют показательную функцию типа: $V = V_0 \alpha^t$, или $\frac{V_2}{V_1} = \alpha^{\frac{t_2 - t_1}{10}}$

Она может иметь две формы: $I. \frac{V_2}{V_1} = \frac{D_1}{D_2} = e^{k(t_2 - t_1)/10} = e^{k/10}$

где e — основание натурального логарифма, равное 2,71; k — константа — $\frac{1}{V} \cdot \frac{dV}{dt}$, показывающая ускорение процесса. Константа тем больше, чем сильнее выражена зависимость процесса от температуры. $2. \frac{V_2}{V_1} = \frac{D_1}{D_2} = \frac{t_2 - t_1}{10} / \text{если } \alpha = 10$. Это известная формула, в которую входит широко используемый в биологии "температурный коэффициент" Вант-Гоффа. Цифровое значение данного коэффициента непосредственно показывает, во сколько раз ускоряется процесс при увеличении температура на 10°. Константы

" Q_{10} " и " k " связаны соотношениями: $\ln Q_{10} = 2,3026 k$, $\lg Q_{10} = 10k$, поэтому, зная одну из них, можно найти другую. Например, $Q_{10} = 2$, тогда " k " окажется $\lg 2 = 10 k$, $k = 0,069$.

Когда известно несколько значений скорости процесса - v_1, v_2, v_3 при соответствующих t_1, t_2, t_3 , то найдя " Q_{10} " или " k ", можно найти скорость процесса при интересующей температуре. Например, нужно измерить скорость биения сердца у давший при 20° , если известно, что при 15° она составляет 200, при 23° - 370 ударов в мин. При расчетах используем приведенную выше формулу, несколько преобразовав её: $\frac{1}{t_2 - t_1} \cdot \lg \frac{v_2}{v_1} = \frac{1}{10} \lg Q_{10}$

Подставив в формулу имеющиеся данные, определим Q_{10} для указанного интервала температур: $\frac{1}{8} \cdot \lg \frac{370}{200} = \frac{1}{10} \lg Q_{10}$
 $\lg Q_{10} = \frac{10}{8} \lg 1,85$, $\lg 1,85 = 0,2672$, $\lg Q_{10} = \frac{10 \cdot 0,2672}{8} = 0,334$

Теперь можно рассчитать искомую величину:

$$\frac{1}{23-20} \cdot \lg \frac{370}{X} = \frac{1}{10} \cdot 0,334$$

$$\lg \frac{370}{X} = 0,1002, \quad \frac{370}{X} = 1,259, \quad X = 294 \text{ удара в}$$

минуту. Проведение подобных расчетов может быть необходимым при разных ситуациях, для различных целей, в частности при тепловом загрязнении водоемов и водотоков для установления влияния повышения температуры воды на те или иные процессы жизнедеятельности водных животных.

При этом, надо обратить внимание на одну важную особенность. Установлено, что скорость метаболизма у всех пойкилотермных животных в условиях полной акклимации к температуре одинаково зависит от температуры. Универсальность этой зависимости служит необходимым условием сбалансированности биологических процессов в экосистеме, благоприятной для входящих в неё видов. Для приведения скорости метаболизма пойкилотермных животных к некоторой определенной температуре следует принимать $Q_{10} = 2,25$. В отличие от скорости метаболизма скорость онтогенетического развития, роста пойкилотермных животных при разных температурах характеризуется возрастанием Q_{10} в сторону низких температур, то есть при низких температурах скорость развития, роста в большей мере зависит от температуры, чем при высоких. Этот

факт следует учитывать при тепловом загрязнении в холодных водах, когда оно может представлять большую опасность для гидробионтов.

Заслуживает рассмотрения издавна известное в биологии "правило сумм температур", согласно которому произведение продолжительности развития (D) на эффективную температуру ($t - t_0$) - $S = D(t - t_0)$ есть величина постоянная для каждого вида организмов, при этом t_0 - температура условного биологического нуля, или нижнего термического порога, с которого организмы способны к развитию; t - наблюдаемая температура; S - сумма температур, выражаемая в град./днях или град./часах. Согласно правилу сумм температур, организму для прохождения жизненного цикла требуется определенное количество градусо/дней или градусо/часов, которое можно определить, зная продолжительность развития, t_0, t . В то же время, получив в эксперименте S , зная t_0 , можно определить продолжительность развития при той или иной интересующей температуре. В литературе приводят данные по S, t_0 для разных видов организмов, что облегчает расчеты такой важной характеристики гидробионтов, как продолжительности развития или обратной ей величине - скорости развития. Рассмотрим примеры: 1. Икра севрюги развивается при 20° 72 дня, а при 26° - 51 день. Нужно найти количество градусо/дней, которое требуется для прохождения жизненного цикла. В приведенную выше формулу поставим известные параметры - $S = 72(20 - t_0)$, $S = 51(26 - t_0)$ Чтобы найти t_0 , воспользуемся формулой: $t_0 = \frac{D_1 t_1 - D_2 t_2}{D_1 - D_2}$ и получим $t_0 = \frac{72 \cdot 20 - 51 \cdot 26}{72 - 51} = 5,43$, а

$$S = 72(20 - 5,4) = 1050$$

$$S = 51(26 - 5,4) = 1050$$

2. Личинка одного из видов хирономид при развитии имеет сумму градусо-часов, необходимых для её развития, равную 600. При 11° продолжительность развития личинки составляет 100 часов. Какова будет температура условного биологического нуля - t_0 .
 Ход решения данной задачи следующий: $600 = 100(11 - t_0)$, $t_0 = 5^\circ$
 3. Личинка также хирономид имеет сумму градусо/дней, необходимых для развития, 350, время развития при 15° - 50 дней. Необходимо установить время развития её при 20° . Ход решения задачи:
 $350 = 50(15 - t_0)$, $t_0 = 8^\circ$
 $350 = X(20 - 8)$, $X = 29$ дней

Итак, правило сумм температур применимо в широком интервале температур для разных организмов, и может быть полезным для приближенного выражения зависимости скорости развития от температуры.

В заключение можно отметить то, что температура оказывает существенное воздействие не только на скорость обмена, развития, но и на плодовитость организмов (через размеры), скорость роста, размножения, вообще, на скорость биологических процессов. Все это важно контролировать в условиях загрязняемых водоемов и водотоков.

Раздел 2. ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ, ДЕСТРУКЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА И БИОТИЧЕСКИЙ БАЛАНС В ВОДОЕМАХ И ВОДОТОКАХ.

В продукционной гидробиологии различают первичную продукцию, промежуточную (или последующую) и конечную продукцию. Первичной продукцией называют количество новообразованного органического вещества и утилизированной при этом энергии солнечной радиации. Такое понимание первичной продукции связано с тем, что она является результатом жизнедеятельности населяющих водоемы и водотоки растительных организмов, создается в процессе фотосинтеза, сопровождаясь потреблением минеральных веществ и выделением кислорода. Поскольку новообразование органических веществ из минеральных идет только на уровне первичной продукции, то она существенно отличается от всех других видов биологической продукции. Первичная продукция вместе с поступающими в водоем, водоток (аллохтонными) веществами составляет материальную и энергетическую основу всех последующих этапов продукционного процесса. Последующие стадии продукционного процесса, или звенья пищевых цепей гетеротрофных организмов, представляют собой этапы разрушения, минерализации или деструкции органических веществ, сопровождающиеся потреблением кислорода и рассеянием энергии. Таким образом, первичная продукция является первым звеном продукционного процесса. Конечная продукция, которая в разных формах изымается из биотического круговорота в водоемах, водотоках (вылов рыбы, вылет насекомых, иловые отложения и пр.) является конечным звеном. Одним из видов конечной продукции водоемов, водотоков служит промысловая, прежде всего рыбохозяйственная продукция, величина которой определяет их промысловую, рыбохозяйственную продуктивность. Величины первичной и разных видов промежу-

точной и конечной продукции для каждого типа водоемов, водотсков или даже для каждого данного водоема, водотока находятся в строго определенных и закономерных отношениях. Доказана положительная зависимость между первичной продукцией и рыбопродуктивностью водоемов и водотоков. Так, в океане высокая первичная продукция планктона наблюдается в районах смешения поверхностных вод с глубинными, и эти же районы известны своей высокой рыбопродуктивностью. Зависимость рыбопродуктивности от величины первичной продукции проявилась, например, в том, что её снижение в одном из наших внутренних морей в результате зарегулирования крупной реки послужило одной из главных причин снижения вылова рыбы в нем. Закономерная зависимость между первичной продукцией и рыбопродуктивностью ярко проявляется при удобрении рыбоводных прудов.

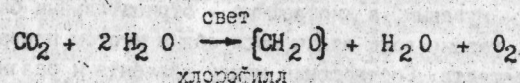
Изложенные положения позволяют признать, что количественные данные по первичной продукции представляют собой одну из важнейших основ трофической классификации вод, которая в свою очередь дает естественно-историческую базу для разработки рыбохозяйственной типизации. Анализ величин первичной продукции пресных водоемов мира от Арктики до тропиков показывает, что годовая продукция фитопланктона в озерах изменяется от 3 до 1100 гС/м², то есть соотношение между максимальным и минимальным значениями составляет около 400. Водоемы с низкой первичной продукцией планктона относятся к высокогорным, или к расположенным в северных широтах. Первичная продукция закономерно возрастает от северных водоемов к южным (имеется в виду возрастание верхнего предела, поскольку бедные водоемы встречаются и на севере, и на юге). Общее рассмотрение величин первичной продукции позволяет отметить еще одну её особенность - первичная продукция в одном и том же водоеме в разные годы может сильно различаться. Вместе с тем, установлено, что величины первичной продукции в водоемах разного трофического типа имеют следующие верхние и нижние границы: высоко-евтрофные - более 350 гС/м² за год, евтрофные - 100-350, мезо-трофные - 30-100, олиготрофные - менее 30 гС/м² за год.

Соотношения между первичной продукцией и другими видами биологической продукции, хотя в своей основе являются закономерными, но могут в значительной степени различаться в водах разного характера. В большой степени они зависят от загрязнения. Это связано с утилизацией первичной продукции, которая идет разными путями в зависимости от совокупности абиотических и биотических условий

водной среды. Хорошо известно, что с возрастанием первичной продукции рыбопродуктивность водоемов растет только до известных пределов, а водоемы с избыточной первичной продукцией мало пригодны для обитания рыб. В водах с избыточной первичной продукцией создаются условия, ухудшающие газовый режим, способствующие накоплению токсических продуктов, нарушающие процессы самоочищения, в целом, создаются условия вторичного загрязнения, ухудшения качества вод. Поэтому при изучении причин и условий, обеспечивающих продуктивность вод, их качество, важно знать не только величину первичной продукции, но и степень её утилизации, особенности биотической трансформации вещества и энергии в водных экосистемах. Эффективность продукционных процессов в водах в определенной мере отражает соотношение первичной продукции и деструкции, баланс органических веществ. Понятие баланса охватывает широкий круг явлений, но в любом случае оно обязательно связано с представлением о некотором итоге противоположно направленных процессов за определенный период времени. Количественный итог баланса дает представление о направлении и скорости изменений в водах. Понятие баланса способствует фиксации внимания на изменениях, которые претерпевает водоем, водоток и дает меру их интенсивности. С балансом органических веществ тесным образом связаны круговороты веществ, так как биотические процессы созидания и разрушения органических веществ выступают в роли важнейшего движущего начала круговорота веществ и энергии в водах. По отмеченной причине баланс в широком понимании может быть охарактеризован соотношением скорости продукции и деструкции органического вещества, что получает отражение в балансовом равенстве $A - B = C$. К первому члену этого равенства (А) относятся все процессы новообразования органических веществ (первичная продукция), ко второму (В) — все остальные многообразные процессы превращения органических веществ, связанные с их участием в процессе обмена у водных растений, животных, бактерий. Все эти процессы сопровождаются выделением энергии и ведут к снижению запасов органического вещества и заключенной в нем энергии. Поэтому совокупность процессов, относимых ко второму члену балансового равенства, обозначают термином деструкция. Баланс органических веществ в определенной мере эквивалентен термину "биотический баланс", так как он затрагивает комплекс вопросов, связанных с развитием жизни в

водах. В самой общей форме можно выделить три типа биотического баланса: положительный, отрицательный и нулевой или приближающийся к нему. Судя по балансовому равенству, положительным биотический баланс будет в том случае, если А больше В, отрицательным — если А меньше В, нулевым — если А равно В. В литературе отмечали, что типы биотических балансов могут в определенной мере совпадать с основными принятыми типами водоемов. Типично эвтрофные водоемы будут характеризоваться положительным, олиготрофные — нулевым, а дистрофные — отрицательным балансом. Таким образом, разные воды отличаются общим итогом превращений органических веществ. Соотношение между элементами балансового равенства может быть использовано не только для характеристики типов вод, но также в числе других показателей и для оценки степени загрязнения водоемов, водотоков, получения представления об элементарном составе загрязняющих веществ, для оценки оборачиваемости органического углерода и биогенных элементов в экосистемах. Например, если отношение А к В в водоеме меньше 1, то можно предполагать, что в биотических процессах водоема большое участие принимает аллохтонное органическое вещество, возрастает доля бактерий и их продукция становится сравнимой с продукцией фитопланктона. Отрицательный баланс водоема свидетельствует также о том, что аллохтонное органическое вещество обеднено углеродом — биогенным элементом, лимитирующим фотосинтез, а соотношение между углеродом и фосфором в веществе, поступающем извне, ниже, чем в телах водорослей. Если отношение А к В равно 1, то этому можно дать два объяснения: 1) аллохтонное органическое вещество по элементарному составу, то есть по соотношению $C : N : P$ сходно с фитопланктоном; 2) сток с водосбора не играет существенной роли для биопродуктивности водоема, и количество биогенных элементов, ассимилируемое фитопланктоном, практически эквивалентно их количеству, освобождающемуся в процессе минерализации продуктов фотосинтеза, то есть элементы минерального питания в основном автохтонные, экосистема водоема сбалансированная. Если отношение А к В значительно больше 1, то в этом случае в водоем должно поступать избыточное количество биогенных элементов, вызывающее усиление первичного продуцирования, накопление автохтонного органического вещества, нарушение равновесного состояния экосистемы, круговорота веществ в ней, вторичное загрязнение.

В основу методов изучения первичной продукции, деструкции, баланса органических веществ положен газообмен, так как построение и разрушение органических веществ в процессе обмена у живых организмов сопровождается газообменом со средой, который находится в строгом соответствии со скоростью потребления и со скоростью рассеяния энергии. В основу изучения первичной продукции положено общеизвестное балансовое равенство фотосинтеза:



Газообразный кислород образуется при расщеплении воды. Из восстановленного из воды водорода и CO_2 синтезируются углеводы $\{\text{CH}_2\text{O}\}$ и вновь образуется вода. По выделенному в процессе фотосинтеза кислороду или ассимилированному углероду можно рассчитать количество образовавшихся углеводов, в частности, глюкозы ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$), которая условно может быть взята в качестве первого стабильного продукта фотосинтеза. При образовании одной грамм-молекулы глюкозы (180 г) освобождается, судя по балансовому уравнению, 192 г кислорода и затрачивается 264 г углекислоты. Отсюда нетрудно получить эквивалентные друг другу количества всех участвующих в процессе веществ, которые служат коэффициентами при соответствующих расчетах. Так, 1 мг кислорода эквивалентен 1,375 мг " CO_2 ", 0,375 мг "C", 0,938 мг глюкозы, 3,5 кал; 1 мл кислорода эквивалентен 1,429 мл кислорода, 1,965 мг и 1,000 мл " CO_2 ", 0,536 мг "C", 1,34 мг глюкозы, 5,0 кал.

В природе фотосинтетическое новообразование органических веществ осуществляется на свету, а в темноте прекращается, как прекращается выделение кислорода и потребление углекислоты. Процессы же дыхания, то есть потребление кислорода и выделение углекислоты, в темноте идут с той же скоростью, что и на свету. Поэтому, сравнив результаты жизнедеятельности водных сообществ на свету и в темноте, можно рассчитать скорость фотосинтеза растений (или величину первичной продукции), а в определенных случаях и деструкцию. О процессах построения и деструкции можно судить по скорости выделения (или потребления) кислорода, потребления (или выделения) углекислоты, накоплению продуктов фотосинтеза, пр. В практике исследований широкое распространение полу-

чило измерение скорости фотосинтеза по количеству выделенного кислорода, скорости деструкции — по количеству потребленного кислорода. Общепризнанный метод определения кислорода Винклера дает возможность определять эти величины с точностью до сотых мг O_2 /л. Простейший прием измерения скорости фотосинтеза, деструкции водных организмов состоит в использовании незатемненных и затемненных сосудов. Этот прием обозначен как метод склянок. Техника применения метода склянок проста. Склянки из белого стекла с притертыми пробками, объемом 60–160 мл заполняются водой из одного батометра. Желательно, чтобы с каждого горизонта водоема, водотока заполнялось шесть склянок — по две контрольных (для определения начального содержания кислорода), незатемненных и затемненных. Наиболее надежно закрывать затемненные склянки в два слоя дерматина или клеенки. Для укрепления обертки удобны резиновые кольца, вырезанные из велосипедной камеры. Приспособления для укрепления склянок в водоеме могут быть различны (крестообразные штативы, другие). Установка со склянками, например, шнур с укрепленными на нем крестовинами и склянками привязывается на плававшем на поверхности воды закоренным буйке. Срок экспозиции склянок в водоеме, водотоке, за некоторым исключением, должен быть равен 24 часам, так как на протяжении суток начинаются и заканчиваются циклические изменения освещения и других условий. По истечении срока экспозиции в незатемненных сосудах должно содержаться больше продуктов фотосинтеза и растворенного в воде кислорода по сравнению с затемненными. Разность в содержании кислорода в этих склянках очевидно строго пропорциональна скорости фотосинтеза, или количеству органического вещества, синтезируемого растениями за единицу времени — сутки. Оно также соответствует величине валовой первичной продукции. Разность в содержании кислорода в контрольных склянках и затемненных соответствует деструкции органического вещества, а разность между валовой первичной продукцией и деструкцией обозначается терминем "чистая продукция". Итак, метод склянок в его кислородной модификации позволяет определять величины валовой и чистой первичной продукции, деструкции, выражать их в мг O_2 /л за сутки, $\text{г O}_2/\text{м}^2$ за сутки, за месяц и весь вегетационный сезон, за год.

Для измерения первичной продукции кроме кислородной можно использовать более чувствительную радиоуглеродную модификацию

метода склянок, а также другие методы, например, делать расчеты продукции по изменениям содержания кислорода в свободной воде водоемов.

При определении первичной продукции большим успехов пользуются определения содержания фотосинтетических пигментов, в частности хлорофилла "а", так как этот пигмент — неотъемлемый элемент всех зеленых растений и ответствен за новообразование органического вещества при фотосинтезе. Определение концентрации хлорофилла "а" может быть сделано путем измерения на спектрофотометре оптической плотности экстрактов, полученных экстрагированием пигмента в 90% ацетоне. Концентрацию хлорофилла "а" можно оценить и на основании измерений прозрачности воды с помощью диска Секки, так как установлена значительная степень корреляции, отчетливая зависимость между этими параметрами, описываемая линейными уравнениями, как

$$C_{\text{хл}} = 57,7 s^{-2,17}$$

где $C_{\text{хл}}$ — концентрация хлорофилла "а" в мг/м^3 , s — прозрачность воды в метрах. При определенных условиях уравнения такого типа могут быть использованы для оценки концентрации хлорофилла "а" на основании легко осуществляемых в полевых условиях измерений прозрачности воды.

Определение концентрации хлорофилла "а" служит в настоящее время одним из необходимых методов исследования биологической продуктивности вод, он получил признание при оценке интенсивности самоочищения загрязняемых природных вод, степени их евтрофирования. Применимость метода оправдана тем, что количество этого пигмента достаточно хорошо отражает нагрузку вод биогенными элементами, в первую очередь азотом и фосфором. По соотношению между прозрачностью воды и концентрацией хлорофилла "а" можно судить о качестве воды и проследить за его изменением во времени. Это соотношение можно также использовать для установления допустимого уровня нагрузки вод биогенными элементами. Как и первичная продукция, концентрация хлорофилла в определенной мере отражает трофический тип вод, поэтому она может быть использована при их трофической классификации. Можно привести следующие границы, внутри которых колеблется концентрация хлоро-

филла в зависимости от трофического статуса водоемов: высоко-евтрофные — более 100 мг/м^3 , евтрофные — $10-100$, мезотрофные — $1-10$, олиготрофные — $0,1-1 \text{ мг/м}^3$.

Раздел. 3. ОБМЕН ВЕЩЕСТВ:

СКОРОСТЬ И ИНТЕНСИВНОСТЬ ОБМЕНА, ТРАТЫ НА ОБМЕН, ТИПЫ ОБМЕНА, ЗАВИСИМОСТЬ ОБМЕНА

ОТ РЯДА ФАКТОРОВ.

Любой живой организм, любая часть живого может существовать, если будет непрерывный поток вещества и энергии. Измерить эту энергию можно, что делают уже примерно 200 лет с помощью колориметров. Но наиболее распространенный способ её измерения заключается в измерении газообмена, в процессе которого потребляется кислород. Вся активная жизнь идет аэробным путем, хотя в процессе обмена на отдельных стадиях есть реакции, протекающие без участия кислорода. Это — тканевой, межклеточный обмен. Есть небольшое число живых организмов, которые живут при отсутствии кислорода — некоторые бактерии, дрожжи. Они расщепляют I молекулу гликогена на 2 молекулы молочной кислоты с выделением небольшого количества энергии, используемой ими в процессе жизнедеятельности. Почти анаэробы кишечные паразиты. Остальные организмы для поддержания жизнедеятельности нуждаются в аэробных условиях. Выработка в процессе эволюции приспособлений для использования окислительных процессов за счет молекул кислорода была большим скачком в развитии органического мира. Примерно 0,6–1,0 млрд. лет назад это приспособление приобрело заметные размеры и обладающие им животные получили значительные преимущества перед не имеющими такой способности. Количество энергии, полученное в окислительных процессах, в 20–30 раз больше, чем в процессах расщепления без кислорода. Так, при разложении I грамма молекулы глюкозы в процессах брожения энергетический выход составляет 23–35 калорий, а при дыхании (окислении) — 720 калорий. Итак, вся активная жизнь идет аэробным путем. Поэтому, о скоро-

сти обмена можно судить по потреблению кислорода. Цифры показывают, что живая материя обладает фантастической активностью. На единицу массы Солнца выделяется 2 эрг/г.сек., а 1 млрд. часть этого выделяется при термоядерных процессах. Человек же выделяет за сутки в 10000 раз больше энергии на единицу массы, чем Солнце.

Пища, потребляемая гидробонтами, включает белки, жиры, углеводы, которые содержат разное количество энергии. В среднем, белки содержат 4,6, жиры - 9,5, углеводы - 4,0 ккал/г. При окислении в организме веществ потребление одной весовой единицы кислорода соответствует выделению одного и того же количества энергии. Установлено, что на 1 мг потребленного кислорода выделяется 3,4 кал. (на 1 мл кислорода - 5 кал.). Поэтому если на 1 г окисленных белков выделяется 4,6 ккал (на 1 мг белков - 4,6 кал.), а жиров - 9,5 ккал. (на 1 мг жиров - 9,5 кал.), то на окисление последних кислорода расходуется больше, чем на окисление первых. Значит, изучение газообмена позволяет оценить не только суммарное количество энергетических затрат, но и характер веществ, за счет окисления которых энергия добывается.

Итак, наиболее содержательной и распространенной мерой скорости обмена служит скорость потребления кислорода, то есть количество кислорода, потребляемое одной особью за единицу времени. Скорость обмена (Q), отнесенная к единице массы тела - $\frac{Q}{W}$, называется интенсивностью обмена и ее выражают в мл / мл / или г / л / кислорода на грамм массы за единицу времени / час, сутки /. Скорость обмена, выраженная в единицах массы, есть траты на обмен, обозначаемые T или R .

ТИПЫ ОБМЕНА. Существует стандартный обмен - обмен животного в относительно спокойном состоянии; основной - при полной неподвижности и активный обмен - в состоянии активного передвижения. Общий обмен животного есть совокупность стандартного, основного и активного обмена.

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ОБМЕН. На обмен организмов влияет ряд факторов, причем, самое сильное влияние оказывает масса. Зависимость между обменом и массой тела может быть передана степенным уравнением $Q = A \cdot W^{a/b}$, где Q - в мл O_2 / экз. час, W - масса тела в мг/г/. В настоящее время получены уравнения, отражающие зависимость между скоростью обмена и массой тела, для разных животных, как:

1. Рыбы: $Q = 0,307 W^{0,8}$ (Q - в мл O_2 / экз. час, W в мг)
2. Ракообразные: $Q = 0,125 W^{0,76}$
3. Инфузории: $Q = 0,137 W^{0,76}$
4. Триклады (плоские черви): $Q = 0,123 W^{0,81}$
5. Полихеты: $Q = 0,130 W^{0,81}$

Из приведенных уравнений видно, что скорость обмена пропорциональна массе, возведенной в степень, которая близка у разных организмов к величине 0,75. Это означает, что при больших, например в 10 раз массе, индивидуальная скорость обмена будет не в 10 раз, а только в $10^{0,75}$, или в 5,6 раз больше. Нетрудно понять, что у организмов, масса которых большая, интенсивность обмена меньше по сравнению с организмами, имеющими небольшую массу. Когда масса различается во много раз, как в 10^8 раз (такие различия имеются у планктонного рака с массой 0,01 мг и омара - с массой в 1 кг), интенсивность обмена различается в 100 раз. А мелкие инфузории дышат интенсивнее крупных организмов в 500 и более раз. Сделанный вывод относится к таким, которые имеют большое общебиологическое значение. Кроме массы на уровень обмена влияют температура, парциальное давление газа, но он не зависит от пола, возраста, света, pH среды. В целом, обмен - весьма стойкая величина, слабо зависящая от разных абиотических факторов, кроме температуры. Этот факт заслуживает внимания, в связи с тепловым загрязнением водоемов и водотоков.

Раздел 4. ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА ЖИВОТНЫХ: ПОНЯТИЕ О РОСТЕ, ВЕСОВОЙ И ЛИНЕЙНЫЙ РОСТ, КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ РОСТА, ТИПЫ РОСТА.

Проблема роста является важной общебиологической проблемой, она имеет большое значение для разных областей биологии. Рост - количественная сторона развития (онтогенеза). В общем понимании индивидуальный рост представляет собой увеличение массы организма, или точнее, процесс приращения массы развивающегося организма. При изучении процессов роста прослеживают либо изменения веса (массы), или других пропорциональных ему (ей) величин, как содержание азота в теле - это весовой рост; либо изменения линейных размеров - это линейный рост. Так как рост - есть результат питания, увеличения массы, непосредственно связан с закономерностями обмена, то весовой рост ближе к основным закономерностям роста, чем линейный. Кроме того, рост

разных линейных признаков одного и того же объекта, например, длины, ширины, толщины выражается разными по форме кривыми, что также убеждает в основном значении весового роста, изучению которого нередко предпочитают детальные, но не всегда плодотворные исследования линейного роста. Данные по линейному росту находятся в определенном соотношении с весовым ростом. Связь между каким-либо определенным показателем линейных размеров животного — "l" и его массой — "w" может быть передана уравнением $w = q l^b$, где "q" — константа, равная массе, когда $l = 1$. Константа "b" показывает, что по мере роста масса увеличивается больше, чем линейные размеры. При росте с сохранением геометрического подобия (изометрическом росте), то есть без изменения формы тела, $b = 3$. Значит, по мере роста животного масса пропорциональна кубу линейных размеров. Если при росте форма тела меняется (аллометрический рост) так, что объем (вес) растет быстрее куба линейных размеров, то "b" больше 3, в обратном случае "b" меньше 3. Приведенное уравнение, передающее связь между массой и длиной тела, может быть записано в логарифмическом виде: $\lg w = \lg q + b \lg l$. Это уравнение соответствует уравнению прямолинейной зависимости $y = a + bx$, которое на графике представлено прямой линией. Значит, логарифм массы и логарифм длины находятся в линейной связи и на графике точки, соответствующие данным логарифма массы и логарифма длины, будут располагаться по прямой. Коэффициенты "q" (как коэффициент прямолинейной регрессии) и "b" при наличии эмпирических данных по массе и длине тела животных могут быть найдены одним из принятых в статистике методов. Они принимают конкретное значение и могут использоваться в работах, что важно, так как порой взвешивать животных (мелкие формы, например) неудобно, но гораздо проще измерить их длину, а массу рассчитать по формуле. Так рассчитывают массу планктонных животных по обобщенным степенным уравнениям зависимости массы от длины тела, предложенным Г.Г. Винбергом и Е.В. Валушкиной (в книге "Общие основы изучения водных экосистем", 1969г). Для дафний степенное уравнение связи между массой и длиной тела имеет вид $w = 0,075 l^{2,93}$. Допустим, длина тела дафнии равна 0,9 мм, тогда масса тела будет равна $w = 0,075 \cdot 0,9^{2,93} = 0,06$ мг. Для циклопа *Cyclops strenuus* уравнение следующее — $w = 0,039 l^{2,31}$ и при длине тела 1,5 мм его масса окажется 0,1 мг.

У коловратки брахионуса коэффициенты "q" и "b" равны 0,12 и 3, а при длине тела 0,24 мм масса равна — $w = 0,12 \cdot 0,24^3 = 0,002$ мг. Мысль использовать для рыб соотношение длины и массы пришла в 1929 г. и его затем стали широко использовать. Так, для мальков стерляди $w = 0,000015 l^{2,78}$. Если малек имеет длину 10 мм, то масса его равна — $w = 0,0000155 \cdot 10^{2,78} = 9,5$ мг. Для амурского осетра $w = 0,0021 l^{3,15}$. Степенное уравнение связи между массой и длиной тела в общем виде в подавляющем большинстве случаев оказывается пригодным в приложении к самым разнообразным представителям животного мира (рыбы, моллюски, ракообразные, личинки насекомых, др.). При этом значения "b" часто получают не столь сильно отличные от 3-х и в пределах 2,5–3,5.

Рассматривая количественные закономерности роста, встречаются со следующими основными понятиями: абсолютный прирост (W), представляющий собой разность между массой, измеренной в момент t_2 и t_1 , то есть за время $t_2 - t_1$. Поэтому можно записать — $W = w_{t_2} - w_{t_1}$. Можно получить абсолютный прирост за единицу времени — $\frac{W}{t_2 - t_1}$, или $\frac{w_2 - w_1}{t_2 - t_1}$, или $\frac{dw}{dt}$ (dw — прирост массы, dt — прирост времени). По сути, абсолютный прирост, отнесенный к единице времени, характеризует скорость роста, подобно тому, как расстояние, пройденное автомобилем и отнесенное к единице времени (час), характеризует скорость передвижения его. Скорость роста, отнесенная к единице массы, называется относительной, удельной скоростью роста. Она обозначается C_w и равна очевидно: $C_w = \frac{1}{w} \cdot \frac{dw}{dt}$. Можно записать эту формулу в другом виде: $C_w = \frac{w_2 - w_1}{t_2 - t_1} \cdot \frac{1}{w}$.

При всех типах роста удельную скорость роста за определенный период рассчитывают по данной формуле. Если скорость роста не остается постоянной, то употребляют среднюю удельную скорость роста.

Обратимся к примерам. Нужно найти удельную скорость роста при следующих условиях: масса личинок равна 11, 14, 17, 19, а дни от вылупления составляют соответственно 1, 5, 7, 9. Ход решения задачи: 1. $C_w(1-5) = \frac{\ln 14 - \ln 11}{5 - 1} = \frac{0,24}{4} = 0,06$

$$2. C_w(5-7) = \frac{\ln 17 - \ln 14}{7 - 5} = \frac{0,19}{2} = 0,097$$

$$3. c_{w(7-9)} = \frac{\ln 19 - \ln 17}{9 - 7} = \frac{0,11}{2} = 0,056$$

Знание удельной скорости роста позволяет найти массу животных в определенный период времени. Например, за 15 дней мальки выросли от 5 мг до 21 мг. Найти массу мальков в возрасте 30 дней. Чтобы её найти, сначала рассчитывают удельную скорость роста -

$$c_w = \frac{\ln 21 - \ln 5}{15} = 0,096$$

Подставляя её значение в формулу, находим искомую величину: $0,096 = \frac{\ln X - \ln 21}{30 - 15} = 88,2$ $W_{30} = 88,2 \text{ мг}$

Прирост часто выражают относительной величиной - в %, для чего используют соответствующие формулы.

ТИПЫ РОСТА. Если рост идет с постоянной скоростью, то такой рост называется экспоненциальным. В этом случае масса тела животного находится в экспоненциальной (показательной) зависимости от времени. Некоторые случаи роста животных имеют такой тип роста - эмбриональный рост, первые стадии постэмбрионального роста рыб, рост личинок насекомых. Он может быть в проточных культурах, где есть постоянные условия среды. Однако, как правило, индивидуальный рост животного сопровождается более или менее выраженным снижением скорости роста при увеличении размеров. Рост многих животных в этом случае идет параболически и графически описывается параболой. Такой рост имеют личинки насекомых, некоторые ракообразные, рыбы. Многие животные растут иначе. У них наблюдается сигмоидальный тип роста или S-образный рост, когда он доходит до предельной величины, стремясь к дефинитивным размерам. В период индивидуального развития у животных может наблюдаться рост разных типов.

Рост давно пытались записать в виде уравнений, найти общую формулу роста. В 1927 г. на III съезде зоологов И.И. Шмальгаузен выступил с теорией роста, предложил формулы роста. Формулы при изучении роста, уравнения роста были впервые употреблены таким образом в 1927 г. И.И. Шмальгаузен и независимо от него американским исследователем Броди. В последующем многие авторы предлагали формулы роста животных. Для экспоненциального роста была предложена формула - $W_t = W_0 e^{c_w t} = W_0 10^{0,4343 c_w t}$, где W_t - масса тела ко времени t , W_0 - начальная масса, $0,4343 =$

$$-\log e. \text{ Рост параболический выражается - } W_t = \frac{n \cdot n}{n+1} (t-t_0) + W_0 \left[\frac{1}{n} \right]^{\frac{1}{n}}, \text{ где } n - \text{обозначение } (1-a/b), n = \frac{1}{\frac{1}{n} (t_2 - t_1)} : S - \text{об-}$$

разный рост выражается - $\frac{dW}{dt} = n \cdot a/b$

Применение количественных данных по росту имеет место при расчетах продукции животных в условиях разных вод, причем, продукция видовых популяций складывается из индивидуальных приростов особей, входящих в состав популяций, включая прирост половых продуктов, других органических образований. Поэтому для определения величин продукции нужны количественные данные по росту, продолжительности развития отдельных стадий, плодовитости, данные о зависимости этих величин от условий среды.

Раздел 5. ПИТАНИЕ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ:

ТИПЫ И СПОСОБЫ ПИТАНИЯ. КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА СКОРОСТИ ПИТАНИЯ.

Важность и необходимость познания количественных сторон питания определяется многими обстоятельствами. Процессы питания важны потому, что они непосредственно связаны с динамикой и превращением органических и неорганических веществ в водоемах и водотоках. Без учета трофических взаимоотношений нельзя серьезно рассматривать, например, самоочистительную функцию загрязненных вод, перенос радионуклидов в них и их накопление, осадкообразование. Важный аспект количественной стороны питания - оценка степени утилизации первичного органического вещества, образующегося в водоемах или поступающего извне, и эффективности его дальнейшей трансформации на различных трофических уровнях. От того, в какой степени происходит утилизация органического вещества загрязнений, зависит направление процесса в сторону загрязнения при его накоплении, или устранение этой опасности при его полной утилизации. Количественная сторона питания является важным элементом при изучении баланса вещества и энергии на уровне организма, популяции, вида, экосистемы в целом. Понимание этого, как и других рассмотренных процессов, необходимо для перехода к управлению биологическими факторами формирования чистой воды.

ТИПЫ И СПОСОБЫ ПИТАНИЯ. В отличие от автотрофных растений, создающих первопищу и потому называемых продуцентами, гетеротрофные гидробионты образуют группу консументов, то есть потребителей готового органического вещества. Среди гетеро-

трофов выделяют группу редуцентов, к которым относят сапрофитно питающихся бактерий. Редуценты минерализуют мертвое органическое вещество и обеспечивают регенерацию в воде солей азота, фосфора и других элементов. Пищей гетеротрофным гидробионтам служат растения, животные и продукты их разложения (детрит), а также растворенное органическое вещество. Применительно к отдельным видам гидробионтов круг возможных пищевых объектов суживается, так как не каждый из них обладает всеми теми качествами, которые предъявляет к пище тот или иной потребитель. Пища должна быть полноценной по химическому составу, то есть содержать все элементы и незаменимые соединения, в которых нуждается потребитель. Неполюценность химического состава одних пищевых объектов может быть компенсирована потреблением других, содержащих то, чего нет в первых (необходимых витаминов, микроэлементов, др.). Поэтому разнообразие пищи — не каприз, не роскошь, а вынужденная необходимость. Содержание в кормовом объекте всех нужных химических компонентов вместе с тем еще не делает его полноценной пищей. Надо, чтобы животное, потребляющее данный пищевой субстрат, могло усваивать находящиеся в нем химические вещества, то есть имела бы место перевариваемость, обеспечиваемая наличием у животных соответствующих ферментов. Так, водоросли в случае заглатывания их в неразрушенном виде не усваиваются некоторыми беспозвоночными, так как последние не имеют ферментов, расщепляющих клетчатку оболочек. Будучи полноценным по химическому составу и хорошо усвояемым, пищевой объект может не удовлетворять потребителя из-за своей недоступности: в случае его вооруженности, быстроты движения, трудности обнаружения. Так, беспозвоночные, зарываясь глубоко в грунт, становятся совершенно недоступными для рыб и не потребляются ими, хотя обладают ценными пищевыми качествами. В некоторых случаях полноценные по своим пищевым качествам и доступные потребителю объекты не используются вследствие энергетической невыгодности. Если на добывание и переваривание пищевого объекта затрачивается больше энергии, чем её содержится в усвоенном веществе, то потребление такого объекта будет биологически неоправданным. Например, кит не может питаться ракообразными в концентрации менее 2 г/м^3 , так как в противном случае затраты на движение окажутся выше притока энергии, заключенной в заглатываемых объектах.

Кормовая база гидробионтов, как отмечено, складывается из растений — это водоросли (фитопланктон, макрофиты), причем, среди макрофитов есть и высшие, цветковые растения (зостера, рдесты, элодея, др.). Она также включает бактерий, которыми в той или иной степени питаются представители всех типов животных, но наибольшее значение они имеют в пище грунтоядных (не-рейды), сестонофагов, в частности, ракообразных, моллюсков, личинок рыб. Планктонные водоросли и макрофиты представляют основу питания многих водных животных. Ими питаются простейшие, коловратки, устрицы, мидии, перловицы, беззубки, большинство ракообразных (ветвистоусые, веслоногие); среди рыб — белый амур, толстолобик, тихоокеанская сардина, перуанский анчоус. Животные, которые питаются взвешенным веществом (сестоном), называются сестонофагами, и к таковым можно отнести также разнообразных планктонных и донных животных. Часть животных, обитающих на дне и в толще воды, служат пищей другим животным, которые относятся к хищным. Пищей хищникам служат простейшие, коловратки, ракообразные; некоторые моллюски питаются губками, другими организмами; моллюски, ракообразные, гребневики, полихеты могут потреблять кишечнорастворимых. Представителей последних — кораллов используют в пищу многие сростно-челюстные рыбы. Кольчатые черви служат пищей хищных моллюскам, личинкам насекомых, рыбам. Двустворчатые и брюхоногие моллюски, ракообразные имеют большое значение в питании рыб — сельди, трески, сардины, осетровых. Рыбами питаются морские млекопитающие — моржи, тюлени, калан, китообразные. Таким образом, в водоемах и водотоках гидробионты находятся в сложных взаимоотношениях друг с другом, а их кормовая база весьма разнообразна.

Заслуживает внимания питание животных осмотически (растворенными в воде органическими веществами — аминокислотами, углеводами, др.). Представления об осмотическом питании начали развиваться в начале века А. Питтером, который подсчитал, что морским рыбам, исходя из их рациона, не хватает пищи в виде взвешенного вещества. Не хватало его и другим животным. В то же время растворенного органического вещества в воде много, его больше, чем взвешенного. А. Питтер высказал предположение, что растворенное органическое вещество поступает в организм через кожу. Однако, поставленные в то время опыты, не оказались убедительными. Кроме того, было показано, что планктонная

сетка с ячеей в 60 микрон не улавливает все формы планктона, а именно, мелкий нанопланктон (нано-карликовый). Этот планктон играет заметную роль в питании животных, и он ликвидировал разрыв между потребностями животных в корме и кормовой базой. Так, в терию А. Пяттера был вбит "кол", и с 1931 г. она перестала существовать. Однако сейчас вновь возвращаются к высказанным им предположениям о возможности использования водными животными в качестве пищи растворенного органического вещества. В настоящее время экспериментально, с использованием радиоуглеродного метода показана возможность такого питания.

Итак, можно выделить несколько типов питания, несколько групп животных, для которых характерен тот или иной тип питания: растительноядные животные, хищники, а также животные, имеющие смешанное питание.

Соответственно типам питания гидробионтов в водных экосистемах выделяют несколько пищевых (трофических) уровней: мирный, представленный растительноядными животными; следующий трофический уровень, представленный хищниками I-го порядка; еще один трофический уровень, включающий хищников II-го порядка и т.д. до конечного звена. В самом начале трофической цепи находятся автотрофные организмы. Добывание корма гидробионтами происходит путем захватывающего, дифференцированного и недифференцированного захвата пищевых объектов. Основное место в трофодинамике водоемов принадлежит фильтрационному питанию. Аналогов такого питания на суше нет, а значение его необычайно велико. Термин фильтрационное питание, понимаемый широко, не очень точен. Он связан действительно с фильтрацией, например, у ветвистых ракообразных, которые имеют на грудных конечностях сложный фильтрующий аппарат из тонких щетинок. Принесенные с током пищевые частицы задерживаются фильтрующим аппаратом. Фильтрация имеет место также у некоторых веслоногих ракообразных, моллюсков, полихет. Усатые нити имеют в ротовой полости до 300 поперечных рядов роговых пластинок, свешивающихся с нёба. Внутренняя сторона пластинок образует многочисленные нити. Вода проходит сквозь нити и на них остаются рачки. Ряд других животных, которых относят к фильтраторам, строго говоря, не фильтруют. Так, коловратки, другие черви, двустворчатые моллюски, губки, простейшие, мшанки с помощью специального аппарата подгоняют воду и используют в пищу частицы, находящиеся в воде во взвешенном состоянии. Этот способ питания

называют еще седиментацией (осаждением), а животных — седиментаторами. Когда термин фильтраторы распространяется на седиментаторов, то в этом случае фильтрационное питание понимают более широко, как питание взвешенными частицами. Фильтрационное питание — это грандиозное явление в природе, играющее важную роль в круговороте веществ. Скорость фильтрации характеризует объем осветленной воды. Осветление происходит в результате изъятия из воды взвешенных в ней частиц. Если учесть количество извлекаемой при фильтрации пищи, то окажется, что животные-фильтраторы могут, например, в озере за лето профильтровать всю массу воды несколько раз. Такой мощный фильтр имеется в природе, но не всегда учитывается, хотя в загрязняемых водоемах может играть важную роль.

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА СКОРОСТИ ПИТАНИЯ. Количественной оценкой скорости питания служат такие параметры как рацион (С) — количество пищи, потребляемой животным за единицу времени; скорость фильтрации (F) — объем воды, осветленный организмами за единицу времени; усвояемость или эффективность усвоения пищи — относительная безразмерная величина, означающая долю усвоенной пищи от потребленной. Если говорят, что усвояемость равна 0,8 (80%), то, значит, 80% потребленной пищи усваивается. Очевидно, усвоенная, ассимилированная (А) пища есть произведение рациона и усвояемости. Усвояемость есть величина постоянная и характерная для данного вида корма, она не зависит от концентрации пищи. Это важное обобщение, с которым надо считаться при загрязнении водоемов, водотоков. Вещество загрязнений может оказаться низко усвояемым. Для планктонных животных-фильтраторов усвояемость близка к 0,6–0,8, для хищников — 0,7–0,8, для рыб — 0,8. В целом, для природной пищи усвояемость пищи высокая.

Обратимся к рациону. Если известна начальная и конечная концентрация пищи, то можно рассчитать рацион по следующей формуле: $C = \frac{q_0 - q_t}{t \cdot n}$, где С — рацион (скорость питания) в мг/экз.сутки, q_0 и q_t — начальная и конечная концентрации пищи; n — число животных, t — время экспозиции, сутки. Экспериментально установлено, что рацион зависит от массы тела, и эту зависимость можно выразить степенной функцией $C = b \cdot w^k$, при этом для сазана значения "b" и "k" следующие — $C = 23 w^{0,8}$

(С выражено в г /особь в сутки; w - в г сырой массы); для леща - $C = 0,22 w^{0,76}$, для ракообразных, различающихся по массе в 100 млн. раз, $C = 0,75 w^{0,8}$. Как видно, коэффициент "к" близок к величине 0,8 у разных организмов и показывает, что изменение рациона от массы тела имеет общую закономерность. Итак, зная массу животного, можно рассчитать его рацион. Можно также рассчитать удельный рацион (рацион, отнесенный к единице массы), позволяющий сравнивать разные организмы, определять интенсивность их питания. Так, при массах тела 50, 1 и 10^{-5} кал. удельный рацион ($\frac{C}{w}$) составляет 0,03 (3%), 0,07 (7%) и 0,70 (70%) от массы тела. Как видно, если рацион крупного рачка составляет 3% от массы тела, то мелкого - 70%, то есть интенсивность питания мелких форм значительно более высокая, чем крупных, что можно считать важным общебиологическим выводом. Рассмотрим примеры по расчету рациона водных животных. Сазан при массе 200 г имеет $C = 0,23 \cdot 200^{0,8} = 15,9$ г сырой массы на особь за сутки. При полученном рационе удельный рацион сазана окажется 7,9% (пишем простое соотношение - 200 г - 100%,
 $15,9 - x\%, x = \frac{15,9 \cdot 100}{200} = 7,9\%$).

Для инфузорий зависимость между рационом и массой тела может быть передана уравнением $C = 0,027 w^{0,8} / C$ в мг сырой массы на особь за час, w - в мг сырой массы/, исходя из которого рацион при массе инфузории туфельки $50 \cdot 10^{-5}$ мг окажется равным:
 $C = 0,027 \cdot 0,0005^{0,8} = 6,17 \cdot 10^{-5}$ мг/экз. час, или $1,5 \cdot 10^{-3}$ мг/экз. за сутки, а удельный рацион $\frac{C}{w} \cdot 100\% = \frac{1,5 \cdot 10^{-3}}{50 \cdot 10^{-5}} \cdot 100\% = 300\%$. Видно, сколь интенсивно питание простейших, что хорошо согласуется с интенсивным обменом этих мелких организмов. Рацион можно также рассчитать по скорости фильтрации воды:
 $C = F \cdot \bar{q}$ (F - скорость фильтрации воды в мл/экз. час, $\bar{q}$ - концентрация частиц, равная $\frac{q_0 + q_t}{2}$),

C - в мг/экз. час). Скорость фильтрации, в свою очередь, можно рассчитать по формуле: $F = \frac{2 V (q_0 - q_t)}{t \cdot n (q_0 + q_t)}$

где V - объем опытного сосуда, q_0 и q_t - начальная и конечная концентрация пищи, t - время экспозиции (час, сутки), n - количество животных. Допустим, $q_0 = 0,50$ мг/л,

$q_t = 0,35$ мг/л, $t = 2$ часа, $n = 10$ особей, $w = 2$ мг, $V = 2$ л (опытный сосуд). При таких условиях

$$F = \frac{2 \cdot 2(0,50 - 0,35)}{10 \cdot 2(0,50 + 0,35)} = 0,035 \text{ л/экз. час}$$

$$\bar{q} = \frac{0,50 + 0,35}{2} = 0,42 \text{ мг/л}, C = 0,035 \cdot 0,42 = 0,015 \text{ мг/экз. час.}$$

В проблеме трофических отношений гидробионтов важным является вопрос об избирательности пищевых частиц. Количественная оценка избирательного питания помогает выяснить наиболее существенные пищевые связи массовых видов животных, способствует целенаправленному поиску в определении пищевых ресурсов. Выявление полноценной и интенсивно потребляемой пищи для ряда видов животных облегчает разработку биотехники массового культивирования их в хозяйственных целях. Изучение избирательности питания водных животных, в частности, планктонных показывает, что многие из них полифаги и способны потреблять разные объекты, но основу их рациона составляют объекты определенного размера. В настоящее время сформировались представления о теории механической фильтрации или "теории сита", согласно которой многие виды планктонных животных механически фильтруют природную взвесь, а возможность использования пищи разного состава определяется строением участвующих в процессе питания органов. Сложное строение фильтрационного аппарата ракообразных позволяет им извлекать из воды разную по размерам пищу. Минимальный размер потребляемых частиц зависит от расстояния между щетинками грудных ножек фильтрационного аппарата у ветвистоусых ракообразных и между волосками на максиллах, ограничивающих около-ротовое пространство у веслоногих ракообразных. Это расстояние у отдельных видов колеблется от 0,16 до 4,2 и от 1,5 до 8,5 микрон. Кроме того, максимальный размер потребляемых частиц в значительной мере определяется диаметром ротового отверстия и шириной брюшной щели створок раковины (у ветвистоусых). Ширина брюшной щели возрастает с увеличением длины тела рачков. У крупных особей дафний она около 200 микрон, а у мелких рачков в несколько раз меньше. Крупные веслоногие рачки способны активно захватывать пищевые объекты большого размера. Так, диаптомусы могут потреблять частицы, превышающие диаметр ротового

отверстия, но предварительно их измельчают. Кроме механической, пассивной фильтрации планктонным животным свойственен, как установлено в исследованиях с применением высокоскоростной киносъемки, и другой тип фильтрации. Было показано, что эффективность фильтрации может определяться электрическим зарядом пищевых частиц, вязкостью воды, способностью животных с помощью хеморецепторов получать информацию о пищевых частицах. Хемо- и механорецепторы имеют определенное значение при отборе пищи. Но все-таки наибольшее значение при питании планктонных животных имеют размеры частиц. Детальный анализ показал, что пищевые частицы размером 1-100 микрон могут потребляться планктонными животными, но основу их рациона составляют объекты размером от 1 до 20 микрон. Есть данные, показывающие, что ракообразные размером от 0,5 до 2 мм потребляют частицы размером от 15 до 50 микрон, а у рачков с длиной тела в 1 мм оптимальный размер потребляемых частиц составляет около 20 микрон. Известно также, что для большинства коловраток съедобна пища диаметром 10-12 микрон, для некоторых - больше.

Планктонные животные могут дробить пищевые объекты, колонии водорослей, и им становятся доступными отдельные их части, а размерный спектр потребляемых частиц расширяется. В целом, потребление пищи животными подчиняется общему правилу о доступности им пищевых частиц, зависит от формы, размеров, подвижности, химического состава, частиц, от видового состава животных, типа их питания, размеров тела, густоты расположения щетинок на фильтрующем органе. Животные потребляют в первую очередь те пищевые частицы, которые имеют большую концентрацию.

В качестве количественного показателя избирательности питания применяют получивший широкое распространение индекс элективности (избирательности), который рассчитывают, например, по формуле $I = \frac{r\%}{t\%}$, где $t\%$ - доля пищевого компонента в рационе, $r\%$ - доля пищевого компонента в пище. При этом, если I изменяется от 0 до 1, имеет место избегание объекта, а от 1 до бесконечности - избирание его. В.С. Ивлев ввел показатель элективности, представляющий собой отношение разности относительных ачений любого ингредиента в рационе и пищевом комплексе (в процентах) к сумме тех же величин: $E = \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i}$

Значения показателя находятся в пределах от плюс 1 до минус 1. Избирание определенного вида пищи выражается

значениями от 0 до +1, отсутствие избирания - нулевое значение показателя и отрицательная элективность (избегание) - от 0 до -1. Например, при $E = \frac{0,5-0,2}{0,5+0,2} = 0,43$ компонент пищи избирается.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ГИДРОБИОНТОВ ПРИ ИЗУЧЕНИИ БИОТИЧЕСКОГО КРУГОВОРОТА

Рассмотренные эколого-физиологические характеристики гидробионтов - траты на обмен, продукция (прирост), рацион входят в уравнение балансового равенства $C = P + R + F$, из которого видно, что потребленная и усвоенная организмами пища, расходуется на прирост, обменные процессы. С начала XX в. биологов интересовала проблема эффективности роста. В 1903 г. была сделана классическая работа на эмбрионе курицы, которая показала, что 0,6-0,7 (60-70%) энергии яйца тратится на эмбриональный рост. Такой же эффект эмбрионального роста был получен для шелкопряда, для активно растущих бактерий. В настоящее время известны показатели эффективности роста, которые были введены В.С. Ивлевым. Это коэффициенты роста K_1 и K_2 . K_1 - есть коэффициент использования потребленной пищи на рост, то есть отношение продукции к рациону ($K_1 = \frac{P}{C}$). K_2 - есть коэффициент использования усвоенной пищи на рост, то есть отношение продукции к ассимилированной пище ($K_2 = \frac{P}{A}$, или $K_2 = \frac{P}{P + R}$).

Максимальные величины K_2 гидробионтов равны 0,7-0,8 и имеют место при самом благоприятном развитии - эмбриональном развитии, у личинок рыб и др. Для природных условий в большинстве случаев K_2 равно 0,2-0,4. Зная K_2 и рассчитав, например, траты на обмен по массе тела, легко рассчитать продукцию, не проводя трудоемких экспериментальных работ. Располагая данными по продукции, тратам на обмен и, приняв, что ассимилированная пища составляет 60-80% от рациона, можно рассчитать последний. Получив данные по элементам балансового равенства для особей видов, зная их численность, можно определить эти элементы для отдельных видов и совокупностей видов, экосистем в целом. Сопоставив эколого-физиологические параметры разных трофических уровней, можно получить количественные представления о биотическом круговороте в водных экосистемах, установить степень сбалансированности процессов, протекающих в водоеме, водотоке, что важно знать в условиях загрязнения вод. Применение эколого-физиологических представле-

ний в условиях загрязняемых вод возможно также в следующих ситуациях. Учитывая то, что скорость обмена организмов пропорциональна скорости минерализации веществ, в том числе веществ загрязнений, можно по данному показателю установить масштабность этого процесса в водоемах, водотоках, выявить роль тех или иных организмов водных экосистем в минерализации веществ загрязнений. Столь же информативен в рассматриваемом плане и такой показатель как продукция гидробионтов, так как она представляет собой вещество загрязнений, стабилизированное в телах организмов и поэтому изъятное из воды. Если она оказывается значительной, как и скорость обмена (траты на обмен) гидробионтов, водоем может справиться с загрязнением.

Элементарное применение энергетического принципа при оценке экологической эффективности водных экосистем — это сравнение энергии первичного трофического звена и конечного. По обобщенным данным для естественных экосистем продукция растительноядного планктона (2-й трофический уровень), составляет примерно 10% от первичной продукции (1-й трофический уровень), хищники 1-го порядка используют на прирост при сравнении с мирным зоопланктоном тоже примерно 10% от продукции предыдущего уровня. Продукция рыбы (конечное звено) составляет порядка 0,1% от первичной продукции в озерах, водохранилищах, внутренних морях, 0,01-0,02% в Мировом океане, 0,5-2,0% — в прудах. Такова одна из особенностей трансформации энергии в природных экосистемах, некоторых искусственных экосистемах. С поступлением загрязнения она может существенно измениться. Знание закономерностей переноса энергии с одного уровня на другой позволяет представить масштабы и характер нарушения загрязняемых водоемов и водотоков и наметить пути управления ими.

Рекомендуемая литература

- Бульон В.В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. — Л.: Наука, 1983. — 152 с.
- Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. — Минск: Изд. АН БССР, 1960. — 331 с.
- Винберг Г.Г. Интенсивность обмена при постэмбриональном развитии пойкилотермных животных // Проблемы экспериментальной биологии. — М., Наука, 1977. — С. 288-293.
- Винберг Г.Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Общая биология. — 1983. — № 1. — С. 31-42.
- Винберг Г.Г. Зависимость скорости онтогенетического развития от температуры // Сб. Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. — Л.: Наука, 1967. — С. 5-34.
- Галковская Г.А. Обеспеченность пищей как регулятор скорости питания и продуцирования коловраток // Сб. Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. — Л.: Наука, 1987. — С. 157-173.
- Гутельмахер Б.Л. Метаболизм планктона как единого целого. — Л.: Наука, 1986. — 156 с.
- Гутельмахер Б.Л., Садчикова А.П., Филиппова Т.Г. Питание зоопланктона // Итоги науки и техники. Сер. Общая экология, биоценология, гидробиология. — М.: 1988, Т. 6. — 156 с.
- Итоги гидробиологических исследований водных экосистем Белоруссии. — Минск.: Университетское, 1988. — 188 с.
- Крючкова Н.М. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. — М.: Наука, 1989. — 125 с.
- Методы определения продукции водных животных /Под. ред. Винберга Г.Г./ — Минск, 1968.
- Михеева Т.М. Сукцессия видов в фитопланктоне: определяющие факторы. — Минск.: Университетское, 1983. — 72 с.
- Общие основы изучения водных экосистем /Под ред. Винберга Г.Г./ — Л.: Наука, 1979. — 274 с.
- Остапеня А.П. Детрит и его роль в водных экосистемах // Общие основы изучения водных экосистем. — Л.: Наука, 1979. — С. 257-271.
- Сущеня Л.М. Интенсивность дыхания ракообразных. — Киев.: Наукова Думка, 1972. — 196 с.

Суцены Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных. - Минск.: Наука и техника, 1975. - 208 с.
 Трофические связи пресноводных беспозвоночных / Под ред. Винберга Г.Г./ - Л., 1980. - 180 с.
 Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов / Под ред. Винберга Г.Г./ - Л., 1983. - 188 с.
 Эффективность роста (Отв. ред. Хмелева Н.Н.) - Гомель, 1986. - 168 с.

СОДЕРЖАНИЕ

Биологические явления и закономерности, которым они подчиняются, в чистых и загрязненных водоемах и водотоках.....	3	12
Раздел 1. Зависимость биологических явлений от температуры.....	3	
Раздел 2. Первичная продукция, деструкция органического вещества и биотический баланс в водоемах и водотоках.....	8	
Раздел 3. Обмен веществ: скорость и интенсивность обмена, зависимость обмена от ряда факторов.....	15	
Раздел 4. Основные закономерности роста животных: понятие о росте, весовой и линейный рост, количественные характеристики роста, типы роста.....	17	
Раздел 5. Питание водных животных: типы и способы питания. Количественная оценка скорости питания.....	21	
Использование эколого-физиологических параметров гидробионтов при изучении биотического круговорота.....	29	13
Рекомендуемая литература.....	31	

Методическое руководство по спецкурсу "Санитарно-техническая гидробиология" для студентов 4 курса специальности "Биология"

Составитель Рассашко Инна Федоровна

Редактор И.Ф.Рассашко

Подписано в печать 04.01.90. Формат 60х84 1/16.

Бумага писчая № 1. Печать офсетная. Усл.п.л.2,4. Уч.-изд.л.1,6.

Тираж 200 экз. Заказ 69 Бесплатно.

Отпечатано на роталпринте ГТУ, г.Гомель, ул. Советская, 104.