



А. А. ПРОТАСОВ

ЖИЗНЬ В ГИДРО- СФЕРЕ

Очерки
по общей
гидробиологии

А.А. Протасов

ЖИЗНЬ
В
ГИДРО-
СФЕРЕ

- 1 Гидробиология
и связь её с другими
научными дисциплинами
- 2 История гидросферы
и жизни в ней
- 3 Население
современной гидросферы
- 4 Гидросфера
как арена жизни
- 5 Адаптации гидробионтов.
Организм в водной среде
- 6 Экологические
группировки гидробионтов
- 7 Сообщества гидробионтов
- 8 Экосистема,
биогеоценоз,
гидробиом
- 9 Очерк
истории гидробиологии

НАЦИОНАЛЬНАЯ
АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
ИНСТИТУТ ГИДРОБИОЛОГИИ

А.А. Протасов

**ЖИЗНЬ
В
ГИДРО-
СФЕРЕ**

**Очерки
по общей
гидробиологии**

КИЕВ
АКАДЕМПЕРИОДИКА
2011

В книзі розглянуто ключові концепції загальної гідробіології та її зв'язки з іншими науками. Обговорено питання еволюції життя у воді, розглянуто особливості гідросфери як середовища життя гідробіонтів. Обговорюється концепція В.І. Вернадського живої речовини біосфери стосовно життя у воді та нові напрями в гідробіології. Представлено оригінальну концепцію гидробіому, розглянуто характеристики основних біомів гідросфери. В роботі узагальнено матеріали численних літературних джерел та власних досліджень.

Для біологів, гідробіологів, екологів, аспірантів і студентів екологічного та біологічного профілю, фахівців з охорони навколишнього середовища.

This book reviewed key concepts of general hydrobiology, its relationships with other sciences. Questions of water life evolution are touched upon, hydrosphere features as habitat for hydrobionts are considered. The concept of V.I. Vernadsky on living matter in biosphere with reference to water life is discussed. New hydrobiological concepts are discussed and key statements are synthesised. The original hydrobiome concept is presented, characteristics of main hydrospheric biomes are reviewed. This work summarized materials from numerous literary sources and data of own researches.

For biologists, hydrobiologists, ecologists, post-graduate students and students of ecological and biological profile, specialists in environment control.

Рецензенти:

академик НАН України *В.И. Монченко*,
д.б.н., проф. *О.П. Оксюк*
д.б.н., проф. *А.В. Гаевская*

*Рекомендовано к печати ученым советом
Института гидробиологии НАН Украины
(протокол № 9 от 27 августа 2009 г.),
поддержано Отделением общей биологии НАН Украины
(протокол № 11 от 10 сентября 2009 г.)*

*Издано по государственному контракту
на выпуск научной печатной продукции*

Протасов А.А.

П 83 **Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии / А.А. Протасов. — К. : Академперіодика, 2011. — 704 с., 20 с. ил.**

ISBN 978-966-360-185-4

В книге рассмотрены ключевые концепции общей гидробиологии, связь ее с другими науками. Затронуты вопросы эволюции жизни в воде и рассмотрены особенности гидросферы как среды обитания гидробіонтів. Обсуждается концепция В.И. Вернадского о живом веществе биосферы применительно к жизни в воде и новые направления в гидробиологии. Представлена оригинальная концепция гидробіома, рассмотрены характеристики основных биомов гидросферы. В работе обобщены материалы многочисленных литературных источников и собственных исследований.

Для гидробиологов, экологов, аспирантов и студентов экологического и биологического профиля, специалистов в области охраны окружающей среды.

УДК 574.5
ББК 28.082

*Светлой памяти
моего отца Алексея Васильевича,
который был натуралистом в душе,
моей матери, Марии Платоновны,
которая просто помогала мне в жизни,
моей научной матери
Ольги Глебовны Кафтанниковой,
пани Павлячковой,
Бабки с озера Лихеньского*

ПРЕДИСЛОВИЕ

Обитаемая часть гидросферы представляет собой одну из обширнейших и важнейших частей биосферы Земли. Жизнь зародилась в гидросфере, и в течение миллиардов лет жизнедеятельность гидробионтов была и остается одним из важных факторов формирования современного облика биосферы. Лик Земли, как называл биосферу В.И. Вернадский, — это в значительной мере Лик Мирового океана, огромного количества континентальных водоемов и водотоков. Гидросферу населяет множество видов живых организмов, но не только этим определяется огромное биологическое разнообразие гидросферы. Разнообразны жизненные формы, экоморфы гидробионтов, жизненные циклы и реакции на воздействие тех или иных факторов среды, способы использования ресурсов. Огромно разнообразие структуры сообществ и гидроэкосистем.

Исследование специфики жизни в воде представляет значительный общебиологический интерес. В современной биосфере организмы естественным образом разделяются на гидробионтов и атмобиионтов, причем последние происходят от обитателей водной среды. Гидробиология рассматривает различные аспекты жизни в обитаемой части гидросферы, адаптации к гидробионтному существованию, особенности структуры и функционирования надорганизменных систем, процессы взаимодействия между живым веществом гидросферы, т.е. всей совокупностью живых организмов, и косными, неживыми элементами биосферы.

Гидробиология как самостоятельная наука рассматривается в этой книге в нескольких аспектах. Базовым уровнем разнообразия биосферы Земли, вслед за В.И. Вернадс-

ким, следует считать уровень разнообразия типов вещества биосферы. Живое вещество, совокупность всех организмов и делает биосферу, собственно, БИОсферой. Живое вещество гидросферы является одним из важнейших элементов биосферы нашей планеты. Обсуждению этих вопросов посвящена часть 1 книги.

Гидросфера прошла очень долгий путь развития. Жизнь не только возникла в гидросфере, она прошла длительный эволюционный путь до появления жизни на суше. Вопросам развития гидросферы и эволюции жизни в ней посвящена часть 2. Современная гидросфера населена огромным количеством разнообразных организмов, от вирусов до млекопитающих. Предки многих из них никогда не покидали океана, другие, напротив, прошли сложный путь из воды на сушу и возвратились в водную среду. Многообразие живых существ в современной гидросфере, рассмотрению некоторых вопросов биогеографии гидросферы посвящена часть 3.

Знание различных сторон жизни в гидросфере тесно связано со знанием условий обитания гидробионтов. Важнейшие характеристики гидросферы как арены жизни рассмотрены в части 4.

Одним из ключевых объектов исследований гидробиологии является организм-гидробионт. Именно разнообразные адаптации гидробионтов к условиям среды, взаимодействие между организмами определяют богатство жизни в гидросфере. Обсуждению различных аспектов жизнедеятельности организма в воде посвящена часть 5.

В шестой части рассмотрены вопросы дифференциации и специфики экотопических группировок гидробионтов — надорганизменных систем в гидросфере — планктона, бентоса, перифитона и других.

Одной из ключевых концепций экологии является концепция биотического сообщества. Любой организм, в том числе гидробионт, не может полноценно существовать вне ассоциаций с другими организмами. Одним из важных типов таких ассоциаций является сообщество. Рассмотрению основных положений экологии применительно к сообществам гидробионтов посвящена часть 7.

Ассоциации организмов не существуют вне среды обитания. Сообщества, вместе с элементами среды, образуют в гидросфере бесчисленное множество экосистем, которые можно типизировать на основе концепции биома. Рассмотрению этой концепции, а также характеристик биомов в гидросфере посвящена 8 часть работы.

В заключительной 9 части приведены некоторые материалы по истории изучения жизни в воде, истории гидробиологической науки и хронологическая таблица.

Гидробиология имеет большое практическое значение для человека. Знания в области гидробиологии необходимы для разработки новых технологий по обеспечению человечества чистой водой, получения необходимой продукции из водоемов. Однако любые технологические разработки должны иметь прочную базу в виде фундаментальных знаний об основных жизненных процессах в водоемах, их истории, развитии.

Помимо поступательного развития целостной системы взглядов на жизнь на нашей планете, в частности в гидросфере, существует и необходим круговорот идей в науке. В погоне за новейшими ссылками и публикациями мы забываем «старых мастеров». Идеи могут возвращаться, обсуждаться и получать новое звучание не только потому, что это важно для истории науки, но еще и потому, что они стали фундаментом современного знания, так же как современные идеи станут основой нового. Взгляд свысока на работы ученых двух прошедших столетий как на работы устаревшие, а потому исчерпавшие себя, есть ни что иное как небрежное отношение к современной науке. Стоит перечитать труды Чарльза Дарвина, чтобы понять, сколь мало мы сделали нового, поэтому имена Э. Геккеля, В. Гензена, А. Фореля, А. Тинемана, С.А. Зернова, И.А. Киселева, С.Н. Дуплакова, В.П. Воробьева, Л.А. Зенкевича, Г.Г. Винберга, В.Г. Богорова, А.В. Топачевского, Ю.М. Марковского и многих других — это не только часть истории гидробиологической науки. Если перефразировать одно из положений учения В.И. Вернадского о живом веществе, то совместный труд многих ученых не является простой суммой знаний, он уже обладает эмерджентными свойствами, создавая Лик Науки, сферу нашего знания о природе.

Общая гидробиология рассматривает ключевые, фундаментальные положения и концепции данной науки в тесной связи с прикладной и частной гидробиологией. В работе рассмотрены основные положения общей гидробиологии, которые можно определить ключевыми словами: организм-гидробионт, экотопическая группировка гидробионтов, гидроэкосистема, гидробиом, обитаемая гидросфера.

Автор приносит глубокую благодарность многим коллегам, которые так или иначе помогли в подготовке этой работы: О.П. Оксийук, В.И. Монченко, А.Ф. Алимову, Ю.П. Зайцеву, В.Д. Романенко, Л.М. Сушене, И.В. Довгалю, П.Я. Килочичкому, А.П. Остапене, А.М. Гилярову, А.Ю. Звягинцеву, А.В. Гаевской, Т.А. Шарাপовой, Л.В. Ильяш, Г.Е. Шульману, К.М. Хайлову, В.В. Бульону, П.М. Царенко, Т.В. Анд-

риановой, Т.А. Макаревич, М.Г. Карпинскому, В.В. Богатову, Й. Узунову, В.Е. Заике, С.А. Афанасьеву, А.А. Силаевой, Т.Н. Дьяченко, В.И. Юришинцу, О.О. Синициной, Р.А. Калиниченко, О.А. Сергеевой, А.В. Коломийцу, А.Ю. Янкаеву, О.А. Михалевичу, Ch. Rapin, C. Jones, C.R. Smith, V. Zdanowski.

Я благодарю студентов Международного Соломонова университета, Национального университета им. Тараса Шевченко, Сибирского Федерального университета за внимание, с которым они слушали мои лекции, в которых звучали некоторые положения этой книги.

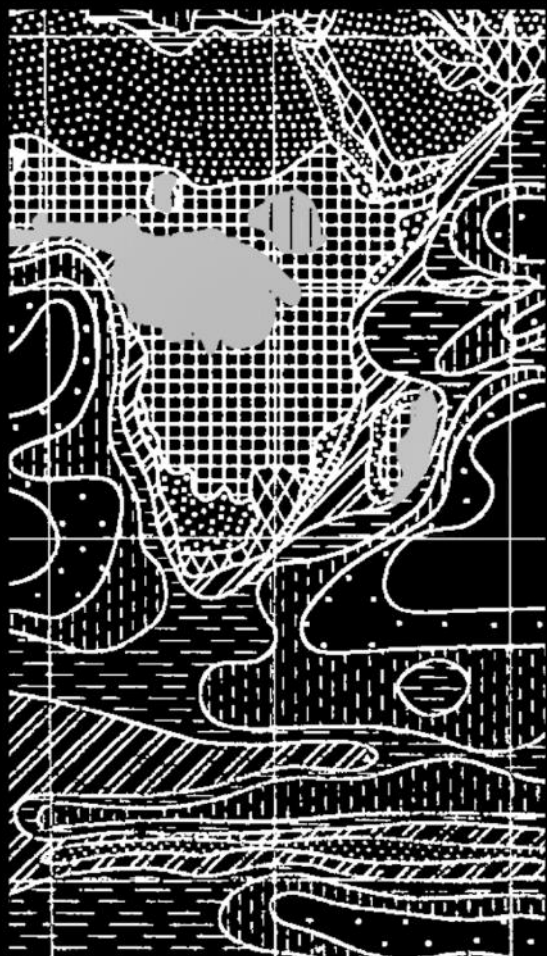
А также поминаю добрым словом ушедших от нас А.И. Баканова, А.И. Кафанова, Т.А. Харченко.

Часть

1



Гидробиология
и связь её
с другими
научными
дисциплинами



*Изучение всего комплекса проблем,
который возникает в гидробиологии,
...не может быть произведено изолированно,
вне связи с теми путями, по которым
вообще работает биология.*

Зернов, 1949, с. 9

Название науки, слово «гидробиология» образовано тремя греческими корнями: гидор (гр. — ύδωρ) — вода, биос (гр. — βίος) — жизнь и логос (гр. — λόγος) — наука, слово, т.е. наука о жизни в воде. Гидробиология тесно связана с другими науками, изучающими как водную среду обитания, так и организмы водных биотических сообществ и экосистем.

ГИДРОБИОЛОГИЯ КАК БИОЛОГИЧЕСКАЯ НАУКА

Гидробиология — наука биологическая, изучающая одно из проявлений жизни на Земле — жизни в гидросфере. Можно дать характеристику основным свойствам живых организмов с разных позиций. Живые организмы имеют высокоупорядоченную структуру, для поддержания которой получают энергию из окружающей среды. Они развиваются и размножаются. Информация, необходимая для жизнедеятельности, расщепляется и передается потомкам. Живые организмы способны адаптироваться к среде (Кемп, Армс, 1988).

Одним из важнейших свойств живого является его *дискретность*. Мы пользуемся обобщенным термином «организм». Он является минимальной дискретной единицей живого и жизнь, следовательно, можно определить как «способ существования организмов» (Заварзин, 1999), но при обособлении организма могут возникнуть определенные сложности.

«Наиболее просто было бы отождествить организм с неделимым, индивидуумом, как это часто и делают. Но при таком отождествлении, достаточном для одного ряда случаев, для многих организмов мы встречаемся с огромными непреодолимыми затруднениями» (Вернадский, 1978, с. 180).

Примером тому могут служить колониальные организмы, где дифференциация индивидов затруднена, а иногда просто невозможна. Также сложно установить границы организма у вегетативно размножающихся растений и животных. Решение проблемы может находиться в динамическом, историческом подходе. В индивидуальной или филогенетической истории даже самых сложных «наиндивидуальных» форм всегда есть хотя бы одна стадия развития, вполне обособленная морфологически и функционально, дискретная.

«Жизнь дискретна. Природа ее дискретности двойственна. С одной стороны, все живое на нашей планете представлено отдельными особями, индивидами, с другой — все они группируются в виды, в пределах которых осуществляется свободное скрещивание. Дискретность жизни — один из наиболее фундаментальных законов природы» (Шварц, 1974, с. 34).

Только на дискретной, индивидуальной основе может происходить воспроизведение себе подобных. Однако такое подобие не абсолютно, и это определяет необходимое *разнообразие* в поколениях потомков и в ассоциациях орга-

...пытаясь различить в материальном субстрате живое от мертвого, можно поставить вопрос... как и чем отличается живой организм от мертвого выделения земной коры?

Вернадский, 1978, с. 178

низмов. На этом разнообразии основывается способность к изменению, адаптациям к различным условиям среды, взаимодействию с ней и другими организмами иначе, нежели это было у предковых форм.

Со свойством дискретности диалектически противоречно связано другое важнейшее свойство живого — *ассоцированность* организмов. Обладая всеми признаками живого, организмы не существуют обособлено, они не могут в полной мере реализоваться вне надорганизменных ассоциаций, обладающих важным системным свойством *эмерджентности*. Это означает, что система обладает новыми, собственными свойствами, не равными простой сумме свойств ее элементов. Следовательно, ассоциации организмов представляют собой новую форму существования живого, а ассоциации ассоциаций — систему более высокого ранга с характерными для нее собственными свойствами. Таким образом, можно выделить еще один значимый принцип существования живого — принцип *иерархичности*, т.е. существования соподчиненных уровней организации живого.

Гидробиологию следует рассматривать как биологическую науку об *организмах*, обитающих в водной среде, и их *ассоциациях* различного уровня.

ГИДРОБИОЛОГИЯ И АТМОБИОЛОГИЯ

Все живые организмы обитают в определенной среде, активно взаимодействуя с ней. Внешняя среда для организма — это, прежде всего, некоторое, окружающее его физическое пространство, другие организмы, а также источник энергии. Кроме того, это место, куда могут удаляться отходы жизнедеятельности. Основная масса живых организмов активно взаимодействует со средой и лишь некоторые из них или отдельные онтогенетические стадии в определенных условиях переходят к криптическому, (гр. *κρυπτός* — скрытый) существованию, практически полностью прекращая вещественно-энергетический обмен.

Понятие среды обитания не может рассматриваться отдельно от живых организмов. Одни и те же физические или химические характеристики тех или иных участков земной поверхности, акваторий, явления или процессы воспринимаются различными организмами по-разному.

Самой крупной единицей классификации среды является *арена жизни* — все физическое пространство на нашей планете, где условия среды не противодействуют существованию живых организмов. В.И. Вернадский (1978) не случайно говорит о «всюдности» жизни, и если «всюдность» в космическом масштабе пока не подтверждена фактически,

Ангитезой гидробиологии является, вернее должна еще явиться аэробиология, наука, трактующая жизнь организмов, окруженных воздухом, обычно называемых наземными в разрезе их взаимоотношений с окружающей средой.
Зернов, 1949, с. 7

то действительно планетарные масштабы жизни на Земле очевидны. «Всюдность» жизни есть показатель в целом благоприятных условий для существования живых организмов на Земле, свидетельство колоссальных адаптивных возможностей организмов, а также их огромной средообразующей роли. Арена жизни должна иметь именно планетарный или почти планетарный масштаб. Жизнь могла зародиться и развиваться именно в Мировом Океане — едином биотопе планетарного масштаба. Различают две основные среды обитания организмов — водную и воздушную, населенную атмо- и гидробионтами¹.

«Все живое население земного шара состоит из двух основных жизненных форм бионтов (живых организмов): из аэробиионтов и гидробионтов. Тело первых окружено воздухом; в своей совокупности они образуют население воздуха, — аэробииос, все то, что обычно называют населением суши, наземными организмами; тело гидробионтов, напротив, окружено водой, а не воздухом, и в общей совокупности эти водные организмы образуют гидробиос, водное население земного шара» (Зернов, 1949, с.33).

Провести четкие границы между атмо- и гидробионтами достаточно сложно, прежде всего из-за масштабных характеристик в системе организм—среда. К гидробионтам или атмобиионтам довольно просто отнести организмы, собственный объем которых существенно меньше объема воды или воздуха, который их окружает, основной среды, в котором он обитает (рыба в озере, инфузория в капле, дерево на суше). Однако мелкие почвенные организмы (простейшие, нематоды, тихоходки и др.) также окружены водой, интерстициальной пленочной водой, но её объем, относительная толщина слоя невелики и сопоставимы с размерами организмов. Рядом с этими «водными бассейнами» находятся воздушные полости между частицами почвы. Таким образом, приведенное выше определение можно уточнить: тело гидробионтов окружено водой, объем которой существенно больше их самих.

Следует учитывать и время пребывания организмов в той или иной среде. Кроме истинных гидробионтов, постоянно обитающих в водной среде, существуют временные, которые используют водную среду для добывания пищи, размножения или как убежище.

Для гидробионтов характерна тесная связь со средой обитания, гораздо более тесная, нежели у атмобиионтов. В окружающей воде организм находит растворенную и оформленную пищу, элементы минерального питания, кислород, био-

¹ Ю.Г. Алеев (1986) выделяет также третью, внутреннюю среду организмов, область обитания комменсалов и паразитов. Эта среда некоторым образом вторична, поскольку сами хозяева относятся либо к атмо-, либо к гидробионтам.

логически активные вещества, медиаторные метаболиты. Благодаря высокой теплоемкости, вода обеспечивает термостабильность, большая часть гидросферы высокоустойчива по химическому составу. Адаптации гидробионтов, в противоположность атмобионтам, направлены не на изоляцию от воздействий среды, а скорее на достаточно тесный контакт с ней.

Таким образом, гидробиологию можно определить и как науку обо всех проявлениях жизни в обитаемой части гидросферы, о жизни гидробионтов (в возможном их сопоставлении и сравнении с атмобионтами). В этом аспекте гидробиология может рассматриваться как научная дисциплина очень высокого уровня — следующего за биологией. В геобиологии, науке о самых общих закономерностях жизни на планете Земля, следовательно, с учетом различий арены жизни можно выделить, две научные дисциплины — гидробиологию и атмобиологию.

Биосфера — это область планеты, наиболее богатая, вероятно, максимальной действенной энергией, резко различного характера. В ней господствуют проявления живого вещества и космических сил.
Вернадский, 1987, с. 29

ГИДРОБИОЛОГИЯ И БИОСФЕРОЛОГИЯ

Если бы наша планета была устроена по схеме, принятой в давние времена: плоский гигантский «блин» суши со скоплениями воды в углублениях, более или менее покрытый растительностью с обитающими животными и человеком и воздушной средой над ними, то, в силу закона всемирного тяготения, вся система должна была бы иметь слоистое строение. Более тяжелые составляющие должны были бы находиться внизу, глубже, а легкие, например воздух — вверх.

Со времен Магеллана и началом кругосветных путешествий вышеописанная гипотеза о «плоском» строении Земли была отвергнута, а вследствие того, что силы тяготения направлены к центру шарообразной (условно) планеты, «слоёный пирог» превратился в систему сфер. Подобные представления о строении Земли были приняты уже в начале XIX века. Однако в 1875 г. австрийский геолог Эдвард Зюсс сделал замечание, которое тогда не привлекло широкого внимания ученых: «Одно кажется чужеродным на этом большом, состоящем из сфер небесном теле, а именно — органическая жизнь... На поверхности материков можно выделить самостоятельную биосферу» (цит. по Лапо, 1987, с. 13). Зюсс почему-то не принял во внимание жизнь в гидросфере и, строго говоря, предложил только сам термин «биосфера», истоки же идеи можно найти еще у Ж.Б. Ламарка. В 1920-е годы В.И. Вернадский не только вновь ввел термин «биосфера», но и развил понятие о биосфере как одной из важнейших сфер Земли. Биосфера рассматривается как взаимосвязанная и взаимодействующая совокупность живого и области

его существования со всеми следами жизнедеятельности организмов современной и прошлых эпох.

Все геосферы (литосфера, атмосфера, гидросфера) и биосфера находятся в теснейшем взаимодействии, представляют собой элементы единой планетарной системы. При этом биосфера является самой активной земной оболочкой с геохимической точки зрения. Эта система может рассматриваться как: 1) открытая система; 2) автономная и саморегулирующаяся; 3) развивающаяся в пространстве и времени; 4) активно трансформирующая вещественные и энергетические свойства литосферы, гидросферы и атмосферы в период всей истории существования живых организмов на Земле; 5) аккумулирующая и трансформирующая огромные ресурсы энергии, вещества и информации (Мороз, 1996). К этому можно добавить присутствие жидкой воды (обводненность) и широкое распространение низкотемпературных химических реакций, связанных с функционированием биокатализаторов — ферментов (Лапо, 1987).

В силу своей активности биосфера «захватывает» некоторые области других геосфер, и это несколько усложняет определение ее границ. В самом широком понимании биосфера охватывает всю планету с протяженностью по вертикали порядка десятков км над уровнем моря и более 10 км ниже уровня моря.

В состав биосферы входят элементы, важные в геохимическом плане, но мало связанные с современной жизнью. Например, известняковые породы, спонгиллиты, другие, являющиеся трансформированными ископаемыми остатками гидробионтов, в настоящее время могут быть сильно удалены от зон активной жизни в воде. Здесь тесно переплетаются пространственно-временные аспекты жизни биосферы. Процессы, рассматриваемые в геологическом времени, затрагивают весь объем биосферы, но рассмотрение процессов в экологическом, сопоставимом с основными биологическими циклами, времени неизбежно сужает пространственные границы биосферы.

Биосфера — не только самая активная, но и самая молодая из геосфер. Условия для возникновения и развития биосферы создавали другие геосферы. В геологическом времени существует разделение на «следы былых биосфер» и «живую современную биосферу». Не забывая об единстве биосферы, отметим, что для экологии важна именно последняя, поэтому в разное время предпринималось немало попыток уточнения терминологии (Беклемишев, 1964; Тюрюканов, Александрова, 1969; Федоров, Гильманов, 1980). Для обозначения именно активной, современной части биосферы, предлагались термины «биогеосфера», «витасфера», «фитосфера», «геомерида», «экзосфера» и другие.

Терминологически и концептуально следует выделить несколько основных категорий, связанных с понятием биосферы: а) область Земли, в своей истории так или иначе связанную с жизнью как планетарным явлением; б) область современной жизни как совокупность ресурсов для биологических процессов; в) совокупность всех организмов, использующих эти ресурсы и оказывающих воздействие на область своего существования; г) глобальную систему взаимодействия живого и косного вещества.

Пожалуй, одного термина «биосфера» уже недостаточно для общепланетарного взгляда на область существования жизни и на совокупность живых организмов в современном и историческом аспектах.

В составе биосферы как области жизни В.И. Вернадский различал четыре сферы: тропосферу (газообразную оболочку), поверхностную часть суши, область подземной жизни и гидросферу, отмечая, что «понятие гидросферы введено Э. Зюссом одновременно с его термином биосфера».

«Гидросфера. Чрезвычайно характерно, что она вся насквозь проникнута живым веществом, которое прямо или косвенно целиком определяет все химические свойства океана. В структуре планеты это самое мощное проявление живого вещества» (Вернадский, 1987, с. 295).

Совершенно очевидно, что сюда следует включить и континентальные воды. Физически гидросфера едина, вода находится в ней во всех трех состояниях и следует подчеркнуть, что именно благодаря такому единству гидросфера в течение миллиардов лет была и есть одной из важнейших областей жизни на планете. Совершенно справедливо воду называют «кровью биосферы» (Плотников, 1985).

Обсуждая связь гидробиологии с учением о биосфере, нельзя пройти мимо высказывания Н.Ф. Реймерса: «Гидробиология — очень развитая наука. Но с точки зрения учения о биосфере ее ахиллесова пята — расчленение на почти не смыкающиеся друг с другом разделы, изучающие планктон и бентос, другие подразделения водного биоса, порой еще более дробные... Общее представление о жизни вод не создает даже общая гидробиология» (1992, с. 29).

В этом критическом высказывании заложены два важных конструктивных момента: во-первых, гидробиология потому и развитая наука, что достаточно много внимания уделила изучению частных случаев. Во-вторых, решение задач на биосферном уровне требует не только широких обобщений, но и исследования систем биосферного масштаба.

Из сказанного выше следует, что предметом исследований гидробиологической науки являются как особенности проявления жизни в биогидросфере — области существования современных организмов и организмов былых эпох,

так и биосферные, планетарного масштаба, процессы взаимодействия живых и косных систем.

ЖИВОЕ ВЕЩЕСТВО В ГИДРОСФЕРЕ

Одним из показателей разнообразия структуры биосферы является неоднородность (по происхождению, функции, роли) её вещества. По В.И. Вернадскому (1987), вещество биосферы состоит из нескольких разнородных частей и в первую очередь из совокупности живых организмов, живого вещества, а также косного, биокосного, биогенного, вещества космического происхождения. Рассматривая биосферу как систему, следует учитывать, что каждый из типов вещества выполняет свою функцию.

Косное вещество (земного происхождения) образуется как в пределах биосферы, так и вне её, например в процессе вулканической деятельности. Понятно, что косное вещество образовывалось и трансформировалось и в добиосферный период истории Земли. Косное абиогенное вещество в биосферных процессах обладает определенной инертностью и более устойчиво к воздействию живых организмов, чем биогенное. Можно сказать, что оно образует структурно-функциональный каркас биосферы.

Биогенное вещество своим происхождением обязано живым организмам. Его целесообразно разделить на палеобиогенное и необиогенное вещество. К первой группе следует отнести ископаемые вещества биологического происхождения — каменный уголь, известняки, нефть и т.п. Относительная неизменность этих веществ в течение миллионов лет свидетельствует об их слабой связи с биогеохимическими процессами и в этом они сходны с косным веществом. Необиогенное вещество в гидросфере — это огромное количество прижизненных выделений, фекалий, трупов организмов, детрита, которые постоянно образуются в гидросфере и здесь же находят своих потребителей.

Биокосное вещество создается одновременно живыми организмами и процессами абиотического характера. Наиболее существенное место в биосфере занимают такие биокосные системы как почва и обитаемая жидкая часть гидросферы, океаническая и почти вся другая обитаемая вода биосферы: «...анализы морской воды не дают нам ни состава косной, мертвой части морской воды, ни состава реально существующей в природе морской воды, всегда пронизанной жизнью» (Вернадский, 1923, с. 7).

Рассматривая характеристики живого вещества, В.И. Вернадский предлагает аналогию живого вещества с газом. Мы достаточно точно знаем физические законы интегральной со-

С химической точки зрения биосфера состоит из вещества резко различного. С одной стороны в нее входят живые организмы — живое вещество; с другой — косная, лишенная жизни, мертвая материя.

Вернадский, 1923, с. 5

вокупности газовых частиц, при этом поведение каждой отдельной частицы несущественно, «работают» обобщения статистического характера. С точки зрения логики это действительно справедливо, однако нельзя не признать, что если газовая масса существует реально, то живое вещество существует в природе только в виде его частиц — организмов. Это необходимо подчеркнуть, поскольку существует критика взглядов В.И. Вернадского, связанная именно якобы с его представлениями о существовании «живого вещества» как некоей самостоятельной субстанции (Беклемишев, 1964, Гиляров, 1994).

«...я буду...называть живым веществом совокупность организмов, сведенных к их весу, к их химическому составу и к их энергии. Понимаемое таким образом живое вещество совершенно сравнимо с другими телами, имеющими значение в химии земной коры — с минералами, горными породами, газами и жидкостями» (Вернадский, 1923, с. 15).

Имея дело с организмом, мы имеем дело с существом, индивидуальность и целостность которого сохраняется функционированием и взаимосвязью более низких уровней организации, усложняющиеся ассоциации организмов все более приобретают своеобразные свойства и функции живого вещества. Также как сумма клеток не представляет собой организма, также и сумма организмов не представляет собой геомериды, живого покрова Земли. Это система иерархически взаимосвязанных организмов.

Живое вещество представляет собой далеко не прямой аналог газового скопления, оно определенным образом структурировано, является системой специфических связей между его элементами. В этой системности — основа существования живого вещества. Необходимо обратить внимание на слова В.И. Вернадского (1987, с. 219): «...я буду называть живым веществом совокупность организмов, участвующих в геохимических процессах. Организмы, составляющие совокупность, будут являться *элементами живого вещества*» (курсив наш: А.П.). Эта фраза подтверждает то, что В.И. Вернадский вполне принимал, что живое вещество не является простой суммой или «смесью» живых организмов, а системой их со своей структурой и организацией.

Идея взаимного влияния, взаимодействия живых организмов и среды, живого и косного вещества основана не только на многочисленных эмпирических данных, она вытекает из системного взгляда на организацию биосферы. Никакая система не может существовать без сложных прямых и обратных постоянных связей между ее элементами. Можно предположить, что в устойчивых, длительно функционирующих системах, суммы прямых и обратных связей должны уравниваться. Идея разномасштабных взаимосвязей в биосфере широко распространена среди исследователей, однако следует выделить работы В.Г. Горшкова и

его школы (Горшков и др. 1999; Gorshkov et al., 2004), в которых обоснована концепция всеобщей биотической регуляции окружающей среды. В качестве механизмов такой регуляции указаны глобальная регуляция биотой потоков углерода, соотношение в среде биогенных элементов (C/N/P/O), важных элементов круговорота воды, парниковых газов, в первую очередь CO_2 . По оценке В.В. Горшкова с соавторами (1999), общее количество организмов биосферы исчисляется в 10^{28} и это преимущественно микроскопические организмы. Говоря об объеме, в котором обитает некий усредненный организм, можно провести следующий расчет. Объем мирового океана составляет $1,37 \cdot 10^{27}$ мм³. Обитаемый объем донных местообитаний составит $1,08 \cdot 10^{23}$ мм³ (если принять глубину обитаемого слоя донных отложений 300 мм при площади дна Мирового океана $3,61 \cdot 10^{20}$ мм²). Весь обитаемый объем на планете или объем экосферы практически равен объему океана, поскольку объемы придонной области и суши добавляют очень мало, не изменяя порядка величин. Обитаемый объем океанической толщи воды а 10 000 раз больше донных биотопов и в 1000 раз больше обитаемого объема суши. Объемом континентальных вод в данном расчете можно пренебречь, однако локально такие крупные водоемы как Каспийское море, Байкал, Великие озера и др. вносят существенный вклад в формирование условий в биосфере именно за счет организмов гидросферы. Если принять приведенную выше оценку количества организмов, то средний обитаемый объем для каждого составит 0,1 мм³ и это значит, что в 1 см³ находится около 10000 организмов. Вполне обычны величины численности бактериопланктона — от тысяч до миллионов клеток на см³. Эти достаточно общие расчеты еще раз показывают колоссальную планетарную роль гидросферы и гидробионтов в ней.

Для живого вещества характерны следующие основные свойства:

- огромная свободная энергия;
- высокая скорость протекания химических реакций при относительно низких температурах;
- устойчивость биохимических компонентов живого вещества только в его составе;
- существование в виде отдельных организмов, принадлежащих к определенному виду, индивидов, образующих иерархические ассоциации различного масштаба;
- способность к продукции, неограниченному росту;
- способность к саморазвитию, эволюции;
- оно подчиняется принципу «Все живое — от живого».

Все организмы смертны;

- оно заполняет необходимое жизненное пространство и взаимодействует с ним.

Введение понятия живого вещества позволяет функционально, с геохимической точки зрения, сравнивать проявления жизни с другими телами, имеющими значение в биосфере. Это даёт возможность определить самые важные функции живого вещества в биосфере (табл. 1.1).

Современная биосфера действительно представляет собой сферу, т.е. охватывает всю планету, однако живое вещество распределено в ней очень неравномерно. Экосфера, по словам В.Д. Федорова и Т.Г. Гильманова (1980), представляет скорее кружевную ткань, замысловатые узоры которой отражают многообразие условий обитания живых организмов. Особенностью распространения живого вещества в гидросфере является заполненность ее (с различной концентрацией) во всех трех измерениях, от полюса до полюса Земли и от поверхности вод до самых больших глубин, с проникновением в толщи донных отложений и прилегающие слои атмосферы.

Как указывал В.И. Вернадский (1987), вещество биосферы состоит из «глубоко разнородных частей». Эта раз-

Таблица 1.1. Основные функции живого вещества в биосфере (по Лапо, 1987, Протасов, 2005, с изменениями и дополнениями)

Функция	Характеристика процессов
Энергетическая	Поглощение солнечной энергии и энергии химических соединений. Передача энергии по пищевым сетям, биохимическое преобразование энергии до тепловой
Продукционная и деструкционная	Биосинтез органических веществ, накопление биомассы. Механическая и биохимическая деструкция, минерализация органического вещества, вовлечение веществ в биотические круговороты
Концентрационная	Избирательное накопление в ходе жизнедеятельности определенных химических элементов и веществ. Накопление органического и неорганического вещества в специфических сгущениях
Трансформационная	Биогенная трансформация среды, биотопа, ландшафта, выделение биогенного вещества, поглощение веществ. Преобразование физико-химических параметров среды
Транспортная	Перенос вещества в пространстве во всех направлениях, в том числе против силы тяжести
Диверсификационная	Поддержание разнообразия в биосфере за счет специфических разностей живого вещества, различных способов использования ресурсов и различных жизненных циклов
Эволюционная	Эволюция, развитие биосферы как целостной системы
Информационная	Сохранение и передача генетической информации. Обработка потоков информации в процессе взаимодействия между организмами, их ассоциациями и со средой

нородность, разнообразие элементов является предпосылкой формирования иерархической структуры различных подсистем и способствует устойчивости всей системы биосферы. Живое вещество — единственный компонент биосферы, способный к развитию и увеличению разнообразия своих элементов в процессе эволюции.

Довольно ограниченное число основных функций выполняет колоссальное количество видовых и других «разностей» (термин В.И. Вернадского) живого вещества. Диверсификационная функция живого вещества является одной из важнейших, поскольку именно за счет большого разнообразия каждая из функций живого вещества проявляется индивидуально, со своими особенностями, что является одной из основ надежности всей системы биосферы.

Информационная функция живого вещества чрезвычайно сложна и еще далеко не ясна. Генетическая информация способствует сохранению относительной устойчивости существования отдельных видов. Существует гипотеза (Голубець, 1986) что функцию сохранения информации в надорганизменных системах выполняет «генопласт» — информационная совокупность генотипов и генофондов всех особей и популяций.

Живое вещество неоднородно в пространственно-временном и структурно-функциональном аспектах. Отмечая это, В.И. Вернадский ввел понятия биологических разностей и сгущений живого вещества.

НЕОДНОРОДНОСТЬ ЖИВОГО ВЕЩЕСТВА В ГИДРОСФЕРЕ

Разнообразие является одной из важнейших характеристик живых систем, играет ключевую роль в их функциональной устойчивости. Жизни как планетарному явлению присуще разнообразие форм. Живое вещество дисперсно и уровень этой дисперсности может быть различным. Равное по массе живое вещество может быть представлено организмами разного размера, разной массы и с разной активной поверхностью, разным соотношением массы и поверхности. Автотрофные существа суши представлены в основном макроформами (сосудистые растения), в то время как в воде — в основном высокодисперсным живым веществом (микроскопические водоросли). Суммарная биомасса первых выше, однако продукционная активность вторых не уступает наземным макрофитам. С этим же эффектом связана и дифференциация живого вещества по «силе давления жизни». В.И. Вернадский (1987) приводит расчеты заполнения живым веществом поверхности планеты, в которых показана

...всякая однородная живая материя не будет однородна по составу своих элементов, будет представлять некоторую смесь. Вся окружающая нас живая природа — биосфера — является такой смесью...

Вернадский, 1978, с. 238

на разница в скорости распространения различных организмов, от микроорганизмов до млекопитающих, в пять порядков. Метаболическая активность, скорость размножения организмов прямо связаны как с индивидуальной массой, так и соотношением поверхности и объема, дисперсностью живого вещества.

К числу биологических «разностей» (термин В.И. Вернадского) можно отнести, криптическое (скрытая жизнь) и активное состояние организма. Совершенно очевидно, что метаболически малоактивные стадии, состояния, напр., споры бацилл, обезвоженные, находящиеся в анабиозе тихоходки (*Tardigrada*) и другие организмы представляют собой совершенно иное состояние живого вещества, нежели метаболически активные организмы.

Идея разнообразия живого вещества в его геохимическом аспекте прослеживается так же, как и в биологическом. Огромное значение идей В.И. Вернадского для биологии в целом и для гидробиологии в частности состоит в том, что они открыли новый (не альтернативный, но дополнительный) путь исследования: не только прямой — от организма к совокупности всего живого биосферы, но и обратный — от планетарного (или субпланетарного — в гидросфере) подхода, т.е. от живого вещества до организма как его основного элемента.

Разнообразное по характеру и свойствам живое вещество биосферы распределено неравномерно. Такая неоднородность — еще один уровень разнообразия живого вещества — определяется как внутренними (биотическими) факторами, так и факторами внешней среды. Очевидно, что большее количество живого вещества (сгущение) обнаруживается там, где среда оказывает меньшее сопротивление давлению жизни, или же комплекс условий, ресурсов более благоприятен для развития организмов. Разрежения живого вещества отражают результат сильного давления среды, относительную скудость ресурсов. В силу различного сочетания факторов среды, концентрация биомассы живых организмов (рис. 1.1) на нашей планете очень неравномерна.

В.И. Вернадский был прав лишь отчасти, полагая, что наиболее важной характеристикой живого вещества является его масса, т.е. сгущение от разрежения отличается только по характеристике массы. В основе определения сгущения должны быть как характеристики массы, так и скорость ее возобновления, статические характеристики должны быть дополнены динамическими. Первые более очевидны: «...сгущения и разрежения в общем совпадают с рамками экологических растительных областей, хотя в сгущения и разрежения входят все организмы» (Вернадский, 1978, с. 69). Динамические характеристики менее очевидны, поэтому

картина океана без их учета, при статическим подходе, выглядит следующим образом:

«В океане на первое место выступает не растительный, а животный мир. Зеленый покров суши, столь разнообразный, в значительной степени заменен тем зеленым планктоном, почти невидимым глазу, в закономерной связи с которым находятся своеобразные сгущения и разрежения, определяемые главным образом свойствами животных организмов» (Вернадский, 1978, с. 69).

Здесь, по-видимому, и заложено основное различие в понятии вещества биосферы: если статические сгущения могут образовывать все виды вещества биосферы, то динамические — только живое вещество. Это связано с одним из фундаментальных его свойств — способностью к самовоспроизведению. Не только в аспекте репродукции, размножения, но и соматической продукции, процесса, происходящего постоянно и с разной интенсивностью у разных организмов.

«Кажущееся сейчас совершенно очевидным представление о том, что интенсивность дыхания организмов может количественно характеризовать роль их в трансформации вещества в отдельной экосистеме и даже в целой биосфере, далеко не сразу было усвоено научным сообществом. В частности, этого не понимал В.И. Вернадский, призывавший биологов накапливать сведения об индивидуальном весе организмов, но категорически отвергнувший предложения Г.Г. Винберга собрать сведения о скорости обмена веществ (вопрос обсуждался на небольшом совещании у Вернадского в 1936 или 1937 г., и об этом специально вспоминал Г.Г. Винберг)» (Гиляров, 2005).

В вопросе о сгущениях и разрежениях живого вещества ключевую роль играет масштаб подходов и оценок. Вполне возможно рассматривать все живое вещество биосферы как глобальное сгущение на поверхности планеты.

«Биосфера представляет собой довольно узкий пограничный слой, толщина его около 40 км, или 0,5 % радиуса Земли. Причем, основная биомасса сосредоточена в самом поверхностном биологически активном слое толщиной всего около 100 м, или 0,001 % радиуса Земли. Если сравнить Землю с яблоком, то биосфера — это кожица на его поверхности (0,1 мм), а биологически активный слой [т.е., собственно зона сгущения живого вещества, А.П.] — тончайшая пленка (30 мкм), которую можно различить лишь с помощью микроскопа» (Айзатуллин и др., 1979, с. 29).

В качестве пленки, правда, отмечая ее мощность в несколько сот метров, В.И. Вернадский рассматривал так называемое «планктонное сгущение», т.е. сгущение пелагических организмов в зоне фотосинтеза. Он выделил особый тип сгущений — прибрежные сгущения живого вещества, где, по словам В.И. Вернадского, интенсивность метаболизма химических элементов местами достигает наибольших известных нам размеров. Также он выделял прибрежные и саргассовые сгущения. Если в пелагических сообществах значительно преобладают одноклеточные и субмикроскопические многоклеточные организмы, то в прибрежных — многоклеточные. Он называл «все эти водяные сгущения биоценозными сгущениями» (1978, с. 70), подчеркивая их сложность и биотическую взаимосвязь всех компонентов.

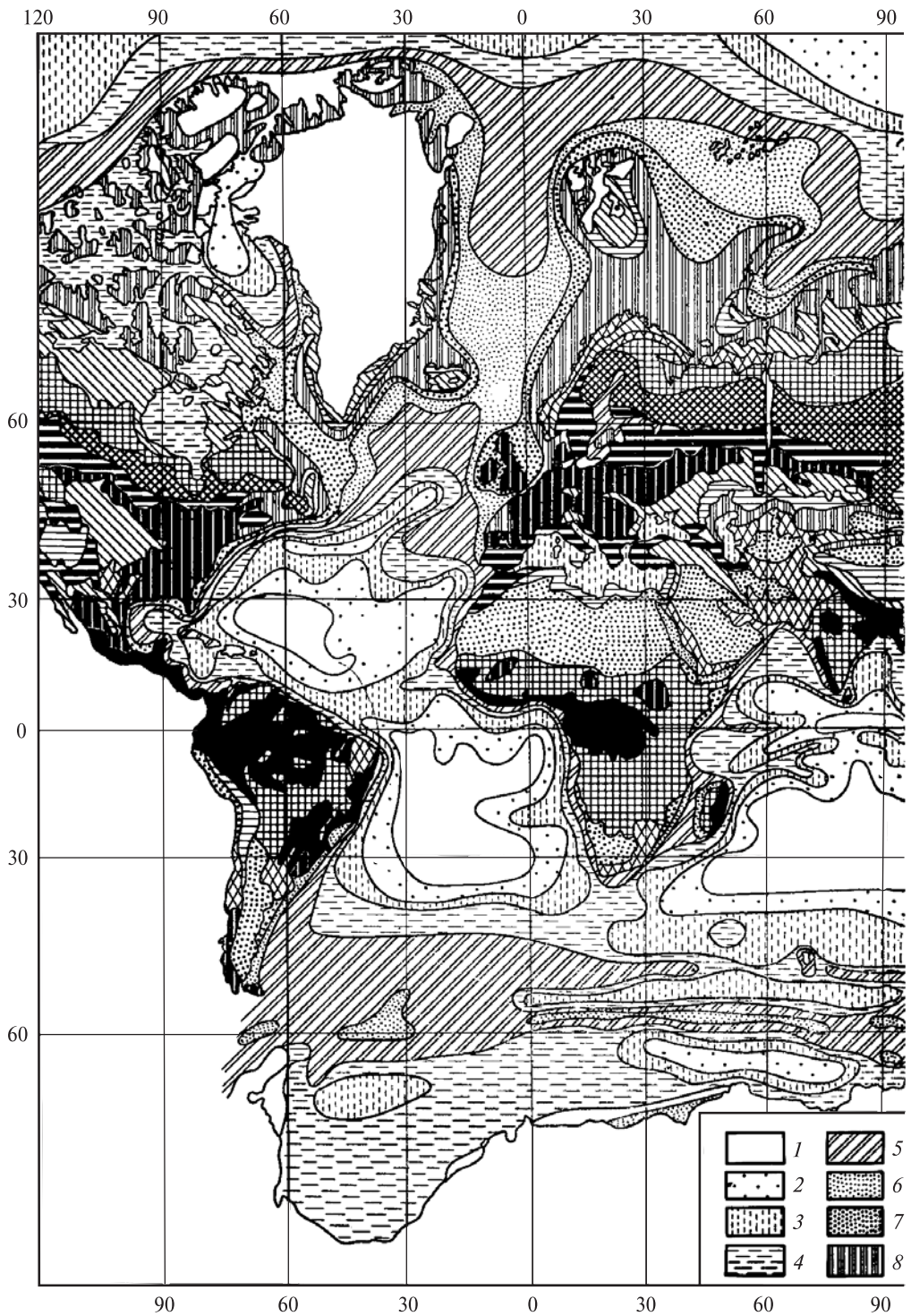
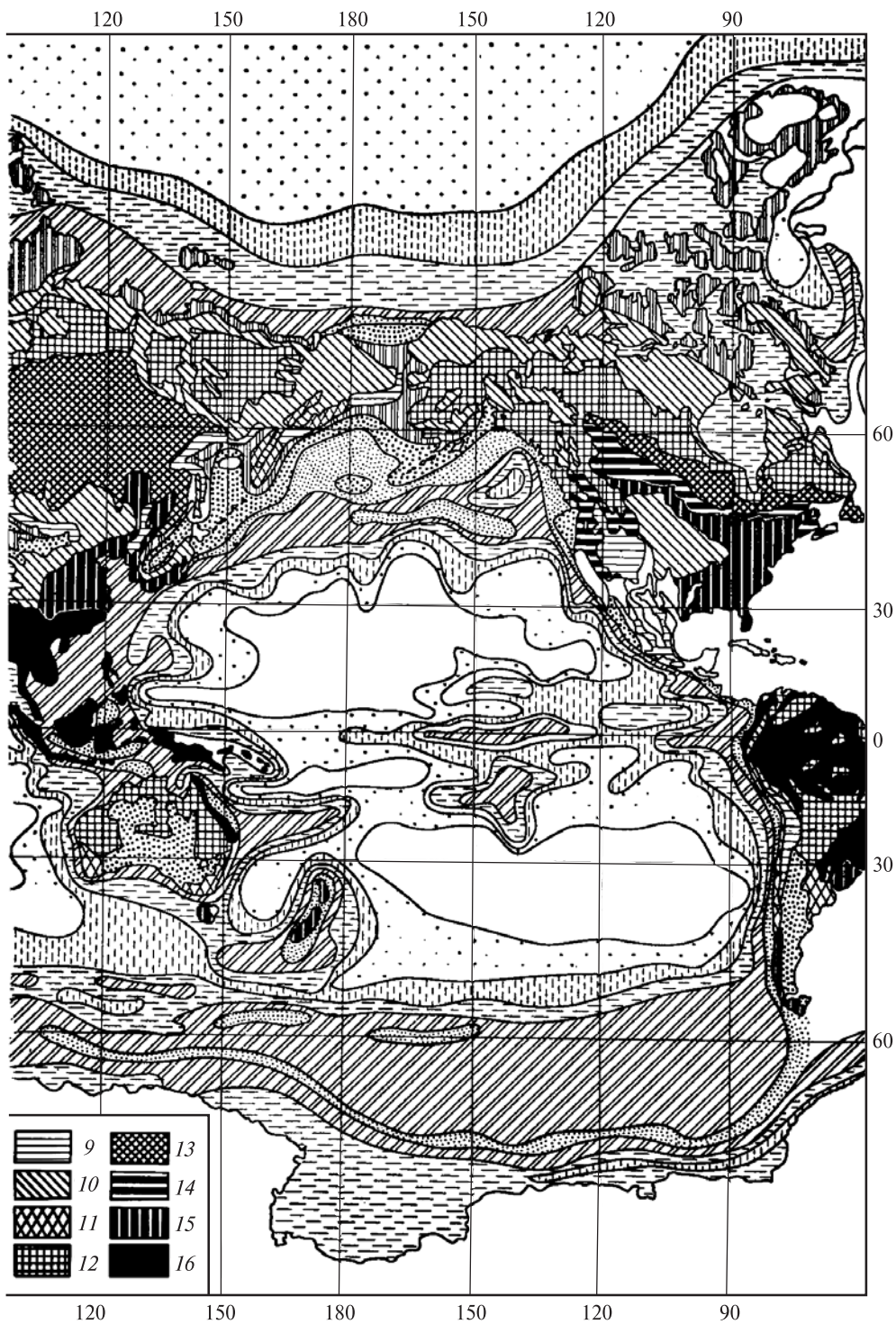


Рис. 1.1. Распределение биомассы организмов на материках ($\text{кг}/\text{м}^2$) и в океанах ($\text{г}/\text{м}^2$). Океан: 1 — менее 0,05; 2 — 0,05—0,10; 3 — 0,10—1,00; 4 — 1,00—10,00; 5 — 10,00—50,00; 6 — 1,25 (суша); 9 — более 1000,00 (океан), 1,25—3,12 (суша). Суша: 10 — 3,12—6,25; 11 — 6,25— 12,25;



По Федоров, Гильманов, 1980, с изменениями.

50,00—100,00; 7 — 100,00—500,00 (океан), менее 0,6 (суша); 8 — 500,00—1000,00 (океан), 0,6—12 — 12,25—37,50; 13 — 37,50—75,00; 14 — 75,00—100,00; 15 — 100,00—125,00; 16 — более 125,00

Одним из важнейших выводов В.И. Вернадского о сгущениях живого вещества есть вывод о том, что «их распределение на земной поверхности совершенно закономерно и количество типов их ограничено» (1978, с. 68). Говоря о типизации сгущений живого вещества, можно привести такой пример. Во времена Вернадского не было известно о глубоководных гидротермальных экосистемах рифтовых зон в океане. Они имеют сходство со сгущениями экосистем коралловых рифов, поскольку в основе трофо-энергетических взаимодействий лежит симбиотическая связь между доминирующими организмами (коралловые полипы, погонофоры, моллюски, ракообразные) и их фототрофными или хемотрофными симбионтами. Таким образом, нельзя рассматривать сгущения как некую механическую концентрацию жизни. Существование сгущений обусловлено многими процессами.

Вводя «новое» понятие сгущения живого вещества в дополнение к «старому» понятию биоценоза, В.И. Вернадский (1978), к сожалению, не проанализировал взаимосвязи этих категорий, что привело впоследствии к представлениям о двух подходах к изучению биосферы — геохимическом и биологическом. Примером такого противопоставления может служить следующее суждение: объектом исследования в биологии являются дискретные формы жизни, живые существа, а объектом биогеохимии — их интегральная форма — живое вещество и его интегральный эффект (Тюрюканов, Александрова, 1969). При правильных частных определениях само противопоставление оказывается неверным, поскольку две основные биосферные концепции — биологическая и биогеохимическая — дополняют друг друга, взаимосвязаны. Жизнь организована как на уровне организма, так и в планетарном, биосферном масштабе. Пока биолог имеет дело с живым организмом, для него нет живого вещества, но существует живое существо, а когда выстраиваются все более сложные иерархические системы организмов, вплоть до живого покрова Земли, возникает необходимость в интегральном понятии — живом веществе. В неживой природе дело обстоит совершенно иначе.

«Раздробленность живой материи на мелкие части — неделимые [организмы, индивиды, А.П.] — является самой характерной ее особенностью. В этом отношении мы не имеем ничего похожего среди горных пород, с которыми при геохимическом изучении надо ее сравнивать. Благодаря однородности минерала для него нет минимального предела того его количества, которое можно брать для изучения, чтобы получить о нем правильное представление» (Вернадский, 1978, с. 273—274).

Гидробиология исследует предпосылки и факторы сгущениями живого вещества в гидросфере. Если на суше многие сгущения связаны с увлажнением, наличием воды, то в гидросфере на первое место выступают другие факторы, та-

кие как температура, динамика водных масс, характер и свойства субстратов, но часто — биотическое взаимодействие.

Идея исключительной роли живого в глобальных процессах присутствует в работах многих ученых. Один из создателей математической экологии А. Лотка указывал на существование систем организмов, в глобальном масштабе представляющих собой единое целое.

«Тела организмов, относящихся ко всем этим видам, вместе с определенными неорганическими структурами, составляют огромный единый всемирный преобразователь. Полезно приучиться представлять себе этот преобразователь как одно громадное целое, одну великую империю» (Lotka, 1925 (цит. по Элтон, 1960, с. 162).

В 1970-х годах английский исследователь Дж. Лавлок (Lovelock, 1979) предложил концепцию Геи (англ. — Gaia hypothesis), названную в честь древнегреческой богини Земли — Геи. В концепции не развивались идеи Э. Зюсса — В.И. Вернадского, а скорее была «конвергентно» сформулирована идея всеобщей планетарной взаимосвязи биогеохимических и биологических процессов, создающих самоорганизующуюся систему. Взаимодействие и взаимообусловленность процессов позволяют Гее (биосфере) существовать как системе, которая обеспечивает продолжительное существование жизни на планете, поддерживая процессы экспансии жизни, ее разнообразия и ограничивая деструктивные процессы. Взаимодействуя с абиотической средой, жизнь, в свою очередь, активно участвует в поддержании биогеохимических циклов.

Концепция или гипотеза Геи была важным этапом разработки проблем биосферологии, Г.А. Заварзин (2003) ставит её в один ряд с системными концепциями Ч. Дарвина, С.Н. Виноградского, В.И. Вернадского.

Рассмотрение вопроса о живом веществе и роли учения В.И. Вернадского для гидробиологии было бы неполным, если бы мы не остановились на существующей критике его взглядов. Основные, с нашей точки зрения, критические положения (Беклемишев, 1964; Гиляров, 1994) сводятся к следующему:

- Вернадский оставался равнодушным к краеугольной идее естественного отбора Дарвина и Уоллеса как возможного механизма изменения видов;
- его мало интересовали вопросы разнообразия фауны и флоры;
- он постулировал континуальность живого вещества, противоречащую представлениям о дискретной природе организмов.

Легко видеть, что все эти положения связаны между собой: континуальное живое вещество не обладает разнообразием, необходимым для отбора, а отвергать это — значит

не принимать основные положения биологической науки, сложившиеся в те времена.

Однако необходимо отметить, что В.И. Вернадский специально подчеркивал (1978, с. 273—274), что дискретность, раздробленность живого вещества — одно из его наиболее важных свойств. В статье, написанной в 1943 г. и опубликованной в 1945 г. в журнале «American Scientist», В.И. Вернадский прямо указывал на главнейшую особенность живого вещества — способность эволюционировать.

«История живого вещества разворачивается как медленная модификация форм живых организмов, генетически непрерывно связанных между собой от поколения к поколению. Эта идея не была разработана в научных исследованиях до 1859 года, когда она получила обоснование в великих трудах Чарльза Дарвина (1809—1882) и Альфреда Уоллеса (1822—1913). Она была сформулирована в учении об эволюции видов растений и животных, включая человека. Эволюционный процесс — свойство и особенность только живого вещества» (Vernadsky V.I., 2005 (перевод и выделения наши, А.П.).

В.И. Вернадский действительно не был биологом, однако именно биогеохимический подход заставил биологов по-новому взглянуть на роль живых организмов на Земле. При всей исключительной важности теории естественного отбора Дарвина—Уоллеса не только для биологии, но для формирования современного мировоззрения в целом, она вряд ли давала основания для масштабного, планетарного взгляда на значение жизненных процессов. Что до разнообразия, то все более точное и всеобъемлющее описание разнообразия проявлений жизни, в том числе и учет многообразия видов, наполняется новым смыслом, если оно рассматривается в диалектическом единстве дискретности-континуальности различных проявлений жизни от организма до живого вещества биосферы или гидросферы. Гидробиология как наука о жизни в гидросфере не может не касаться вопросов целостного и разностороннего изучения биосферы. Изучение многообразия проявлений жизни в гидросфере, основанного на разнородном строении вещества биосферы является одной из задач гидробиологии.

...экологией мы будем называть то, чем занимаются экологи
 Гиляров, 1992, с. 6

Все стали «экологами». Такого взрыва профанации знания не было в истории человечества.
 Реймерс, 1992, с. 13

ГИДРОБИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ

Имеется множество определений гидробиологии как экологической науки либо как части экологии, имеющей «полное право на самостоятельное существование в рамках экологии» (Муравейский, 1936), как «экологии гидросферы» (Винберг, 1977), как «раздела экологии, изучающий водные экосистемы и слагающие их компоненты» (Биологический... 1986). Следует, однако, отметить, что сами экологи отнюдь не выделяют в отдельные разделы своей науки гид-

роэкологию или геоэкологию (терраэкологию), т.е. не делят её по средам обитания организмов, хотя и учитывают особенности среды. Известно и распространено деление экологии на аутоэкологию, демэкологию, синэкологию, т.е. по уровням организации надорганизменных систем (Одум, 1975; Алимов, 2002). Очевидно, что общие закономерности формирования структуры популяций или сообществ, так же как и их функционирование, сходны, независимо от среды обитания организмов.

Термин «экология» в научный словарь был введен Э. Геккелем (Haeckel, 1866). Это стало началом практического использования в биологической науке фундаментального принципа взаимосвязи живой системы и среды её обитания. Он рассматривал экологию как «науку о домохозяйстве организмов, об их жизненных нуждах и их отношениях к прочим организмам, совместно с которыми они живут» (Геккель, 1908, с. 45). Такая дефиниция была достаточно понятной почти в бытовом смысле и существует до сих пор.

Изначально в экологии были восприняты многие ключевые подходы и положения эволюционной теории Ч. Дарвина о важнейшей регулирующей роли условий среды, включая абиотические факторы и биотическое взаимодействие, а также представление о конечности ресурсов и роли этого в ограничении роста популяций. У каждого вида имеются свои особенности цикла развития и жизненной стратегии, способов использования ресурсов; организмы разных видов дают различное количество потомков, отличающихся размерами, потребностями в условиях обитания. Огромное разнообразие жизненных циклов оказывается достаточно эффективным, поскольку сотни тысяч видов и бесчисленное количество популяций продолжают существовать в биосфере поколение за поколением. Представления о разнообразных способах использования ресурсов как о важнейшей предпосылке и условии сосуществования становятся одними из ключевых в экологии.

Средства к поддержанию жизни в экономике природы не рассеяны в изобилии, напротив, они вообще весьма ограничены и далеко не достаточны для той массы индивидов, которые могли бы развиться из зародышей. Поэтому большинство животных и растительных видов с громадным трудом достигает необходимых средств к жизни. Отсюда неизбежно возникает между ними конкуренция в достижении этих необходимых условий существования... Всем одинаково они необходимы, но только немногим они действительно достигаются: «Много званых, да мало избранных» (Геккель, 1908, с. 115).

В теории Ч. Дарвина был предложен принципиально новый подход, была нарушена «типологическая концепция вида», нарушены представления о некоем типичном организме определенного вида. Изменчивость стала важнейшим признаком одновидовых групп организмов, перестала

быть мешающим «шумом», потребовала специального исследования. Дарвин первым из биологов стал рассматривать экспоненциальный рост популяций как источник напряженности в отношениях между видами.

Описательное исследование растительного и животного макромира, а по мере совершенствования оптических приборов и микромира, открыло необозримые горизонты разнообразия живого. Многие научные экспедиции отправлялись в далекие страны, пополнялись обширные биологические коллекции, прекрасно иллюстрированные книги по зоологии и ботанике были одними из самых читаемых просвещенной публикой. Парадигма максимально точного, подробного описания частностей в огромном разнообразии изучаемого живого господствовала, однако существовали и другие подходы.

«Вместо путешествия в отдаленные страны, на что так жадно кидаются многие, приляг к луже, изучи подробно существа — растения и животных, ее населяющие, в постепенном развитии и взаимно непрестанно перекрещивающихся отношениях организации и образа жизни, и ты для науки сделаешь несравненно более, нежели многие путешественники...

...назначить следующую тему для ученого труда первейших ученых: «Исследовать три вершка ближайшего к исследователю болота относительно растений и животных, и исследовать их в постепенном и взаимном развитии организации и образа жизни посреди определенных условий» (Рулье, 1954, с. 140).

Эти слова и сейчас могут служить программой исследования.

Важным источником и составной частью экологии является биогеография, однако не только и не столько в смысле широкого описания особенностей распространения новых видов, но в смысле развития идей, высказанных великим немецким путешественником, ботаником, естествоиспытателем Александром Гумбольдтом (1769—1859). Разработанное им понятие о жизненных формах растений было крайне важным для формирования общеэкологических представлений — за бесконечным разнообразием частных проявлений жизни необходимо видеть немногочисленные экологически сходные типы живых организмов, сформировавшиеся в близких условиях. Биогеографический подход с его разнообразным материалом как по составу организмов, так и по условиям их обитания в различных климатических зонах, оказался весьма полезным для развития факториальной экологии.

Совершенно справедливо утверждение А.М. Гилярова (1992) о том, что прогресс, достигнутый в экологии, и, добавим, само ее становление как науки, связаны с отказом от изучения бесконечного разнообразия и концентрацией внимания на обобщенных, гораздо более простых, чем в жизни, модельных ситуациях.

Экологию можно определить как науку, предметом изучения которой являются системы живых организмов (популяции, сообщества), связанные с внешним окружением и образующие с ними биокосные системы (экосистемы).

Экология участвует в решении глобальных проблем, вызванных процессами, происходящими в биосфере (Lubchenko et. al. 1991), среди которых:

- глобальные изменения в биосфере, включая причины и последствия изменений климата, почв, вод;
- природные и антропогенные изменения биологического разнообразия, организмов и среды обитания;
- нарушение устойчивости экосистем, включая определение и устранение стрессовых для экосистем ситуаций.

Гидробиологию издавна относят к экологическим наукам. Так, С.А. Зернов писал: «Гидробиология в настоящий момент ее развития может быть определена как наука, изучающая причинную связь и взаимоотношения между водными организмами и окружающей средой, как живой, так и мертвой» (1949, с. 7). В этом определении более чем полувекковой давности, как, впрочем, и в более современных, подчеркивается, что предметом гидробиологии является изучение взаимосвязей биологических объектов со средой. По мнению Г.Г. Винберга (1960), в гидробиологических исследованиях «внимание концентрируется на изучении зависимости водных организмов и их природных совокупностей от условий среды обитания» (с. 9). В таком подходе, который рассматривается как экологический, имеется определенная тавтология: поскольку речь идет о живых, биологических системах, постольку это предусматривает ту или иную форму взаимодействия со средой, т. к. вне среды живые системы не существуют и существовать не могут.

Экология универсальна, поскольку изучает надорганизменные системы независимо от среды обитания — воздушной или водной. Один из постулатов экологии можно сформулировать так: популяции, сообщества и экосистемы, независимо от их состава, локализации и среды обитания организмов, функционируют по одним и тем же законам. Поэтому для экологии совершенно не важно, что «изучение водных сообществ и экосистем во многих отношениях опередило изучение экосистем суши и оказало большое влияние на формирование общеэкологических представлений» (Винберг, 1977). Экологические аспекты гидробиологии просто вошли в общий свод экологических закономерностей. Экология, безусловно, едина и деление ее на гидроэкологию и атмоэкологию (или терраэкологию) достаточно искусственно и может быть чисто методическим.

При рассмотрении вопроса о связях и различиях между экологией и гидробиологией ключевой посылкой может быть

высказывание, принадлежащее Г.Г. Винбергу (1977, с. 6): «В гидробиологии раньше, чем в экологии наземной жизни, были начаты исследования *надорганизменных систем*, например, планктона, что и положило начало *обособлению этой науки*» (выделение наше, А.П.). Очевидно, что поводом к обособлению гидробиологии стало не изучение надорганизменных систем, а то, что эти системы были специфичны и характерны только для гидросферы.

Сходство между экологией и гидробиологией заключается в исследовании надорганизменных систем. Различие состоит в том, что в основе систем, изучаемых экологией, лежит «линнеевский» подход, а гидробиологических — «гумбольдтовский»: в первом случае в основе лежит биологический вид, во втором — жизненная форма и сходные с ней категории. Экологические надорганизменные системы начинаются с популяций, т.е. одновидовых группировок организмов, гидробиологические — с группировок конвергентных форм, близких, хотя и не одинаковых экоморф, обитающих в сходных условиях (и, естественно, в водной среде).

Экологическими являются любые исследования биологических систем надорганизменного уровня, если конечной целью они имеют осмысление места исследуемого явления в экосистеме (Федоров, 1977). Гидробиология вполне может исследовать «экологические» надорганизменные системы гидробионтов, такие как популяции, сообщества, но в каждом конкретном случае она лишь пользуется методами экологии, отнюдь не становясь ею.

Обсуждение, какая из наук — гидробиология или экология — масштабнее, по-видимому, лишено смысла, поскольку относительно сред обитания более масштабной представляется экология, а относительно исследуемых систем, уровней организации — гидробиология.

Гидробиологическими следует считать исследования, дающие новые знания об организации, функционировании структурированного живого вещества в условиях гидросферы. Элементарным объектом исследования гидробиологии является организм-гидробионт, который существует только во взаимосвязи со средой и в ассоциациях с другими организмами. Специфическими надорганизменными объектами исследования гидробиологии выступают экологические группировки гидробионтов, а также гидроэкосистемы и их совокупности — гидробиомы.

Термин «гидроэкология» может рассматриваться как подчиненный по отношению к термину «гидробиология». Исследование экологических объектов (популяций, сообществ и экосистем) в гидросфере является одним из разделов гидробиологии. Гидроэкология может рассматриваться как раздел гидробиологии и в то же время как составляю-

щая общей экологии, поскольку имеет дело с вышеупомянутыми объектами и с точным указанием их местоположения — водная среда.

Организм не существует вне среды обитания. Взаимосвязь живых и косных систем неразрывна. Именно поэтому предметом гидробиологии являются не только живые организмы и их ассоциации, но и элементы среды, биокосные системы. Строго говоря, гидробиология при этом теряет свою абсолютную «биологичность». Гидробиология — наука биологическая и биоцентрическая, поэтому в круг её интересов входят и биокосные системы — водные экосистемы.

НЕКОТОРЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ ПО ТЕРМИНОЛОГИИ

При рассмотрении вопроса о месте гидробиологии в ряду других биологических наук, предмете её исследований, нельзя не обратить внимания на связанную с этим чрезвычайно разнообразную терминологию. Только в одной небольшой работе, касающейся истории и терминологического аппарата гидробиологии (Заика, 2003), можно найти более десятка терминов.

Существенное отличие океана от континентальных вод как основных частей арены жизни в гидросфере определило различия в терминологии двух направлений исследований — жизни в океане и в континентальных водах. Для обозначения области исследования, ограниченной океаносферой, чаще используют термины «океанология», (англ. — *oceanology*), «морская биология» (англ. — *marine biology*); для исследований в континентальных водах — «гидробиология» (англ. — *hydrobiology*), «лимнология» (англ. — *limnology*). Необходимо учитывать единство гидросферы, историческое и функциональное единство гидробиоты, поэтому в любом случае термины, связанные с крупными подразделениями гидросферы, могут рассматриваться как соподчиненные. Общим термином может быть «гидробиология», при этом частными выступают «морская гидробиология» (англ. — *marine hydrobiology*) и «гидробиология континентальных вод» (англ. — *inlandwater hydrobiology*).

Заслуживает внимания использование терминов «лимнология», «биолимнология». Термин «лимнология» был введен швейцарским исследователем Ф. Форелем в 1892 г. в классическом труде «Le Léman: monographie limnologique». В этом исследовании Женевское озеро (фр. — Le Léman) было представлено скорее в географическом, чем в биологическом аспекте. Давая определение лимнологии, он пишет, что «лимнология есть океанография озер» (цит. по Ghilarov, 1994).

Учитывая это, Г.Г. Винберг (1984) делает необходимое гидробиологу уточнение, говоря о «биолимнологии».

Международная организация, объединяющая гидробиологов — исследователей континентальных вод, называется Международная ассоциация теоретической и прикладной лимнологии (англ. — International Association of Theoretical and Applied Limnology, фр. — Societas Internationales Limnologie — SIL). Она была создана в 1922 г. по инициативе двух выдающихся гидробиологов А. Тинеманна и Е. Наумана, причем первый предлагал использовать в названии термин «гидробиология» (нем. — *hydrobiologie*).

Следует отметить, что в современных работах, напр. Р. Ветцеля «Limnology» (Wetzel, 1983), речь действительно идет о лимнологии — науке об озерах или шире — о водоемах с замедленным стоком, лентических экосистемах. Рассматриваются вопросы происхождения озер, их морфометрия, основные биоценозы, циклы биогенов, продуктивность. В то же время в область лимнологии или биолимнологии совершенно бесосновательно включают исследования всех типов континентальных водных объектов, не только озер, но и текучих вод и т.п. (Винберг, 1981; Burns, 2002). Попытка закрепить строгую классификацию приводит к неприемлемым схемам, когда в «лимнологию в широком смысле» включается «лимнология в более узком смысле как изучение стоячих вод» и «потамология (текучие воды)» (Kajak, 1998). Использование терминов «limnology», «лимнология» или «биолимнология» совершенно неприемлемо для обозначения области гидробиологии, связанной со всеми поверхностными водами суши, так же как и замена термина «гидробиология» на термин «лимнология». То же самое можно сказать и для английских терминов «hydrobiology» и «limnology».

Все определяется
полезностью...

Дени Дидро

ГИДРОБИОЛОГИЯ С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ ДЕЛЕНИЯ НАУК НА ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ

Деление наук на фундаментальные и прикладные или выделение фундаментальных и прикладных задач в рамках одной науки довольно условно. Познание закономерностей явлений природы через накопление, сопоставление, анализ научных фактов, выдвижение гипотез и их проверка представляет собой самостоятельный род человеческой деятельности. Результатом этой деятельности является получение нового знания об окружающем мире, которое чаще всего в виде аксиом, законов, постулатов, гипотез не может прямо использоваться в практической деятельности.

Для обеспечения жизненных потребностей человека (биологических, психологических, этнических, социальных, тру-

довых, экономических (Реймерс, 1992) используются различные природные ресурсы. Деятельность человека направлена на все более полное удовлетворение своих потребностей. Можно выделить три основных направления такой деятельности: 1) обеспечение полноценным питанием; 2) обеспечение питьевой и технической водой необходимого качества и 3) повышение комфортности среды обитания, включая производство материалов, изделий, источников энергии, транспорт и т.п., модификация природной среды.

Связующим звеном между деятельностью человека, направленной на получение нового знания, и практической, утилитарной, являются так называемые прикладные науки.

Фундаментальные проблемы гидробиологии можно рассматривать соответственно уровням организации живого. В соответствии с теми или иными критериями, различные авторы приходят к несколько различающимся иерархическим системам (Федоров, Гильманов, 1980; Шварц, 1980; Реймерс, 1992; Емельянов, 1999). Нам представляется наиболее приемлемой схема, предложенная Е.М. Лавренко (1964). Автор выделяет два блока уровней организации и изучения живого: в первом блоке молекулярный, клеточный и организменный уровни и во втором, надорганизменном — популяционный, биоценотический уровни и уровень живого вещества биосферы. Следует признать, что из указанных уровней целостными, биологически самодостаточными являются лишь два — организменный и живого вещества биосферы. Первый — в силу неделимости, целостности организма. Второй — в силу естественной, предельной ограниченности живого вещества масштабом биосферы нашей планеты.

Молекулярный уровень организации живого — область исследований биохимии, молекулярной биологии — имеет отношение к гидробиологии в довольно узком аспекте, связанном с особенностями биохимии гидробионтов. Представляет интерес сравнительная и эволюционно-сравнительная биохимия гидробионтов. Биохимия должна учитывать, что основные биохимические процессы жизни сформировались именно у обитателей гидросферы. Одной из важнейших черт системы «водная среда — населяющая ее биота» является их теснейшая взаимосвязь, настолько сильная и постоянная, что можно говорить об экологическом метаболизме в экосистеме, что подразумевает обмен веществ в морских и пресноводных сообществах при участии различных органических и неорганических продуктов жизнедеятельности, выделяемых в воду одними организмами и потребляемых другими (Хайлов, 1971; Сакевич, Усенко, 2008). Молекулы биологически активных веществ в составе метаболитов выполняют важные регуляторные функции жизни биоценозов, находясь и вне организма. Биохимическое взаи-

модействие является одним из основных в регуляции жизни сообществ гидробионтов.

Клеточный уровень организации живого — область интересов цитологии. Важнейшие процессы адаптаций гидробионтов происходят и на клеточном уровне. Кроме того, в масштабах всей гидробиоты очень важной оказывается связь этого уровня со следующим, организменным, поскольку значительная часть всех гидробионтов — одноклеточные организмы, то есть они находятся на клеточном и организменном уровнях организации одновременно.

Уровень целостного организма — сфера интересов многих наук: физиологии, экоморфологии, зоологии, ботаники, микробиологии и др. Независимо от среды обитания организма, эти науки пытаются дать ответы на вопросы о строении и функциях организма как целостной системы, о физиологических, морфологических отличиях организмов разных видов. И еще о том, сколько видов живых существ обитает на нашей планете.

Область интересов гидробиологии на организменном уровне организации живого охватывает изучение морфологических, физиологических, поведенческих и других адаптаций организмов, живущих в гидросфере.

Организм представляет собой биологическую целостность, является дискретной единицей жизни, однако организмы представляет собой систему суборганизменных элементов и в то же время являются элементами надорганизменных систем. Биоценотический уровень — это уровень разнообразного биотического взаимодействия между надорганизменными системами. Последние представлены не только видовыми популяциями, но топически и функционально разделенными частями популяций — ценопопуляциями, экотопическими группировками гидробионтов, трофическими и экоморфными группировками. Для поддержания иерархической целостности системы уровней организации живого целесообразно ввести промежуточный, между популяционным и биоценотическим, уровень надпопуляционных и непопуляционных ассоциаций организмов. Сюда можно отнести экотопические группировки гидробионтов, представляющие собой реальные, своеобразные совокупности организмов.

Гидробиология, как наука биологическая, объектом своих исследований имеет живые системы, неразрывно связанные со средой, она рассматривает водоем как целое, т.е. гидроекосистему. Изучая живое вещество гидросферы в связи со средой, мы стремимся получить новое знание об устройстве биосферы, причинно-следственных связях, взаимодействии его взаимосвязанных частей, причинах и закономерностях возникновения, функционирования и угасания биотических систем.

Таким образом, гидробиология как фундаментальная наука имеет дело практически со всеми уровнями организации живого.

Общая гидробиология рассматривает основополагающие, общебиологические закономерности жизни в гидросфере. Сравнительная гидробиология объединяет направления исследований, в основе которых лежит изучение фундаментальных процессов в их сравнении и огромном разнообразии, что даёт возможность построения определенных систем и классификаций. Важное значение имеет сравнительное исследование различных адаптаций гидробионтов — от биохимических до морфологических и поведенческих. Сюда отчасти входят исследования разнообразия организмов, населяющих гидросферу. В изучении экологических группировок сравнительный анализ также занимает значительное место. На основании сравнения основных структурно-функциональных характеристик различные гидрозосистемы могут быть отнесены к определенному биому. Гидробионты, их ассоциации, экосистемы изменяются во времени, ранее существовавшие биотические системы служат основой для развития современных, поэтому большое значение имеют сравнительно-исторические исследования. Особенно важными в настоящее время, в условиях изменения климата, являются сравнительные гидробиологические исследования.

Частная гидробиология имеет дело с конкретными регионами, типами сообществ и экосистем. Экологические группировки гидробионтов рассматриваются в этом разделе гидробиологии в условиях конкретных водоемов или их отдельных типов. В рамках частной гидробиологии также рассматриваются особенности пространственного распределения сообществ, ареалов конкретных видов гидробионтов, сукцессионных явлений. Большой интерес представляют исследования отдельных таксонов гидробионтов, вовлеченных в процесс биологической инвазии.

В деятельности человека вырабатывается своя система приоритетов, принципов, на основе которых осуществляется его контакт с окружающим миром и удовлетворение жизненных потребностей. В соответствии с основными направлениями практической деятельности человека и в гидробиологии можно выделить несколько прикладных направлений. Одной из важнейших задач является обеспечение пищевыми ресурсами. Список морских и пресноводных организмов, используемых человеком в пищу, обширен: от микроскопических водорослей до китов. В мировой практике наметилась устойчивая тенденция увеличения научных и практических разработок в области аквакультуры — управляемого получения продукции гидробионтов, в

отличие от промысла, результат которого зависит не только от технологий добычи, но и от климатических условий. В настоящее время в мире соотношение добываемой и вырабатываемой продукции гидробионтов составляет приблизительно 2 : 1 (Болтачѳв, 2007). Для успеха промысла развивалось и развивается прогностическое ресурсоведение моря и внутренних вод. Активно ведется поиск новых гидробионтов для аквакультуры, а также селекционная работа, направленная на улучшение свойств давно используемых видов гидробионтов.

Второе, не менее важное направление — обеспечение питьевой водой, традиционно относится к санитарно-гидробиологическому, водохозяйственному направлению. Здесь разрабатываются основы использования гидробиологических процессов для воспроизводства чистой воды, охраны вод от загрязнения, активизации процессов самоочищения водоемов. Гидробионты являются показателем качества среды: оценка состояния гидроэкосистем на основе биоиндикации является очень важным разделом прикладной гидробиологии. Как «живые реактивы» рассматривал их Я.Я. Никитинский (1938).

Третье направление связано с производством материалов, изделий, электроэнергии, т.е. деятельностью человека, направленной на повышение комфортности жизни. Производство электроэнергии на всех типах электростанций (ГЭС, ТЭС, АЭС), навигация, производство различных веществ и материалов, сельское хозяйство также в значительной степени связаны с водопотреблением и водопользованием. Здесь прикладная гидробиология решает вопросы уменьшения негативного воздействия на окружающую среду, устранения биологических помех, создаваемых гидробионтами при эксплуатации технических систем и т.п. Результаты исследования морфологии, биомеханики, гидробионтов используются в бионике, для разработки технических аналогов биологических систем водных организмов.

В качестве основного объекта технической гидробиологии необходимо ввести понятие водной техноэкосистемы, представляющей собой совокупность биотопов природного и техно-антропогенного характера вместе с их биотическим населением. Технические системы чрезвычайно разнообразны и оказывают значительное влияние на водные объекты и жизнь в них за счет выбросов различных химических веществ, нарушения естественного термического режима водоемов, гидродинамических процессов. Сами системы водоснабжения представляют собой биотопы, пригодные для обитания многих гидробионтов. Большая часть водных организмов, в свою очередь, создает значительные биологические помехи в работе технических систем.

Из концепции техноэкосистемы вытекает основная задача технической гидробиологии: гармонизация взаимоотношений между человеком, создаваемыми и эксплуатируемыми им техническими системами с одной стороны и гидробиосферой — с другой.

Очевидно, что провести отчетливые границы между прикладными и фундаментальными аспектами гидробиологии сложно. Именно поэтому проблемы, сформулированные в начале XXI века на одном из конгрессов Международной ассоциации теоретической и прикладной лимнологии, звучат одновременно и как фундаментальные, и как прикладные: обеспечение пресной водой необходимого качества и в требуемом количестве, сохранение биологического разнообразия, устойчивое использование природных ресурсов в условиях глобальных изменений в биосфере (Burns, 2002).

ГИДРОБИОЛОГИЯ КАК ЦЕЛОСТНАЯ НАУКА О СТРУКТУРИРОВАННОМ ЖИВОМ ВЕЩЕСТВЕ В ГИДРОСФЕРЕ

**Мы специализируемся
не по наукам,
а по проблемам.**

Вернадский, 1977, с. 89.

Если перефразировать высказывание А.М. Гилярова: «...экология — это то, чем занимаются экологи», то для определения гидробиологии необходимо выяснить, чем же занимаются гидробиологи? Представить облик современной гидробиологии не так-то просто из-за пересечения интересов различных наук и естественной нечеткости границ объектов исследования.

Как уже говорилось, объектом изучения гидробиологии являются живые системы во взаимосвязи с окружающей их средой. Многие гидробиологи (А. Тиннеман, Ф. Форель, Э. Джудей Г.Г. Винберг и др.) занимались исследованием именно взаимосвязей между основными элементами в гидрозкосистеме, в целостной системе водоема. Очевидно, что «водоем как целое» включает как живые элементы, так и системы взаимодействий между живым и неживым, между организмами, их ассоциациями и средой. Поэтому либо нужно полностью отдать эту проблему в область экологии, либо считать, что объекты гидробиологии и экологии здесь совпадают. Мы склоняемся ко второму.

В делении биологии на атмобологию и гидробиологию лежат более глубокие предпосылки, чем внешние отличия среды. Не потому ли насекомые достигли такого колоссального разнообразия, что принципиально по-новому, «негидробионтно» решили основные проблемы взаимосвязи со средой — хитиновый покров с минимальной проницаемостью, дыхательная система, функционирующая по

принципу непосредственного подведения атмосферного воздуха к органам и клеткам? Они стали истинными атмобионтами, большая же часть остального живого мира — явные или неявные гидробионты, которые если и обитают в воздушной среде, то «захватив» с собой на сушу часть гидросферы в виде, например, смачиваемых поверхностей жабр или легких.

Гидробиология — это наука о специфически структурированном живом веществе гидросферы. **Объектом** ее исследования являются организмы-гидробионты и их ассоциации; **предметом** — взаимосвязь этих организмов со средой обитания и роль в биосферных процессах в масштабах от «организм как целое» до «гидробиосфера как целое». Гидробиология обладает своим арсеналом **методов**, связанных с характером среды обитания водных организмов с одной стороны и особенностями гидросферы как чуждой среды обитания для самого исследователя с другой.

Гидробиология как биологическая наука о закономерностях жизни в гидросфере Земли рассматривает:

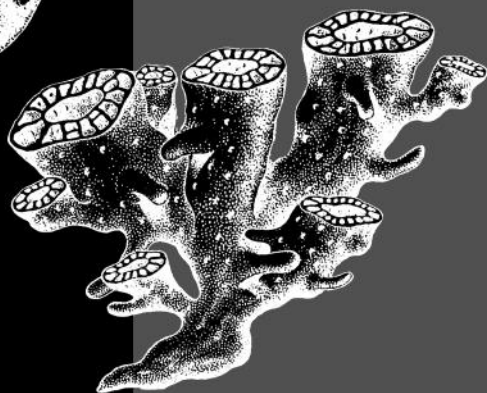
- закономерности адаптаций организмов-гидробионтов в их связи со средой обитания, обладающей, в свою очередь, собственными структурными и системными свойствами;
- закономерности структуры и функционирования ассоциаций гидробионтов;
- закономерности функционирования гидроэкосистем (водоема как целого) и биомов в гидросфере;
- общие закономерности жизни в гидросфере как части биосферы.

Гидробиологию следует рассматривать как систему знаний об организмах-гидробионтах, экотопических группировках гидробионтов, гидробиомах и живом веществе гидробиосферы.

Часть

2

История
гидросферы
и жизни
в ней



*10. И назвал Бог сушу землею,
а собрание вод назвал морями.
И увидел Бог, что это хорошо.*

*Первая книга Моисеева.
Бытие. Глава 1*

Геологические данные свидетельствуют, что история возникновения, формирования гидросферы и жизни в ней была очень длительным процессом. Изменения и развитие происходит и в настоящее время. Почему история гидросферы, по сути своей проблема скорее геологическая, чем биологическая, так важна для гидробиологии? Прежде всего потому, что медленно, но последовательно и закономерно разворачивающаяся декорация условий жизни, становление гидросферы, является необходимым элементом длящегося многие миллионы лет жизненного действия всей планеты. Чтобы раскрыть закономерности современной жизни и спрогнозировать пути ее развития, необходимо знать условия её происхождения и становления. Гидросфера — сложная система с определенными закономерностями формирования в пространстве и времени. Развитие жизни в гидросфере, в свою очередь, наложило отпечаток на разнообразные абиотические процессы. История биосферы в целом — это в значительной мере история гидросферы, поскольку существование жизни на суше исчисляется сотнями миллионов лет, а в водной среде — миллиардами.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ГИДРОСФЕРЫ

Вода как химическое вещество не является сугубо земным образованием. Некоторые частицы космической пыли, так называемый космический лед, — тоже вода в твердом состоянии. Согласно современным представлениям, при формировании планеты из протопланетного облака все элементы будущей литосферы, атмосферы и гидросферы уже существовали в связанном состоянии: вода — в гидроксидах, азот — в нитридах, кислород — в оксидах металлов, углерод — в карбидах, графитах.

Существует немало гипотез возникновения гидросферы. По гипотезе А.П. Виноградова, происхождение гидросферы и атмосферы связано с дегазацией вулканических лав, изливавшихся из мантии Земли. Мысль о глубинном магматическом происхождении вод гидросферы в 1930-х годах высказывал и В.И. Вернадский. Согласно этой гипотезе, увеличение объема протоатмосферы (с элементами гидросферы в виде паров воды) произошло в течение довольно длительного времени в первые 0,5—1 млрд. лет существования Земли (Богданов и др., 1978; Монин, 1980).

«Дифференциация веществ мантии продолжается и в настоящее время при ее расплавлении и поднятии на поверхность. Эти процессы сопровождаются выделением паров воды и газов. При извержении андезитовых лав (температура плавления ниже 800—1000 °С) происходят сильные взрывы с образованием обломочной магматической породы — пирокластов. Объемы пирокластов при взрывных извержениях бывают очень большими. Так, вулкан Тамбора в Индонезии в 1815 г. изверг около 150 км³ пирокластов» (Апродов, 1982, с. 7).

Сократ: Что, видал ты хоть раз, чтобы без помощи туч Зевс устраивал дождь? **Отвечай мне!** А ведь мог бы он, кажется, хлынуть дождем из безоблачной ясной лазури.

Стрепсиад: Ты меня убедил. Соглашаюсь. А ведь раньше я думал, что Зевс сквозь небесное мочится сито.

Аристофан. Облака

В расплавленном базальте при колоссальном давлении в 5—10 тыс. атмосфер и высокой температуре около 1000 °С находится довольно много воды — до 7—8 %. В целом, в мантии Земли имеются запасы воды, почти на три порядка большие, чем в гидросфере.

Извержение одного только вулкана могло принести на поверхность Земли несколько кубических километров воды! На дне океанов и морей наблюдается довольно интенсивная вулканическая деятельность с теми же последствиями, что и на суше — дегазацией лав и появлением новой свободной воды.

Из глубин мантии Земли в рифтовых зонах океанического дна выходят потоки в виде так называемых ювенильных растворов. При исследовании термического режима глубинных зон неоднократно фиксировали такие гидротермы. Однако существует предположение, что выход глубинных горячих источников (в том числе и ставших основой жизни глубоководных гидротермальных экосистем) имеет другую природу (Лобье, 1990): вода океана под большим давлением проникает по трещинам и разломам на многие сотни метров вглубь пород в районах вулканической деятельности и возвращается обратно уже в виде гидротермального флюида. По некоторым подсчетам, за 8 млн. лет через гидротермальные сети проходит объем воды, равный объему мирового океана. Этот процесс может влиять на условия в океане, но количества воды не добавляет.

Следует признать, что гидросфера существовала на Земле во все геологические эпохи, быть может за исключением самых ранних, и при этом не оставалась неизменной. Возраст самых древних осадочных пород — железняков Гренландии — как свидетельства существования водного бассейна, в котором только и могло происходить их накопление, составляет $3,76 \pm 0,07$ млрд. лет. Имеются предположения, что это время метаморфизации пород, а возникли они в еще более ранний период в уже достаточно глубоком океане. Начало существования собственно океаносферы как оболочки Земли приходится, очевидно, на период 4,5—4,0 млрд. лет назад.

Для гидросферы в целом свойственно постоянное возрастание количественных характеристик, однако на ранних стадиях ее развития, в раннем протерозое, почти вся поступающая из мантии вода поглощалась корой океана и расходовалась на химические процессы, общий объем гидросферы изменялся мало. В целом же увеличение объема воды — постоянный планетарный процесс в гидросфере, на что указывает изменение уровня океана (рис. 2.1).

В эпохи оледенений происходило перераспределение твердой и жидкой фаз воды в гидросфере, уровень океана

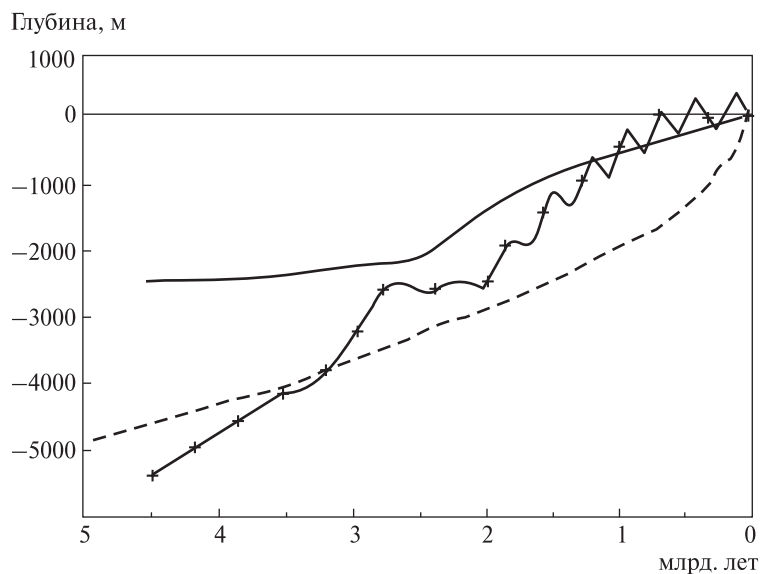


Рис. 2.1. Характер изменения уровня Мирового океана в геологическом времени, по данным разных авторов (по Мороз, 1996)

повышался или понижался в зависимости от таяния или появления ледников.

«...при продолжающемся росте объема гидросферы воды в жидкой фазе на Земле в настоящее время даже несколько меньше, чем, скажем, 40 млн. лет назад в олигоцене. Возникновение тогда ледяного покрова Антарктиды привело к извлечению из океана около 24 млн. км³ воды, а прирост гидросферы за это время составил менее 10 млн. км³» (Богданов и др., 1978, с. 31).

На первых этапах формирования гидросферы вода насыщалась кислотами вулканического происхождения — HCl, HF и др. и представляла собой смесь разбавленных кислот с преобладанием угольной кислоты и большим содержанием кремниевой. Кислоты реагировали с силикатами горных пород, извлекая из них эквивалентные количества щелочных, щелочноземельных и других элементов, при этом вода теряла кислую реакцию, в ней устанавливалось кислотно-щелочное равновесие и нейтральная реакция среды.

Очень важным процессом было изменение газового состава атмосферы с увеличением содержания кислорода. Свободный кислород образовывался химическим путем в первичной атмосфере при фотодиссоциации воды, разложении под действием света. Однако расчеты геохимиков (Г. Юри, Л. Маршалл и др.) показывают, что содержание кислорода, вырабатываемого при неорганической фотодиссоциации воды, не могло подняться выше 0,001 его современного содержания в атмосфере (Мороз, 1996). Малая концентрация кислорода в атмосфере также была причиной образования в атмосфере тонкого озонового слоя — защитного экрана от жесткого солнечного излучения. Воздействие этого излучения было одним из факторов, способствовавших возникно-

вению сложных органических соединений — предшественников жизни. Если чисто химическим путем кислородная атмосфера сформироваться не могла, то единственным вариантом было ее насыщение кислородом в процессе жизнедеятельности организмов. Геологические следы появления кислорода в атмосфере и гидросфере отмечаются в среднем афебии (1,8 млрд. лет назад).

Одним из значимых свидетельств геохимическим перемен в гидросфере было изменение поведения железа в морской воде: окисление закиси железа до оксида. При этом подвижность железа резко снизилась, что привело к массовому выпадению из воды гидроксидов железа в комплексах с соединениями кремния. Так образовались железистые кварциты Криворожского бассейна и Курской магнитной аномалии. Таким образом, появление биогенного кислорода в атмосфере и гидросфере сыграло решающую роль не только в развитии жизни, но и глобальных геологических и геохимических процессах.

Точка Пастера, т.е. содержание кислорода в атмосфере около 1 % от современного, по мнению разных авторов, была достигнута в позднем рифее или венде (680—600 млн. лет назад), что стало основой бурного развития жизни на границе протерозоя и фанерозоя. Однако следует учитывать масштабы процессов, связанных с кислородным режимом в атмосфере в целом и в конкретных местообитаниях гидробионтов.

«...локальные места обитания с постоянным источником кислорода днем возникли задолго в геологическом смысле, чуть ли не миллиард лет до появления красноцветов, оксидов железа как индикаторов окислительной атмосферы. Все рассуждения о «точке Пастера», «точке Юри» совершенно бессмысленны в приложении к бактериальному сообществу из-за гетерогенности условий в масштабе обитания микромира» (Заварзин, 2003, с. 331).

Несмотря на то, что Г.А.Заварзин (2006) называет рассуждения о точке Пастера как критической концентрации кислорода для возникновения аэробной микрофлоры «забавным заблуждением», следует признать, что локальные «сгущения» кислородных условий не могли стать основой развития оксифильной биоты в гидросфере в целом.

К началу палеозоя объем океана и его соленость стали близкими к современным и на смену периоду медленных поступательных изменений пришел период относительно устойчивого равновесия условий. Очевидно, что океан и континентальные водоемы как арена жизни — это не только вода, но и дно, и береговая линия материков и островов, которые также не были неизменными в истории Земли.

ПАЛЕОГЕОГРАФИЯ МИРОВОГО ОКЕАНА

Как видно из эпиграфа, уже в XVIII веке высказывались гипотезы о подвижности, казалось бы, самого постоянного и неизменного — земной тверди. На рубеже протерозоя и фанерозоя существовал Мировой океан, объем воды, соленость и другие характеристики которого были сходными с современными. Очертания же морей и океанов были, однако, иными.

Магнитные полюса в истории Земли многократно менялись местами, т.е. знак полярности менялся на противоположный, поэтому различные геологические слои имеют различные магнитные характеристики, запечатлевая «образ» магнитного поля Земли различных эпох. В соответствии с магнитными характеристиками можно датировать различные страты геологических пород. Установлено, что участки средней части дна океанов моложе приконтинентальных, что могло произойти только при определенной динамике земной коры, расширении межконтинентального пространства, расширении океанов. Подобные движения геологического масштаба были измерены и составили от 0,5 см в год в Северном Ледовитом до почти 20 см в Тихом океане (Богданов и др., 1978).

Литосфера Земли подвижна и состоит из литосферных плит — Евразийской, Африканской, Американской, Индо-Австралийской, Антарктической (их насчитывают до десяти). В местах контакта они могут погружаться одна под другую (явление субдукции). Гипотеза дрейфа континентальных плит получила всеобщее признание после работ немецкого геофизика А. Вегенера (его первая крупная работа «Происхождение континентов» вышла в свет в 1912 г.), хотя на удивительное совпадение береговых линий материков обращали внимание многие географы задолго до него (рис. 2.2).

В настоящее время наиболее вероятной считается следующая динамическая картина палеогеографии океанов и суши. В начале фанерозоя (560—600 млн. лет назад) существовало несколько материков: Гондвана, Сибирский, Американский, Китайский. Во второй половине палеозоя сформировались два гигантских материка — Лавразия и Гондвана. До конца палеозоя происходил процесс объединения континентов, приведший к формированию единого континента — Пангеи, окруженного океаном Панталасса с большим заливом на восточной части материка — морем Тетис. Распад Пангеи в середине мезозоя привел к началу образования Средиземного моря, северной Атлантики, южной части Индийского океана. Около 65 млн. лет назад Южная Америка уже отделилась от Африки и начал формироваться Атлантический океан; Австралия еще не отделилась от Антарктиды, Африканский континент разделил Средиземное

...поверхность Земли должна быть чем-то вроде скорлупы, которая может быть пробита и нарушена мощными подвижками жидкости, на которой зиждется эта скорлупа.

*Бенджамин Франклин,
1782 г.*

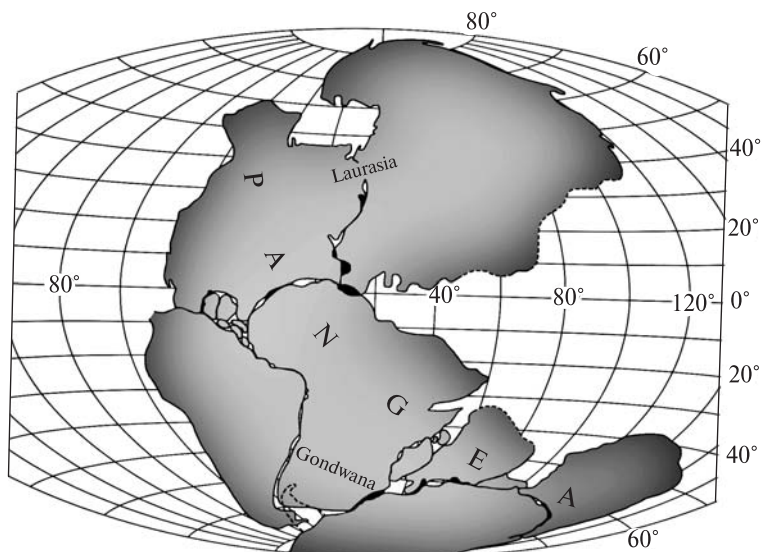


Рис. 2.2. Единый материк Пангея по Вегенеру (по Earth Systems, 2000)

море и море Тетис (Богданов и др., 1978; Монин, 1980; Коуэн, 1982; Мороз, 1996). Значительные изменения происходили и в последующие эпохи.

«Одновременно с открытием Гибралтарского пролива 5,32 млн. лет назад открылся Берингов пролив, впервые после того, как на протяжении 100 млн. лет (с середины мела) он был сушей. Вскоре Берингов пролив закрылся и открылся вторично лишь через 1,5–2 млн. лет» (Несис, 2004, с. 114).

В третичном периоде кайнозоя планета с ее океанами и континентами приобрела современный вид, однако еще несколько десятков тысячелетий назад существовала Берингийская суша, которая соединяла Евразию и Америку, закрывая связь между Тихим и Северным Ледовитым океанами. Неоднократная смена суши и пролива между Евразией и Америкой определила непостоянство связей Ледовитого и Тихого океанов.

Помимо глобальных перемещений литосферных плит, на изменение рисунка береговой линии и появление внутренних морей влияли трансгрессия (наступление моря), и регрессия (отступление моря).

Значительные события происходили во внутренних морях в геологически недавние времена. Обнаруженный в 1970-е годы на дне Средиземного моря слой эвапоритов свидетельствует о том, что 6,0–5,5 млн. лет назад море неоднократно полностью высыхало. (Эвапориты — от англ. evaporation — выпаривание — химические осадки, выпавшие из пересыщенных растворов). Подтверждением значительных колебаний Средиземного моря является и то, что у всех больших рек, таких как Нил, Рона, под современным руслом имеются гигантские каньоны, образовавшиеся при впадении рек в море при понижении его уровня. Около 5,3 млн. лет назад образовался Гибралтарский пролив с гигантским

Гибралтарским морским водопадом, вскоре Средиземное море восстановилось, но было заселено уже не тетисной, а атлантической фауной (Несис, 2004).

Другим остатком моря Тетис являются Черное, Азовское и Каспийское моря, значительные изменения в географии которых произошли в недавнем геологическом прошлом. Около 14 млн. лет назад Раннеэвксинское море охватывало территорию от Адриатики до Арала. Раннепонтийское море (6,5 млн. лет назад) охватывало часть Каспия, Черное море и Дунайскую низменность. Древнеэвксинское и Хазарское озера-моря 300 тыс. лет назад соединялись между собой, образуя единый бассейн. В современное Черное море вода из бассейна Средиземного моря стала поступать около 11—10 тыс. лет назад (Старобогатов, 1994). Сложный путь развития прошли моря северо-запада Европы (табл. 2.1). В их судьбе решающую роль сыграли процессы образования и таяния ледника, трансгрессии и регрессии моря.

Еще более динамична география рек, озер. История озер тектонического происхождения довольно длительна, напр. озеро Байкал образовалось 25—30 млн. лет назад, а современный вид приобрело несколько миллионов лет назад. Ледниковые озера в геологическом измерении времени совсем молодые — им всего несколько десятков тысяч лет. Характер континентальных водоемов как части гидросферы зависит от изменений рельефа местности, климата, а в настоящее время — все более от деятельности человека. Быстрое изменение объема и береговой линии Аральского моря в XX веке рассматривается как следствие деятельности человека, однако около 10 тыс. лет тому назад этот водный бассейн также был разделен на Большой и Малый Арал, а Амударья впадала в Каспийское море (Алимов и др., 2004).

Если поверхность нашей планеты представить в виде мультипликационного фильма со съемкой 1 кадр один раз в тысячу лет, то на фоне почти неподвижного океана на медленно перемещающихся материках с также медленно изменяющейся береговой линией, вся поверхность островов и материков была бы испещрена мелькающими линиями рек и пятнами озер. Таковы основные качества двух главных час-

Таблица 2.1. Основные этапы формирования Белого и Балтийского морей (по Кауфман, 2005, с сокр.)

Время, лет тому назад	Белое море	Балтийское море
15 000	Система приледниковых озер	Впадина моря заполнена льдом
11 000	Литториновое море (регрессия)	Ледниковое озеро-море
8 000	Море Тапес (трансгрессия)	Анциловое море
4 000	Море Острья (трансгрессия)	Море Лимнея

тей обитаемой гидросферы — относительная стабильность океана и динамичность поверхностных вод суши.

Жизнь, вероятно, не появилась бы при отсутствии жидкой воды. Наличие воды на планете зависит от тонкого равновесия между размером планеты и ее удаленностью от солнца.

Коуэн, 1982, с. 15

УСЛОВИЯ В ГИДРОСФЕРЕ, БЛАГОПРИЯТСТВОВАВШИЕ ВОЗНИКНОВЕНИЮ ЖИЗНИ

Жизнь на Земле — явление в космическом масштабе чрезвычайно малое. Если принять размер небольшой рыбы за величину первого порядка, т.е. 10^2 см, то площадь большого города составит 10^6 , величина нашей планеты — 10^9 (диаметр Земли в миллиард раз больше размера небольшого животного), Солнечной системы — 10^{14} , расстояние до самой далекой, наблюдаемой с Земли галактики, — 10^{23} см.

Если уменьшить размеры Солнечной системы в десять миллионов раз, Земля окажется шаром диаметром примерно в 1,3 условных метра с довольно гладкой поверхностью: самая высокая гора будет меньше одного условного миллиметра, а самая глубокая впадина в океане — всего 1,1 миллиметра. Большая часть поверхности Земли будет покрыта пленкой воды толщиной до 1 мм, а всю планету окутает газовая оболочка толщиной от 1 до 1,8 условных мм.

Масштаб масс следующий: масса человека около $7 \cdot 10^4$ г, масса солнца — 10^{23} г, что гораздо меньше соотношения масс одной капли и целого океана. Впечатляет и масштаб времени. Если за единицу принять год, то жизнь человека составит 10^1 — 10^2 , время существования европейской цивилизации — 10^3 , история человечества — 10^4 , история вида *Homo sapiens* — 10^5 , время от эпохи динозавров — 10^8 , возраст самых древних ископаемых остатков живых организмов — $3 \cdot 10^9$, время существования Земли — $4 \cdot 10^9$, галактики — $1,5 \cdot 10^{10}$ лет. Следовательно, и в пространственном и во временном масштабе существование, жизнь одной особи, популяции и всей биосферы — всего лишь маленькая точка, мгновение в масштабах Вселенной. Тем более невероятным представляется стечение обстоятельств, обусловивших возникновение жизни на нашей планете. Некоторые географы (Забелин, 1962) выделяют особую оболочку Земли — биогеносферу, совокупность биогенных элементов географической среды, которые способствовали возникновению и поддерживают существование жизни.

Каковы же особенности нашей планеты, ставшие предпосылками существования жизни? Во-первых, Земля расположена на таком расстоянии от Солнца, при котором достаточно внешней энергии и нет излишнего потока активного излучения. Планеты так называемой земной группы (Венера, Земля, Луна, Марс) отличаются значительной плот-

ностью и большим качественным разнообразием химического состава. Очень важно, что вещество на Земле существует во всех трех агрегатных состояниях — твердом, жидком, газообразном. Особое значение имеет присутствие на Земле воды в жидком состоянии, но следует отметить, что равновесие фазного состояния в планетарном масштабе довольно неустойчиво (Горшков и др., 1999; Gorshkov et al. 2004). Масса Земли достаточна для удержания значительной газовой атмосферы, но и не слишком велика для того, чтобы из нее диффундировали в межпланетное пространство только легкие газы — гелий, водород, поэтому атмосфера в конечном счете и сформировалась как азотно-кислородная, а не водородно-метановая.

Масса планеты больше, чем существующая, была бы фактором более сильного сжатия внутренних слоев и, как следствие, большего разогрева и повышения температуры всей планеты. С массой планеты связана мощность гравитационных сил, а с последними — характер рельефа. Рельеф планеты, как и рельеф дна океана, и система поверхностного стока на Земле довольно разнообразны, что также имеет значение для существования жизни в гидросфере. Кроме того, Земля обладает свойством, отсутствующим у соседних планет — магнитным полем, важным фактором образования защитных слоев атмосферы. Не последнее значение в возникновении и развитии жизни сыграло не только существование воды в жидком состоянии как таковой, но и ее количество, то есть возникновение и формирование не отдельных водных бассейнов как островов среди материков, а Мирового океана как единого планетарного явления.

ОБЩИЙ ВЗГЛЯД НА РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ В ГИДРОСФЕРЕ. ЭПОХА СКРЫТОЙ ЖИЗНИ — КРИПТОЗОЙ

Первые палеонтологические сведения об организмах на нашей планете датируются 3,1—3,4 млрд. лет от наших дней. Именно таковым является возраст кремнистых сланцев серии Фигового дерева (англ. — *Fig-Tree*) системы Свазиленд в Трансваале, Южная Африка (Шиманский, 1987).

Если хронологию нашей планеты представить в виде 24-часового циферблата, то большая его часть придется именно на криптозой. Первые свидетельства «каменной летописи» биосферы придется на утренние часы — 5 час. 45 мин. Граница же между криптозоем и фанерозоем (570 млн. лет назад) придется на 21 час (Earth systems, 2000). Название эти геологические эпохи получили в соответствии с количеством имеющихся палеонтологических свидетельств: скрытой и явной

Общеизвестно, что зародившаяся в водной среде биосфера в дальнейшей своей эволюции постоянно зависела от закономерностей развития земной гидросферы, Мирового океана.

Мороз, 1996, кн. 2, с. 18

(гр. $\chi\rho\upsilon\lambda\tau\acute{o}\varsigma$ — скрытый, $\phi\alpha\nu\epsilon\rho\acute{o}\varsigma$ — явный) жизни, соответственно. Более трех миллиардов лет так называемой скрытой жизни были, вероятно, насыщены событиями, необходимыми для формирования первичной биосферы, однако свидетельств тому в виде ископаемых остатков очень мало. Основными событиями было появление первичных форм жизни, возникновение и эволюция организмов-прокариот, а затем эукариот. Каких-либо свидетельств существования жизни в архее и протерозое (криптозой) вне океана нет.

Атмосфера в то время была не такой мощной, как сейчас и поэтому излучение, доходившее до поверхности планеты, было гораздо интенсивнее. Отсутствие в практически бескислородной атмосфере озонового защитного слоя для гидробионтов могло компенсироваться водным экраном, который задерживал ультрафиолетовое и другое жесткое излучение Солнца. Первичные фотоавтотрофы могли получать достаточное количество солнечной энергии и на относительно больших глубинах.

С появлением самых первых организмов должны были возникнуть и простейшие экосистемы как системы, взаимно связывающие популяции сходных организмов и компоненты среды. Поскольку процесс фотосинтеза довольно сложен, более вероятно, что первичные экосистемы состояли из гетеротрофных организмов, получающих энергию из первичного органического вещества.

Дальнейшее развитие жизни могло происходить только по преодолении, как называет его Р. Коуэн (1982), первого энергетического кризиса. Живое более не могло развиваться их неживого и получать энергию из органического вещества, образовавшегося абиогенным путем. Протоэкосистема следующей ступени развития уже могла состоять из гетеротрофов и автотрофов, совместная жизнедеятельность которых поддерживала первичные циклические процессы преобразования веществ. Миллиарды лет единственными живыми существами были прокариотические организмы.

«Бактерии сформировали и продукционную фотосинтетическую цепь цикла углерода, и деструкционную, сопряженную с циклами других элементов. Эта система была первоначальной и обусловила устойчивое развитие биосферы, не исключая катастрофические сукцессионные перестройки. Последующие формы эволюционно вписывались в уже существующую систему и лишь затем трансформировали её» (Заварзин, 2003, с. 8).

С увеличением количества кислорода в биосфере планеты появились аэробные организмы, существование которых не исключало и существования анаэробов. Это был значительный шаг в повышении биотического разнообразия биосферы — биогидросферы.

В дальнейшем формировались экологически довольно эффективные комплексы организмов. Такие системы в виде

многослойного мата цианобактерий, где слои автотрофных организмов покрывают более глубокие слои аноксибионтов, и сейчас существуют в теплых заливах морей (напр., Абу-Даби в Персидском заливе, Шарк-Бей в Австралии), гиперсоленых озерах Крыма. С экологической точки зрения важно, что такие системы в архейском океане были значительными кислородными оазисами, вокруг которых могли концентрироваться различные организмы-оксибионты.

«...после формирования сульфатов океана и отложения железистых кварцитов биосфера вывернулась наизнанку: кислородные карманы в цианобактериальных матах, появившихся в бескислородной атмосфере, сменились в них анаэробными карманами, где использование кислорода аэробами приводит к истощению кислорода и созданию восстановительных условий» (Заварзин, 1999, с. 32).

Образование строматолитов (известковых построек — биогерм (греч. *γερμ* — холм) существенно повысило абиотическое и биотопическое разнообразие биосферы. В докембрии в гидробиосфере отмечалось чрезвычайное многообразие и развитие цианобактерий. Свидетельством тому, по мнению палеонтологов, является огромное число разнообразных строматолитов, при условии, что форма строматолитов, карбонатных образований, была видоспецифичной, а не являлась отражением условий среды. Накопление осадков в микробиотопе обитания цианобактериальных матов существенно влияло на пространственную структуру строматолитов. При тонком слое осадков, что могло определяться гидродинамическими факторами, формировались пластовые строматолиты, при среднем — куполообразные, при сильном — столбчатые. С докембрийских времен в мелководных зонах морей водоросли образовывали грандиозные карбонатные сооружения.

Благодаря действию биотических факторов появились условия для развития энергетически более совершенного типа обмена веществ — аэробного метаболизма, эффективность которого на 30—40 % выше. Именно такая кислородно-средовая и кислородно-физиологическая революции привели к появлению многоклеточных организмов. Имеются данные о находках вероятных многоклеточных организмов возрастом 1,85 млрд. лет. Древнейшая многоклеточная водоросль *Gripania* обнаружена в отложениях возрастом около 1,8 млрд. лет, древнейшее многоклеточное животное *Horodiskia* обнаружено в отложениях возрастом 1,4 млрд. лет (Fedonkin, 2003). Этап эволюции биосферы, когда многоклеточные стали играть весомую роль в биосфере (около 1 млрд. лет назад) можно назвать «метазоем»; многоклеточность также открыла дорогу увеличению размеров («гонка размеров» по Заварзину (2003). Увеличение размеров адсотрофных организмов неизбежно привело к

усложнению формы, фрактальному возрастанию относительной поверхности тела. У фаготрофных организмов — к морфологическому и функциональному усложнению всех систем «обслуживания» внутреннего адсотрофного элемента (гастральной полости, желудка), а также к усложнению поведенческих реакций. Пищеварительная система метазоа становится средой обитания симбиотических микроорганизмов. Биохимическое направление эволюции ведет к возникновению процессов биоминерализации и появлению минерально-органического скелета у метазоа¹. Следует подчеркнуть, что такое важное образование как минерально-органический скелет (внутренний или внешний) появился в кембрии одновременно у множества форм. Это явление имело большое значение для всей биосферы, существенно усилив гигантский планетарный (тогда — всегидросферный) биогеохимический механизм биогенного накопления кальция и других элементов. Внутренний скелет стал основой развития мышц как двигателя и залогом повышения эффективности многих движителей; более мощная защита (панцири, раковины) снижала выедание хищниками. В этой связи, по-видимому, с начала кембрия можно выделить этап эволюции «скелетоний».

Реконструкция палеобиосферы криптозоа была затруднена незначительным количеством сохранившихся органических остатков, микроскопическими размерами живых организмов, отсутствием твердых скелетных образований. Поэтому открытие вендской или эдиакарской фауны стало настоящей сенсацией в научном мире. Впервые представители этой фауны были найдены в 1946 г. геологом Р. Сприггом в Южной Австралии в районе рудника Эдиакара, по имени которого она и получила свое название. Сейчас известны десятки мест находок представителей вендской фауны — в Юго-Западной Африке, Ньюфаундленде, Приднестровье, на Белом море. В отложениях венда (680—570 млн. лет назад) найдено неожиданно большое разнообразие кишечнополостных, кольчатых червей, погонофор, петалонам (рис. 2.3).

Морфологической особенностью всех животных вендской фауны было отсутствие твердого минерального скелета, что вообще делает загадочной хорошую сохранность ископаемых остатков этих животных. Ранее существовавшие организмы, естественно, также не имели скелета, однако по каким-то геологическим причинам не сохранились и ве-

¹ Как полагает М.А. Федонкин (Fedonkin, 2003), органо-минеральный скелет мог сформироваться только в условиях значительного потепления океана в начале кембрия. Органический же скелет у многоклеточных был обнаружен уже у некоторых представителей фауны венда.

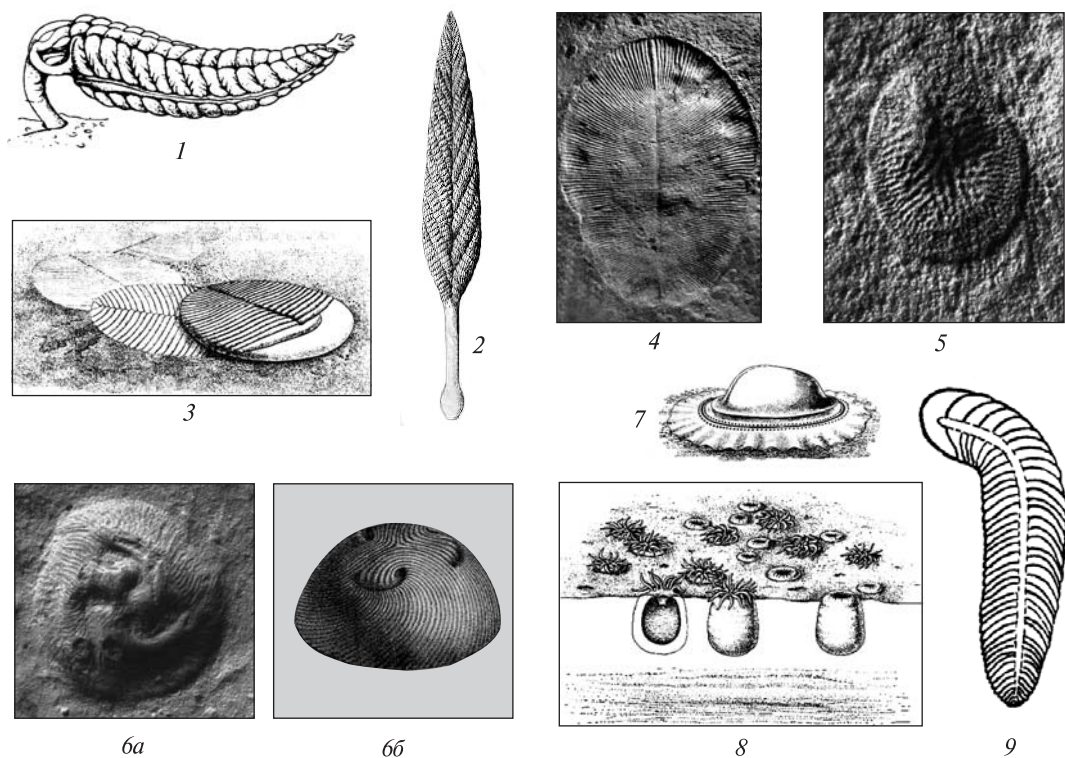


Рис. 2.3. Ископаемые организмы позднего криптозооя (по Друшиц, 1974; Малаховская, Иванцов, 2003; Fedonkin 2003).

1 — *Petalonama*, 2 — *Charnia masoni*, 3 — *Yorgia waggoneri*, 4 — *Dickensonia costata*, 5 — *Solsa margarita*, 6 — *Tribrachidium heraldicum*, а — фосс依лия, б — реконструкция, 7 — *Kimberella quadrata*, 8 — *Nemiana simplex*, 9 — *Spriggina*

роятно именно поэтому фауна венда выглядит как эволюционный взрыв. Некоторые палеонтологи признают реальность такого взрыва, потому что в конце рифея произошли значительные изменения экологических условий — Великое лапландское оледенение, резкое снижение уровня океана, повышение солености морской воды. В то же время, как полагает Р. Фарли (Farley, 2001), докембрийский период с постепенным увеличением разнообразия форм и видов продолжался около 700—1500 млн. лет и был продолжительнее самого кембрия. С этим, возможно, следует согласиться, поскольку взрывы в эволюции гораздо менее вероятны, чем длительное поступательное развитие.

Для гидробиологии этот период эволюции биосферы интересен и важен именно тем, что отмечены первые реальные следы гидроэкосистем почти современной общей «конструкции». Дело в том, что в венде уже были представлены донные и пелагические автотрофные микро- и макроформы, разнообразные прикрепленные и закапывающиеся в грунт организмы. Крупные седентарные существа, по-видимому, образовывали довольно развитые биогенные биотопы для других гидробионтов.

«Своеобразна флора Венда, которая отличалась широким распространением древнейших метафитов. Среди них выделяются так называемые вендотениевые растения (вендотениеиды), которые принадлежат к бентосным водорослям, имеют на слоевище спорангии. Они образовывали своеобразные маты, многослойные пленки. Большие скопления образовывали макрофитопланк-

тонные сфероидальные и вытянутые чуариморфиды, отдельные формы которых имели до 40 мм в диаметре. Достаточно систематически богатым и многочисленным был мелкий фитопланктон. Следует отметить существование актиномицетов и грибов» (Мороз, 1996, кн. 2, с. 86).

Таблица 2.2. Хронология криптозоя (по Друшиц, 1974)

Криптозой	Протерозой	Рифей	Время от наших дней, млн. лет	События в биосфере
			680—570	Вендская — эдиакарская фауна (кишечнополостные, кольчатые черви, погонофоры, петалонамы, водоросли-макрофиты)
			950—680	Развитие многоклеточных
			1350—950	Появление многоклеточных организмов
			1650—1350	Возрастание разнообразия строматолитов
		Афебий	1900—1650	Появление кислорода в атмосфере. Бактерии, водоросли в гидросфере
			2700—1900	Бескислородная атмосфера
	Архей		3500—2700	Первые ископаемые организмы из системы Свазиленд
			4500—3500	Добиотическая эволюция

Гетеротрофные организмы также были представлены различными донными прикрепленными и подвижными организмами, а также обитателями толщи воды. Существовали хищники (различные кишечнополостные), седиментаторы (петалонамы²) и другие трофические группы.

С точки зрения глобального эволюционного процесса в венде произошла экоморфная революция. В более близкие к нам эпохи мы можем наблюдать в гидросфере бесконечный ряд новых таксонов, которые, однако, уже только в деталях изменяли общее строение гидроэкосистем, поскольку значительное число экоморф гидробионтов уже существовало. Все основные группы и крупные таксоны многоклеточных сформировались, вероятно, еще в докембрии. По имеющимся данным, климат в этот период был довольно холодным, зонально контрастным, океан также был холодным, с довольно высоким содержанием кислорода. Именно в этот период оказалось возможным первичное заселение абиссали океана выходцами из охлажденных мелководий (Зенкевич, Бишштейн, 1961; Кузнецов, 2002). Хронологическая схема криптозоя, основные события в эволюции биосферы в этот период представлены в табл. 2.2.

² Петалонамы рассматриваются как один из морфологических типов вендских организмов, таких как *Charnia* (Малаховская, Иванцов, 2003), которые имели ресничный аппарат, т.е. действительно могли быть седиментаторами.

ОБЩИЙ ВЗГЛЯД НА РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ В ГИДРОСФЕРЕ. ЭПОХА ЯВНОЙ ЖИЗНИ — ФАНЕРОЗОЙ

Фанерозой (в геологии эта категория называется эон) — стратиграфическое подразделение, включающее палеозойскую, мезозойскую и кайнозойскую эры. На протяжении фанерозоя (начало 570 ± 20 млн. лет назад) произошли важнейшие перестройки земной коры, изменился состав атмосферы, появились скелетные организмы (табл. 2.3). Палеозой включает шесть периодов: кембрийский, ордовикский, силурийский, девонский, карбоновый (каменноугольный) и пермский, охватывающие 330—340 млн. лет истории Земли. Мезозой делится на три периода: триасовый, юрский и меловой, охватывая время около 160 млн. лет. Кайнозой длится и в настоящее время.

Развитие биосферы было не только поступательным, но и периодичным. В климате планеты происходило потепление и похолодание, наблюдалась трансгрессия и регрессия Мирового океана.

«При усилении вулканической деятельности и трансгрессии моря возникал так называемый оранжерейный режим, при уменьшении вулканической деятельности и регрессии моря — ледниковый режим. В условиях оранжерейного климата, при резком снижении разницы температур между поверхностью и дном океана... океанические глубины не получали кислород и оказывались зараженными сероводородом, подобно глубинам современного Черного моря. Не только абиссальный, но даже нижнесублиторальный бентос в таких условиях существовать не могли.

При ледниковом режиме разница в температурах между экватором и высокими широтами в океане, между поверхностью и дном в тропиках достигает 15—20 °С. Климатическая зональность и сезонность климата резко выражены» (Кафанов, Кудряшов, 2000, с. 133—134).

Рубежом между палеозоем и мезозоем стала значительная смена состава как населения воды, так и суши. Динамика изменения числа семейств морской фауны в фанерозое характеризовалась резким возрастанием в начале палеозоя и относительной стабилизацией до конца перми. В дальнейшем значительно увеличивалось число семейств и таксонов более низкого ранга (Марков, Коротаев, 2008; рис. 2.4).

С появлением первых позвоночных — рыбообразных бесчелюстных (Agnatha) 450—400 млн. лет назад состав населения гидросферы на уровне самых крупных таксонов можно было считать сформировавшимся. Автотрофный блок экосистем составляли разнообразные водоросли: синезеленые, акритархи, зеленые, как донные так и планктонные. Животные — от микроскопических простейших до двух-трехметровых гигантострак с разным типом питания — занимали донные биотопы, водную толщу. Большинство животных кембрия питались, вероятно, детритом и донны-

Палеозойская эра, то есть эра древней жизни, начинается с кембрия... Суша в это время представляла собой еще пустыню.

Камшилов, 1974, с. 54

ми осадками (Коуэн 1982), что особенно касается трилобитов, доминирующих в палеонтологических сборах этого периода. В раннем палеозое биосфера на планете существовала собственно как гидробиосфера, поскольку вся жизнь была сконцентрирована только в водных биотопах. Глубины океана в тот период еще не были заселены и жизнь, богатая в качественном и количественном аспектах, концентрировалась на мелководьях морей.

В силурийском периоде (440—495 млн. лет назад) произошло очень важное событие в развитии жизни — выход первых беспозвоночных и растений (псилофитов) на сушу, точнее сначала на раздел вода—берег. Начали формироваться первые экосистемы суши; гидробиота пополнилась новыми водорослями и первыми настоящими рыбами. Большого разнообразия и, вероятно, большего обилия достигали

Таблица 2.3. Хронология фанерозоя (по Друшиц, 1974; Мороз, 1996; Пономаренко, 2007)

		Периоды	Время начала от наших дней млн. лет	События в биосфере
Фанерозой	Кайнозой	Антропогенный	1,7	Развитие гоминид
		Неогеновый	25	Формирование современной биоты
		Палеогеновый	67	Вымирание мезозойской биоты. Появление китообразных
	Мезозой	Меловой	137,5	Разнообразие рептилий, появление цветковых растений
		Юрский	195	Большое разнообразие головоногих, появление диатомовых водорослей
		Триасовый	230	Распространение рифообразующих мшанок, кораллов, костистых рыб, появление млекопитающих
	Палеозой	Пермский	285	Вымирание трилобитов, тетракораллов, акантод. Сокращение разнообразия головоногих, иглокожих, мшанок. Единый материк — Пангея.
		Каменноугольный	350	Мощное развитие экотонных наземно-водных экосистем
		Девонский	405	Возрастание разнообразия рыб, развитие мелководных морских и пресноводных экосистем
		Силурийский	440	Появление рыб. Первые растения и членистоногие на суше.
		Ордовикский	500	Появление позвоночных — бесчелюстных рыбообразных
		Кембрийский	570	Появление скелетных беспозвоночных

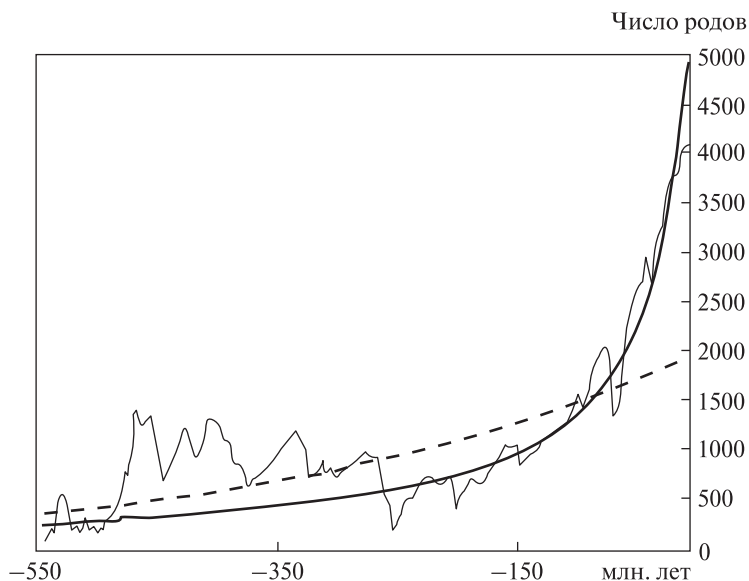


Рис. 2.4. Динамика числа родов морской биоты в фанерозое, (по Марков, Коротаев, 2008).

По оси абсцисс — миллион лет; тонкая линия — число таксонов; жирная — гиперболический тренд; пунктир — экспоненциальный тренд

организмы, питавшиеся взвешенными в воде веществами — мшанки, некоторые иглокожие и др. (рис. 2.5).

Если ордовик и силур были талассократическими эпохами, когда происходили значительные трансгрессии океана, формировались окраинные моря, мелководные заливы, то девон, напротив, был эпохой геократической. Это было одним из факторов развития атмобионтной части биосферы. Появились первые насекомые, что было значительным событием для будущего возрастания биотического разнообразия всей биосферы. Вышли на сушу первые позвоночные (стегоцефалы). Первичная продукция биоценозов суши в то время вряд ли могла обеспечить потребности довольно крупных древних земноводных, поэтому трофически они в большей степени были связаны с водой, чем с сушей.

Водные экосистемы играли важнейшую роль в формировании первичных наземных экосистем, которые изначально могли быть только прибрежными, с очень малыми сгущениями жизни. Если биогеохимические циклы углерода обеспечивались за счет диоксида углерода атмосферы, то такие биогенные вещества, как азот, могли включаться в метаболизм первичных наземных ценозов только при участии водных микроорганизмов. В дальнейшем эти функции стали выполнять почвенные бактерии. С появлением водных и наземных растений — макрофитов — в девоне начался процесс стабилизации водных экосистем вследствие уменьшения эрозии на суше и снижения поступления терригенного стока. Начали формироваться связи между водными и наземными экосистемами. Органическое вещество начало поступать в водоемы с суши.

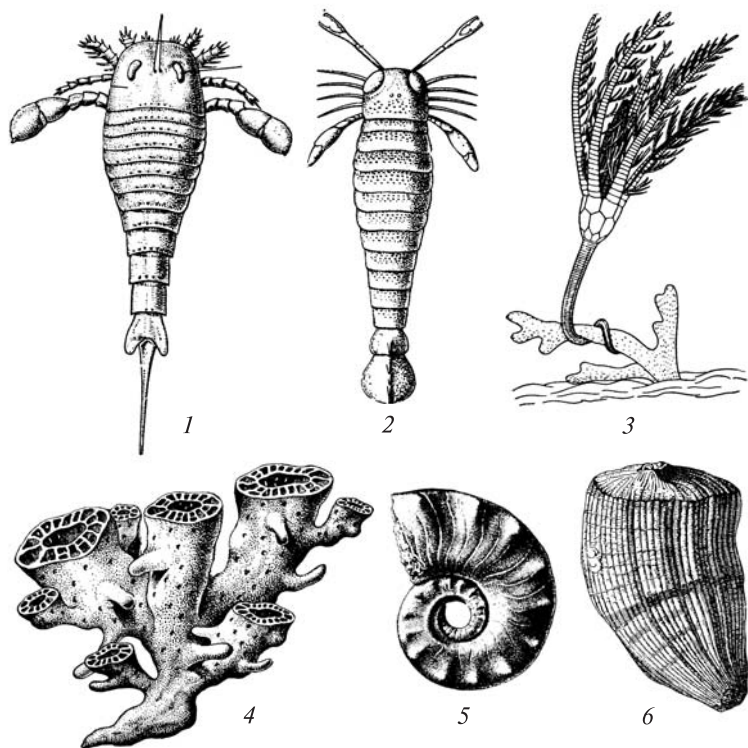


Рис. 2.5. Ископаемые палеозоя (по Друшиц, 1974; Богданов и др., 1978; Мороз, 1996):

Ракоскорпионы: 1 — *Eurypterus* из среднего силура Эстонии; 2 — *Pterygotus* из силура Сев. Америки (длина около 2 м), 3 — морская лилия *Eifelocrinus* из девона, 4 — *Verthocyathus* (археоциаты) из раннего кембрия, 5 — *Metacoceras* (наутилоидея, поздний карбон — пермь); 6 — двустворчатый моллюск *Hippurites* (поздний мел)

В наземных биоценозах все большую роль стали играть крупные древовидные растения и это было важной предпосылкой формирования пространственно сложных лесных биоценозов. Для биосферы это означало создание большего количества первичной продукции, выделение большего количества кислорода в атмосферу с единицы площади, большее число топических и трофических экологических ниш для других организмов. Гидросфера, в особенности континентальная ее часть, стала обогащаться органическим веществом не только автохтонного (местного водного происхождения), но и аллохтонного (внешнего) за счет первичной продукции наземных фитоценозов. Это направление развития палеоэкосистем достигло значительного развития в каменноугольном периоде. Первичная продукция наземных, а точнее экотонных, промежуточных, пограничных между водой и сушией биоценозов — лесов из каламитов, сигиллярий, лепидодендронов — значительно превышала деструкционные возможности экосистем, в том числе и водных, куда попадали остатки растений. Поэтому сейчас есть возможность использовать в ископаемом топливе — каменном угле — энергию солнца, накопленную благодаря фотосинтезу сотни миллионов лет назад. Заканчивается палеозойская эра древней жизни геократическим пермским периодом.

«Реконструкция мира пермского периода показывает, в восточной части суперматерика Пангеи, в тропических широтах, был огромный океанический залив — Тетис. В отложениях пермского периода этого залива обнаружены самые богатые на Земле находки окаменелостей фауны, населявшей рифы, представленные сотнями видов. В других морях Земли пермская фауна была довольно бедной, что указывает на существовавшие в то время значительные различия условий среды обитания» (Коуэн, 1982, с. 78—79).

Переход к мезозою отмечен вымиранием огромного количества видов (до 90 %) морской фауны. Полностью исчезли трилобиты, которые на протяжении почти 300 млн. лет были одним из важнейших элементов морских экосистем. В конце периода значительно уменьшилось разнообразие характерных для палеозоя фораминифер — фузулинид, породообразующих организмов. Резко снижается роль иглокожих, табулят, ругоз, замковых брахиопод. Вымирают акантоды (колючкозубые челюстные рыбы), рипидистеи (кистекрылые рыбы), многие виды палеозойских амфибий.

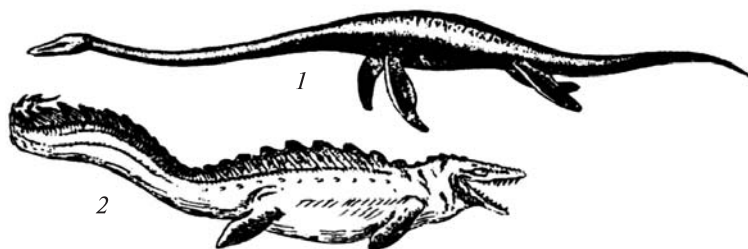
Вымирание в континентальных водоемах по времени совпадало с вымиранием морских организмов, однако снижение таксономического богатства континентальных водоемов происходило раньше и при этом не было таким значительным и массовым, как в море (Пономаренко, 2007).

Срединное положение мезозоя в геологической летописи фанерозоя определяло то, что состав биосферы во многом нес признаки палеозойской эры, но также все более проявлялись черты современной биосферы. До среднего триаса (около 200 млн. лет назад) сохранялось сходство с позднепалеозойской биотой, а начиная с мелового периода (130 млн. лет назад) все более четко проступают черты кайнозойской биосферы. В начале мезозоя произошло весьма значительное событие — распространение вторичноводных животных (рептилий, личиночных стадий некоторых насекомых), что было важно для объединения и усиления связей гидро- и атмоэкосистем, формирования и поддержания потоков вещества между гидробионтными и атмобииотными биотическими сообществами. В триасовых морях сменился состав фауны фораминифер (доминировали роталииды), заметно увеличилось количество видов правильных морских ежей. Распространены шестилучевые кораллы и мшанки, образывавшие рифы.

В юрском периоде чрезвычайного распространения в морской среде достигли головоногие моллюски аммоноидея, начался расцвет белемнитов. Юрский и меловой периоды считаются эпохой рептилий. Следует отметить не только их разнообразие, но, судя по обилию ископаемых остатков, и значительное количество этих животных, что было свидетельством мощного продукционного потенциала биосферы того времени. Эволюция рептилий привела к появлению

Рис. 2.6. Водные рептилии мезозоя (по Мороз, 1996)

1 — *Mesosaurus*; 2 — *Tylosaurus*



высокоспециализированных гидробионтных форм: *Ichtyosaurus*, *Plesiosaurus*, *Leptopterygius*, *Tylosaurus*, *Mesosaurus* (рис. 2.6). В конце триаса появились первые млекопитающие. В юре появились и самые молодые из водорослей — диатомовые, что ознаменовало завершение качественного формирования альгофлоры водоемов.

В начале кайнозоя (эра новейшей жизни, 67 млн. лет назад) в гидросфере уже не было аммонитов, больших групп моллюсков (иноцерамов, рудистов), почти исчезли белемниты. Полностью исчезли динозавры, в том числе и гидробионты. Произошло мезозойское вымирание. В палеогене достигли расцвета нуммулиты (*Fogaminifera*), остатками которых образованы мощные слои геологических пород. Породообразующими также были губки, из скелетов которых сформированы породы спонгилиты, и мшанки. Остатки микроскопических фораминифер глобигерин образовали на дне океанов мощные слои так называемых глобигериновых илов. В среднем палеогене появились первые китообразные, что было важным этапом формирования гидробиосферы — пополнения фауны гидробионтов представителями высоко развитых животных — млекопитающих. Самые древние ископаемые находки предковых форм китообразных датируют 47 млн. лет (Gingerich et al. 2001). Найденные в Пакистане остатки скелета позволили восстановить облик родоцетуса (*Rodhocetus kasrani*), рис. 2.7.

В геократическом неогене (25—1,7 млн. лет назад) были периоды значительного похолодания и оледенения. Фауна беспозвоночных изменялась мало, приобретая современные черты. Группа позвоночных-гидробионтов пополнилась дельфинами, ластоногими, сиренами.

И, наконец, период современной жизни — четвертичный или антропоген, названный по главному эволюционному событию — появлению человека. Все более интенсивное использование человеком природных ресурсов становится биосферным явлением.

Пути эволюции морских и континентальных гидроэкосистем были различными. Основным путем возникновения биоты материковых водоемов были «солёностные пульсации», когда окраинные моря в результате тектонической

деятельности обособлялись от океана и опреснялись водами рек и тающих ледников (Кауфман, 2005). Справедливость этой гипотезы подтверждает существование центров формирования древней солоноватоводной и пресноводной фауны Евразии — Сарматско-Понто-Каспийского и Сибирского (Мордухай-Болтовской, 1960; Зенкевич, 1963).

В опресненных зонах большая часть морских гидробионтов вымирала, но некоторые, в основном ракообразные и рыбы, достаточно хорошо защищенные покровами, в гипотонической среде выживали и адаптировались к новым условиям. Энергетической основой таких первичных олигогалинных и пресноводных биоценозов мог служить детрит морского происхождения, поэтому представления о чрезвычайной ультраолиготрофии континентальноводных протоэкосистем (табл. 2.4) наверняка излишне категоричны, хотя автохтонная продукция, безусловно, была на низком уровне. Совершенно очевидно, что сообщества пресноводных организмов прошли собственный путь развития, а не перешли из моря в готовом виде.

Процесс поступательного возрастания трофности во всех континентальных водоемах в эволюции лимнических экосистем (Старобогатов, 1984) в свете современных палеонтологических данных выглядит несколько упрощенно. Прежде всего, следует отметить, что сам характер континентальных водоемов был не таким, как сейчас. В отличие от современной гидросферы, наиболее распространенными были эпиконтинентальные моря, крупные и достаточно динамичные в геологическом времени водоемы. Многие водое-

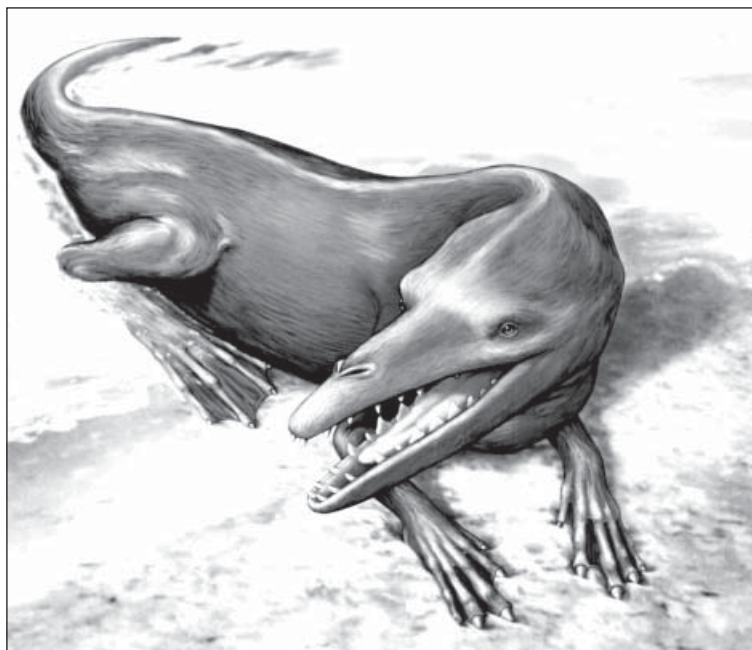


Рис. 2.7. *Rodhocetus* — один из предков современных китообразных (по Gingerich et al., 2001)

мы были конечными водоемами стока и вследствие испарения воды становились солеными. Многие сообщества в континентальных водоемах были совершенно не похожими на современные. Например, в триасе крупные растения плейромеи (плауны *Limnophyton*), обладая пневматофорами, образовывали своеобразные плавучие острова. По всей видимости, эти растения формировали настоящие консортивные сообщества, в которые входили водоросли, цианобактерии, беспозвоночные (Пономаренко, 2007).

Таблица 2.4. Этапы эволюции экосистем континентальных вод (по Старобогатов, 1984)

Период	Характеристика экосистем	Типы экосистем
Мел — Палеоген (130—25 млн. лет назад)	Вселение в континентальные водоемы покрытосеменных растений, что привело к снижению роли водорослей в общей продукции водоемов. Появляется важный элемент сообществ — личинки хирономид. Формируется современный облик экосистем в целом	Разнообразные по трофности водоемы, от олиго- до политрофных.
Юра (195 млн. лет назад)	Увеличение разнообразия вторичноводных гидробионтов (личинки стрекоз, водяные жуки, различные двукрылые)	Олиготрофный
Триас (230 млн. лет назад)	Появление пресноводных рыб, формирование верхнего трофического звена сообществ континентальных вод	Олиготрофный
Пермь (285 млн. лет назад)	Усиление деструкционных процессов на суше (широкое распространение грибов), снижение поступления аллохтонного органического вещества в водоемы. Появление харовых водорослей — мощного источника автохтонного органического вещества. Одновременно с бурным развитием насекомых на суше происходит заселение ими водных биотопов (поденки, веснянки, гриллоблаттиды)	Олиготрофный
Верхний девон (400 млн. лет назад)	Коренная перестройка экосистем в связи с развитием наземной растительности (сосудистые растения). Поступление в водоемы большого количества аллохтонного органического вещества. Гипоксия в лентических водоемах. Накопление органического вещества. Вселение из моря фильтраторов — двустворчатых моллюсков, а также детритофагов олигохет	Олиготрофный с признаками гумификации
Ранний палеозой (570 млн. лет назад)	Развитие Metazoa, увеличение активности гетеротрофного блока (появились Rotatoria, Crustacea)	Ультраолиготрофный
Поздний протерозой (600 млн. лет назад)	В продукционных процессах основную роль начинают играть эукариотические водоросли, гетеротрофный блок развит слабо	Ультраолиготрофный

В палеозое, в отсутствие наземной растительности, эрозия была значительной, терригенный сток был очень большим. Водоемы довольно быстро заполнялись осадками, большую площадь занимали мелководья. Во многих палеоозерах имелся сероводородный гипополимнион, который мог быть следствием накопления большого количества органического вещества и слабой его деструкции. В докембрии основу водных экосистем континентальных водоемов составляли цианобактериальные маты. Есть основания полагать, что и в континентальных водоемах, так же как в море, цианобактерии образовывали строматолиты. Уже в эту эпоху континентальные водные экосистемы имели одну важную черту сходства с современными: существовал довольно широкий спектр водоемов с различным уровнем продукции и характером накопления органического вещества. В мезозое были широко распространены озера с донными отложениями без следов биотурбации, бескислородным гипополимнионом, однако существовали и явно олиготрофные водоемы. Следовательно, даже в самые отдаленные эпохи экосистемы континентальных вод были разнообразными как по структуре, так и по трофическому статусу.

Трудами отца палеонтологии Ж. Кювье и основоположника учения об эволюции видов Ч. Дарвина, а также их многочисленных последователей была создана динамическая модель жизни на нашей планете. При этом доминировал взгляд на развитие жизни как на ряд сменяющих друг друга видов. Однако процесс смены видов — всего лишь один из нескольких основных трендов изменения и развития биосферы в целом: абиотического, физиолого-биохимического, видового, экоморфного, биоценотического и экосистемного. Эволюцию биосферы Земли как единого явления можно представить в виде взаимосвязанных, но все же параллельных, обособленных процессов.

Абиотический тренд выражается в формировании состава океаносферы, атмосферы, земной коры, дрейфе континентальных плит, изменении рельефа земной поверхности, шельфа и дна океана, процессах выветривания пород, формирования системы поверхностного материкового стока.

Физиолого-биохимический тренд представляет собой усложнение биохимического состава организмов, процессов функционирования молекулярно-биохимических, клеточных и организменных систем. Усложнялись системы биохимических и физиологических реакций, связанных с адаптациями к условиям среды и уменьшением зависимости организмов от этих условий. В процессе эволюции существенно менялись основные процессы метаболизма, например, освоение гидробионтами океанических глубин было неизбежно связано с биохимическими адаптациями к реакциям, протекающим под большим давлением.

Видовой тренд является поступательно-веерным процессом: между организмами во времени существовала не только непрерывная последовательная связь, но эти линии постоянно расходились, делились и дивергировали, что обуславливало сосуществование близкородственных видов, сходство между которыми со временем уменьшалось. Это один из важнейших трендов увеличения биотического разнообразия биосферы.

Экоморфный тренд был связан с формированием новых жизненных форм, экоморф. В основе этого процесса лежало освоение новых типов местообитаний, развитие принципиально новых адаптаций, появление в процессе физиолого-биохимической эволюции новых конструктивных возможностей, нового биологического «материала», например, появление опорных тканей, формирование внутреннего органа-минерального скелета (Алеев, 1988). В экоморфогенезе большую роль играла эволюционная тенденция увеличения размеров организмов.

Биоценотический тренд обусловлен формированием различных способов совместного использования ресурсов разными видами, жизненными формами. В ассоциациях организмов сосуществующие экоморфы и виды с разными типами метаболизма (напр. фотоавтотрофы и гетеротрофы) взаимно дополняли друг друга, простые трофические цепи соединялись в трофические сети, сообщества усложнялись и формировались системы трофических, топических отношений между ассоциациями организмов. В гидросфере изменения в сообществах происходили в экотопических группировках — планктоне, бентосе, перифитоне и нейстоне, состав и структура которых также менялись.

Экосистемный тренд связывал абиотические и биотические направления. Экосистемы и биомы формировались в соответствии с глобальной зональностью океаносферы, континентальных вод и их населения.

Основные биогеохимические циклы сформировались еще в протерозое, в кембрии началось образование основных форм жизни в гидросфере, а дальнейшая цепь смен таксонов мало что изменила в общем строении экосистем и биомов гидросферы. В силуре началось освоение суши и образовались новые источники органического вещества для водных экосистем, особенно для континентальных. Появление в водных экосистемах вторичноводных беспозвоночных, растений и позвоночных увеличило разнообразие биоценологических связей и трофических сетей, что, однако, не привело к появлению экосистем новых типов. В неогеновом периоде кайнозоя биота гидросферы приобретает современный облик: существуют не только современные отряды, семейства, но роды и виды организмов. С началом деятельности

человека все большее значение приобретает антропогенный фактор, влияющий не только на отдельные экосистемы, но и на глобальные биогеохимические процессы.

Степень развития, богатства крупных таксонов можно оценить условно, в баллах (табл. 2.5). Можно видеть, что общее количество групп с силура и девона практически не изменилось.

Таблица 2.5. Развитие крупных таксонов органического мира (по Рауп, Стенли, 1974; Мони, 1980; Водоросли..., 1989; Мороз, 1996)

Таксоны	Докембрий	Палеозой						Мезозой			Кайнозой		
		Кембрий	Ордовик	Силур	Девон	Карбон	Пермь	Триас	Юра	Мел	Палеоген	Неоген	Антропоген
Протисты	1	1	1	1	1	3	3	1	1	5	5	3	1
Археоциаты		5											
Граптолиты		1	5	5	2								
Трубчатые кораллы			1	2	5	5	2	1					
Кораллы 4-лучевые			1	2	5	5	2						
Кораллы 6-лучевые								1	3	5	5	5	5
Мшанки		1	2	2	5	5	2	1	3	5	2	2	2
Плеченогие		2	3	3	3	3	2	2	4	5	3	2	2
Наутилиды		1	5	5	3	4	2	2	2	2	2	1	1
Аммониты					2	5	5	5	5	5			
Двустворчатые моллюски		1	1	1	1	1		1	2	4	5	5	5
Гастроподы		1	1	1	2	4	4	3	3	4	5	5	5
Трилобиты		3	5	5	5	1	1						
Морские пузыри		1	5	5	2								
Морские лилии			1	1	2	5	4	1	5	5	2	2	2
Морские ежи			1	1	4	5	3	1	1	4	4	2	2
Насекомые					1	2	2	3	3	4	5	5	5
Рыбы				1	4	5	4	3	4	5	5	5	5
Амфибии					1	4	5	4	2	1	1	1	1
Рептилии							1	2	4	5	4	1	1
Млекопитающие								1	2	4	5	5	5
Цианобактерии-синезеленые водоросли	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Зеленые водоросли	1	2	3	3	4	4	5	5	5	5	5	5	5
Диатомовые водоросли										1	3	5	5
Красные водоросли		1	1	2	4	4	4	5	5	5	5	5	5
Бурые водоросли		1	2	3	4	4	4	4	5	5	5	5	5
Харовые водоросли					2	2	3	3	4	5	5	5	5
Неопределенные таксоны	5	3	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1
Число групп	4	15	18	19	23	21	21	22	21	22	21	21	21
Сумма баллов	11	29	45	50	69	99	65	55	69	90	82	75	68

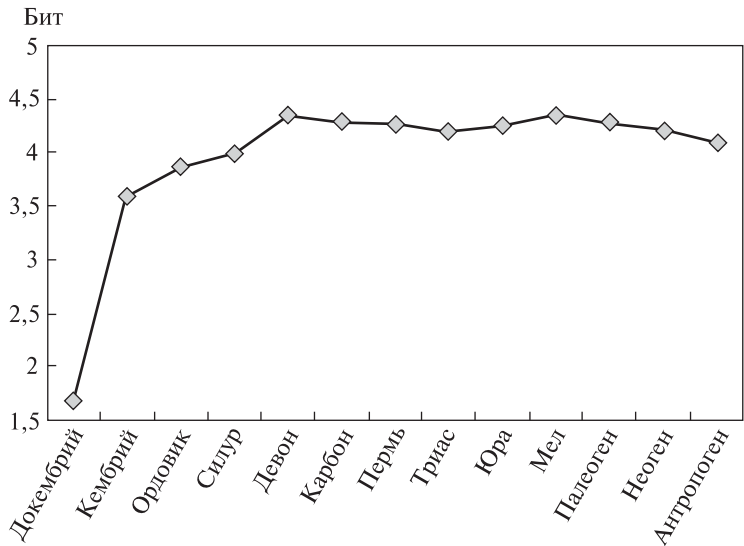


Рис. 2.8. Оценка разнообразия (таксономическое разнообразие, бит) жизни в гидросфере в докембрии и фанерозое

По баллам таблицы можно количественно оценить изменение разнообразия биоты, напр. по индексу Шеннона, вычислив таксономическое разнообразие (Протасов, 2002), только с учетом не количества таксонов, а их условного богатства. Из полученных значений (рис. 2.8.) можно сделать вывод о резком возрастании разнообразия в начале фанерозоя, его постепенном подъеме до середины палеозоя и относительно стабильном уровне до настоящего времени. Такой результат оценки разнообразия всей биоты объясняется тем, что общее количество групп (богатство элементов системы) с девона мало изменилось и, что важно, развитие групп происходило довольно равномерно. Подобно тому, как в современной биосфере невозможно выделить какой-либо один крупный таксон, который бы считался основным, центральным, так и в прежние эпохи для биосферы были характерны определенная сбалансированность, большое разнообразие. Этого нельзя сказать о ранних этапах эволюции, особенно когда явно преобладали цианобактерии. Таким образом, можно выделить еще один важный эволюционный тренд — диверсификационный. Биосфера развивалась в сторону сбалансированного и высокого разнообразия. Развитие происходило не только в направлении увеличения богатства, но и сбалансированности по компоненте выравненности³.

³ Огромное богатство видов насекомых формально снижает разнообразие наземной части современной биосферы, однако не влияет на оценку разнообразия в гидросфере.

СВЯЗЬ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ЯВЛЕНИЙ В ГИДРОСФЕРЕ

Изменчивость, непостоянство, движение чрезвычайно характерны для жизни как биологического, так и биосферного явления. Не остаются постоянными ни виды, ни их ассоциации, ни их биосферная совокупность — живое вещество. Живому свойственно не только изменение, но изменение направленное, связанное с увеличением числа элементов живых систем, с усложнением связей, развитием. Сам термин «эволюция» происходит от латинского *evolutio*, *evolvo* — развертывание, развертываю. Эволюция представляется как постепенное необратимое развитие основных качеств объекта в процессе накопления количественных изменений (в отличие от революции — лат. *revolutio* — поворот, изменение) относительно быстрого качественного скачка.

Одна из основных закономерностей жизни выглядит таким образом: относительная стабильность формы в определенный промежуток времени поддерживается за счет постоянных поступательных и циклических обменных процессов. Популяция некоторого вида остается таковой в течение продолжительного времени, хотя за этот период может смениться несколько поколений. Таким образом, сохраняется определенная и устойчивая форма одних и тех же биологических объектов, структура же их непрерывно обновляется. Смена элементов системы представляет собой естественный обменный процесс с точки зрения более высокого уровня организации. Жизнь особи в онтогенезе обеспечивается внутренними обменными процессами, смерть особи является одним из элементов процессов, поддерживающих существование популяции.

Дарвиновская концепция образования новых видов, представляющая собой один из трендов эволюции биосферы, более полутора веков является наиболее приемлемой для объяснения эволюционных процессов и стала одним из центральных положений современной биологии.

«Суть теории Дарвина сводится к учению о естественном отборе. В пределах любой разновидности живых организмов есть особи, лучше или хуже приспособленные к данной среде. Очевидно, что первые оставляют после себя более многочисленное потомство, которое унаследует свойства своих родителей. Шаг за шагом, от поколения к поколению изменяется общий облик разновидности и наступает время, когда степень ее отличия от других разновидностей того же вида достигает уровня, который характерен для самостоятельного вида. Так одна из разновидностей исходного вида преобразуется в новый вид. Эта схема кажется столь естественной, столь тривиальной, что нередко возникает вопрос: неужели это и есть одно из величайших открытий науки всех времен?» (Шварц, 1974, с. 9).

Сохранение жизни возможно лишь при постоянном изменении ее содержания.

Камшилов, 1970, с. 173

Эволюция происходит не на пустом месте, а в экосистемах, этих машинах эволюции.

Маргалев, 1992, с. 178

В основе эволюционного процесса по Дарвину лежит механизм элиминации организмов, не приспособленных к

условиям существования и наоборот — соответствия им, что обуславливает выживание и продолжение рода. Это положение, в сущности, невозможно ни опровергнуть, ни подтвердить. Оно имеет скорее объяснительное значение, нежели прогностическое, поскольку любой исчезнувший вид мы рассматриваем как малоприспособленный, а продолжающие существовать — как достаточно приспособленные к условиям прошлых эпох и к современным. (Некоторое «разнообразие» в эту ситуацию внес человек: появилась третья категория — виды, попросту им уничтоженные).

Однако эволюцию жизни нельзя рассматривать исключительно и единственно как «дарвиновское происхождение видов». Многообразие эволюционных явлений есть один из важнейших аспектов всеобщего биотического разнообразия. Эволюция — изменение биосистем, одно из направлений усиления экспансии живого вещества. Развитие, эволюционные изменения в биосфере подтверждены огромным материалом, однако существует и критика ставших классическими представлений о самих механизмах эволюции. Так, В.В. Горшков с соавторами (1999) высказывают сомнение, что в основе эволюционного процесса, имеющего определенную направленность, лежит «хаос случайных мутаций» и что последние подлежат отбору с основным условием — адаптацией организмов к постоянно изменяющейся среде. Это приводит к тому, что окружающая среда оказывается пригодной для жизни в силу уникальных физических условий на земной поверхности при огромных адаптационных возможностях живых организмов. Авторы этой работы полагают, что именно биологические системы в биосфере Земли поддерживают её существование, «биота Земли рассматривается как единственный механизм поддержания пригодных для жизни и условий в локальных и глобальных масштабах» (с. 106). Такая деятельность может осуществляться только в системах, где все элементы хорошо взаимодействуют между собой. Отбор действует таким образом, что «только те виды, которые обеспечивают необходимую работу по поддержанию окружающей среды, могут образовывать сообщества и составлять земную биоту». Особо подчеркивается, что виды сохраняют оптимальную численность, производят оптимальное, а не максимальное число потомков. Действительно, средообразующая роль живых организмов в биосфере очень велика, однако в любой системе среда не может находиться под полным контролем одного из элементов вмещающей системы, поэтому согласиться с изложенной концепцией трудно.

Эволюционный процесс представляет собой тесное переплетение динамических и относительно стационарных состояний. Прослеживается действие «закона баланса консер-

вативности и изменчивости» (Реймерс, 1992). В эволюционном процессе существуют не только моменты развития, изменения, но и стабилизации. Более того, сохранение во многих поколениях основных признаков своего вида является одной из основных наследственных установок живого организма. Быстро эволюционирующие виды, наряду с быстро вымирающими, не оставили заметных следов в истории биосферы и это может служить объяснением отсутствия переходных форм в современной биосфере и неполноты палеонтологической летописи (Щербаков, 2005, 2005а).

Таксономическое богатство морской биоты, согласно палеонтологическим данным, постоянно возрастало. Предполагается, что увеличение числа таксонов (родового, видового ранга) происходило благодаря регулирующей роли обратных связей между ростом числа таксонов и изменениями структуры сообществ. При этом богатство родов росло преимущественно за счет увеличения времени средней продолжительности существования родов и накопления относительно долгоживущих таксонов. Исторические периоды массовых вымираний выполняли функцию отбора: «неустойчивые таксоны отсеиваются, а устойчивые накапливаются» (Марков, Коротаев, 2008, с. 181). Таким образом, по мнению указанных авторов, в сообществах формировались все более устойчивые таксоны, что повышало устойчивость сообществ.

Конкурентные отношения, так же как и положительные симбиотические, связывают не виды (совокупности генетически сходных особей), а вполне конкретные популяции, субпопуляционные группы и отдельных особей. Это же необходимо отметить и при обсуждении вопроса о возможном отборе видов: вымирание видов — это согласованный, более или менее одновременный, негативный, ведущий к затуханию жизни ответ всех (!) популяций на внешние факторы и/или внутренние явления. Последние могут выглядеть как старение, «усталость», накопление неблагоприятных признаков, ослабление экологического иммунитета к негативному воздействию, в том числе давлению других видов.

Сообщества подвержены широкой экологической конвергенции: различные по составу, но сходные по другим структурным характеристикам сообщества могут состоять из различных видов, но близких экоморф, жизненных форм, трофических групп, и в данном аспекте могут рассматриваться как однотипные. Очевидно, что определённому отбору подвергаются сообщества различного типа и не только их внутренняя структура, но и виды связей со средой, целостная система сообщество-среда. Устойчивой может быть только система, имеющая необходимые внутренние и внешние связи, обеспечивающие её выживание при возмущающих

воздействиях. При этом несохранение системы может рассматриваться как естественный отбор, хотя отбор предполагает некоторый выбор, т. е. элиминирующий отбор неприспособленных также предполагает отбор более приспособленных. В развитии геосферно-биосферной системы имеет место не только конкуренция, но кооперация различных организмов при осуществлении комбинаторного формирования сообществ на основе принципа дополнительности (Заварзин, 1999, 2007).

Очевидно, что сложные эволюционные процессы нельзя полностью объяснить с позиций одной теории. Неизбежно накопление новых фактов, которые, вероятно, потребуют принципиально новых подходов к их объяснению. Тем не менее, можно сформулировать несколько положений, которые необходимо учитывать при любом подходе к изучению развития жизни на Земле.

Нельзя отрицать:

- поступательных изменений в составе живого населения планеты в геологическом и экологическом времени;
- адаптационных процессов как основы существования организмов в определенных условиях;
- потенциальной способности популяции организмов к неограниченному росту на фоне ограниченности ресурсов;
- широкой дивергенции, огромного разнообразия живого на фоне достаточно стабильных условий (в океане, а в некоторые эпохи и на суше), довольно ограниченного числа основных типов местообитаний;
- невозможности обособленного существования организмов вне специфических ассоциаций, вне взаимодействия организмов между собой и взаимодействия их ассоциаций;
- неизбежности взаимоотношений конкурентного, и необходимости кооперативного симбиотического, консортивного характера в любых сообществах;
- системного закона эмерджентности и невозможности построения представления об эволюции биосферы в целом только на основании закономерностей эволюции более низких уровней системы;
- взаимодействия частей и целого, взаимосвязи и взаимообусловленности микроэволюционных процессов на уровне популяций и макропроцессов на уровне биосферы и живого вещества биосферы.

На протяжении всей истории существования живых организмов не только одни поколения сменяли другие, на смену одним особям нарождались другие, но появлялись и исчезали виды вплоть до исчезновения всех видов, принадлежавших к какому-либо таксону высшего ранга. Таким образом исчезали целые типы организмов. В соответствии с принципом Реди (все живое — от живого) поток жизни дол-

жен обладать свойством абсолютной непрерывности. Любой ныне живущий организм имеет прямых предков в мезозойской или архейской биосфере. В этой связи М.М. Камшилов (1974) приводит слова французского физиолога Клода Бернара: «Это все одно и то же существо!». Существо, которое в разные периоды его эволюционной жизни принадлежало не только к разным видам, но и разным царствам органического мира. Поток жизни неоднороден на всем его пространстве. Неоднороден он по «ширине», его можно представить состоящим из миллиардов ламинарных струй последовательных поколений индивидов, а также по длине — в силу различных свойств живого в различные периоды времени. Элементарные потоки создают сложную картину эволюционного потока жизни на уровне биосферы, следовательно эволюционный процесс охватывает все уровни — от организма до биосферы. Эту связь М.М. Камшилов (1974) охарактеризовал так: «Новое появляется в особи, а его конечная судьба и значение определяются биосферой» (с. 183).

Аналогия потоков жизни с материальными потоками заставляет выделить три важных вопроса: каковы дискретности или квазидискретности, составляющие этот поток; какого рода связи между ними; каковы движущие силы потока и взаимосвязь с его окружением, т.е. средой? Динамика эволюционных потоков определяется давлением жизни, которое связано со свойством живого вещества бесконечно увеличивать себя, свою массу, свое количество. Еще Ч. Дарвин, проведя вычисления скорости неограниченного роста популяций, показал, что они могут быть очень большими. Размножающиеся бактерии делятся примерно каждые 20 минут, около 60 раз в сутки, потенциально такая бактерия могла бы покрыть поверхность Земли пленкой в течение полутора суток, распространяясь со скоростью 331 см/с. Скорость такой «передачи жизни» отражает геохимическую энергию жизни и характерна для каждого вида (Тимофеев-Ресовский и др., 1969).

Проявлениями жизни могут быть как дискретные (организм), так и квазидискретные (ассоциации организмов) образования. Эти частицы, «биокванты» (Пучковский, 1994), создают эволюционные потоки. Для гидросферы такими частицами можно принять организм, вид, экоморфу, экологическую группировку гидробионтов. Давление жизни определяет не только ее «всюдность», экспансию живого вещества в пространстве, но поддержание и увеличение потоков жизни в эволюционном пространстве-времени. Отмечено, что давление жизни как процесс количественный (увеличение численности популяций, в целом — количества живого вещества) должен обязательно сочетаться с качественными преобразованиями — как живых организмов в

новых для них условиях, так и самой среды под воздействием жизни. В эволюционном процессе наблюдается синтез этих двух видов изменений (Камшилов, 1974).

Эволюционный процесс нельзя рассматривать только как исторический, «вчерашний». Все современные, «сегодняшние» биоценотические отношения, связи организмов со средой являются не только экологическими, но так или иначе связаны с эволюционным процессом, т.е. они выступают и как эволюционные. Конкуреннтное вытеснение одной популяции другой может стать началом вымирания вида. Изоляция одной популяции может стать началом формирования нового вида. Эволюционное переходит в экологическое, а экологическое — в эволюционное (Депенчук, Крисаченко, 1987). Взаимодействие между организмами и популяциями (экологические процессы) происходят в историческом и биологическом масштабе времени и только такое взаимодействие реально, только здесь осуществляется взаимосвязь живого вещества и среды, и только эти процессы могут определять направление эволюции.

«Имеется достаточно оснований рассматривать эволюцию как процесс прогрессивной экспансии жизни на нашей планете, совершающейся на основе создания в ходе филогенеза отдельных групп новых экологических ниш» (Шварц, 1980, с. 253).

Согласно принципа Гаузе о конкурентном исключении видов, занимающих идентичные ниши, и принципа Тинемана-Раменского о соответствии условий обитания экологическим потребностям вида, расширение потока жизни, увеличение числа «элементарных» видовых потоков, т.е. веерная эволюция могла осуществляться только на основе освоения новых областей факториального поля, адаптивных зон. Таким образом, эволюция — это летопись формирования новых экологических ниш, «изобретения» организмами новых способов освоения пространства — времени — ресурсов. Некоторые авторы рассматривают прямые аналогии между увеличением таксономического богатства организмов и зависимостью роста народонаселения от возрастания числа изобретателей в человеческом обществе (Марков, Коротаев, 2008). Не только, и скорее не столько адаптации к изменениям среды (являющиеся довольно пассивным процессом), сколько успешный поиск новых (агрессивных) способов освоения ресурсов биосферы способствовали возрастанию богатства форм, качественному изменению и расширению эволюционного потока жизни: «Движущие силы эволюции заключены в основном в самой жизни!» (Камшилов, 1970, с. 172).

Эволюция разных групп организмов проходит с различной скоростью. Некоторые виды плеченогих (Brachiopoda) остаются практически неизменными по крайней мере в течение 200 млн. лет. Род *Limulus* (мечехвосты) известен с

верхней перми, около 200 млн. лет. Щитни (*Apis*) известны с триаса, более 150 млн. лет. Обобщенные данные средней продолжительности существования видов (Кафанов, 2004) показывают, что для морских беспозвоночных в целом она составляет от 5 до 12 млн. лет, для диатомовых водорослей 5—25 млн. лет, для морских гастропод — 8 млн. лет, а для пресноводных рыб — 3 млн. лет. Очень медленно разворачивалась эволюция иглокожих. Прикрепленные формы оказались наиболее консервативными, а подвижные (морские звезды и ежи) изменялись более быстрыми темпами. Неравномерным был процесс видообразования у рыб.

*«Рыбы появились в верхнем силуре. Уже в девоне они дали начало довольно богатой радиации форм, но затем развивались очень медленно. В девоне обособилась прогрессивная группа лучеперых рыб. Первые *Holostei* появились в карбоне и достигли расцвета в мезозое, к концу которого из них выделяются настоящие костистые рыбы (*Teleostei*). Эти последние дали в течение сравнительно короткого времени (третичный период) все разнообразие современных форм»* (Шмальгаузен, 1968, с. 399).

Говоря о темпах эволюционного процесса, И.И. Шмальгаузен (1968) отмечает, что прогрессивная эволюция высших животных идет в общем и в отдельных ветвях с возрастающей скоростью. Он также делает вывод, что «высокие темпы индивидуальной жизни высших организмов неразрывно связаны с высокими темпами их эволюции» (с. 402). В некоторых водоемах, в отдельных группах организмов происходят исключительные всплески видообразования. Так, в оз. Виктория обитает более 300 видов цихлид, в подавляющем большинстве — эндемики (рис. 2.9). Известно, что 12000 лет назад озеро полностью высохло и все это разнообразие образовалось именно в этот период. Сходная картина с эндемичными видами наблюдается и в оз. Танганьика.

Еще один пример — оз. Ланао на одном из Филиппинских островов. Установлено, что это вулканическое озеро существует около 10000 лет. За этот период исходный вид *Barbus binotatus* дал начало не менее 18 эндемичным видам и 4 эндемичным родам (Шварц, 1980).

Логика, построенная на принципе выживания наиболее приспособленных, заставляет задуматься о том, почему эволюция имеет не поступательный, а веерный характер? Выглядит определенным противоречием то, что более древние виды существуют в биосфере одновременно с более развитыми. Еще Ч. Дарвин обратил внимание на этот вопрос и дал свое объяснение.

«Почему более высокоорганизованные формы не вытеснили и не истребили повсеместно форм низших? С точки зрения нашей теории, продолжительное существование низших организмов не представляет никакого затруднения, так как естественный отбор, или переживание наиболее приспособленного, не предполагает необходимо прогрессивного развития, — он только подхватывает проявляющиеся изменения, благоприятные для обладающего ими существа в сложных условиях его жизни» (Дарвин, 1907, с. 148).

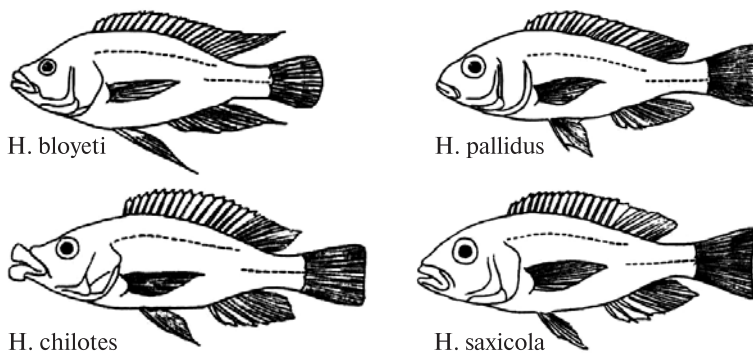


Рис. 2.9. Цихлидовые рыбы рода *Haplochromis* оз. Виктория (по Earth systems, 2000)

На большую сложность и многоплановость эволюционного процесса указывает существование огромного числа различных адаптаций, жизненных циклов, вариантов и способов не только конкурентной борьбы, но и сотрудничества. Образно говоря, попасть в число наиболее приспособленных можно многими способами и путями. Это приводит к гетеробатмии (понятие введено А.Л. Тахтаджяном (1959), цит. по Гиляров, 2007), что означает «разноступенчатость», сосуществование организмов, находящихся на разных уровнях эволюционного развития, и в целом — к формированию структуры биосферы по принципу аддитивности, накопления новых элементов без замены ими ранее существовавших. С точки зрения экологических и биосферных процессов эволюционная «древность» или «молодость» не имеют значения, важно место и роль организмов в системе взаимосвязей. Многие виды могут существовать только функционально «дополняя» друг друга в сообществах.

«Один из самых удивительных примеров — это пара видов бактерий, осуществляющих совместно реакцию образования метана из этанола. Первый вид, представитель зубактерий, разлагает этанол и производит ацетат и водород, а второй, представитель архебактерий, использует водород для синтеза метана. Первая реакция термодинамически невыгодна и может идти только при условии немедленного удаления образующегося водорода, что и делает второй микроорганизм. Два вида столь тесно взаимосвязаны, что долгое время фигурировали в научной литературе как один вид Methanobacillus omelianskii» (Гиляров, 2007, с. 513).

В силу того, что освоение ресурсов биосферы не может идти вне взаимодействия между популяциями, сообществами, помимо круговоротов вещества и потоков энергии, эволюцию нельзя рассматривать только сквозь призму потока, линии, истории одного вида, близких видов, даже филогенетического древа. Она должна рассматриваться как эволюция биосферы (Камшилов, 1974).

Следует отметить еще одну важную черту эволюционного процесса: не только возникновение новых форм, но их вымирание. Периодичность возрастания скорости вымирания обусловила возможность выделения геологических

периодов: их границы как раз приходятся на этапы значительного обновления состава фауны и флоры. Так, в позднем мелу вымерли не только наземные, но и морские рептилии — плезиозавры, мезозавры, из морских беспозвоночных вымерла процветавшая ранее группа аммонитов. Как отметил В. Грант (1980), примечательной чертой эпизодов вымирания является высокая скорость этого процесса в совершенно несвязанных между собой группах примерно в одно и то же время. Вероятно, возмущения, происходившие в среде, не столько были непосредственной причиной вымирания, сколько запускали механизмы сложных реакций, в конечном счете приводивших к крупномасштабному вымиранию, то есть процесс носил характер цепной реакции. Вымирили не только популяции и виды, разрывались биоценотические связи, умирали экосистемы. Дегградация одних экосистем приводила к невозможности существования других. Следует также отметить, что за пиками вымирания следовали вспышки образования новых форм. Именно поэтому состав каждого периода достаточно быстро в геологическом времени становился существенно отличным от предыдущего.

Очевидно, что помимо эволюционного процесса, основанного на отборе и наследовании признаков, наилучшим образом соответствующих данным условиям обитания, элиминировании «неприспособленных», существует эволюция другого характера. Её можно назвать аддитивной (лат. — приставка *ad* — добавление, дополнение). Происходит накопление количественных изменений и затем — переход в новое качество. Так, около 1 млрд. лет назад произошло распространение эукариотических организмов, прежде всего протистов, уже в кислородной биосфере. Они не столько сменили, вытеснили цианобактерии, сколько дополнили состав фитопланктона океана (Заварзин, 2003). Произошел ли при этом эволюционный акт в гидросфере, в частности в экологической группировке планктон? Безусловно — да, поскольку его состав стал богаче во многих отношениях и, как следует из дальнейшего развития населения гидросферы, первичные эукариоты стали основой огромного разнообразия видов и форм. Поступательное развитие на ценоцическом уровне отлично от видовой эволюции потому, что экосистемы не размножаются и на их «потомство», новые сообщества, отбор действовать не может. По мнению Я.И. Старобогатова (1984), при анализе эволюции экосистем следует найти ответ на три основных вопроса: 1) каков источник органического вещества; 2) кто и как использует органическое вещество; 3) остается ли неиспользованное органическое вещество и сколько? Определенному отбору, безусловно, подвергаются те или иные варианты взаимо-

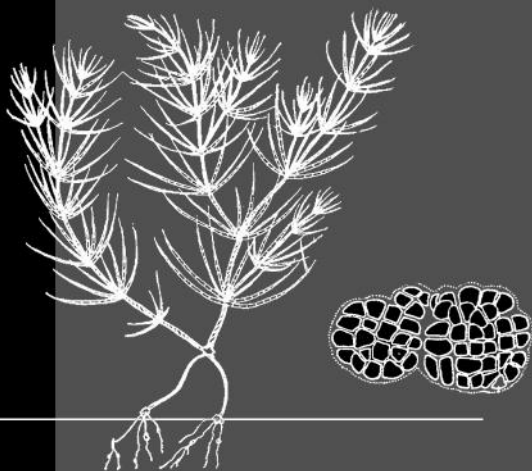
действия, механизмов формирования потоков вещества и энергии.

Обзор развития жизни в гидросфере позволяет сделать следующие выводы:

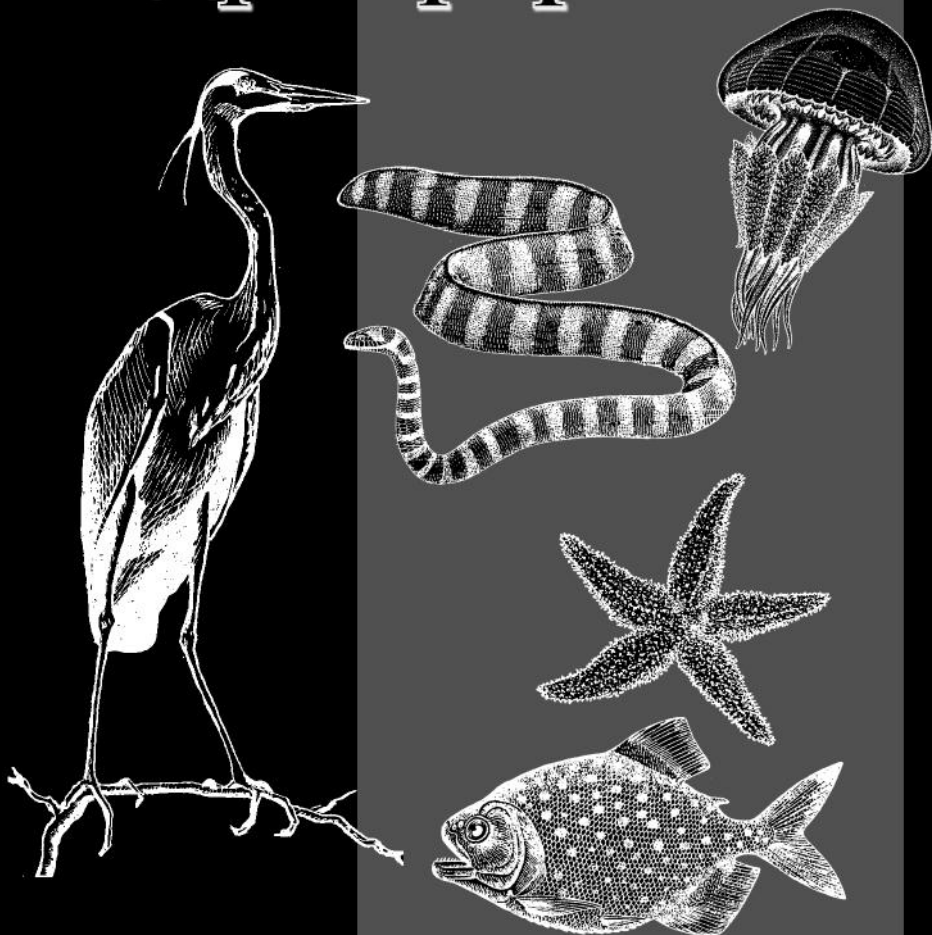
- история жизни — это постоянный процесс усложнения, проходящий за счет увеличения разнообразия живых существ, усложнения их организации и взаимосвязей;
- жизнь, первоначально зародившаяся в морской среде, затем распространилась по всей планете;
- в результате жизнедеятельности организмов происходило значительное преобразование неживой части биосферы;
- наряду с появлением и развитием одних форм организмов шло вымирание других, по разным причинам не способных продолжать эстафету жизни; развитие жизни было не только длительным, но и чрезвычайно неравномерным во времени;
- биосфера и жизнь в целом оказались исключительно устойчивыми, в истории планеты происходили очень серьезные перестройки и катаклизмы, которые, однако, не повлияли коренным образом на общий ход развития жизни. Такие особенности жизни, как разнообразие, «всюдность» и определенная периодичность подъемов и спадов развития, огромный потенциал адаптаций к изменяющейся среде и разнообразным биотическим воздействиям, колоссальная средообразующая деятельность живых организмов и обеспечили устойчивость жизни;
- в истории развития жизни на планете гидросфера сыграла чрезвычайно важную роль, жизнь зародилась, существовала и существует в гидросфере, а на суше — развивалась в постоянной и тесной связи с гидросферой.

Часть

3



Население современной гидросферы



*Разнообразие обитающих
на Земле видов в настоящее время
является наибольшим
за всю историю планеты.*

Earth systems...2000, с. 255

Принципы потенциальной «всюдности жизни» В.И. Вернадского, давления жизни действовали на всех этапах формирования биосферы. Если в архее популяции древнейших организмов не расселялись по всей планете с огромной скоростью (этому нет геологических свидетельств), как этого не происходит и сейчас, то это означает, что условия обитания в гидросфере были благоприятными для жизни лишь в некоторых областях. Прокариотная биосфера архея ограничивалась только мелководными зонами океана (Лапо, 1987). Это было обусловлено двумя факторами: неблагоприятными условиями в гидросфере в целом и невысоким биологическим разнообразием, что препятствовало освоению новых местообитаний. В современной биосфере принцип всюдности жизни реализован почти максимально. Это — следствие огромного адаптационного потенциала организмов и их колоссальной, в масштабах планеты, средообразующей деятельности.

Сейчас в гидросфере трудно найти участки пространства, которые не служили бы местообитаниями тем или иным организмам. В этой связи возникает вопрос: не были ли случаи массового вымирания в прошлые геологические эпохи не только или не столько результатом катастрофических изменений условий среды, сколько связаны со степенью заполненности биосферы живым веществом? Если да, то не ожидают ли биосферу катаклизмы в ближайшее геологическое время?

Важной частью гидробиологических исследований является изучение таксономического богатства гидробионтов, многообразия экоморф и жизненных форм, закономерностей распространения организмов в гидросфере, формирования населения различных её областей.

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО БОГАТСТВА ГИДРОСФЕРЫ

Неравномерное распределение живого и проявлений жизни в биосфере в целом и в гидросфере в частности хорошо известно. Этот факт обобщен В.И. Вернадским в принципе сгущений и разрежений живого вещества в биосфере. Речь идет не только о количестве, общей массе живых организмов, но и о таксономическом богатстве, которое также существенно варьирует в различных участках биосферы, в частности, в водоемах. Рассматривая распространение рыб в водоемах земного шара, Г.В. Никольский (1974) отмечает, что оно определяется как современными, так и прошлыми условиями, т.е. историей формирования региональной фауны. Одной из основных закономерностей распределения общего богатства видов на Земле, в том числе и гидроби-

**Общезвестно,
что разные участки
поверхности нашей
планеты населены
неодинаковыми
живыми организмами.**

Старобогатов, 1970, с. 5

онтов, является географическая широтная зональность (Старобогатов, 1970; Никольский, 1974). Общая биогеографическая закономерность увеличения в направлении от полюсов к тропикам видового богатства в целом была установлена еще в первой половине XIX века для представителей морской и континентальной биоты и носит название правила Уоллеса-Гумбольдта.

Изучение богатства видов морских организмов показывает, что из почти 300 тысяч их более 2/3 обитают в низких широтах, в тропиках¹. Предполагаемое число видов только в коралловых экосистемах может достигать 950 000 видов (Касьянов, 2002).

Экваториальный пояс дает приют качественно наиболее богатой фауне, высокие широты, наоборот, характеризуются качественно очень бедной фауной. Размах колебаний очень велик — по крайней мере в 100 раз. Следует ли искать причину в температурных различиях, в разнообразии биотопов, или в различной древности тепловодной и холодноводной фауны, связанной с климатическими изменениями на поверхности Земли?» (Зенкевич, 1947, с. 213).

Существует определенная симметрия показателей видового богатства относительно экватора. Следует отметить, что симметрия отмечена и для показателей обилия и продуктивности в океане (Богоров, 1959), однако характер их изменения совершенно различен (рис. 3.1). Если число видов, например, двустворчатых моллюсков в северной части Тихого океана на широте 30° достигает 450—750, то на широтах 60—70° — около 100 (Кафанов, Кудряшов, 2000). При этом градиент снижения видового богатства на западных сторонах океанов выражен более резко: около 20 видов на 100 км, в то время как у восточных берегов — около 8—10 видов на 100 км.

Одним из факторов распределения видового богатства в океане является влияние суши — материков, крупных островов. Прибрежные экосистемы самые богатые. Более 80 % видов морских гидробионтов обитает именно здесь, причем более 90 % всех морских видов обитает на дне, а не в пелагиали (Касьянов, 2002). Отмечается циркумконтинентальная зональность — при удалении от берегов континентов таксономическое богатство снижается.

Закономерности глобальной широтной зональности нарушают локальные изменения условий. Теплые воды Гольфстрима и Северо-Атлантического течения позволяет распространяться далеко на север тепловодным летучим рыбам, морским мышам *Antennarius* (Никольский, 1974). Широтная зональность в распределении гидробионтов существует и в континентальных водах. В северной и умеренной зонах Евразии обитают пресноводные моллюски 95 родов,

¹ По оценкам, приводимым И.А. Жирковым (2010), в море обитает немногим более 200 тыс. видов гидробионтов.

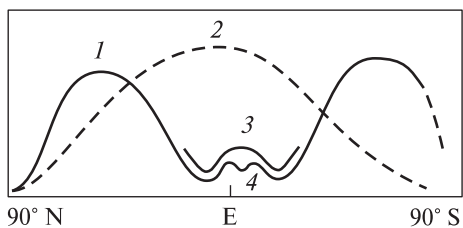


Рис. 3.1. Схема изменений обилия (1) и видового богатства (2) в пелагиали Мирового океана на меридиональном разрезе с севера (N) на юг (S) через экватор (E). Зоны повышения продуктивности в приэкваториальном поясе: восточная часть океана — 3, западная часть — 4 (по Кафанов, Кудряшов, 2000)

в Индии, Юго-Восточной Азии и Южной части Дальнего Востока — 228 родов, в Австралии — 81 (Старобогатов, 1970). Нарушение широтной зональности в распределении фауны континентальных вод может быть вызвано расположением водоемов над уровнем моря. В озерах Альп и Алтая встречаются представители арктической ихтиофауны — сиг (*Coregonus*) и голец (*Salvelinus*).

Кроме горизонтальных векторов, определяющих пространственное распределение организмов на поверхности Земли, следует учитывать и третье измерение, по вертикали. Глубины континентальных водоемов довольно малы по сравнению с глубинами океана, поэтому большинство описаний распределения пресноводных гидробионтов может быть удовлетворительным при двухмерном подходе. Однако в таких глубоких водоемах как оз. Байкал прослеживается значительное изменение видового богатства в зависимости от глубины. В северной части озера количество видов бокоплавов, одной из характерных групп гидробионтов Байкала, на глубине 20—50 м достигает 125 видов, снижаясь до 50 на глубине свыше 500 м. Сходное изменение видового богатства этой группы наблюдается и в южной части озера (рис. 3.2).

Хорошо выражена зависимость видового богатства от глубины в морских экосистемах (рис. 3.3). В целом, с глубиной видовое богатство снижается, и максимум его приурочен к глубинам до 200 м (Кафанов, 2000).

В континентальных водоемах богатство населения определяют морфометрические параметры водоемов и минерализация воды. Наибольшее видовое разнообразие животных бентоса и планктона приходится на водоемы с минерализацией около 0,4 г/дм³. Снижение таксономического богатства пресноводных организмов наблюдается при минерализации более 1,2 г/дм³.

Антропогенный фактор, участие человека в распространении различных организмов и формировании общей картины видового богатства гидрофауны проявляется в двух основных направлениях. Во-первых — снижение видового

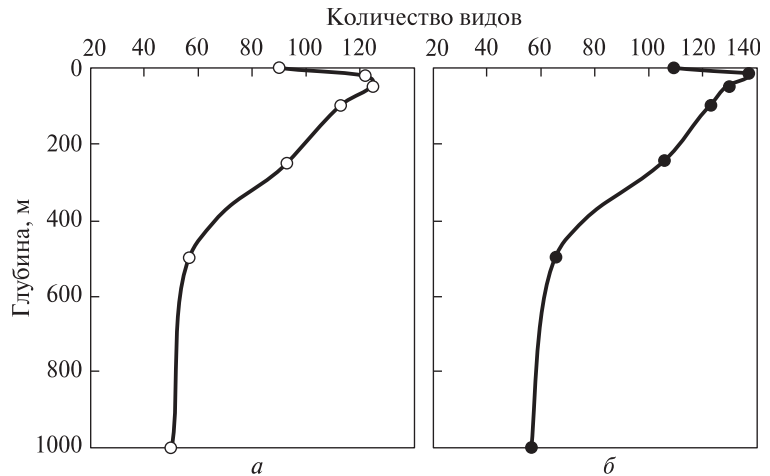


Рис. 3.2. Изменение видового богатства бочоплавоов в северной (а) и южной (б) частях озера Байкал с глубиной (по Старобогатов, 1970)

богатства в областях активной деятельности человека в связи с загрязнением среды обитания, нарушением биотопов, прямым истреблением тех или иных видов. Классическим примером последнего стала печальная судьба стеллеровой коровы (*Hydrodamalis gigas*), истребленной человеком в XVIII веке. Изменение состава и богатства ихтиофауны в реках связано с гидростроительством, созданием плотин и водохранилищ. Во-вторых, деятельность человека прямо или косвенно способствует миграциям организмов, обогащению и изменению структуры населения больших акваторий и регионов океана, континентальных водоемов. Как отмечает Д. Страйер (Strayer, 1999), перемещение видов-вселенцев (англ. — *alien species*) стало одним из наиболее распространенных, наиболее значимых и необратимых факторов антропогенного воздействия на природные сообщества и экосистемы. По его мнению, самый мощный удар виды-вселенцы нанесли пресноводным экосистемам Северной Америки: в их составе в настоящее время насчитываются сотни таких видов.

К концу XX столетия число видов-вселенцев в разных акваториях Мирового океана составляло десятки и сотни видов: в воды северо-американского побережья вселилось 298 видов, в Средиземное море — 240, на австралийское побережье — 210, в Черное море — 142, Балтийское — 98, Северное — 80 (Alexandrov, 2004). Для Черного моря указаны 5 основных бассейнов-доноров: прибрежные атлантические воды Северной Америки и Европы, Адриатическое и Японское моря (Шиганова, 2005). В список беспозвоночных, вселившихся во внутренние моря, нижнее течение рек России, вошло более 10 видов кишечнополостных, полихет, 6 видов малощетинковых червей, 95 видов ракообразных, 28 видов моллюсков, всего более 160 видов. Список видов чужеродных рыб насчитывает более сотни из 26 семейств (Алимов и др., 2004). Более 30 % из известных

780 видов в Чезапикском заливе (США) происходят из вод Европы. В связи с активными связями Европы с другими регионами мира имеет место «европеизация» фауны мирового океана, вызванная переносом организмов с балластными водами судов (Leppakoski et al., 2002).

Некоторые регионы выступают постоянными донорами видов-мигрантов. В первую очередь к ним можно отнести Понто-Каспийский регион (Мордухай-Болтовской, 1960; Старобогатов, 1970). Представители фауны этого региона расселились не только в Европе, но и на других континентах.

«Под названием «Каспийская фауна» подразумевается специфический комплекс видов, характерный для Каспийского моря. Он состоит из ракообразных (преимущественно амфипод, кумовых, кладоцер и некоторых других), моллюсков (двустворчатых и брюхоногих), рыб (особенно бычковых, сельдевых, осетровых) и некоторых других групп и считается автохтонным для Каспия (т.е. возникшим в нем)» (Мордухай-Болтовской, 1960, с. 7).

В бассейне Дуная, по данным Т.А. Харченко (2004), сейчас насчитывается 162 представителя понто-каспийской фауны, причем видов каспийского происхождения здесь вдвое больше, чем в низовьях Волги. Распространение в водоемах бассейнов рек Дуная, Волги, Днепра, Дона многих понто-каспийских видов значительно расширило их первоначальный ареал, а такие представители этой фауны, как *Dreissena polymorpha*, *D. bugensis*, *Cercopagis pengoi* уже стали обычными в Балтийском море, Великих озерах Северной Америки.

Можно сделать заключение, что видовое богатство в географическом плане возрастает от высоких широт к экватору, от больших глубин к поверхности, от океанической области к материкам. Антропогенный фактор способствует как обеднению видового богатства некоторых регионов, так и более широкому распространению многих видов.

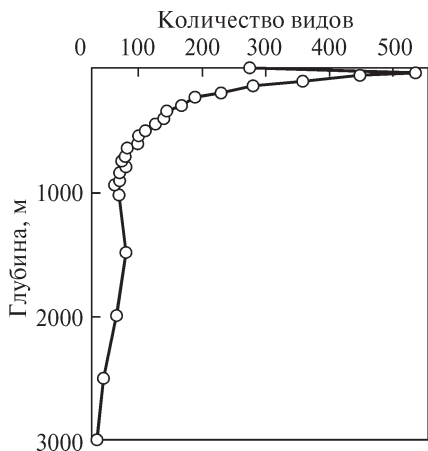


Рис. 3.3. Изменение видового богатства моллюсков с глубиной в северной части Тихого океана (по Кафанов, Кудряшов, 2000)

Гидробиология
представляет собой
побег старого
материнского древа
натуральной истории.

Needham, 1941, с. 3

ОБЗОР ТАКСОНОМИЧЕСКОГО БОГАТСТВА СОВРЕМЕННОЙ ГИДРОБИОТЫ

Таксономический обзор современной биоты в гидросфере не единственный вариант рассмотрения её разнообразия. При смене видов, как в процессе эволюции, так и в экологических сукцессиях, каждый новый вид не обязательно находил принципиально новую нишу. Образно говоря, изменялся состав актеров, а состав ролей и сама пьеса оставались теми же, хотя «сюжет», очевидно, все более усложнялся.

«...экологу более важно знать, что делает тот или иной организм в биоценозе (какова его «профессия») и что с ним делают другие партнеры по сообществу, чем то, к какому царству или его отделам он относится» (Федоров, 1987, с. 15).

Тем не менее, видовое богатство, богатство генетически различных организмов — одна из важнейших характеристик структуры биосферы на всех этапах ее развития.

Главной особенностью современной биосферы является присутствие и деятельность в ней человека. Это один из важных факторов изменения состава, соотношения количества организмов в гидросфере. Здесь появляются совершенно новые биотопы, например, гидросооружения, системы водоснабжения, платформы нефтедобывающих установок, каналы, водохранилища и т.п. В то же время исчезают или сильно трансформируются естественные местообитания, в особенности в континентальных водоемах и прибрежных зонах морей. Процесс изменения таксономического богатства населения гидросферы был очень сложным. Как полагает Р. Мэй (May, 1999), примерно 1—2 % живущих в настоящее время видов существовали и 600 млн. лет назад. Представление о числе существующих в настоящее время и описанных специалистами видов обычно создают таблицы такого характера (табл. 3.1).

«Систематизированных и описанных, учтенных в канонических работах Линнея видов в 1758 году было около 9000. Сегодня общее число живущих видов насчитывает около 1,7—1,8 миллионов. Более половины видов — насекомые. При этом, например, около 40 % жуков описаны по одному экземпляру» (May, 1999, с. 34—35).

Может ли информация только о количестве таксонов дать исчерпывающее представление о богатстве жизни на Земле? И.Я. Павлинов (2001) справедливо отметил, что число видов и таксонов более высокого ранга изменяется, снижаясь или возрастая не только за счет описания действительно новых видов, но и за счет дробления или слияния в результате бесконечных ревизий таксономических, филогенетических систем тех или иных групп организмов. Базовыми единицами классификаций являются **таксоны**, а **организмы** — это носители признаков таксонов, сочета-

ние которых и создает «таксономический облик», дающий возможность различать таксоны, на практике — «определять виды». Оказывается, что богатство таксономических систем — это отнюдь не то же самое, что богатство мира живых организмов. Таксономические системы лишь «временно» отражают наши представления о богатстве мира живых существ. Этот мир богаче в силу того, что на видовые особенности накладываются особенности индивидуальной изменчивости, адаптаций к конкретным условиям. Мир живых организмов не может быть описан полно только как список таксонов.

Водная среда — колыбель жизни. Практически ни один из крупных таксонов живых организмов не приобрел признаков исключительной атмобионтности (только небольшой по составу тип *Opichophora* включает чисто атмобионтные организмы), хотя условия жизни на суше столь благоприятны и разнообразны, что здесь обитает 85—90 % всех видов животных. Правда, все эти виды принадлежат в основном к нескольким типам (нематгельминты, членистоногие, моллюски, хордовые) из нескольких десятков известных типов животных (Майр, 1974).

Современные представления о макротаксономической структуре живого существенно отличаются от тех, что были приняты 30 или даже 10 лет назад (Леонтьев, Акулов, 2002). Однако здесь просматривается определенное противоречие между действительно существующей необходимостью уточнений и ревизий и практической потребностью описания разнообразия реальных групп организмов (Гаевская, 2007),

Таблица 3.1. Число видов в современной биосфере (по Global Biodiversity Assessment, 1995, с доп.)

Таксоны	Число видов	Степень изученности
Вирусы	4 000	Очень слабая
Бактерии	4 000	Очень слабая
Грибы	72 000	Средняя
Простейшие	100 000	Очень слабая
Водоросли	45 000	Слабая
Высшие растения	270 000	Высокая
Круглые черви	25 000	Слабая
Ракообразные	40 000	Средняя
Паукообразные	75 000	Средняя
Насекомые	950 000	Средняя
Моллюски	120 000	Средняя
Хордовые	45 000	Высокая
Другие	115 000	Средняя

в нашем случае — различных гидробионтов. Поэтому в дальнейшем мы воспользуемся в основном традиционными системами, имея целью показать один из аспектов многообразия жизни в гидросфере.

В чем особенность гидробиологического взгляда на разнообразие живого в современной биосфере? Гидробиология, как и экология, во главу угла ставит не генетические различия, а разнообразие адаптаций, конвергентное сходство морфологии, способов использования ресурсов. Интерес гидробиолога к таксономическому составу населения водоема во многом связан со следствием принципа Гаузе о конкурентном вытеснении (восходящего еще к представлениям об «экономии природы» К. Линнея): популяция каждого вида занимает свое определенное место в сообществе, поэтому знание состава популяций дает нам определенное знание о структуре сообществ.

«Все открытия, все наблюдения натуралистов неизбежно были бы преданы забвению и не могли бы стать общим достоянием, если бы объекты их наблюдений и определений не получили бы каждый собственного названия» (Ж.Б. Ламарк «Философия зоологии» /цит. по Определитель..., 1998, с. 5).

Аристотель, а затем Линней открыли каждый свою эпоху в познании разнообразия живого мира. Для описания этого разнообразия необходима была определенная система. И эти системы формировались в соответствие с общим уровнем знаний об окружающем живом мире.

В последнее время в морях и океанах установлена высокая численность вирусных частиц и их большая значимость в функционировании водных экосистем.

Дрюккер, Дутова, 2009, с. 127

ВИРУСЫ

Вирусы, открытые в 1892 г. В.И. Ивановским как внутриклеточные паразиты, поражают все группы живых организмов. Они представляют собой неклеточную форму жизни, однако это упрощение скорее всего связано с паразитизмом. Роль вирусов в жизни водных сообществ изучена еще крайне мало, однако можно определенно утверждать, что вирусы являются одним из важных элементов биотической регуляции численности популяций. Как полагает Г.А. Заварзин (2003), фаги и вирусы являются важным фактором, определяющим поступление органического вещества в воду при лизисе водорослей, именно они определяют конец «цветения» при сверхвысокой плотности популяции.

По строению и организации вирусы представляют собой нуклеопротеидные частицы, по способу репродукции являются внутриклеточными паразитами. При крайне упрощенном строении им свойственны все признаки живых организмов: размножение, адаптации, способность эволюционировать.

Наименьшие по размеру вирусы, такие как бактериофаг фХ174, имеет около 27 нм в диаметре. Наибольшие, вирусы группы оспы — имеют около 300 нм в диаметре, что сопоставимо с размерами самых мелких бактерий (Atlas, 1997).

Распространение вирусов есть наилучший пример «всюдности жизни». Их неактивные стадии присутствуют во всех водоемах, нет организмов, которые не были бы подвержены заражению этими внутриклеточными паразитами.

«В 1990-х годах обнаружение вирусов цианобактерий показало, что численность частиц составляет до миллиона на мл, 5 % цианобактерий содержали фаги, принадлежащие ко всем группам пресноводных фагов. Особый интерес вызвали фаги цианобактерий пикопланктона. Минимальная плотность популяции хозяина для фаговой инфекции $>10^4$ клеток/мл» (Заварзин, 2003, с. 163).

Количество вирусов в водной среде огромно. Численность виропланктона в различных морских акваториях колеблется от $3,0 \cdot 10^3$ (в Саргассовом море) до $4,6 \cdot 10^8$ в Гольфстриме, а соотношение числа вирусов к численности бактерий находится в пределах 0,03—72 (Wommack, Colwell, 2000, цит. по Степанова, 2004). Определены также количественные показатели виробентоса. В донных осадках бухт Севастополя его численность была от 0,007 до $7,0 \cdot 10^6$ на 1 г субстрата (Стапанова, 2004).

Известно более 4500 бактериофагов, охарактеризованных по их морфологии. Вместе с типичными бактериофагами, у которых изометрическая головка, встречаются кубические, веретенообразные, в форме лимона, нитчатые и плеоморфные вирусы. Как показали исследования с помощью электронной микроскопии (увеличение 40 000—100 000 раз), в оз. Байкал преобладают фаги семейства Siphoviridae с длинным несократимым хвостовым отростком размером 30—80 нм (Дутова, Дрюккер, 2009). В Иваньковском водохранилище (эвтрофный водоем) от 8,3 до 22,4 % бактериопланктона инфицировано бактериофагами. За сутки они лизировали до 34,8 % суточной продукции бактериопланктона, в Угличском водохранилище (мезотрофный водоем) соответственно — 9,4—33,5 и 40,2 % (Копылов и др., 2008). Значительная роль вирусов в трофических отношениях в сообществах гидробионтов позволяет говорить о существовании отдельного важного звена трофических цепей и трофических сетей в водных сообществах.

ВОДНЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ

Все клеточные организмы в настоящее время делятся на три большие группы (домены): Archea, Bacteria, Eucarya. Две первые группы, в отличие от настоящих ядерных (эукариот, Eucarya, Eucaryota) — относятся к прокариотам

Бактерии не способны к жизнедеятельности вне жидкой воды.

Заварзин, 2003, с. 28

(Prokarya) или доядерным, поскольку в их клетке нет оформленного ядра.

«Традиционно жизнь на Земле разделяется на пять главных царств: *Animalia*, *Plantae*, *Fungi*, *Protista* и *Monera* (животные, растения, грибы, простейшие и бактерии). Сейчас установлено, что эти 5 царств неадекватны реальным связям между организмами. На основании изучения генетического материала (16S рибосомальной РНК) установлено три больших группы организмов — не две и не пять — и все они дистанцированы друг от друга. Это *Arhaea*, *Bacteria* и *Eucaryota*» (Earth systems..., 2000, с. 282).

Оценки таксономического богатства прокариотических организмов весьма противоречивы. Так, А.Е. Крисс (1964) приводит данные о более чем 200 видах бактерий морского происхождения. Другие данные свидетельствуют о гораздо большем разнообразии и существуют, вероятно, миллионы видов *Bacteria* и *Archaea*, и только начинается изучение принципов, определяющих распределение и обилие их в природе. При идентификации микроорганизмов на основании анализа РНК в донных морских отложениях с численностью $3,1 \cdot 10^9$ клеток/см³, выделено нескольких тысяч различных геномов (англ. — *genome equivalent*) (Torswik et al., 2002). Одна из закономерностей распределения прокариот может, по мнению этих авторов, считаться установленной: их разнообразие в водной среде меньше, чем в осадках и почве. При этом следует заметить, что характеристики биотопов с точки зрения человека выглядят совершенно иначе, чем «с точки зрения» микроорганизмов.

Размеры микроорганизмов колеблются в очень широких пределах. Размер микоплазм 0,3—0,9 мкм и, по-видимому, они являются мельчайшими организмами клеточного строения. Нитчатые железобактерии, цианобактерии, колонии археобактерий имеют макроскопические размеры, порядка миллиметров—десятков сантиметров.

Данные, полученные с помощью светового микроскопа, показывают огромное морфологическое разнообразие водных микроорганизмов. А.Е. Крисс (1959) приводит большой список форм, обнаруженных в различных точках Мирового океана. Это сферические кокки, палочковидные, овальные формы, ромбовидные клетки, палочки с резко срезанными концами, клетки бобовидной формы, серповидные и спиралевидные, клетки своеобразной «редьковидной» формы, нитчатые и др. Большая группа бактерий — коринебактерий — получила свое название за булавовидную форму (греч. *korvno* — булава). Среди почкующихся бактерий выделяют (Горленко и др. 1977) самые разнообразные формы клеток: палочковидную, овальную, сферическую, каплевидную, грибовидную, неправильную с длинными выростами, веретеновидную, звездчатую. Эти морфологические характеристики формы используются в систематике бакте-

рий, однако пока непонятно, какие функциональные характеристики определяют такое огромное разнообразие форм клеток, вряд ли только изменение величины их поверхности.

В основу систематики бактерий положено их разделение на легкоразличимые формы (кокки, палочки, спириллы и др.), окрашивание по Граму и отношение к молекулярному кислороду (анаэробы, аэробы) (Шлегель, 1987). Грамположительные, т.е. окрашивающиеся кристаллическим фиолетовым, а затем раствором йода, устойчивы к обесцвечиванию спиртом или уксусной кислотой и сохраняют интенсивную сине-черную окраску, а грамотрицательные быстро обесцвечиваются.

Мир микроорганизмов, в том числе и водных, столь многообразен, что окончательная его классификация еще далека от установившейся, общепринятой. На основании многих критериев в классическом определителе Берги издания 1974 г. (Шлегель, 1987; Коротяев, Бабичев, 2002) было выделено 17—19 групп прокариот плюс цианобактерии. В девятом издании этого определителя 1994 г. (Atlas, 1997) число выделенных групп возросло до 35. В качестве примера можно привести некоторые из них: 1) спирохеты (*Borrelia*, *Leptospira*, *Treponema*); 2) аэробные или микроаэрофильные, подвижные, спиральные или вибриоидные грамотрицательные бактерии (*Alteromonas*, *Bdellovibrio*, *Spirillum*); 3) неподвижные (или малоподвижные) грамотрицательные изогнутые бактерии (*Ancylobacter*, *Cyclobacter*, *Pelosigma*); 4) грамотрицательные аэробные или микроаэрофильные палочки или кокки (*Acetobacter*, *Bacteroides*, *Chryseomonas*) и т.д. По способу передвижения выделены скользящие бактерии, жгутиковы, простекатные. В основе систематики микроорганизмов также лежит способ получения их культур, однако широко используется и систематизация по функциям. В гидробиологии она является основной, поскольку водные микроорганизмы плохо культивируются.

«Заведомая ограниченность применения культуральных методов к водной микробиологии из-за большого вклада некультивируемых организмов породила вариант «бескультуральной микробиологии», где оцениваются процессы, а не организмы» (Заварзин, 2003, с. 163).

При всем многообразии форм микроорганизмов в водоемах выделяют всего около десяти основных функциональных групп (Кузнецов, 1970; Горленко и др., 1970; Заварзин, 2003): азотфиксаторы, нитрифицирующие, водородокисляющие, метаноокисляющие, метанообразующие, тионовые, железобактерии и др. Функциональные особенности бактерий отражены в их названиях: *Azotobacter* (азотфиксатор), *Thiocystis*, *Thiospirillum* (бактерии, участвующие в преобразовании соединений серы).

Среди бактерий немало фотосинтетиков. Активно участвуют в процессах фотосинтеза окрашенные серобактерии,

причем процесс этот происходит в анаэробных условиях без выделения молекулярного кислорода (Кузнецов, 1970). Фототрофные бактерии обитают в морских и континентальных водоемах. Для развития пурпурных серных бактерий, напр., *Thiospirillum jenense*, *Thiocystis violacea* необходимы восстановленные соединения серы и солнечная энергия. Среди этих бактерий встречаются гиганты мира бактерий, напр. *Chromatium okenii* достигает размера 20 мкм. При большом количестве пурпурных бактерий слои воды, в которых они обитают, окрашиваются в розовый и красный цвет.

В клетках зеленых бактерий (Chlorobiales) находится характерный для данной группы бактериохлорофилл. К этим бактериям относятся *Chlorobium vibrioforme*, *Ch. limicola*, образующие своеобразные звездчатые агрегаты *Pelodiction clathroforme*. Интенсивное развитие автотрофных бактерий наблюдается в мелководных водоемах, поверхность которых покрыта плавающими растениями. Количество и спектральный состав света, попадающего в этих условиях в воду, достаточны для темно-красных пигментов фототрофных бактерий. На больших глубинах, где преобладает свет синей части спектра, среди зеленых бактерий доминируют бурые формы, богатые каротиноидами — *Chlorobium phaeobacteroides*, *Ch. phaeovibroides*. В гипергалинных водоемах обитают специфические галофильные архебактерии *Halobacterium halobium*, *Halococcus*). Использование световой энергии у них происходит на основе функционирования пигмента бактериородопсина.

В качестве источника энергии бактерии используют реакции окисления водорода, метана, аммония, нитритов, соединений серы, железа. Эта энергия затрачивается на процессы хемосинтеза органического вещества. К бактериям, окисляющим восстановленные соединения серы, относятся *Thiobacillus thiooxidans*, *Th. ferrooxidans*. В экстремальных условиях — горячих кислых источниках — обитают *Sulphobolbus acidocaldaria* и *S. acidophila*. Первый из них — термофил, окисляющий элементарную серу до серной кислоты, оптимум рН для него 2—3, температура 70—75 °С (Шлегель, 1987). К таким же экстремалам относятся некоторые железоокисляющие архебактерии — *Ferroplasma acidiphilum*, *F. acidarmatus*. Последняя обнаружена в подземном источнике на поверхности железной руды — пирита при рН 0,5 и температуре 40 °С, но может расти и при рН, близком к нулю (Edwards et al., 2000). Многочисленные находки архей в экстремальных условиях породили представления о том, что эти особые условия (высокая температура, низкие значения рН) и есть единственно «нормальные» для них. Однако это не так.

«В донных отложениях относительно много архей, представителей двух основных царств *Crenarchaeata* и *Euriarchaeata*. Вклад архей в бентосное сообщество прокариот в среднем больше (до 10—20 %), чем в почве (1—3 %). В отложениях на дне озера Ротзее в Швейцарии количество кле-

ток архей, выявленных *in situ* уменьшалось с $4,6 \cdot 10^8$ до $1,7 \cdot 10^8$ на 1 г сухого веса отложений при переходе от поверхности к слою 8—10 см, при этом увеличивался вклад архей в сообщество прокариот» (Наумова, 2003, с. 19).

На дне, где образуется сероводород, обитают нитчатые серобактерии *Beggiotoa*, *Thiotrix*, *Thioploca*. Процессы хемосинтеза на основе окисления соединений серы лежат в основе трофоэнергетических процессов глубоководных экосистем вблизи гидротермальных излияний. В гидротермах были обнаружены бактерии разнообразной морфологии: одноклеточные округлые бактерии, заключенные в железо-марганцевые капсулы, бактерии с выростами, нитчатые, близкие по форме к *Beggiotoa* (Лобье, 1990). Организмы—первичнопродуценты, осуществляющие хемосинтез в гидротермах и других биотопах, богатых восстановленными соединениями, представлены несколькими формами. Это бактерии и архея, обитающие в толще воды, в термальных плюмах, токах воды над высачиваниями углеводородов, соединений серы, перифитические и бентические прокариоты, образующие пленки и маты на субстратах. Кроме того, это эктосимбионты, обитающие на различных эукариотических организмах, а также эндосимбионты, в том числе внутриклеточные, обитающие в специализированных тканях, например, в трофосоме погонофор. В отдельную группу выделяют прокариот, предположительно обитающих в водных сетях под дном океана и иногда выходящих в воду вместе с флюидом (Гебрук и др., 2002). Разнообразны водородоокисляющие бактерии: *Pseudomonas facilis*, *Bacillus hydrogenes*, *Nocardia autotrophica*, *Mycobacterium flavum* (Кузнецов, 1970; Заварзин, 1978). Важнейшей биосферной функцией бактерий является их участие в минерализации органического вещества.

«В природных условиях все вещества биологического происхождения подвергаются распаду. Каким бы сложным ни было то или иное вещество, в природе всегда найдутся микроорганизмы, способные полностью или частично его расщепить, а продукты этого расщепления будут использованы другими микроорганизмами. Таким образом, в совокупности микроорганизмы в биохимическом смысле «всемогущи» и это дает основание говорить об универсальности микробов» (Шлегель, 1987, с. 403).

В водоемах всегда находится большое количество органического вещества различного происхождения. На первом месте находится целлюлоза — неперенный компонент растительных организмов. Среди аэробных бактерий, способных к расщеплению целлюлозы, наиболее важными являются скользящие бактерии группы *Cytophaga*. Кроме того, в деструкции целлюлозы активно участвуют *Cellvibrio*, *Cellfaliculata*. Клетчатку способны разрушать некоторые виды *Achromobacter* и *Pseudomonas*. В природе также много хити-

на, вещества, входящего в состав внешнего скелета членистоногих, клеточных стенок грибов. Некоторые микроорганизмы способны разрушать это химически очень стойкое вещество: многие виды *Streptomyces*, *Nocardia*, *Micromonospora*, *Achromobacter*, *Bacillus*, *Chromacterium* (Кузнецов, 1970). В водах некоторых водоемов содержится много гуминовых веществ. В их деструкции активно участвуют *Artrobacter ci-reus*, *Mycobacterium lacticolum*, *M. phlei*, *M. hyalinum* (Горленко и др., 1977).

Бактерии потребляют не только мертвую органику (детрит), но и живые организмы. Палочковидные бактерии *Dicthiobacter rapax* образуют подвижные колонии и ведут хищный образ жизни, нападая на другие бактерии. Также и другие микроорганизмы, например *Cyclobacter constrictor*, образуют подвижные цепочки, которые могут обвивать другие бактерии и лизировать их. К хищным бактериям относятся *Trigonobacter*, *Streptobacter*, *Teratobacter*, *Bdellovibrio*.

Микроорганизмы играют ключевую роль в биогеохимических круговоротах азота, фосфора, серы, железа и других элементов. Если средний состав живого вещества можно выразить следующей химической формулой: $H_{2960}O_{1480}C_{1480}N_{16}P_2S$ (Константинов, 1979), то очевидно, что все эти элементы должны находиться в постоянном круговороте, обмене, что и создает биогеохимическую основу жизни.

Бактерии, способные фиксировать азот из атмосферы, объединены в семейство Azotobacteriaceae. Бактерии родов *Azotobacter* (*A. vinelandi*, *A. agilis*) обитают в воде и в почве. Растения (опять же не без участия симбиотических бактерий) потребляют минеральный азот, который включается в состав органических веществ. Минерализация белков осуществляется многими бактериями, относящимися к родам *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Clostridium*, *Micrococcus*. Образующийся в результате распада белков аммиак используют нитрифицирующие бактерии родов *Nitrosomonas*, *Nitrosobacter*, *Nitrosolobus*, *Nitrosovibrio* и др. Микроорганизмы, способные окислять нитриты, относятся к родам *Nitrobacter*, *Nitrococcus*, *Nitrospira*. Следующий этап круговорота азота — денитрификация, восстановление нитратов до свободного азота, осуществляется *Pseudomonas denitrificans*, *P. fluorescens*, *P. aeruginosa*, *Micrococcus denitrificans*.

В биологических процессах превращения соединений серы участвуют многие микроорганизмы. При разложении белковых соединений бактериями *Mycobacterium phlei*, *M. filiforme*, *Chromacterium auranticum*, *Pseudomonas fluorescens*, *Achromobacter halophilum*, *Vibrio hydrosulfurens*. высвобождается сера в виде сероводорода. Большая часть сероводорода в природе образуется за счет восстановления сульфатов. Сульфатредуцирующие бактерии — облигатные анаэробы, которым

нужна строго бескислородная среда. Эта группа бактерий довольно разнообразна: вибрионы *Desulfovibrio desulfuricans*, *D. vulgaris*, спириллы *D. gigas*, палочки *Desulfotomaculum nigrificans*. Сульфатредуцирующие бактерии обитают в сероводородной зоне иловых отложений или в сероводородной зоне водной массы, где органические вещества подвергаются анаэробному разложению. Биосферная деятельность серных бактерий огромна, поэтому большинство разрабатываемых месторождений серы не вулканического, а именно биогенного характера, это следы деятельности микроорганизмов былых биосфер.

Тионовые бактерии (*Thiobacillus*, *Thiomicrospora*, *Sulfobolus*) получают энергию в результате окисления свободной серы или ее минеральных восстановленных соединений. С круговоротом серы тесно связан круговорот железа. Существует большое число микроорганизмов, окисляющих восстановленные соединения железа. В чехлах нитчатых бактерий *Leptotrix*, *Sphaerotilus* накапливаются оксиды железа. Именно с изучением железобактерий связывают начало геологической микробиологии. В 1830-х годах Г. Эренберг предположил, что образование осадочных руд — это результат деятельности железобактерий. Образование охры и болотной руды чаще всего связано с развитием *Leptotrix ochraceae* (Заварзин, 2003). Нитчатые железобактерии подвижны (скользящее движение). Одиночные нелитчатые железобактерии принадлежат к родам *Artrobacter*, *Ochrobium*, *Synecocystis*.

Таким образом, разнообразие мира бактерий в водной среде можно рассматривать в трех аспектах — генетическом, морфологическом и функциональном.

ВОДНЫЕ ГРИБЫ

В общебиологическом смысле грибы — это гетеротрофные эукариотические организмы, представляющие собой разветвленный мицелий или, реже, имеющие одноклеточное строение, размножающиеся спорами. Это аэробиионты, водные и паразитические организмы, относящиеся в настоящее время к трем царствам органического мира — Protozoa, Chromista и Fungi (Ainsworth..., 2008). Разнообразие грибов в биосфере достигает 750 тыс. видов (Schmit, Mueler, 2007, цит. по Гаевская, 2007). Среди водных грибов много как свободноживущих, так и паразитических.

Около 3000 видов грибов являются водными, они отмечены в пресных, солоноватых и морских водах (Shearer et al., 2007, цит. по Ainsworth..., 2008). Около 1500 видов обитают в море. М. Вонг с соавторами полагают (Wong et al., 1998), что число видов грибов, обитающих в пресных водах,

**Грибы являются
непременным
компонентом
экосистем морских
и континентальных
водоемов.
Сапрофитные грибы
заселяют всю толщу
воды, грунты
и всевозможные
субстраты.**

Кузнецов, 1996, с. 3

достигает 600. В отдельных регионах и водоемах насчитывается от нескольких десятков до сотен видов водных грибов. Так, в олиготрофном польском озере Ханча отмечено более 50 видов (Czeczuga, 1994), в дельте Нила — около 120 (El-Hissy, Khallil, 1989). На территории бывшего СССР описано около 540 видов облигатно водных грибов. В донных грунтах океана, морей и эстуариев найдено около 500 видов мицелиальных грибов (Shearer et al., 2007, цит по Пивкин, 2010). Стабильные условия среды океанов и сравнительно небольшое разнообразие субстратов не способствовало образованию большого числа различных видов донных морских грибов.

Из хитридиевых грибов в водоемах на различных растительных остатках обитают моноблефаридовые грибы *Monoblepharella*, *Gonopodia*. Ведущее место среди морских грибов принадлежит зооспоровым грибам, которых объединяет размножение при помощи одножгутиковых или двужгутиковых спор. Среди этой неоднородной в таксономическом отношении группы грибов наиболее массовыми являются траухитриевые грибы (Кузнецов, 1996). Число зарегистрированных видов грибов в различных морских и прибрежных водоемах составляет несколько десятков (табл. 3.2). Как видно, количество видов в лиманах и морской акватории сходно.

Можно выделить несколько видов грибов, которые встречаются в море и почти во всех лиманах. Это *Arenariomyces trifurcatus*, *Corallospora maritima*, *Halospheriopsis mediosetigera* из Ascomycota, *Penicillium sp.*, *Periconia prolifera* из анаморфных грибов.

Довольно богата гидромикота донных морских грунтов. Грибы данной группы подразделяются на облигатные морские грибы, весь жизненный цикл которых проходит в море, и вторичноморские грибы, также обитающие в пресных водах и на суше. Предполагается, что доля морских грибов составляет около 1 % от наземных видов (Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979, цит. по Пивкин, 2010). Исследования в Японском и

Таблица 3.2. Число видов морских грибов в северо-западной части Черного моря и приморских лиманах (по Северо-западная..., 2006)

Морская акватория	Лиманы	Всего видов
	Отдел Ascomycota	
37	30	41
	Отдел Basidiomycota	
2	2	2
	Отдел Anamorphic fungi	
31	30	33

Охотском морях выявили представителей 189 видов мицелиальных грибов из 68 родов, в основном из морфологической группы анаморфных грибов (117 видов из 36 родов) и *Ascomycota* (14 видов из 9 родов), среди которых преобладают виды родов *Penicillium*, *Aspergillus*, *Acremonium*, *Cladosporium*, *Geomyces*. Большая часть выделенных факультивно морских грибов представлена анаморфными грибами: *Penicillium* — 40 видов, *Aspergillus* — 10 видов, *Wardomyces* — 2 вида, *Geomyces* — 2 вида. Значительно реже, по сравнению с анаморфными грибами, в морских грунтах Японского моря встречаются грибы отдела *Ascomycota*. Это в основном представители класса *Plectomycetes*: роды *Aphanoascus*, *Eupenicillium*, *Microascus*, *Talaromyces*. Больше всего видов грибов было выделено из грунтов акваторий, испытывающих наиболее выраженное антропогенное воздействие (Пивкин, 2010).

Грибы из оомицетов имеют хорошо развитый неклеточный мицелий. Широко распространены сапролегниевые грибы. Виды родов *Aphanomyces*, *Pythiella* паразитируют на различных водорослях в морских и пресных водах. Хорошо развит мицелий у грибов родов *Saprolegnia*, *Aphanomyces*. Он быстро покрывает трупы попадающих в воду насекомых или погибших гидробионтов. Сапролегниевые грибы могут очень интенсивно развиваться на икре различных рыб, а также на ослабленных мальках (Kitancharoen et al., 1997). Некоторые виды (*Leptolegnia pontica*) паразитируют на морских беспозвоночных, в частности на ракообразных.

В сильно загрязненных акваториях встречаются грибы из лептомитовых (*Leptomitales*), например *Leptomitus lacteus*, иногда достигая значительной биомассы и создавая биопомехи в водоснабжении.

Из пероноспорных (*Peronosporales*) наиболее широко распространены представители семейства питиевых *Pythiaceae*. Они обитают не только в различных водоемах, но и на суше. Здесь встречаются как паразитические, так и сапрофитные формы. Большинство пресноводных (*Pythium gracile*, *P. tenue*) обитают на нитчатых зеленых водорослях. Как сапрофит и паразит морских водорослей встречается *P. marinum*.

В водной среде обитают дрожжевые грибы, у которых на протяжении всего жизненного цикла нет мицелия. Они размножаются вегетативно путем деления клеток.

«Первые сведения по вопросу о распространении дрожжей в море содержатся в работе Fischer (1894). Собранные им во время плавания по Атлантическому океану материалы свидетельствуют о том, что дрожжевые микроорганизмы встречаются не только в прибрежных районах, но и далеко от берега, в открытой части океана (Крисс, 1959, с. 219—220).

Анаморфные грибы, *Anamorphic fungi*, которые ранее называли несовершенными грибами (*Fungi imperfecti*) размножаются только бесполом путем — конидиями, спорами,

которые образуются экзогенно на мицелии или его выростах — конидиеносцах. Распространяются конидии ветром, течением воды, насекомыми. Это многочисленная группа грибов — около 2000 видов (Ainsworth..., 2008), число видов водных анаморфных грибов — несколько сот (Дудка, 1985). Наиболее обширный порядок несовершенных грибов — гифомицеты (Hyphomycetales). Распространены они в водоемах различного типа — озерах, реках, ручьях, временных водоемах, таких как дупла деревьев. Наиболее благоприятны для них условия хорошо аэрируемых небольших водоемов. В состав некоторых родов (*Gamphosporium*, *Mycocentrospora*, *Sporidesmium*) входят водные, амфибиотические и наземные виды. Поразительна способность грибов к распространению. Е.А. Кузнецов (2003) во временных соленых, образующихся при посыпании солью тротуаров, лужах в Москве обнаружил облигатно морские *Thraustochytrium pachydermum*, *Schizochytrium aggregatum*.

Особое место среди организмов, которые относятся к грибам или грибоподобным организмам, занимают микроспоридии (Microsporidia), тип или отдел царства грибов (Гавевская, 2007). Это очень своеобразная группа одноклеточных облигатных внутриклеточных паразитов различных организмов, в том числе водных. Из гидробионтов чаще всего ими заражаются рыбы, в меньшей степени моллюски, другие водные беспозвоночные. Чрезвычайно высокая специализация к паразитизму, уникальные механизмы внедрения в клетки хозяина, способность к массовому размножению в его организме, способность к преодолению барьеров внешней среды в виде криптических стадий — спор, широкое распространение позволяет называть их «вирусами из царства грибов».

В биосфере и гидросфере грибы выполняют колоссальную, до конца не оцененную работу по разложению органического вещества. Они способствуют значительному ускорению биогеохимических циклов, сбалансированности продукционных и деструкционных процессов.

Разнообразие форм жизни ошеломляет.

Среди этих форм видное место занимают водоросли — древнейшие про- и эукариотические фотосинтезирующие организмы...

Водоросли, 1989, с. 9

ВОДРОСЛИ

Понятие «водоросли» не систематическое, а экологическое, это сборная группа преимущественно водных растений. Наука о водорослях, альгология или фикология (лат. — *algae* или греч. — фико́с — водоросль), является разделом ботаники. Водоросли — типичные гидробионты, хотя многие из них обитают на суше во влажных местах. Приспособления к наземным условиям, где они также нуждаются во влаге, вторичны и свидетельствует об их широкой эколо-

гической пластичности. Это группа включает преимущественно древние организмы.

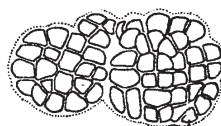
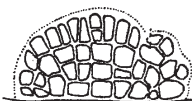
Исследования последнего времени показали (Масюк, Костіков, 2002), что по происхождению водоросли представляют собой гетерогенную группу преимущественно неродственных таксонов, связанных с разными группами лишенных пигментов гетеротрофных организмов, от которых они и произошли. Независимо от своего таксономического статуса, в водных сообществах водоросли играют сходную роль, связанную, прежде всего, с фотосинтетической активностью. Водоросли были первыми фотосинтезирующими, вырабатывающими кислород организмами в истории биосферы и эта важнейшая функция сохранилась до наших дней.

К прокариотическим относятся синезеленые водоросли (отдел Cyanophyta = Cyanoprocarvota). Таксономические принципы исключают возможность помещения того или иного организма в два или более таксонов. Если бы это было не так, то стоило бы считать, что Cyanophyta = Cyanobacteria в одинаковой мере относятся к миру бактерий и водорослей. Есть много признаков, сближающих синезеленые водоросли как с бактериями (отсутствие ядра и настоящих органелл клетки), так и с растениями (наличие хлорофилла, оксигенный фотосинтез, отсутствие бактериохлорофилла).

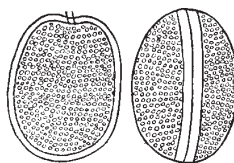
«...вряд ли правильно решать вопрос об уровне обособленности Cyanophyta от Bacteria путем формального подсчета признаков сходства и различия. Правильнее обсуждать его с позиций учения ...о ходе развития жизни на Земле и значимости появления конкретных свойств у организмов для развития всей ее биосферы. С этой точки зрения одно только наличие у Cyanophyta оксигенного фотосинтеза дает основание для обособления их от бактерий» (Кондратьева, 1995, с. 6).

По гидробиологической, функциональной роли в экосистеме, синезеленые ближе к водорослям. При современном состоянии мегатаксономии вопрос о принадлежности синезеленых к тому или иному мегатаксону выглядит уже как частный, поскольку, например, динофитовые водоросли, инфузории, споровики, кокцидии, гемоспоридии отнесены к царству Альвеолобионтов, а бурые, диатомовые, золотистые, желтозеленые, разножгутиковые грибы относят к царству Хромобионтов (Леонтьев, Акулов, 2002).

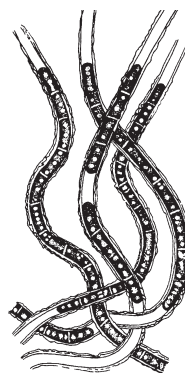
Синезеленые водоросли обычно делятся на три класса²: Chroococcophyceae, Normogoniophyceae, Chamaesiphonophyceae (Водоросли...1989). Известно около 2000 видов синезеленых. В их клетках есть хлорофилл **a**, каротиноиды и особые пигменты фикобилипротеиды, которые обнаружены также у красных водорослей и криптомонад. Довольно характерно образование слизистых оболочек отдельных кле-



Xenococcus kernerii

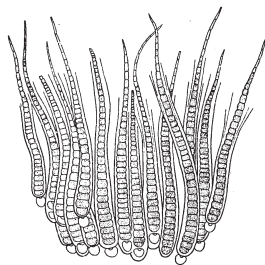


Exuviella compressa

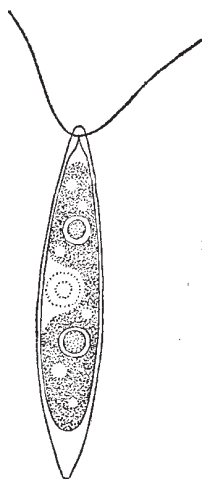


Symploca dubia

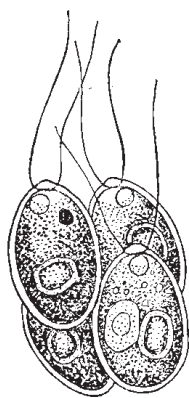
² В некоторых системах признают два первых класса (Algae of Ukraine...2006) или только один (Коваленко, 2009).



Calothrix contarenii



Chlorogonium elongatum



Pasheriella tetras

ток, колоний, трихомов. Ветвление нитчатых форм может возникать не в связи с разделением нитей из последовательно соединенных между собой клеток, а представлять собой ветвящийся слизистый чехол, как у *Rivularia haematites*. Колонии могут быть пластинчатыми, как у *Merismopedia*, кубическими, как *Eucapsis alpina*, в виде округлых подушек, как у *Xenococcus kernerii*. У синезеленых водорослей распространено обызвествление покровов или отложение железа. В ряде случаев карбонат кальция накапливается в таком количестве, что образуются камнеподобные массы, в которые погружены водоросли. В настоящее время, так же как и в архейских морях, в результате жизнедеятельности синезеленых водорослей образуются известковые строматолиты.

Синезеленые водоросли чрезвычайно широко распространены в водоемах различного типа. Нередко они образуют маты в водоемах с экстремально высокими температурами. К специфическим термофильным видам принадлежат *Mastigocladus laminosum*, *Phormidium laminosum*. Значительного развития синезеленые водоросли, такие как *Aphanothece salina* достигают в гипергалинных водоемах. Большое количество синезеленых водорослей в различных водоемах определяется их способностью к азотфиксации. Многие синезеленые водоросли известны как возбудители «цветения» в водоемах с замедленным водообменом — *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena flos-aquae*, *Aphanizomenon flos-aquae*.

Эукариотические или ядерные водоросли относятся к 11 отделам (Водоросли..., 1989). Существуют более сложные систематические построения (Масюк, Костіков, 2002), где Еукагуота делятся на несколько безранговых групп и отделы водорослей филогенетически отстоят далеко друг от друга, а в некоторых группах одновременно находятся и некоторые Protozoa (напр. Radiolaria). Наиболее обильными и разнообразными в гидроэкосистемах из эукариотических водорослей являются зеленые, диатомовые, бурые и красные водоросли.

Эвгленовые водоросли (Euglenophyta) объединяют около 900 видов. Это одноклеточные организмы, имеющие жгутиковый аппарат, хотя есть небольшая группа и безжгутиковых. Некоторые водоросли (род *Trachelomonas*) образуют домики различной формы. Наличие хлорофилла а и b определяет зеленую окраску, хотя есть и бесцветные формы. У большинства эвгленовых имеются стигмы, фоторецепторные органеллы. Обитают они преимущественно в пресных водах, в толще воды, в поверхностной пленке, на дне и на различных субстратах.

Отдел **золотистых** водорослей (Chrysophyta) включает около 1000 видов. Большинство — одноклеточные жгутиковые формы с 1—4 жгутиками. Размеры клеток варьируют от 2 до

120 мкм. Самые мелкие клетки у водорослей родов *Chromulina*, *Stenocalyx*. Наиболее крупные представители объединены в род *Mallomonas*. Клетки в большинстве случаев лишены клеточной оболочки, часто покрыты чешуйками кремнезема, которые могут образовывать панцирь, у некоторых имеются домики. Клетки разнообразны по форме, стенки состоят из клетчатки, пропитанной углекислой известью и солями железа. Домики могут прикрепляться к субстрату основанием (*Stephanoporos scherffelii*) или стебельком (*Rhizaster crinoides*).

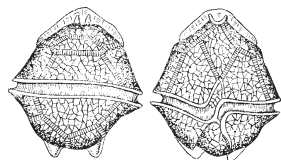
У некоторых золотистых образуются ризоподии, псевдоподии или аксоподии. Первые представляют собой длинные нитевидные образования до 140 мкм длиной, другие — более короткие и толстые. Для золотистых характерно образование цист размером до 20 мкм с толстыми стенками. Обитают преимущественно в пресных водах. Типичные местообитания — сфагновые болота с кислой водой. Некоторые водоросли родов *Chromulina*, *Synura*, *Dinobryon*, *Mallomonas* при массовом размножении могут вызывать «цветение» воды. Из морских золотистых известны кокколитофориды, образующие известковые кокколиты, из которых после отмирания образуются кокколитовые илы.

Отдел **желтозеленые** водоросли (Xanthophyta) объединяет около 1600 видов. Размеры клеток колеблются от 0,5 мкм до нескольких мм. Структура вегетативного тела различна. Есть клетки со жгутиками, ризоподиями, нитчатые колонии, прикрепленные к субстрату или планктонные. Некоторые имеют для прикрепления ризоидоподобные выросты (*Botrydium granulatum*). У некоторых подвижных форм имеется пигментное пятно — стигма.

Большинство желтозеленых — пресноводные организмы. Некоторые виды обитают в водоемах со своеобразным солевым режимом: *Chlorocordion salinarum* обитает в выщелоченном натриевом растворе урановых руд (Водоросли..., 1989). Однако предпочитают эти водоросли достаточно чистую воду непроточных водоемов с рН, смещенным в кислую сторону. Довольно редко они достигают значительного развития, некоторые желтозеленые являются внутриклеточными симбионтами простейших (зооксантеллы).

Водоросли отдела **рафидофитовых** (Raphidophyta) представляют небольшую группу, несколько десятков видов. Обитатели преимущественно пресных вод, небольших водоемов. Подвижные одноклеточные формы с парой жгутиков на переднем конце. В неблагоприятных условиях могут образовывать цисты.

Бурые водоросли (Phaeophyta) — преимущественно многоклеточные растения, чаще всего прикрепленные на дне. Известно около 1500 видов, хотя по данным некоторых ав-



Peridinium bipeps



Undaria pinnatifida

торов их меньше — около 900. Размеры бурых водорослей сильно варьируют: от нескольких микрометров до 30—50 м и больше (*Laminaria*, *Macrocystis*, *Sargassum*). Желтые и бурые пигменты придают водорослям характерную окраску. Форма таллома нитевидная, корковидная, мешковидная, пластинчатая со складками, ребрами, отверстиями, кустообразная. У сложно организованных бурых водорослей — *Laminaria*, *Fucus* — талломы дифференцированы на «стебли» и «листья» и напоминают цветковые растения. В строении таллома наблюдается специализация клеток. Органы прикрепления к субстрату имеют вид ризоидов или дискообразных разрастаний — базальных дисков. Наибольшего развития бурые водоросли достигают в морях умеренных и приполярных широт. Это один из основных источников органического вещества в литоральной зоне.



Sargassum sp.

Некоторые бурые водоросли достигают гигантских размеров. В прибрежной зоне океанов в умеренных и высоких широтах обоих полушарий Земли они образуют огромные заросли, настоящие подводные леса, (Steneck et al., 2002). Основу этих лесов в северном полушарии составляют роды *Laminaria*, *Macrocystis*, *Nereocystis*, в Южном из этой группы выпадает последний, однако добавляются роды *Lessonia*, *Ecklonia*.

«...одно морское растение, ввиду его важности, заслуживает особого рассмотрения. Это бурая водоросль *Macrocystis pyrifera*. Я не думаю, чтобы стебель какого-то другого растения достигал такой громадной длины, как 360 футов [более 110 м], о которых говорит капитан Дж. Кук. Число живых существ всех отрядов, существование которых непосредственно зависит от этой бурой водоросли, поразительно» (Дарвин, 1983, с. 217—218).



Pinnularia major

Отдел **диатомовых** водорослей (Bacillariophyta) отличается значительным видовым богатством и включает, по данным разных авторов, от 12 до 25 тысяч видов. Их отличительной чертой является наличие минерального панциря, состоящего из кремнезема (диоксид кремния SiO_2) с примесями железа, алюминия и магния, связанных органическим матриксом. Размеры клеток диатомовых варьируют в широких пределах — от 4 до 2000 мкм. Панцирь состоит из двух частей — эпитеки и гипотеки, вкладывающихся друг в друга. Очертания панциря могут быть различной формы, водоросли могут выглядеть как цилиндры, диски, шары, плоские прямоугольные, треугольные, ромбические коробочки, палочки, иглы. Форма и строение панциря имеют важнейшее таксономическое значение. Различают два типа общей формы диатомовых: с лучевой симметрией (центрический тип) и билатеральной симметрией или асимметрией — пеннатный тип. Створки панцирей большинства пеннатных диатомей имеют шов в виде сквозных щелей. Швы обеспечивают сообщение протопласта с внешней сре-

дой и способность к движению. Хорошо развит шов у водорослей семейства Naviculaceae.

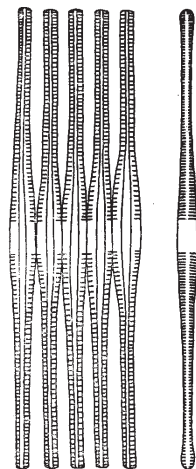
Колонии, как правило, образуются клетками, не способные к самостоятельному движению. Колонии могут быть нитевидными (*Melosira*, *Nitzschia*), лентовидными (*Fragillaria*, *Achnanthes*), веерообразными (*Licmophora*, *Meridion*), зигзагообразными (*Tabellaria*, *Diatoma*), звездчатыми (*Synedra*, *Asterionella*), студенистыми бесформенными (*Thalassiosira subtilis*), студенистыми ветвистыми (*Cymbella caespitosa*).

Диатомовые водоросли широко распространены; они населяют пресные и соленые, стоячие и текучие водоемы. В открытой части океана диатомовые могут распространяться до глубин 80—350 м. В соленых водах преобладают центрические, а в пресных — пеннатные диатомовые. Наиболее разнообразны по составу группировки диатомовых перифитона. В пресных водоемах распространены и могут достигать массового развития *Aulacoseira granulata*, *Stephanodiscus hantzschii* (вплоть до массового «цветения» воды), *Navicula cryptocephala*, а также виды *Tabellaria flocculosa*, *Fragillaria capucina*, *Achnantes lanceolata* и другие.

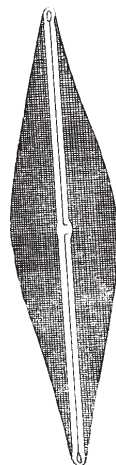
О значении диатомовых водорослей в биосфере свидетельствует и то, что около ¼ мировой первичной продукции, создаваемой растениями, приходится именно на диатомовые (Биол. энциклопедич. словарь, 1986). Значительную биогеохимическую роль диатомовых водорослей определяет их активное участие в круговороте кремния. Ежегодно в Мировом океане они поглощают около $3 \cdot 10^9$ т этого элемента, значительная часть которого накапливается в гидроэкосистемах в нерастворимых соединениях.

Динофитовые водоросли (Dinophyta) — преимущественно одноклеточные. Известно около 3000 видов этих водорослей из пресных и морских водоемов. Размеры их колеблются от нескольких до 1500 мкм. Тело большинства динофитовых покрыто так называемой текой, часто образующей панцирь, состоящий из нескольких щитков. Подвижные динофитовые передвигаются в воде с помощью двух жгутиков, например, *Ceratium hirundinella*, *C. cornutum*. Динофитовые, ведущие прикрепленный образ жизни (*Stylodinium sphaera*), имеют подвижные зооспоры. При неблагоприятных условиях многие панцирные виды образуют толстостенные цисты, по форме напоминающие вегетативные клетки.

«При интенсивном цветении воды 2—3 вида водорослей могут образовывать очень большую биомассу. Обычно это динофлагеллаты. Например, осенью 1993 года был обнаружен всего один вид *Gyrodinium splendens*, обитающий в маленькой эвтрофизированной солоноватоводной лагуне, связанной с Днестровским лиманом. Эта популяция имела $3,8 \cdot 10^6$ клеток в литре, с биомассой $92,3 \text{ мг/м}^3$. При этом не было обнаружено ни одного вида диатомовых» (Zaitsev, Mamaev, 1997, с. 50).

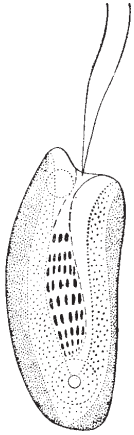


Fragillaria crotonensis



Navicula cuspidata

Многие виды динофитовых водорослей токсичны или потенциально токсичны и опасны для гидробионтов и чело-



Cryptomonas erosa

века. Из почти 90 видов ядовитых водорослей, относящихся к диатомовым, рафидофитовым, золотистым, более 60 видов принадлежат именно к динофитовым (Рябушко, 2003).

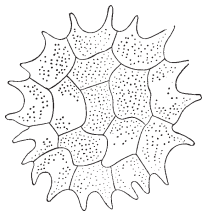
Криптофитовые водоросли (Cryptophyta) объединяют около 200 видов водорослей, в основном пресноводных и солоноватоводных. Размеры клеток около 5—20 мкм. Имеется пара жгутиков. Питаются не только автотрофно, сапрофитно, но и фаготрофно. Большинство криптофитовых обитает в небольших малопроточных водоемах, в планктоне, нейстоне, реже в бентосе. Для нейстона типична *Cryptomonas polyuris*, в загрязненных водах массового развития могут достигать *C. caudata*, *C. compressa*.

Глаукоцистофитовые (Glaucocystophyta) выделены в самостоятельный отдел на основании наличия уникального фотосинтетического аппарата, который представлен цианеллами — видоизмененными симбиотическими синезелеными водорослями, потерявшими способность к самостоятельному существованию вне тела хозяина, а также отложением в цитоплазме муреина и крахмала как запасного продукта (Масюк, Костіков, 2002).

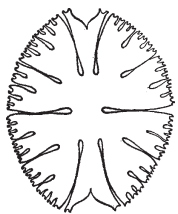
Красные водоросли (Rhodophyta) или багрянки — преимущественно морские растения. В этом отделе около 4000 видов, более 600 родов. В пресных и слабосоленых водоемах обитает немногим более 50 видов. Морские багрянки в большинстве своем — крупные многоклеточные формы, размером порядка сантиметров, десятков сантиметров. Форма тела очень разнообразна: одноклеточные (*Cyanidium caldarium*), пластинчатые рассеченные, корковые слоевища на различных субстратах (*Lithothamnion*), нитчатые (*Bangia*), выделяющие слизь одноклеточные красные водоросли (*Chroatece mobilis*) образуют слизистые скопления или неопределенных очертаний пленки (*Porphyridium*).

Красные водоросли широко распространены во всех морях, однако прослеживается тенденция к снижению таксономического богатства к высоким широтам. Наличие красных пигментов позволяет обитать им на значительных глубинах — 100—200 м, однако массовое их распространение наблюдается на глубине 40—60 м.

Отдел **зеленых** водорослей (Chlorophyta) объединяет свыше 4000 видов микроскопических и макроскопических растений. Микроскопические зеленые водоросли могут иметь жгутики, объединяться в колонии различной формы. Так, вольвоксовые (порядок насчитывает более 100 видов) представлен как одиночными жгутиковыми формами (*Polysommella agilis*, *Pedinoperopsis gracilis*), так и колониальными — *Pandorina morum*, *Gonium pectorale*. Крупные, до 2 мм в диаметре, колонии *Volvox* включают десятки тысяч соединенных плазмодесмами клеток, среди которых наблюдается сложная диф-



Pediatrum boryanum

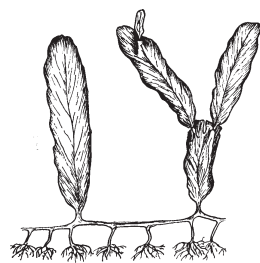


Micrasterias rotata

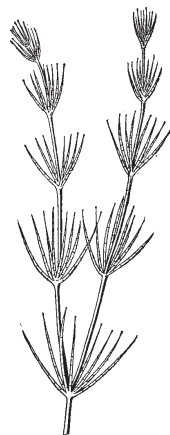
ференциация на вегетативные и генеративные. Водоросли порядков тетраспоровых, хлорококковых, сфероплеевых, хлорелловых, хлоросарциновых представлены в основном микроскопическими неподвижными прикрепленными и неприкрепленными формами. Тетраспоровые, сфероплеевые и хлорококковые — обычные обитатели пресноводных водоемов с замедленным водообменом. Хлорелловые — преимущественно почвенные водоросли, однако встречаются и в солоноватоводных водоемах, а также выступают как эндосимбионты. Водоросли порядков улотриковых, кладофоровых, эдогониевых объединяют около 1200 видов многоклеточных нитчатых, разноразветвленных, пластинчатых форм, чаще всего макроскопических размеров. У водоросли *Ulothrix zonata* нити простой формы, *Ulva rigida* имеет таллом в виде пластины с гофрированными краями, у *Enteromorpha intestinalis* таллом в виде полой трубки (отсюда русское название кишечноца), колонии *Pringsheimiella scutata* распластаны по субстрату. Кладофоровые представлены водорослями в виде простых или разветвленных нитей, прикрепленных к субстрату. У кладофоры (*Cladophora*) для прикрепления служат ризоиды, у видов рода *Pithophora* встречаются своеобразные прикрепительные образования — геликоиды — в виде коротких отростков, обхватывающих субстрат. Некоторые виды (*Cladophora egagropila*) образуют шаровидные плавающие колонии.

К классу сифоновых водорослей (Siphonophyceae) относятся зеленые водоросли с неклеточной структурой вегетативного тела. Класс насчитывает около 500 видов, преимущественно обитателей теплых морей. Водоросли родов *Caulerpa*, *Dasycladus* широко распространены на защищенных от прибою мелководьях.

Стрептофитовые водоросли (Streptophyta) объединяют зигнемовые (Zygnematomphyceae), харовые (Charophyceae) и некоторые нитчатые и пластинчатые формы. Большинство водорослей из класса зигнемовых — одноклеточные или нитчатые, обитают преимущественно в пресных водах. В этот класс входит более 4700 видов водорослей. Больше всего видов в порядках зигнемовых и десмидиевых. Первые — многоклеточные водоросли в виде однорядных неразветвленных свободноплавающих, реже прикрепленных, нитей. Широко распространены нитчатые макроводоросли *Spirogyra*, *Zygnema*. Десмидиевые — преимущественно одноклеточные водоросли, изредка образуют нитевидные или слизистые колонии. Обычно их клетки состоят как бы из двух симметричных половинок, разделенных более или менее глубокой перетяжкой. Таковы, например, *Cosmarium subquassillus*, *Euastrum validum*. Для десмидиевых характерно наличие пор в оболочках, через которые выделяется слизь, об-



Caulerpa sp.



Chara fragilis



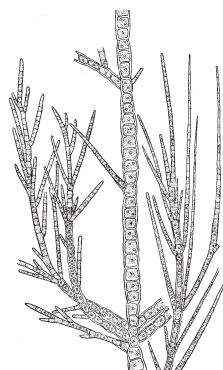
Nitella syncarpa

Таблица 3.3. Видовое богатство и биотопическая приуроченность современных водорослей

Отделы водорослей	Число видов	Море	Континентальные воды
Procaryota			
Суанопхита = Суанопрокарйота	2000	+	+
Eucaryota			
Еугленопхита	900	+	+
Хризопхита	1000	+	
Хантопхита	1600		+
Рафидопхита	20		+
Фаеопхита	1500 (900—1500)	+	
Вациллариопхита	12000 (25000)	+	+
Динофхита	3000	+	+
Криптофхита	200		+
Глаукоцистопхита	10		+
Родопхита	4000	+	
Хлорофхита	4000	+	+
Стрептофхита	12000		+



Uronema confervicolum



Stigeoclonium lubricum

волакивающая клетки или связывающая их в цепочки, а также служащая основой своеобразного движителя при перемещении клеток по субстрату. К харовым водорослям относятся около 300 видов. Это макроскопические формы размером от несколько десятков см до 1—2 м. Слоевища имеют вид кустовидно ветвящихся членисто-мутовчатых побегов, укореняющихся на дне водоемов с помощью тонких ризоидов. Харовые не только внешне, но и в некоторых чертах внутреннего строения (дифференциация клеток таллома) сходны с высшими растениями. Обитают они преимущественно в пресных водоемах разного типа, особенно интенсивно развиваясь в литорали озер и в прудах. Крупные талломы, часто с большим содержанием карбоната кальция, активно заселяются эпифитными водорослями.

Современные водоросли широко распространены в гидросфере, а их богатство составляет более 45 тысяч видов (табл. 3.3). Широко распространены водоросли с различными пигментными системами, микроскопические свободноплавающие или прикрепленные, макроскопические формы, некоторые из которых достигают гигантских размеров.

ВЫСШИЕ ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ

Высшие растения происходят от ринофитов, первых наземных макрофитов, существовавших около 400 млн. лет назад. Современные высшие водные растения — таксономически очень разнородная группа организмов. Они в различной степени связаны с водной средой, что делает выделение именно водных растений достаточно условным. К.А. Кокин (1982) предложил общую схему смены биотопов в эволюции высших растений, из которых некоторые стали водными: море — пресная вода — суша — пресная вода — море. Потому в своей организации они несут черты как атмо-, так и гидробионтов. Высшие растения — это один из важных компонентов гидроекосистем, особенно в континентальных водоемах.

Рассматривая разнообразие водных растений нельзя не отметить, что в настоящее время резко возрос интерес к экосистемам увлажненных территорий и связанных с ними водных объектов, так называемых ветлендов (англ. *wetland* — влажная земля). Судя по названию, речь идет о наземных экосистемах, хотя исследования в значительной мере связаны с водными местообитаниями. Подход к ветлендам как единой экосистеме приводит к тому, что список растений, произрастающих в них, включает, например, харовые водоросли и древесное растение ольху (Bornette et al., 1998). Такой же подход характерен и для исследований соленых маршей — заболоченных, находящихся в зоне влияния морских приливов, прибрежных территорий. Это происходит оттого, что высшие водные растения — достаточно условно обозначенная группа, среди которых есть как настоящие гидробионты, так и амфибионты.

О видовом богатстве высших водных растений различных регионов позволяют судить следующие данные: флора этих растений на территории бывшего СССР составляла около 260 видов (Кокин, 1982). Список растений, обнаруженных в днепровских водохранилищах, включает 140 видов (Растительность..., 1989), правда, сюда входят и виды наземных растений, произрастающие на мелководьях при снижении уровня водохранилищ. Из 950 видов сосудистых растений Дунайского биосферного заповедника около 8 % (74 вида) отнесены к собственно водным растениям (Біорізноманітність..., 1999). В водоемах и водотоках Беларуси насчитывают около 170 видов сосудистых растений, из которых полностью погруженных гидрофитов 15 видов (Гигевич и др., 2001). В бассейне Волги к числу водных и заходящих в воду растений относится 543 вида. При этом важно отметить, что около 100 из них имеют гибридную природу (Папченков, 2007).

Высшие растения морфологически представляют собой сложные многоклеточные, макроскопические (за исключе-

Как показывает их строение и образ жизни, высшие водные растения имеют наземное происхождение, однако благодаря специальным приспособлениям адаптировались к жизни в водной среде.

Stanczykowska, 1997, с. 93

нием некоторых стадий развития) организмы. Путь их эволюционного становления был связан с выработкой адаптаций к аэриобионтному существованию, в том числе — развитие опорных структур, половое размножение вне капельно жидкой воды. Высшие растения объединяют не менее 30 000 видов. Число высших растений, перешедших к существованию в водной среде или тесно с ней связанных на два порядка меньше — по разным оценкам — от двух до пяти сотен видов.

Ниже приведен ряд свойств, характерных для высших водных растений (табл. 3.4).

Водные растения есть практически среди всех отделов высших растений: моховидных (Bryophyta), плауновидных (Lycopodiophyta), хвощевидных (Equisetophyta), папоротниковидных (Polypodiophyta), цветковых (Anthophyta).

Большинство высших водных растений широко распространены, а некоторые виды — почти космополиты. Они могут расти в самых различных условиях, как в пресных, так и в минерализованных водоемах.

Из **моховидных** в водной среде обитают виды семейств риччиевых — *Riccia fluitans*, *Ricciocarpus natans* и *R. fluitans*. Наличие воздухоносных полостей позволяет им свободно плавать на поверхности воды. Прикрепляясь к различным субстратам на дне, обитают *Marsupella aquatica* из юнгерманиевых, *Cincliodotus fontinaloides* из бриевых мхов, *Drepanocladus fluitans*, широко распространен *Fontinalis antipyretica*.

Таблица 3.4. Основные характеристики высших водных растений (по Гигевич и др., 2001)

Функции	Адаптационные характеристики
Размножение	<p>Большинство видов водных растений цветет и плодоносит над водой, некоторые виды приспособлены к подводному опылению.</p> <p>Однолетних растений мало, большая часть видов — многолетники.</p> <p>Широко распространено вегетативное размножение при помощи корневищ, частей стеблей, почек, турионов.</p> <p>Некоторые виды размножаются только вегетативным путем.</p>
Строение вегетативного тела	<p>Значительное увеличение подводной поверхности относительно массы за счет тонких листьев, расчленения листовой пластинки и т.п.</p> <p>Сильно развита гетерофилия — различное строение листьев и вегетативных органов в водной и воздушной среде.</p> <p>У погруженных слабо развиты механические опорные элементы листьев и стеблей.</p> <p>Увеличение фотосинтезирующей поверхности за счет хлорофилл-содержащих клеток эпидермиса.</p> <p>Слабо развиты проводящие сосуды и корневая система.</p>
Расселение	<p>Семена и плоды распространяются животными и течением воды.</p> <p>Многие растения легко расселяются вегетативными органами и фрагментами.</p>

«Бриофиты — заметный, бросающийся в глаза элемент водной флоры в лесных потоках в восточной части Теннесси. Из пяти наиболее распространенных в потоке мхов один — листовый печеночный (*Porella pinnata*), один — таллоидный печеночный (*Pelia epiphylla*) и три листостебельных (*Fontinalis* sp., *Brachythecium campestris*, *Amblistegium* sp.) *Porella* имела наибольшую биомассу» (Steinman, Doston, 1993, с. 17—26).

Из листостебельных мхов особо следует отметить сфагновые. Род *Sphagnum* объединяет более 300 видов. К собственно водным можно отнести *S. cuspidatum* и *S. obtusum*. Растут они в слабоминерализованных водоемах в виде сплавин, играют важнейшую роль в процессах заболачивания озер и образования торфа.

Водные мхи обитают в различных водоемах. Обобщенная характеристика местообитаний следующая: низкое содержание органических веществ в воде, стабильность во времени водных потоков с умеренным и сильным турбулентным течением (Stream Bryophyte Group, 1999). Вполне обычны мхи и в малопоточных водоемах.

Из **плауновидных** гидробионтные формы имеются в семействе полушниковых (Isoëtaceae). Шильник или полушник озерный *Isoëtes lacustris* высотой до 20 см образует подводные луга, в особенности на песчаном дне озер. При высыхании участков дна или всего водоема у этих растений образуется наземная форма.

Хвощевидные известны с верхнего девона, расцвет их пришелся на карбоновый период, когда заросли огромных каламитов оставляли основу заболоченных лесов. В настоящее время существует всего один род *Equisetum* с несколькими видами. Из них хвощ речной *E. fluviatile*, хвощ топяной *E. heleocharis* образуют заросли в прибрежной зоне литорали озер, небольших водоемов.

Папоротниковидные, также очень древний отдел высших растений, известный с карбона, в отличие от хвощевидных, и в настоящее время обладает значительным богатством видов и форм. Здесь насчитывается около 300 родов и 12 000 видов. Довольно много водных растений. Около десяти видов включает семейство сальвиниевых (Salvinaceae), обитающих в тропических водоемах и в умеренных широтах. Плавающий на поверхности небольшого размера папоротник *Salvinia natans* — довольно обычное растение в прибрежной зоне водоемов Европы, имеет надводные овальные, покрытые ворсинками несмачиваемые водой листья и подводные, перисторассеченные, напоминающие ризоиды. В тропиках обитает сальвиния ушковидная *S. auriculata*. На поверхности воды плавают и небольшие растеньица папоротника *Azolla*. Особенностью этого растения является симбиоз с синезеленой водорослью *Anabaena azollae*, фиксирующей азот, необходимый папоротнику. В тропиках этот папоротник спе-

циально разводят на рисовых полях, используя в качестве естественного азотного удобрения. В погруженном состоянии обитают и некоторые виды папоротников рода *Pilularia*.

Цветковые растения — самый богатый видами отдел высших растений. Включает около 240 000 видов. Среди растений встречается множество разнообразных жизненных форм и экоморф, которые, однако, можно свести к двум основным — древесным и травянистым. Все связанные с водной средой цветковые растения (как, впрочем, и других отделов) представлены травянистыми формами. Их размеры могут составлять от нескольких сантиметров до нескольких метров. Еще в XIX веке русский ботаник А.Н. Краснов выдвинул гипотезу о вторичном происхождении травянистых форм цветковых растений от древесных.

«Формирование травянистых форм происходило в самых различных климатических условиях и в самых различных экосистемах. Многие травы возникли в ходе гидрофильной эволюции. К водной среде травы приспособлены лучше, чем кустарники, а тем более деревья» (Тахтаджян, 1980, с. 9).

Цветковые растения делятся на два больших класса — двудольные и однодольные. В каждом есть виды, связанные с водной средой или околводными местообитаниями.

Порядок нимфейноцветные (Nymphaeales) включает семейства настоящих гидрофитов. В семействе кабомбовых (Cabombaceae) всего несколько родов. Кабомба (*Cabomba*) произрастает в водоемах тропической и умеренной зон Америки. Это многолетние водные травы с корневищем, плавающими и подводными листьями. Бразения (*Brasenia*) населяет водоемы Азии, Америки и Африки, встречается на Дальнем Востоке.

Семейство нимфейных или кувшинковых (Nymphaeaceae) включает несколько родов: кувшинка (*Nymphaea*), кубышка (*Nuphar*), виктория (*Victoria*), барклайя (*Barclaya*), эвриала (*Euryala*), ондина (*Ondinea*). Растения этого семейства распространены очень широко. Род кувшинка — космополитный, а кубышка произрастает повсеместно в умеренной области северного полушария. Эвриала растет только в Юго-Восточной Азии, а два вида виктории — только в Южной Америке. Ондинеи растут только в западной Австралии, барклайя распространена в Юго-Восточной Азии и Новой Гвинее.

Нимфейные — многолетние корневищные травы, кроме однолетней эвриалы. Корневища или клубни служат для запасания питательных веществ, обеспечивают вегетативное размножение. У кубышки желтой (*Nuphar lutea*), кувшинки белой (*Nymphaea alba*) и чистобелой (*N. candida*) корневища очень массивные, в несколько сантиметров толщиной, от которых отходят листовые черешки. Листья могут быть как плавающие, так и погруженные, в зависимости от глубины водоема и проточности. Кубышки при высыхании водоема образуют

наземную форму. В водотоках с умеренным и сильным течением, а также на глубине кубышка вообще не образует плавающих листьев, имеет сильно гофрированные придонные листовые пластины с короткими черешками.

Самые крупные листья у *Victoria*, они могут достигать в диаметре 2 м. У эвриалы устрашающей (*E. ferox*) плавающие листья также довольно крупные — до 1—1,3 м в диаметре.

«В восточной Азии украшает водоемы гигантская кувшинка *Euryala ferox* — однолетнее растение. Огромные листья гигантских кувшинок поддерживаются целой сетью мощных жилок, отходящих во все стороны от листового черешка. Интересна особенность цветения: цветы раскрываются у растений, выросших на неглубоких местах, на глубине не более 20 см, в более глубоких местах цветки не раскрываются и процесс самоопыления происходит под водой» (Воронихин, 1953, с. 203—204).

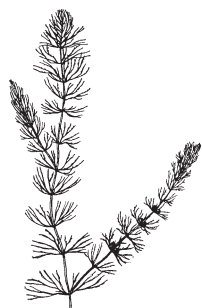
Заросли нимфейных на мелководьях водоемов бывают очень плотными, плавающие листья иногда полностью покрывают поверхность воды, что значительно снижает подводную освещенность.

В семействе роголистниковых (*Ceratophyllaceae*) всего один род — роголистник (*Ceratophyllum*). Широко распространен роголистник погруженный *C. demersum*, а также полупогруженный — *C. submersum*. Длинные тонкие стебли несут мутовки рассеченных листьев. Корень у растения отсутствует, поэтому растение пребывает в свободноплавающем погруженном состоянии. Часто роголистники сильно разрастаются и буквально заполняют небольшие водоемы. Признаком специализации к водному образу жизни является подводное опыление цветков.

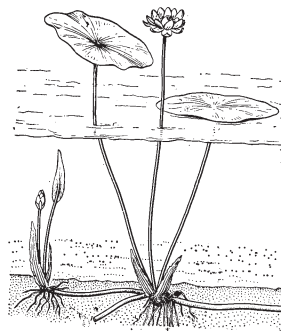
Семейство лотосовых (*Nelumbonaceae*) распространено в тропических и субтропических областях: Индии, Юго-Восточной Азии, на севере Австралии, Дальнем Востоке, в дельте Волги (*Nelumbo nucifera*, лотос орехоносный) и в Новом Свете (*N. lutea*, лотос желтый). Это растение имеет как плавающие, так и поднимающиеся над водой листья.

В довольно большом семействе лютиковых (*Ranunculaceae*) из 2000 видов всего несколько связаны с водной средой. Водяной лютик или шелковник (*Batrachium*) водное растение с погруженными и плавающими листьями. Встречается он, так же как и лютик плавающий *B. fluitans*, в слабопроточных водоемах. Растения рода калужница (*Caltha*) произрастают либо в сильно увлажненных местах по берегам водоемов (*C. palustris*), либо ведут амфибионтный образ жизни.

Говоря о растениях заболоченных переувлажненных местообитаний, нельзя не упомянуть саррациниевых (*Sarraceniaceae*), произрастающих в Северной Америке. Они замечательны тем, что являются самыми большими плотоядными растениями. Их ловчие кувшинообразные листья, куда попадают насекомые, могут достигать длины 70—80 см.



Ceratophyllum demersum



Nelumbo nucifera

В подклассе кариофилид (Caryophyllidae) (куда входят такие чисто наземные семейства как кактусовые и гвоздичные) в семействе гречишных (Polygonaceae) встречаются водные виды, например, из рода горец (*Polygonum*) — *P. barbatum* и *P. amphibium*, из шавелей — *Rumex aquaticus* — щавель водяной.

В подклассе диллениид (Dilleniidae) также объединены почти исключительно наземные растения и только в семействе первоцветных (Primulaceae) имеется род турча (*Hottonia*), включающий гидрофитные растения с плавающими и погруженными перисто-рассеченными листьями.

Довольно обширное семейство молочайных (Euphorbiaceae), в котором около 7500 видов, также имеет немногочисленных представителей гидрофлоры. Южноамериканский филантус (*Phyllanthus fluitans*) — свободно плавающее на поверхности воды растение с округлыми листьями.

В подклассе розид (Rosidae) в целом немного водных видов. В семействе росянковых (Droseraceae), объединены насекомоядные растения. Росянка круглолистная — *Drosera rotundifolia* — обитает в болотах; ее семена с воздушной камерой приспособлены для распространения водой. Настоящим водным растением является альдрованда пузырчатая — *Aldrovanda vesiculosa*, свободно плавающая в водоеме. Для захвата добычи ей служат две складывающиеся половинки листовой пластинки, на которых находятся чувствительные волоски и железки, выделяющие секрет. Добычей являются мелкие плавающие гидробионты.

Целый порядок подостемовые (Podostemales) с семейством Podostemaceae, в которое входит 130 видов, состоит из очень специфических водных растений. Они широко распространены в тропиках, а некоторые виды произрастают и в умеренных широтах Северной Америки. Эти растения приспособились жить в бурных горных потоках, водопадах. Обитание в таких условиях определило их морфологический облик, сходный с печеночными мхами или водорослями. Прочное прикрепление к субстрату обеспечивают волоски на нижней стороне таллуса или слоевища (как видно, даже название морфологических структур сходно с водорослями). Прикрепительные выросты — габтеры — напоминают аналогичные органы у бурых водорослей. У растений родов *Tristicha*, *Podostemon* таллус похож на ползучие корневища; у представителей рода *Lawia* таллус листовидный, плотно прижат к субстрату и напоминает лишайник. Подостемовые бывают очень обильны в текущих водах, размеры их варьируют от нескольких десятков сантиметров до метра. Опыление цветков происходит вне воды, семена распространяются течением, могут переноситься птицами.

«Заселяя твердые субстраты в текущих водах, *Podostemaceae* образуют сложные биотопы, динамика которых тесно связана с колебаниями уровня воды в тропических водотоках. Жизненный цикл этих водных макрофитов зависит не только от скорости течения потока, но также от мутности: распределение видов *Podostemaceae* зависит от распределения «темных» и «светлых» вод в тропических реках. В реке Урубубу (Бразилия) крупные растения *Phyncholacis hydrocichorium* с ветвями 15 см длиной и 4 см шириной отмечены на течении 1—2 м/с посредине водопада Лундойя, в то же время некрупные формы с ветвями 6 см и шириной 1,5 см произрастали в местах, где скорость потока не достигала 0,1—0,5 м/с» (Odinetz et al., 1998, с. 1083—1084).

В порядке миртовых (*Myrtales*) некоторые виды семейства меластомовых (*Melastomaceae*) обитают в мангровых зарослях. К этому же порядку принадлежит семейство рогульниковых (*Trapaeseae*), куда входит всего один род — водяной орех *Trapa* (насчитывает около 30 видов), произрастающий в Африке и Евразии. Длинный гибкий, плавающий в воде, стебель растения прикреплен ко дну прошлогодним орехом. У водяного ореха плавающего — *T. natans* выражена гетерофиллия: подводная часть стебля несет рассеченные прилистники, а на поверхности воды находится розетка ромбовидных листьев на черешках со вздутиями, выполняющими роль поплавков.

В семействе сланоягодниковых (*Halorogaseae*) погруженноводные растения принадлежат к роду уруть (*Myriophyllum*), в который входит более 40 видов, распространенных по всему земному шару. Длинные свободноплавающие погруженные стебли несут мутовки перисто-рассеченных листьев. Соцветия выступают из воды, цветки ветроопыляемые. Широко распространена и создает обильные подводные заросли уруть колосистая — *M. spicatum*.

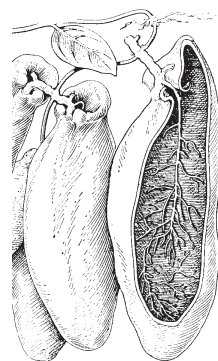
Представители семейства ризофоровых (*Rhizophoraceae*) из родов *Rhizophora*, *Bruguiera*, *Ceriops* и *Kandelia* играют важнейшую роль в формировании мангровых экосистем, поскольку именно эти растения образуют основу зарослей на границе суши и моря в тропиках и субтропиках. Во время высоких приливов заросли почти полностью оказываются под водой. Унесенные в море проростки ризофоровых многие месяцы может переносить вода, после чего они дают начало новым зарослям.

В порядке гераниевых (*Geraniales*) совсем немного водных растений. В семействе бальзаминовых один монотипный род — *Hydrocera* включает погруженные растения.

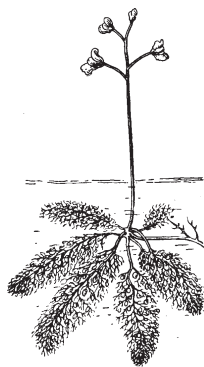
Из подкласса астерид (*Asteridae*) следует упомянуть очень оригинальное растение семейства ластовневых (*Asclepiadaceae*) — дисхидию Раффлеза (*Dischidia rafflesiana*). Эта эпифитная лиана создает своеобразные фитогенные микроводоемы из мешковидных листьев, куда в накапливающуюся в них воду проникают ее собственные воздушные корни. Из семейства вахтовых (*Menyanthaceae*) широко распростране-



Trapa natans



Dischidia rafflesiana



Utricularia sp.



Hippuris vulgaris



Sagittaria sagittifolia

ны болотные растения вахта трехлистная — *Menyanthes trifoliata* и болотоцветник кувшинковый — *Nymphoides peltata*.

Порядок губоцветных (Lamiales) включает семейство болотниковых (Callitrichaceae). Болотник болотный (*Callitriche palustris*) распространен на мелководьях водоемов в умеренной зоне.

Из растений порядка норичниковых (Scrophulariales) гидрофитами являются представители семейства пузырчатковых (Lentibulariaceae), которое насчитывает более 200 видов. Они принадлежат к плотоядным растениям. Пузырчатка обыкновенная — *Utricularia vulgaris*, а также другие виды этого рода (*U. minor*, *U. intermedia*) обитают в умеренной зоне. Свое название пузырчатка получила за множество ловчих пузырьков, куда, как в ловушку, попадают мелкие водные животные. Растения рода жирянка (*Pinguicula*) произрастают во влажных местах, на болотах. Ловчие функции у них выполняют листья.

В монотипном семействе хвостниковых (Hippuridaceae) только один род — водяная сосенка (*Hippuris*). Водяная сосенка обыкновенная (*H. vulgaris*) широко распространена в умеренной зоне северного полушария. У нее развита гетерофиллия: мелкие (1—4 см) жесткие надводные листья сменяются тонкими, до 10 см длиной, подводными.

Подкласс алисматид (Alismatidae) из класса однодольных включает около 500 видов водных или болотных растений. Сусак зонтичный — *Butomus umbellatus* (семейство сусакных Butomaceae) широко распространен в умеренных широтах Азии и Европы, натурализовался в Северной Америке. Растение имеет длинное корневище, листья и цветы выходят из воды. Семейство лимнохарисовых (Limncharitaceae) включает тропические и субтропические растения. Растения рода *Tanagocharis* распространены в Африке, Азии, Австралии, роды *Limncharis* и *Ostenia* представлены в тропической флоре американского континента. Это водные или земноводные растения с плавающими или прямостоячими вне воды листьями. В семействе частуховых (Alismataceae) около 100 видов водных и земноводных растений. Стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia*), произрастая на мелководьях или вблизи воды, имеет характерные листья стреловидной формы и безлистую цветоножку, выходящую из корневища. В более глубоких местах наблюдается гетерофиллия — существование трех типов листьев — стреловидных, линейных подводных и плавающих длинночерешковых. На относительно больших глубинах (до 5 м) стрелолист имеет только линейные лентовидные листья, приобретая общий габитус совершенно иного растения, больше похожего на валлиснерию. Род *Sagittaria* включает около 20

видов: стрелолист вальковатый (*S. teres*), трехраздельный (*S. trifolia*), цепкоплодный (*S. lappula*) и другие. Большинство родов семейства принадлежит собственно частуховым (*Alismaceae*). Широко распространена частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica*). Полностью погруженной в воду растет частуха Валленберга (*A. wahlenbergii*). Листья у неё узкие, линейные. Обитает на побережье Балтики.

Семейство водокрасовых (*Hydrocharitaceae*) включает около 120 видов растений, связанных с водной средой. Широко распространены водокрас обыкновенный (*Hydrocharis morsus-ranae*) и телорез алоэвидный (*Stratiotes aloides*). Небольшие розетки водокраса собраны из округлых листьев. У телореза листья толстые, с воздушными полостями. Произрастает в погруженном и полупогруженном состоянии, может полностью покрывать поверхность небольших водоемов. Оттелия частуховидная (*Ottelia alismoides*) похожа по общему габитусу на частуху, однако, произрастая на дне, почти полностью погружена в воду. Многие водокрасовые — настоящие погруженные гидробионты. Широко распространилась в Европе завезенная из Северной Америки элодея канадская (*Eloдея canadensis*) с длинными стеблями, покрытыми мелкими листьями. Легко размножаясь вегетативно, она может заполнять небольшие водоемы.



Hydrocharis morsus-ranae



Ottelia alismoides

«Впервые элодея канадская обнаружена Андре Мишо в 1791 г. в Северной Америке, в реках Канады в окрестностях Монреаля. В Европу попала в начале XIX столетия. В 1836 г. она была найдена растущей в водоемах Ирландии, а в 1841—1847 гг. — в Англии. Первые сведения о находках элодеи на территории России относятся к 1880—1882 гг. С 1885 г. вид зарегистрирован в бассейне р. Волги, а в 1890-х годах она была обнаружена в бассейнах Днепра и Оки. В настоящее время считается, что этот вид имеет циркумбореальное распространение, но североамериканское происхождение» (Алимов и др., 2004, с. 98—99).

Довольно широко распространена *Vallisneria spiralis*. Укореняясь на мелководьях, она может давать очень плотные заросли, образованные лентовидными листьями длиной более 1 м. В больших количествах развивается в водоемах, куда сбрасывают подогретую техническую воду (охладителей электростанций).

Многие виды водокрасовых адаптировались к обитанию в морской воде, их называют морскими травами. У них хорошо развиты корневища, листья простой овальной формы или линейные. Виды родов *Talassia*, *Halophyla* и *Enhalus* образуют обширные заросли на мелководьях в Индийском, Тихом, менее — в Атлантическом океанах, произрастают на океанических поднятиях, банках. Род талассия включает два вида: талассия черепаховая (*T. testudinum*) и талассия Хемприха (*T. hemprichi*). Первый вид произрастает в Карибском



Eloдея canadensis



Thalassia testudinum



*Aponogeton
madagascarensis*



Potamogeton perfoliatus

море, второй — в Индийском океане и некоторых районах Тихого. Солелюбка (*H. ovalia*) — пантропический вид, обитает во многих районах тропических морей.

В порядке наядовых (*Najadales*) объединены виды погруженных гидрофитов и влаголюбивых болотных растений. Растения из семейства апоногетовых (*Aponogetaceae*), распространены в тропиках Старого Света, сюда входят около 50 видов укореняющихся на дне растений. Оригинальное строение листьев имеет *Aponogeton madagascariensis*, обитающий, как видно из названия, в водоемах Мадагаскара. Листья его теряют ткань между жилками и превращаются в подобие сетки. Эти растения широко используются в аквариумистике и в связи с этим некоторые из них натурализовались за пределами обычного ареала, напр. африканский апоногетон двуколосый (*A. distachion*) обитает сейчас в южно-европейских, австралийских и американских водоемах.

Семейство ситниковидных (*Juncaginaceae*) объединяет в основном влаголюбивые болотные растения, как, например, триостренник болотный (*Triglochin palustre*). Семейство рдестовых (*Potamogetaceae*) представлено гидрофитами. Род рдест (*Potamogeton*) включает около 100 видов, распространенных в основном в пресных водах умеренной зоны. Для них характерно наличие ползучих корневищ и длинных тонких стеблей с листьями округлой или продолговатой формы. Соцветия у большинства рдестов расположены на верхушках стеблей или в пазухах листьев и возвышаются над водой. Чаще всего встречаются рдест блестящий (*P. lucens*), рдест плавающий (*P. natans*) и рдест пронзеннолистный (*P. perfoliatus*). В списке высших водных растений днепровских водохранилищ представлено 15 видов рдестов (Растительность..., 1989), в низовьях Дуная и прилегающих водоемах — 11 видов (Гидроэкология..., 1993), в реке Роне и ее притоках на юге Франции отмечено 11 видов рдестов (Bornette et al, 1998). К роду рдест близок род *Groenlandia*. Растение гренландия густолистная (*G. densa*) обитает в водоемах Евразии и северной Африки.

В отличие от рдестов, предпочитающих пресные водоемы, растения семейства руппиевых (*Ruppiales*) обитают в солоноватых и соленых водах. Это растения с ползучими корневищами и узкими листьями. Обычны в соленых озерах руппия морская (*Ruppia maritima*) и руппия травянистая (*R. drepanensis*).

Большинство видов семейства наядовых (*Najdaceae*) обитает в пресных водах, однако их скорее можно отнести к галофитам с широким спектром условий обитания. Так, наяда морская (*Najas marina*) обитает как в пресных водах, так и в приморских лагунах, соленых маршах. Все наядовые — высокоспециализированные гидрофиты, о чем говорит, на-

пример, подводное опыление цветков. Галофильная цанникеллия стебельчатая (*Zannichellia pediculata*) произрастает в морских заливах и соленых озерах, цанникеллия болотная (*Z. palustris*) также относится к типичным галогидрофитам.

В дополнение к морским водокрасовым, остановимся на нескольких семействах, принадлежащим к так называемым морским травам.

Растения семейства цимодоцевых (*Cymodoceaceae*), в состав которого входит около 20 видов, распространены преимущественно в тропических морях, однако цимодоцея узловатая (*Cymodocea nodosa*) встречается и на побережье Средиземного моря. Эти морские травы — полностью погруженные в воду многолетники с развитыми корневищами и лентовидными листьями. Обитающий на коралловых рифах Тихого и Индийского океанов *Talassiodendron ciliatum* имеет прочные деревянистые корневища. Размножаются цимодоцевые вегетативно, а цветут крайне редко.

«На многих рифах морские травы являются руководящими видами фитоценозов в зонах лагуны и флота. Образуя густые заросли, они часто доминируют по биомассе. Донные биотопы, занятые морскими травами, как правило, по уровню своей первичной продукции превосходят все другие биотопы рифа, включая заросли кораллов. Морские травы представлены на рифах главным образом родами *Talassia*, *Talassiodendron*, *Zostera*, *Halophila*, *Halodule*, *Cymodocea*, *Syringodium*, *Enhalus*, *Posidonia*» (Сорокин, 1990, с. 16).

Другое семейство, относящееся к морским травам, взморниковые (*Zosteriaceae*), включает более 20 видов. Род *Zostera* широко распространен во внетропических областях северного полушария, растения рода *Zosterella* произрастают в морях обоих полушарий вне Арктики и вне тропиков, род *Phyllospadix* ограничен в распространении северной Пацификой. Взморники растут обычно в морских заливах, образуя подводные луга. Виды рода филлоспадикс обитают на скалах и подводных камнях, закрепляясь на них прочными корневищами. Виды рода зостерелла растут на илистом и песчаном дне, часто в приливно-отливной зоне. На побережье Черного моря распространены зостера морская *Z. marina*, зостера малая *Z. noltii*.

Семейство посидониевых (*Posidoniaceae*) представлено всего несколькими видами типичных морских трав, образующих подводные луга на довольно больших глубинах — в несколько десятков метров. Из немногих видов этого однородового семейства посидония океанская (*Posidonia oceanica*) распространена в предсредиземноморской Атлантике и Средиземном море. Посидония южная (*P. australis*) встречается в прибрежье Тихого океана во внетропической области. Это многолетние растения с развитыми корневищами, длинными лентовидными листьями. Опыление цветков подводное. Все морские травы образуют своеобразные дон-



Najas marina



Phyllospadix scouleri

ные биоценозы, где выступают в качестве ценозообразующего автотрофного элемента.

«Морские травы покрывают около 0,1—0,2 % площади дна океана [1,2 % площади шельфа, А.П.] и формируют высокопродуктивные экосистемы, играющих ключевую роль во многих прибрежных зонах. Морские травы могут расти в эстуариях и солоноватоводных бассейнах при солёности до 5 ‰. Хотя многие морские травы, напр. *Phyllospadix*, растут на каменистом дне, большинство морских трав обитает на рыхлых грунтах» (Duarte, 2002, с. 192).



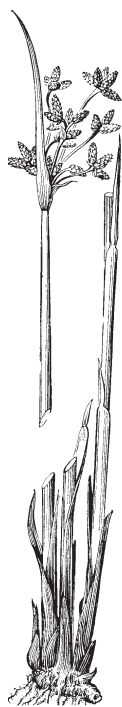
Stratiotes aloides

Среди лилиид (Liliidae) число водных или связанных с водными биотопами родов и видов в целом невелико. Есть достаточно редкие растения, например, гангуана малайская (*Hanguana malayana*), водные формы которой достигают 2 м. Семейство ирисовых (Iridaceae), напротив, распространено почти по всему миру. Виды рода *Iris* часто встречаются в заболоченных биотопах, по берегам рек. Обычен в умеренной зоне ирис болотный (*I. pseudacorus*).

Представители семейства понтедериевых (Pontederiaceae), включающего около 30 видов, обитают в различных водоемах тропической зоны. Центр видового разнообразия этого семейства — бассейн Амазонки. Роды *Pontederia*, *Hydrotrix*, *Euristemon* произрастают в Южной Америке. Один вид рода *Eichornia* — *E. crassipes*, водяной гиацинт (по происхождению южно-американское растение) широко распространился в тропиках, где во многих водоемах полностью покрывает водное зеркало, препятствуя даже судоходству. В 1884 году это растение было впервые ввезено в США, а позже в другие страны. Оно чрезвычайно продуктивно и превратилось в опасный сорняк как в естественных водоемах, так и на рисовых полях.

Растения рода ситник (*Juncus*) из семейства ситниковых (Juncaceae) широко распространены в различных водных и околководных биотопах. Наиболее распространенные виды: ситник членистый (*J. articulatus*), ситник приморский (*J. maritimus*).

Представители обширного (свыше 4000 видов) семейства осоковых (Cyperaceae) — неотъемлемый элемент болотных фитоценозов, прибрежной растительности. Осоковые — это многолетние корневищные, нередко крупные (до нескольких метров) травы. Род камыш (*Scyrpus/ Schoenoplectus*) включает около 250 видов околководных, болотных и растущих в воде растений. Есть и плавающие формы, например, камыш плавающий (*S. fluviatilis*). Стебли камыша обычно без листьев, имеют развитую паренхиму с воздушными полостями. Широко распространенный в умеренной зоне Евразии камыш озерный (*S. lacustris*) часто образует обширные заросли в озерах и водохранилищах на глубине 1 м и более. Размножается преимущественно вегетативно — длинными корневищами. Камыш калифорнийс-



Scyrpus lacustris

кий (*S. californicus*) используется на высокогорном озере Титикака в Андах для сооружения плавающих островов и постройки на них хижин, а также для изготовления лодок, так как в его стеблях много воздушных полостей и они довольно устойчивы к гниению. Широко распространен в южных водоемах Евразии близкий род клубнекамыш *Bulboschoenus*. Образует обширные заросли в водоемах прикаспийской низменности, Средней Азии и Забайкалья клубнекамыш приморский *B. maritimus*. Резко отличается от других камышовых *Websteria confervoides* — вебстерия скученная. Это почти полностью погруженное растение, в узлах основного стебля которого образуются пучки нитевидных стеблей, похожих на листья. Произрастает в различных водоемах тропических и субтропических стран.

На мелководьях и отмелях очень широко распространены растения рода сытняк или болотница *Eleocharis*, насчитывающего около 200 видов. Наибольшее их разнообразие отмечается в Новом Свете, хотя распространены они повсеместно.

К роду сыть (*Cyperus*) принадлежит известное растение *C. papyrus*. Стебли его достигают 4—5 м в высоту и в диаметре до 7 см. Папирус растет в тропической зоне, преимущественно в восточной и центральной Африке. Благодаря деятельности человека распространился в Европе (о. Сицилия), Палестине, тропической Америке. В Египет, где он широко использовался в древности, вероятно, был также интродуцирован из центральной Африки.

Род осока *Carex* насчитывает более 1500 видов, многие из которых, например, осока водяная *C. aquatilis*, осока береговая *C. riparia*, осока пузырчатая *C. visicola* широко распространены в болотах и околководных местообитаниях.

Если осоковые распространены по всему земному шару, то растения из порядка коммелиновых (Commelinales) произрастают в основном в тропиках. Майаковые (Mayacaceae) обитают преимущественно в Центральной и Южной Америке. Это плавающие на поверхности или полностью погруженные в воду растения, есть и полуводные формы. Майака речная (*Mayaca fluviatilis*) образует заросли на глубине до 1 м в водоемах Флориды.

Представители небольшого порядка гидателловых (Hydatellales), семейства Hydatellaceae обитают на дне мелководий водоемов, рек Австралии и Новой Зеландии. Это мелкие, в несколько сантиметров растения, например, *Hydatella conspicuosa* (гидателла незаметная) не превышает 3 см.

Порядок злаков (Poales) включает более 600 родов и до 10 000 видов. Они распространены в самых разных климатических зонах, одинаково разнообразны в тропиках и умеренных широтах. Злаки — травянистые растения, в основ-

ном небольшого размера, за исключением некоторых бамбуков, достигающих 40 м в высоту. К крупным злакам (до 4—6 м высотой) относятся произрастающие в прибрежье и на мелководьях пресных и солоноватых водоемов космополитный тростник обыкновенный (*Phragmites australis*) и арундо тростниковый (*Arundo donax*). Широко распространены в околородных местообитаниях и на мелководьях цицания *Zizania*, манник *Glyceria* и двукисточник *Digraphis*.

Подкласс арециды (Arecidae) из однодольных, наряду с множеством древесных и травянистых наземных растений, включает и водные. Огромное по богатству видов и форм семейство пальм (Arecaceae) в подавляющем большинстве наземные растения, хотя среди них есть обитатели мелководий, например мангровая пальма — *Nypa fruticans*. Она произрастает на острове Цейлон, в дельте Ганга и в Австралии.

К семейству рогозовых (Typhaceae) относятся около 40 видов, распространенных преимущественно в северном полушарии. Это крупные (до 2 м) болотные травы с ползучими корневищами. Самыми распространенными видами рода *Typha* являются рогоз узколистный — *T. angustifolia* и рогоз широколистный — *T. latifolia*. На мелководьях, по берегам водоемов произрастает ежеголовник *Sparganium*, стебли которого могут быть как прямостоячими, так и плавающими. Широко распространены ежеголовник прямой — *S. erectum* и простой — *S. emersum*.

Богато видами и семейство арониковых или ароидных (Araceae) — более 1800 видов, произрастающих в основном в тропиках. Многие виды встречаются на болотах, некоторые — настоящие гидрофиты. Во внетропической области широко распространен род аир (*Acorus*). Аир обыкновенный — *A. calamus* — многолетнее травянистое растение, достигающее высоты более 1 м. Также достаточно широко распространен род белокрыльник или калла. Белокрыльник болотный (*Calla palustris*) обычен в заболоченных местообитаниях, на мелководьях в умеренной зоне. В водоемах Северной Америки произрастает орантум водный (*Orantum aquaticum*) с плавающими листьями. Важную роль в формировании мангровых зарослей в Южной Америке играют монтригардии из лазиевых. Их быстро прорастающие (между двумя приливами) побеги образуют первичные мангровые заросли в устье Амазонки.

В тропической области (Мадагаскар, Занзибар) среди крупных полуводных растений выделяется тифондорум. Эти травянистые растения (*Typhonodorum lindleyanum*) с крупными листьями достигают высоты 4 м и образуют заросли в ручьях и мелководных озерах. Среди ароидных есть и настоящие гидрофиты, полностью погруженные в воду

растения, обитающие в пресных тропических водоемах — *Lagenandria* и *Cryptocorine*. Широко распространена в тропиках пистия телорезовидная — *Pistia stratioides*. Это своеобразное плавающее растение с несмачивающимися листьями и перистыми корешками. Размножаясь вегетативно, пистия может быстро покрыть плавающими зарослями всю поверхность водоема.

На поверхности или вблизи поверхности растут представители семейства рясковых (*Lemnaceae*). Их известно около 30 видов. Размеры этих растений очень малы: ряска крошечная из Северной Америки (*L. perpusilla*) имеет размеры всего чуть более 1 мм, другие редко превышают 1 см. Рясковые широко распространены как в умеренной, так и в тропической зонах. Чаще встречаются представители трех родов: ряска (*Lemna*), многокоренник (*Spirodela*) и вольфия (*Wolffia*). Мелкие размеры и высокая скорость вегетативного размножения способствуют широкому распространению и массовому развитию рясковых в водоемах. Большинство видов рясковых плавают на поверхности воды, а корешки выполняют функцию сцепления растений между собой. Но ряска тройчатая (*L. trisulca*) — погруженное растение, плавающее у самой поверхности воды и всплывающее только при цветении.

Таксономическое и экоморфное разнообразие высших водных растений определяет их различную экологическую роль в гидроэкосистемах. Как автотрофные организмы, они являются продуцентами органического вещества, потребителями минеральных веществ и активно воздействуют на процессы динамики кислорода в воде, рН. Многие высшие водные растения имеют вегетативные органы, которые довольно долго не поддаются разложению, а после их отмирания накапливается значительное количество детрита, особенно в литоральных зонах водоемов. Многие высшие водные растения служат кормом для птиц, растительноядных рыб, некоторых водных млекопитающих, насекомых. Будучи в основном макроскопическими организмами, они являются важным элементом биотопической структуры для других гидробионтов, предоставляя субстрат для прикрепленных организмов, убежища, нерестилища для рыб, условия для гнездования птиц и т. п. Вегетативные органы, например плавающие листья, существенно влияют на подводную освещенность и гидродинамический режим. Заросли укореняющихся гидрофитов укрепляют грунт, снижают абразию берегов.

...при изучении зоологии вопрос заключался не только в том, чтобы наблюдать различные формы, но в том, чтобы тем или иным способом расклассифицировать их.

Ж.-Б. Ламарк, 1963, с. 9

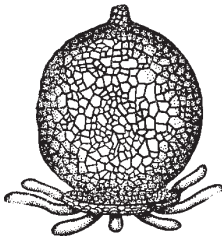
ПРОСТЕЙШИЕ И МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ-ГИДРОБИОНТЫ

Простейшие. Бактерии, прокариотные и эукариотические водоросли являются хорошим примером того, что одноклеточное строение предоставляет широкие возможности таксономического и экоморфного разнообразия. Это же характерно и для Protozoa, буквально — простейших животных.

«В современном определении простейших, данном Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1993) отмечено, что Protozoa — это одноклеточные эукариотические организмы микроскопического размера (микроорганизмы) в большинстве питающиеся фаготрофно, не имеющие клеточной оболочки в вегетативном состоянии (в отличие от спор, покрытых оболочкой), в некоторых случаях присутствуют органеллы фотосинтеза» (Atlas 1997, с. 1104).

В настоящее время считается, что число видов простейших превышает 100 000. Макросистема простейших подвергается серьезной ревизии (Cavalier-Smith, 2003; Adl et al., 2005). Поскольку в нашу задачу не входит анализ изменений в систематике, мы воспользуемся традиционной системой (Щербак, Царічкова, 2008; Levine et al., 1980).

К **саркомастигофорам** (тип Sarcomastigophora) относятся одноклеточные, представленные амебоидными или жгутиковыми формами. Принципиально различаясь в плане строения клетки и локомоторных органов, они относятся к одному типу потому, что в онтогенезе могут переходить или обязательно переходят из одного экоморфного состояния в другое, т.е. от амебоидной структуры к жгутиковой и наоборот. Разделяются на два подтипа — жгутиковых (Mastigophora), которых более 8000 видов, и саркодовых (Sarcodina) — более 10 000 видов. Многие жгутиковые имеют в хроматофорах фотосинтетические пигменты. Среди бесхлорофилльных жгутиконосцев (Zoomastigophorea) следует выделить воротничковых жгутиковых Choanoflagellida, широко распространенных в пресных и соленых водах. Многие виды жгутиконосцев являются паразитами, в том числе гидробионтов, напр., паразитические эвглены веслоногих раков, трипаномы, бодонины — паразиты рыб.



Diffugia sp.

В жизненном цикле саркодовых преобладает амебоидная форма. Представители класса настоящие амёбы (Lobosea) преимущественно пресноводные, обитают на дне и на различных субстратах, погруженных в воду. В неблагоприятных условиях они переходят в криптическое состояние, образуя цисты. Раковинные амёбы (Testacealobosea) строят свой панцирь или домик как из вырабатываемых ими веществ, так и из внешних материалов, мелких минеральных частиц. Широко распространены виды родов *Diffugia*, *Arcella*.

Исключительно соленоводными являются **фораминиферы**. Тип Foraminifera насчитывает более 30 000 ископаемых

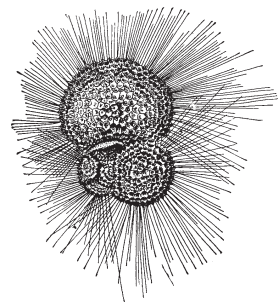
и около 4000 современных видов. Эти простейшие имеют раковину, состоящую из органической основы, пропитанной CaCO_3 , и инкрустированную песчинками, спикулами губок и другими минеральными частицами. Раковины размером от 20 мкм до 5—6 см и у большинства видов пронизаны порами (лат. — *foramen* — отверстие, *foreo* — несю). Сквозь них проходят тонкие ризоподии, которые могут аностомозировать, образуя сеть. Скелеты многочисленных фораминифер после отмирания животных образовали мощные донные отложения в виде известняков, а представители рода *Globigerina* — так называемые глобигериновые илы в некоторых районах океанов.

Небольшой класс ксенофиофорей (Xenophyophorea) представлен глубоководными морскими простейшими гигантских размеров, 10—25 см и более. Обитают на твердых и рыхлых субстратах, отмечены и закапывающиеся в грунт, напр. *Occutamina profunda*, найденная в западной части Тихого океана на глубине более 8000 м (Tendal et al., 1982). В цитоплазме ксенофиофорей найдены кристаллы сульфата бария (Norwood et al, 1997).

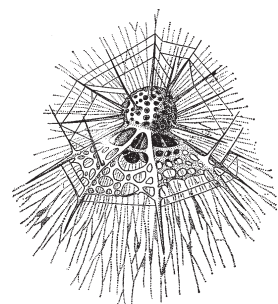
Морских планктических животных Radiolaria размером от 40—50 мкм до 1 мм известно около 8000 видов. Характерная морфологическая (или, скорее, анатомическая) особенность **радиолярий** — наличие внутриклеточного скелета, центральной капсулы. Длинные и тонкие аксоподии создают обширную ловчую сеть. Большинство радиолярий имеет внешний скелет, подчас очень сложной ажурной конструкции. Материалом служит диоксид кремния или сульфат стронция. Внешний скелет, напр. у *Arachnocyrcus circumtexta*, выполняет не только защитную функцию, но и способствует парению в воде за счет большого числа длинных выростов.

Эволюция саркомастигин шла несколькими основными путями. У жгутиконосцев — это формирование локомоторного аппарата, появление в связи с этим простейших фоторецепторов, использование жгутикового аппарата для создания тока воды и получения пищи (у прикрепленных форм). У саркодовых общая морфологическая структура клеток мало изменчива, зато значительного прогресса достигло развитие скелетных элементов.

«Силурийские и девонские слои палеозоя содержат только каменные слепки внутренности псевдохитиновых раковин *Foraminifera*. Только в карбоне выступают *Foraminifera* сразу в большом числе форм и притом агглютинирующих, песчаных. Начиная с юрского периода легкие и вместе с тем наиболее прочные чисто известковые раковины берут перевес, а ко времени третичного периода число известковых *Foraminifera* в четыре раза превышает количество песчаных» (Догель, 1951, с. 87).

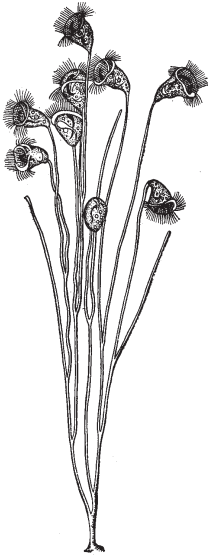


Globigerina bulloides

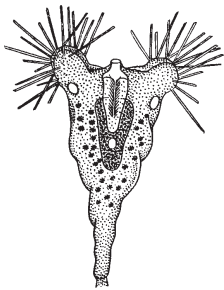


Arachnocyrcus circumtexta

Солнечники (тип Heliozoa), около 100 видов, обитают преимущественно в пресной воде. В основном плавающие в



Carchesium polypinum



Tokophria quadripartita

толще воды и, как правило, лишённые минерального скелета простейшие, хотя некоторые прикрепляются стебельком к субстрату. Своё название получили из-за шаровидной формы тела (клетки), состоящего из внутреннего и внешнего слоев с длинными лучевидными аксоподиями. Такая форма характерна, например, для встречающегося в небольших пресных водоёмах *Actinosphaerium eichorni*.

Инфузории (тип Ciliophora) включают около 8000 видов очень разнообразных по строению и образу жизни одноклеточных и колониальных организмов. Размеры сравнительно крупные — 50—300 мкм, некоторые достигают 1—3 мм. Инфузории обладают развитой цилиатурой — системой ресничек и их производных, а также имеют цирры — крупные пучки слитых между собой ресничек. У большинства инфузорий есть постоянный клеточный рот — цитостом и экскреторная пора — порошица. Покровы (кортекс) сложной структуры с хорошо развитым цитоскелетом из фибрилл, где имеются особые органеллы — экструсомы, которые, выстреливая, служат для защиты и нападения. В пресных водах обычны подвижные *Paramecium caudatum* и *Bursaria truncatella*, а также прикрепленные, с ветвящимися стебельками *Zootamnium* и *Epistilis*, одиночные прикрепленные *Vorticella nubilifera*, прикрепленные, в домиках *Vaginicola*. У прикрепленных форм движение ресничек служит для направления потока воды и пищевых частиц к животному.

Сосущие инфузории (Suctorea), которых насчитывается около 500 видов, представляют собой своеобразную группу сидячих организмов, в основном хищников, хотя есть и паразитические формы. Их морфологической особенностью является наличие щупалец, через которые они высасывают жертву. У большинства сукторий, напр. у *Dendrosoma radians*, *Dendrocometes paradoxus* щупальца располагаются пучками. Для взрослых особей характерно полное отсутствие ресничек и только подвижные бродяжки, образующиеся при внутреннем почковании, перемещаются в воде с помощью ресничек, которые теряют после прикрепления.

Среди инфузорий много паразитических форм, например паразиты пресноводных рыб: *Trichodina*, *Trichodinella*, *Chilodonella*, а также *Ichthyophthirius multifiliis*. Инфузории — одни из наиболее высокоорганизованных Protozoa. Основными путями их эволюции были дифференциация органелл, образование сложных локомоторного, скелетного, ядерного аппаратов.

Простейшие, представляющие собой полифилетическую группу, произошли, вероятно, от разных предков (Cavalier-Smith, 2003). Черты сходства строения определяются скорее как результат конвергенции вследствие одноклеточной организации и обитания в сходных условиях.

Многочлеточные беспозвоночные животные. На базе одноклеточной структуры сформировались очень сложные организмы, однако эволюционное развитие, связанное с увеличением размеров тела на основе одноклеточности, возможно лишь до определенного предела, хотя у некоторых водорослей существуют варианты преодоления этих ограничений. Классические гипотезы происхождения многоклеточности Э. Геккеля (1874), И.И. Мечникова (1886) базировались на следующей последовательности эволюции: одноклеточный организм — колония одноклеточных — дифференциация членов колонии — многоклеточный организм и различались по оценкам способа формирования первичного многоклеточного образования. Изучение наиболее примитивных многоклеточных указывает на справедливость теории И.И. Мечникова о фагоцителле как первичном многоклеточном организме (Иванов, 1976).

«Э. Геккель утверждал, что отдаленным предком многоклеточных была шаровидная колония простейших. Он полагал, что одна половина шаровидного бластулообразного организма втянулась в другую и таким образом возникла первичная кишечная полость. Геккель назвал этот гипотетический организм «гастреей». Изучая онтогенез низших многоклеточных, И.И. Мечников заметил, что энтодерма образуется не посредством втягивания, а путем внедрения отдельных клеток в полость бластулы — бластоцель. Впоследствии появляется первичная гастральная полость, а затем первичный рот (бластопор). Эту филогенетическую стадию Мечников назвал «фагоцителлой» (Догель, 1975, с. 87—88).

М.М. Камшилов (1974) подчеркивает, что в процессе возникновения многоклеточности можно проследить некоторые предпосылки формирования сложных систем из более простых: 1) имелась масса одноклеточных организмов; 2) существовала возможность связи между клетками на основе неполностью законченного размножения; 3) не было недостатка в энергии, поскольку существовали как процессы первичного продуцирования, так и гетеротрофии; 4) усложнение организации открыло новые возможности изменчивости, т.е. эволюции и дальнейшего усложнения.

Первичные многоклеточные (тип Prometazoa) в современной фауне представлены паразитическими Orthonectidae и Decymeidae, а также свободноживущими Placozoa или пластинчатými. В последний тип входит несколько видов. Трихоплакс (*Trichoplax adhaerens*) имеет вид тонкой пластинки округлой или вытянутой формы, размером в несколько миллиметров, хотя в культурах наблюдались и сферические формы, которые представляют собой плавающие бродяжки (Thiemann, Ruthmann, 1990, Малахов, 1990). У трихоплакса имеется определенная дифференциация клеток на «брюшные» и «спинные» покровные жгутиковые, и внутренние паренхимные. Размножаются трихоплаксы вегетативным делением (образованием почек) и половым путем.



Euplectella sp.

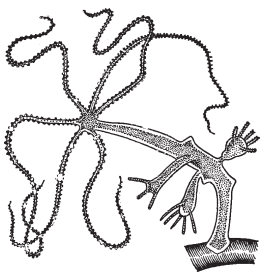
Сферическая, размером 20—40 мкм, бродяжка трихоплакса напоминает гастролу, а после оседания на субстрат — бластулу, более мелкие бродяжки — это скопления клеток без внутренней полости. Обитает трихоплакс на мелководьях тропических морей, однако встречается и в приантарктических водах (Pearse, Pearse, 1991).



Hyalostylus dives

Губки (тип Spongia), как и пластинчатые, принадлежат к организмам дотканевого уровня, поскольку различные по строению и функциям клетки не образуют дифференцированных тканей и органов. Тело губок состоит из двух слоев, слой хоаноцитов (жгутиковых клеток) выстилает парагастральную полость или жгутиковые камеры. Губки — прикрепленные неподвижные организмы. Работа жгутиков создает ток воды со взвешьями, которые, проходя сквозь сеть каналов в теле губки, задерживаются хоаноцитами и далее потребляются амебоцитами, склероцитами и лофоцитами. В целом организм функционирует как ансамбль разнообразных клеток.

Классификация губок, которых насчитывается более 5000 видов, базируется на строении скелетных образований. К классу Calcispongia — известковые губки — относятся исключительно морские виды. Скелет их состоит из одно-, трех- и четырехлучевых игл из карбоната кальция. У стеклянных губок (Hyalospongia) скелет состоит из кремнезема, они обитают на большой глубине в океане. У Demospongia или обыкновенных губок скелет может быть либо чисто спонгиновым, как у греческой губки *Euspongia officinalis*, либо спонгиновым с включением кремнеземных 1- или 4-осных спикул (*Spongilla lacustris*, *Lubomyrskia baicalensis*). Размножаются губки бесполом и половым путем. Личинки губок выполняют расселительную функцию. Пресноводные губки в неблагоприятных условиях, а также в осенний период путем внутреннего почкования образуют геммулы или покоящиеся почки размером около 0,5 мм.



Hydra oligactis

Обычно говорят о колониях губок, однако условность выделения индивидуума делает условным и формирование у них колоний. Тем не менее, специфичная форма «колоний», напр. у губки кубок Нептуна (*Poterion neptuni*), глубоководных *Hyalostylus dives* и *Hyalonema elegans* свидетельствуют о существовании внутренних механизмов формообразования. Внешние факторы, такие как скорость течения, также сильно влияют на форму колонии. В целом губки — теплолюбивые животные, поэтому в высоких широтах их видовое богатство снижается. Сверлящие губки *Cliona* ведут полупаразитический образ жизни. Они внедряются в известковые скелеты кораллов или раковины моллюсков и могут полностью их разрушать.

Кишечнополостные (Cnidaria или Coelenterata) имеют довольно простое общее строение тела в виде двухслойного

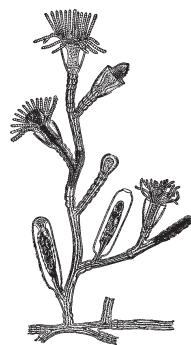
мешка и относятся к настоящим многоклеточным животными (Eumetazoa). В морях и континентальных водоемах обитает свыше 10 000 видов кишечнорастворимых. Основные морфологические типы — полип (у прикрепляющихся видов или стадий) и медуза (у свободноплавающих). Своеобразны формы колоний, в частности организмов, ведущих плейстонный, полупогруженный образ жизни, хотя в основе их строения лежат те же две основные формы.

«Древнейшим типом многоклеточных на земле считаются кишечнорастворимые животные, которые возникли более 650 млн. лет назад. Они представляли более 70 % всей фауны древнейших морей и были преимущественно бесскелетными животными. Важнейшим таксономическим признаком кишечнорастворимых является радиальная симметрия. Морфологическая эволюция типа шла во многом по пути реализации многообразия форм радиальности» (Латыпов и др., 1998, с. 53).

У кишечнорастворимых дифференциация тканей (групп клеток, объединенных сходным строением и тем, что они выполняют одинаковые функции как единое целое) довольно примитивна. Эпидерма полипов образована эпителиально-мышечными клетками. Между ними располагаются специфические стрекательные клетки, характерные для всех кишечнополостных. Гастродерма состоит из железистых и эпителиально-мышечных клеток. Пищеварение происходит в гастральной полости.

Современных кишечнополостных обычно разделяют на два подтипа — медузоидные (Medusozoa) и коралловые полипы (Anthozoa). Наиболее распространенными являются представители классов гидроидных (Hydrozoa), сцифоидных медуз (Scyphozoa), сифонофора (Siphonophora), шестилучевых (Octocorallia) и восьмилучевых (Hexacorallia) коралловых полипов. Большинство морских гидроидных полипов (отряд Leptotholida) образует колонии. Половое размножение связано с появлением специальной половой стадии — медузы. Полипы размножаются вегетативно. Медузоидные стадии редко встречаются у пресноводных видов, например у *Craspedacusta sowerbii*. Чрезвычайно сложно устроены полиморфные колонии сифонофор. На одном стволе, который прикреплен к пневматофору, расположены полиморфные полипы — гастрозоиды, пальпоны, цистозоиды, гонофоры. Наиболее известны часто встречающиеся на поверхности океана в низких широтах сифонофоры *Physalia aetusa* и *Ph. physalis*.

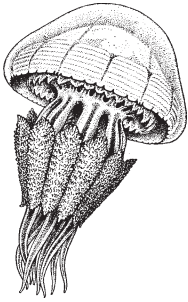
К классу Scyphozoa принадлежат кишечнополостные, в большей части своего жизненного цикла представленные медузоидными формами. От гидромедуз они отличаются отсутствием паруса — своеобразной перепонки вдоль внутреннего края колокола, и большими размерами. Колокол выполняет функцию «парашюта» и специфического гидростатического движителя, выбрасывающего воду при сокращении. У медуз, в связи с их более подвижным чем у полипов



Obelia sp.



Cyanea capillata

*Rhizostoma pulmo*

образом жизни, формируются своеобразные органы чувств — ропалии, позволяющие ориентироваться в пространстве. Широко распространена в морях умеренного пояса медуза *Aurelia aurita*. Обитающая в высоких широтах *Cyanea arctica* принадлежит к наиболее крупным животным: её купол достигает 2 м в диаметре, а щупальца — 30 м.

Особое место среди кишечнополостных занимают коралловые полипы. Древние кораллы оставили геологический след массовыми отложениями карбоната кальция в коралловых рифах. Современные рифы оказывают значительное влияние на морскую среду и играют важную роль в круговороте углерода.

Современные кораллы насчитывают около 5000 видов, рифостроящих кораллов несколько более 500 видов (Наумов и др., 1985). Это в большинстве своем колониальные формы. Медузоидной стадии в онтогенезе нет. Большинство кораллов имеют внутренний или внешний известковый скелет.

При большом видовом богатстве основу разнообразия рифообразующих кораллов в Индо-Пацифической области составляют представители рода *Acropora*, которых здесь около 50 видов. В Атлантическом океане этот род представлен всего 3 основными видами (Наумов и др., 1985). Подтип Anthozoa по принципу строения полипов делится на четыре класса, из которых наиболее многочисленны классы шестилучевых и восьмилучевых кораллов. Из шестилучевых истинными рифостроителями являются представители только одного из шести отрядов — Scleractinia. Наибольшее разнообразие видового состава основных рифостроителей отмечено в треугольнике между Филиппинскими островами, полуостровом Малакка и оконечностью Новой Гвинеи. Второй район высокого разнообразия кораллов находится в Красном море. В бассейне Атлантического океана центр разнообразия кораллов — Карибское море и Мексиканский залив. Благодаря жизнедеятельности коралловых полипов создаются весьма благоприятные условия обитания для множества организмов. Общее число видов различных гидробионтов, связанных с биоценозом коралловых рифов в Тихом и Индийском океанах, достигает почти 125 000, а в Атлантическом — около 50 000 (Наумов и др., 1985). К подтипу Anthozoa принадлежат также другие одиночные или колониальные кишечнополостные — актинии, морские перья, альционарии, роговые кораллы.

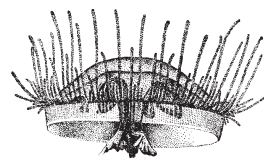
В субтропических зонах океанов широко распространены *Physalia* из Siphonophora и *Veleva* и *Porpita* из Chondrophora. Эти хищные животные, благодаря характерной конструкции пневматофора в виде паруса, могут довольно быстро перемещаться по поверхности океана. При легком ветре (2—3 м/с) *Veleva* может преодолевать за сутки до 10 км, *Physalia* перемещается на 20—22 км в сутки при ветре 6—7 м/с (Сави-

лов, 1969). В связи с наличием на пневматофоре S-образного гребня, под действием ветра одни формы при одном и том же направлении ветра сносятся влево (левоплывущие), другие вправо (правоплывущие). Это приводит к образованию их скоплений на поверхности океанов на границах встречных ветровых потоков.

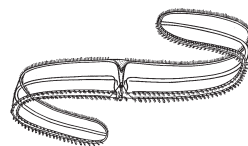
При всем многообразии, кишечнополостные в целом анатомически довольно сходные и просто устроенные организмы. Их разнообразие основано на дифференциации прикрепленных и подвижных форм, а также развитой в некоторых таксонах колониальности. Будучи одними из древнейших морских животных, кишечнополостные остались преимущественно морскими и очень слабо представлены в континентальных водах.

Гребневики (тип *Stenophora*) насчитывают около 120 видов — исключительно морские организмы, большая часть которых — плавающие. По поверхности полупрозрачного тела от орального конца проходят восемь рядов гребных пластинок, расщепленных по верхнему краю гребнеобразно (отсюда и название). По бокам тела находятся два щупальца, усеянные своеобразными клейкими клетками.

«В 1982 г. большой (до 10—11 см) гребневик был обнаружен у берегов Крыма и в северо-западной части Черного моря. Сначала он был определен как *Volinopsis infundibulum*, затем как *Leucotea multicornis* и наконец как *Mnetiopsis leidy*. Он попал сюда [с балластными водами судов (А.П.)] из атлантических вод Северной Америки и начал очень интенсивно размножаться. В конце 1980-х годов его общая биомасса в бассейне достигла 1 000 000 000 тонн (Vinogradov et al., 1989). Известно, что гребневика — активные хищники, поедают зоопланктон, в частности ракообразных и пелагическую икру рыб. В конце 1980-х годов было отмечено максимальное снижение улова важной промысловой рыбы — анчоуса или хамсы» (Zaitsev, Mamaev, 1997, с. 65).

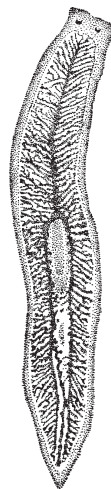


Craspedacusta sowerbii



Cestus veneris

Кишечнополостным и гребневикам свойственна лучевая и осевая симметрия, у более высокоорганизованных животных симметрия билатеральная. К таким относятся **плоские черви** (тип *Plathelminthes*), которых насчитывается около 13 000 видов. Большая часть плоских червей (кроме ресничных, гнатостомулид и ксенотурбеллид) — паразитические организмы. Для ресничных червей (*Turbellaria*) характерен ресничный покров тела. Реснички брюшной стороны выполняют локомоторную функцию. Среди бескишечных известна *Convoluta roskoffensis*, в теле которой присутствуют зооксантеллы — симбиотические водоросли. Широко распространенные пресноводные *Dendrocoelum lacteum*, *Polycelis nigra*, *Planaria torva* относятся к трехветвистокишечным. Эндемичная группа турбеллярий, насчитывающая 13 родов и 90 видов, обитает в оз. Байкал. Среди них есть крупные виды, достигающие 30 см длины. Ресничные черви обитают в основном на дне водоемов, однако известны виды (*Mesostoma ehrenbergi* из прямокишечных), которые прикрепля-



Dendrocoelum lacteum



Cerebratulus sp.

ются тонкой слизистой нитью к поверхностной пленке воды и могут охотиться на зоопланктонные организмы. Плоские черви, относящиеся к Gnathostomulidae, которых известно около 80 видов, обитают в морях и у них покровы из жгутиковых клеток. Практически все многочисленные паразитические плоские черви используют гидробионтов как хозяев. Например, *Diplozoon paradoxum* из моногенетических сосальщиков паразитирует на жабрах леща, а представители семейств Dactylogyridae и Gyrodactylidae могут вызывать массовую гибель личинок и мальков карповых рыб.

Животные, принадлежащие к типу **немертин** (Nemertini) — преимущественно свободноживущие морские хищники. Известно около 1000 видов. Особенностью строения является наличие длинного хобота (у некоторых видов вооруженного 1—2 стилетами), выбрасываемого из влагалища при нападении на жертву. На более высокую организацию немертин по сравнению с плоскими червями указывает наличие кровеносной и открытой пищеварительной систем.

Следующий этап усложнения организации можно наблюдать у представителей типов Gastrotricha и Nematoda. У этих организмов формируется первичная полость тела между внутренними органами и стенками тела. Большинство морских гастротрих ведут интерстициальный образ жизни, населяя заполненное водой пространство между частицами донных грунтов. Их насчитывается около 400 видов.

Нематоды — одна из наиболее богатых видами группа животных — более 20 000 видов, а по некоторым данным — в десятки раз больше. Из них известно около 5000 видов свободноживущих, большая часть которых входит в состав морских и около 600 видов — в состав пресноводных донных сообществ (Цалолыхин, 1998). Свое название они получили из-за вытянутого нитеобразного тела (греч. νημα — нить). Тело нематод покрыто многослойной кутикулой, устойчивой к различному воздействию. Нематоды широко распространены в самых различных местообитаниях. Свободноживущие нематоды имеют относительно небольшие размеры — от 0,3 мм до нескольких сантиметров. Среди паразитических встречаются гиганты — паразит кашалота — *Placenthonema gigantissima* — достигает 6—8 м. Заслуживает внимания факт, что нематоды занимают огромное количество разнообразных экологических ниш при минимальных различиях общей морфологической структуры тела. Интересно и отсутствие в тканях этих животных подвижных клеточных органелл, в частности ресничек и жгутиков, даже сперматозоиды перемещаются амебоидно. Таким образом, их экологический прогресс основан на тонкостях и разнообразии анатомического строения и функциональных адаптаций.



Colloteca pelagica

Небольшую группу преимущественно морских организмов составляют **цефалоринхи** или головохоботные (*Cephalorhyncha*). Морские бентосные животные из класса *Triarulida* обитают на дне океанов. При размерах от нескольких миллиметров до 10—15 см они охотятся на мелких беспозвоночных (полихет, голотурий, офиур и т.п.).

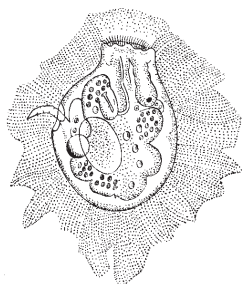
Бентосными морскими животными являются также **киноринхи** (*Kinorhyncha*). Питаются они детритом и одноклеточными водорослями.

Очень небольшую группу (до 15 видов) составляют **лорициферы** (класс *Logicifera*), открытые в 1983 году. Это очень мелкие (0,25—0,4 мм) и редкие морские организмы, обитающие на дне среди частиц грунта.

Волосатики (тип *Nematomorpha*), получившие свое название за тонкое длинное тело, во взрослом состоянии — свободноживущие морские и пресноводные черви. Их личинки — паразиты насекомых, а у морских видов — ракообразных.

Коловратки (тип *Rotifera*) — в основном пресноводные, мелкие (40 мкм—2 мм) организмы, одни из самых мелких многоклеточных животных. Широко распространены в самых различных местообитаниях: в толще воды, на различных грунтах в интерстициали, в прикрепленном состоянии на различных субстратах. Их морфология отличается большим разнообразием. Основной формой следует считать удлиненную, с хорошо выраженным головным отделом. Для этих животных характерно наличие своеобразного ресничного аппарата, последовательное быстрое движение ресничек которого создает впечатление вращения. Это аппарат используется как для осаждения взвеси и получения пищи, так и для перемещения в воде. У некоторых коловраток (*Asplanchna*) в связи с хищным образом жизни коловращательный аппарат служит исключительно для передвижения.

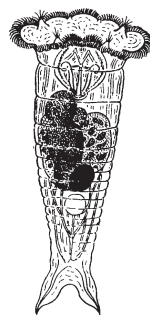
Коловратки распространены во всех пресных водоемах (более 2000 видов), а также в прибрежье морей (более 100 видов). Способность некоторых видов (*Phylodina roseola*) находиться долгое время в высохшем криптоическом состоянии позволяет им заселять эфемерные водоемы. Пелофильные коловратки (*Encentrum putorius*, *Lindia torulosa*) обитают в илах и рыхлых донных отложениях, медленно передвигаясь между частицами грунта. Псаммофильные (*Proales psammophila*) — мелкие, быстро передвигающиеся между песчинками формы, могут прикрепляться выделениями клейких желез длинной ноги. Прикрепленные формы (представители *Flosculariidae*) обитают на различных субстратах, имеют прикрепительный аппарат, некоторые защищены домиком. Велико разнообразие планктических коловраток, обитающих в толще воды. Парению в воде способствуют вы-



Gastropus styliifer



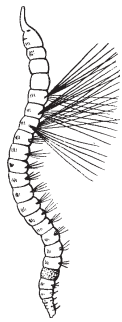
Tetramastix opoliensis



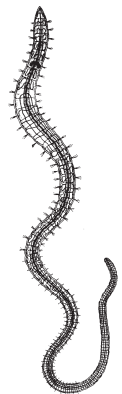
Synchaeta pachipoda



Limnias melicerta



Ripistes parasita



Tubifex tubifex

росты панциря, напр. у *Brachionus* и *Keratella*, или уплощенные тела (*Gastropus*). Таким образом, в основе разнообразия коловраток лежит многообразие экоморф и жизненных форм, обитающих в широком диапазоне условий различных местообитаний.

К типу **кольчатых** червей (Annelida) принадлежат более 14 000 видов животных. Это преимущественно свободноживущие организмы, паразитических форм среди них мало. Обитают кольчатые черви в пресных и морских водах, в почве. Размеры варьируют в широких пределах — от долей мм до 2—3 м. В общем строении выражена метамерия: между головным и анальным или каудальным (хвостовым) отделами, простомиумом и пигидием располагаются сегменты, которые у многощетинковых (Polychaeta) несут параподии — подвижные пластинчатые локомоторные органы, щетинки у малощетинковых червей (Oligochaeta) или жабры у некоторых пиявок (Hirudinea). Параподии, узлы нервной системы, органы выделения и половые органы повторяются в сегментах, что особенно выражено у полихет.

Кольчатые черви населяют самые разнообразные биотопы. Морские полихеты обитают на дне, в толще воды, строят защитные домики в виде трубок, прикрепленных к различным субстратам. Среди полихет есть хищники и детритофаги. У сидячих многощетинковых червей (которые являются «сидячими» в силу постоянного обитания в прикрепленных трубках) имеются щупальца разнообразного строения для захвата пищи. У многих полихет развиты глаза и другие органы чувств. Полихеты и олигохеты могут размножаться вегетативно (поперечное деление) и половым путем с образованием личинок трохофор (у полихет).

Подвижные полихеты (подкласс Errantia) обитают в водной толще, на поверхности дна (*Aphrodite*, *Nereis*), другие закапываются в грунт, как *Arenicola marina*. Седентарные (подкласс Sedentaria), например, представители семейств Sabelliidae, Serpulidae, строят прямые, изогнутые или спиральные трубки-домики.

Если полихеты — в основном морские организмы, то малощетинковые черви преимущественно пресноводные и почвенные. Обитают в самых различных водоемах. Олигохеты семейства Tubificidae (*Tubifex tubifex*) массово развиваются на дне водоемов, в том числе сильно загрязненных органическими веществами. Бентические олигохеты играют большую роль в переработке донных отложений. На различных твердых субстратах обитают черви семейства Naididae (*Nais communis*, *N. pardalis*).

Пиявки (класс Hirudinea) — также в основном пресноводные организмы. Ведут хищный образ жизни, поедая мелких животных или высасывая кровь из более крупных. Пи-

щевая избирательность отражается в их названиях: черепашья пиявка (*Haementeria costata*), улитковая пиявка (*Glossiphonia complanata*), рыба пиявка (*Piscicola geometra*).

К типу **эхиурид** (Echiurida) относится немногочисленная по составу (около 160 видов) группа морских донных червей. Обитают в литорали морей и на значительной глубине, закапываясь в грунт. В строении отсутствует метамерия, кровеносная система замкнутая. Раздельнополы, причем у некоторых видов *Bonellidae* карликовые самцы живут в нефромиксиях самок, поэтому зоологи долгое время принимали их за эндопаразитов.

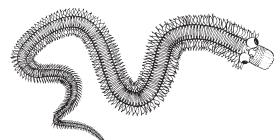
Сходный с эхиуридами образ жизни ведут и **сипункулиды** (тип Sipunculida), которые обитают в морях и океанах до глубин 5000 м. Червеобразной формы, тело без признаков метамерии, ротовое отверстие находится на конце длинного хобота. Личинки сипункулид ведут планктонный образ жизни, что обеспечивает их расселение.

К типу **форонид** (Phoronida), существующих в настоящее время, относится всего около 20 видов морских донных животных. Обитают в трубочках из органического секрета, часто образуя скопления, представляющие собой переплетение трубок, из которых выступают щупальца. Форониды небольшого размера, от 0,6 до 20 см (*Phoronopsis californica*). Развитие происходит с метаморфозом, личинка — актинотроха — свободно плавает в толще воды.

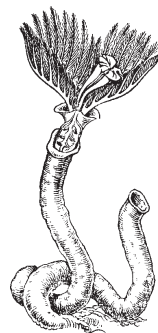
Представители типа **щетинкочелюстных** (Chaetognatha) морские стрелки (класс Sagittoidea) ведут пелагический образ жизни. Известно около 150 видов. В Черном море обитает эндемичный вид *Sagitta euxina*. В строении щетинкочелюстных сочетаются простота общей организации и высокая специализация некоторых тканей. У них отсутствуют дыхательная, выделительная, кровеносная системы. В то же время имеется поперечно-полосатая мускулатура, многослойный эпителий, сходный с таковым позвоночных; в плавниках присутствует эластин, свойственный рыбам и клуглоротым. Морские стрелки — хищники со сложно устроенным ловчим аппаратом.

Камптозоа или внутриворониевые (Kamptozoa) — небольшого размера (не более 5—7 мм) сидячие одиночные или колониальные животные. Большинство из известных 150 видов обитает в море. В пресных водах встречается *Urnatella gracilis*, распространившаяся из водоемов Северной Америки в Европу. Ей свойственна термофильность, в связи с чем встречается в водоемах-охладителях электростанций (Протасов, 1980).

Движения щупалец и ток воды, создаваемый ресничками на них, направляют движение пищевых частиц к ротовому отверстию. Внутри венчика щупалец находится и анус,



Rynchonerella angelini



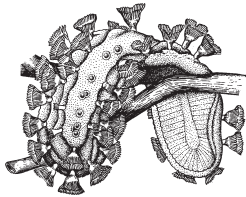
Serpula sp.



Haementeria costata

отсюда название «внутрипорошицевые». Размножение вегетативное и половое, в результате последнего образуется плавающая личинка, с одной стороны похожая на трохофору кольчатых червей, с другой — на личинок мшанок.

К типу **мшанок** (Bryozoa) принадлежит большая группа (около 4000 видов) седентарных организмов. Большинство видов мшанок — обитатели морей и океанов, в пресных водах живет всего несколько десятков видов.



Crystatella mucedo

Мшанки — колониальные организмы, особи которых (зооиды) имеют два отдела тела — полипид, несущий рот и щупальца, и цистид, погруженный в кутикулярную чашечку. У некоторых морских видов зооиды полиморфны и выполняют различные функции — трофическую, защитную, прикрепительную, генеративную. Функцию пассивной защиты выполняет оболочка колоний, имеющая у пресноводных мшанок (*Fredericella sultana*, *Plumatella emarginata*) вид трубочек, а у морских (*Flustra foliacea*) — пропитанного солями внешнего прочного скелета, часто с выростами и шипами. Мшанок разделяют на два класса — Phylactolaemata (покрыторотых) и Gymnolaemata (голоротых). У первых ротовое отверстие прикрывается выростом — эпистомом. Пресноводные (практически все принадлежат к покрыторотым) образуют колонии разнообразной формы, прикрепленные к твердым субстратам, они — типичные представители перифитона. Колонии мшанки *Crystatella mucedo* способны передвигаться по субстрату в виде уплощенных червеобразных скоплений зооидов. Кристателла в большом количестве встречается на макрофитах, иногда в бентосе, на песчаном заиленном грунте. Колониальность в сочетании с самостоятельной подвижностью — довольно редкое явление в животном мире, в особенности для бентических и перифитических форм.

Для вегетативного размножения покрыторотых мшанок характерно наличие внутренних почек — статобластов (флотобластов, сессобластов). Они видоспецифичны по форме, покрыты очень устойчивой оболочкой и служат для расселения и переживания неблагоприятных условий.

Из морских филактолемат наиболее сложную форму имеют колонии губоротых (Cheilostomata), а зооиды обладают наибольшей степенью полиморфизма. Половое размножение мшанок связано с образованием личиночной планктонной стадии, которая выполняет функцию расселения.

Плеченогие (тип Brachiopoda) — исключительно морские животные. Обитающие ныне в морях около 300 видов представляют собой остатки некогда процветавшего типа (ископаемых брахиопод известно около 10 000 видов). Внешнее сходство с моллюсками, а именно наличие двустворчатой раковины, привело к тому, что их долгое время причисляли к

этому типу животных. Створки раковин у плеченогих закрывают тело со спинной и брюшной стороны. Между створками или через специальное отверстие в раковине проходит прикрепительный стебелек. Нога либо прирастает к твердому субстрату, либо, как у закапывающихся в грунт *Lingula*, служат для втягивания животного в норку. Питаются плеченогие, фильтруя взвеси с помощью лофофора с ресничным аппаратом. Лофофор расположен внутри раковины. В жизненном цикле имеется свободноплавающая личинка.

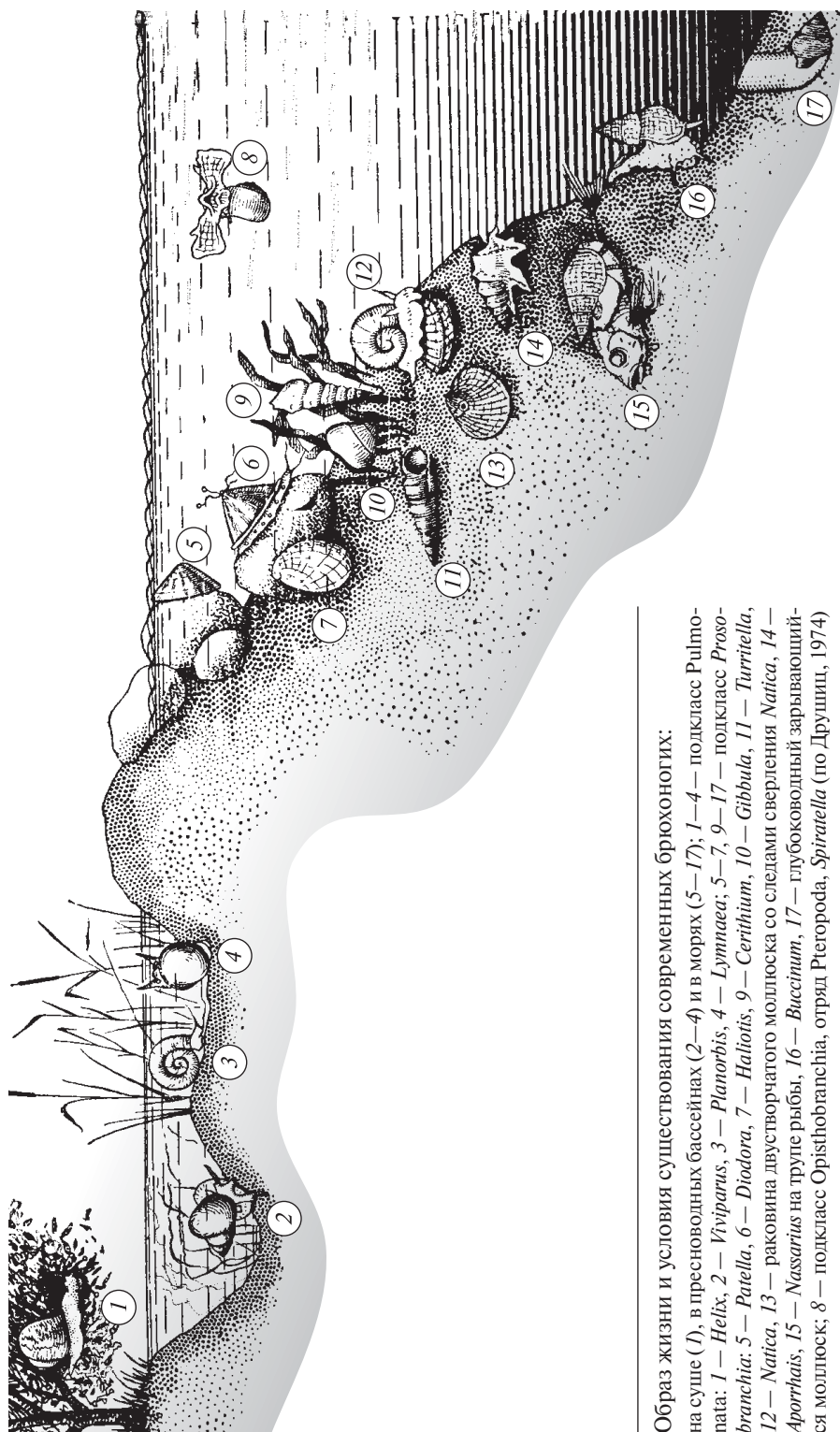
Огромное таксономическое разнообразие (по разным оценкам, более 115—130 тысяч ныне живущих видов и около 45 000 ископаемых) **моллюсков** (тип Mollusca) или мягкотелых базируется на относительно небольшом числе морфологических вариаций. Наиболее широко распространены классы: панцирные или хитоны, беспанцирные, брюхоногие, двустворчатые, лопатоногие и головоногие.

Тело большинства моллюсков покрыто известковой раковиной и состоит из трех отделов: головы, собственно тела и ноги. Строение и форма раковины очень разнообразны: она может состоять из нескольких пластин, створок, иметь форму колпачка, конической трубки, быть свернутой в спираль и т.д. У некоторых моллюсков раковина может быть внутренней или полностью отсутствовать. Газообмен у моллюсков происходит либо через всю поверхность тела, либо через жабры или легкие.

У моллюсков класса беспанцирных Aplousophora нет раковины. Это исключительно морские животные, мелкие — от 3 до нескольких десятков сантиметров, червеобразные моллюски, обитающие на дне, в основном в литоральной зоне, однако некоторые виды отмечены и на больших глубинах.

Древними моллюсками являются моноплакофоры. Ископаемые формы из класса Monoplousophora известны с позднего кембрия, силура и девона (Друшиц, 1974). Тело их покрыто колпачковидной раковиной. В современной фауне они были обнаружены в 1952 г. на больших глубинах океана (около 3,5 тыс. м). Сейчас их насчитывают около полутора десятков видов. Наиболее известен первый из найденных видов *Neopelina galatheaе*, названная в честь судна «Галатейя», во время экспедиции которого и была сделана сенсационная находка «живого ископаемого».

Исключительно морскими животными являются также хитоны или панцирные (класс Polyplousophora или Logicata), их насчитывается около 1000 видов. Панцирь состоит из 8 пластинок, подвижно соединенных и прикрывающих верхнюю поверхность тела, что позволяет им сворачиваться в случае опасности. Обитают хитоны в прибрежной части морей. В основном растительноядны, поедают водоросли, медленно передвигаясь по субстрату.



Образ жизни и условия существования современных брюхоногих:

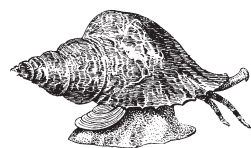
на суше (1), в пресноводных бассейнах (2—4) и в морях (5—17); 1—4 — подкласс Pulmonata: 1 — *Helix*, 2 — *Viviparus*, 3 — *Planorbis*, 4 — *Lymnaea*; 5—7, 9—17 — подкласс Prosobranchia: 5 — *Patella*, 6 — *Diodora*, 7 — *Haliotis*, 9 — *Cerithium*, 10 — *Gibbula*, 11 — *Turritella*, 12 — *Natica*, 13 — раковина двусторчатого моллюска со следами сверления *Natica*, 14 — *Aporrhais*, 15 — *Nassarius* на туле рыбы, 16 — *Vicissium*, 17 — глубоководный зарывающийся моллюск; 8 — подкласс Opisthobranchia, отряд Pteropoda, *Spiratella* (по Друшиц, 1974)

Небольшую группу (около 300 видов) составляют морские моллюски класса лопатоногих (Scaphopoda). Обитают в мягких грунтах, лопатообразный вырост ноги способствует закапыванию и передвижению в грунте. Тело помещается в вытянутой конической раковине, открытой с двух сторон. Отверстие более узкого конца раковины, выступающего из грунта, служит для поступления воды, приносящей кислород для дыхания. Питаются лопатоногие мелкими беспозвоночными, выбирая их клейкими щупальцами из грунта.

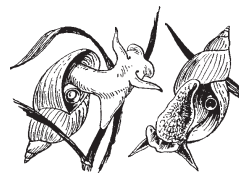
Брюхоногие (Gastropoda) — наиболее многочисленный класс моллюсков: около 90 000 современных видов. Это единственный класс, представители которого обитают не только в воде, но и на суше. В отличие от остальных моллюсков, тело брюхоногих асимметрично. У большинства брюхоногих имеется известковая раковина, в которую втягивается мягкое тело, устье раковины закрывается ногой или специальной крышечкой. В зависимости от строения дыхательной системы, выделяют подклассы переднежаберных, заднежаберных и легочных гастропод. Из заднежаберных в морях широко распространены представители родов *Patella*, *Cypraea*, *Oliva*, а в пресных водах — *Viviparus* и *Bythinia*. Перемещаясь по субстрату с помощью мускулистой ноги, эти моллюски поедают водоросли, детрит, а некоторые из них (напр. *Conus*) — хищники. Исключительно морские заднежаберные еще более разнообразны по строению и образу жизни. К покрытожаберным (отр. Tectibranchia) относится широко распространенный род *Aplysia* — морской заяц. У голожаберных (отр. Nudibranchia) дыхательные органы располагаются на поверхности тела, раковина полностью отсутствует. Живут на различных субстратах, питаются гидроидными полипами. К отряду Pteropoda или крыложаберные относятся моллюски, ведущие пелагический образ жизни. В высокоширотных морях распространена *Limacina helicina* с очень тонкой, прозрачной раковинкой. Локомоторными органами служат широкие парные выросты ноги — пароподии. Морские ангелы *Clione limacina* не имеют раковины, перемещаются с помощью пароподий, активно охотятся на различных беспозвоночных, в первую очередь на упомянутую лимацину.

Среди небольшого отряда мешкоязычных (Saccoglossa) вызывает интерес *Bertelinia*, у взрослых особей которой раковина двустворчатая, образующаяся из обычной башенковидной, имеющейся у личинок и характерной для гастропод.

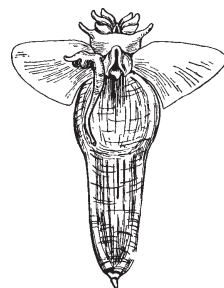
Таким образом, брюхоногие приспособились к обитанию на поверхности субстрата, в водной толще, на разделе атмосфера-вода (моллюск *Jantina*, который плавает на поверхности, строя поплавок из пузырящейся слизи), мало их в толще грунта.



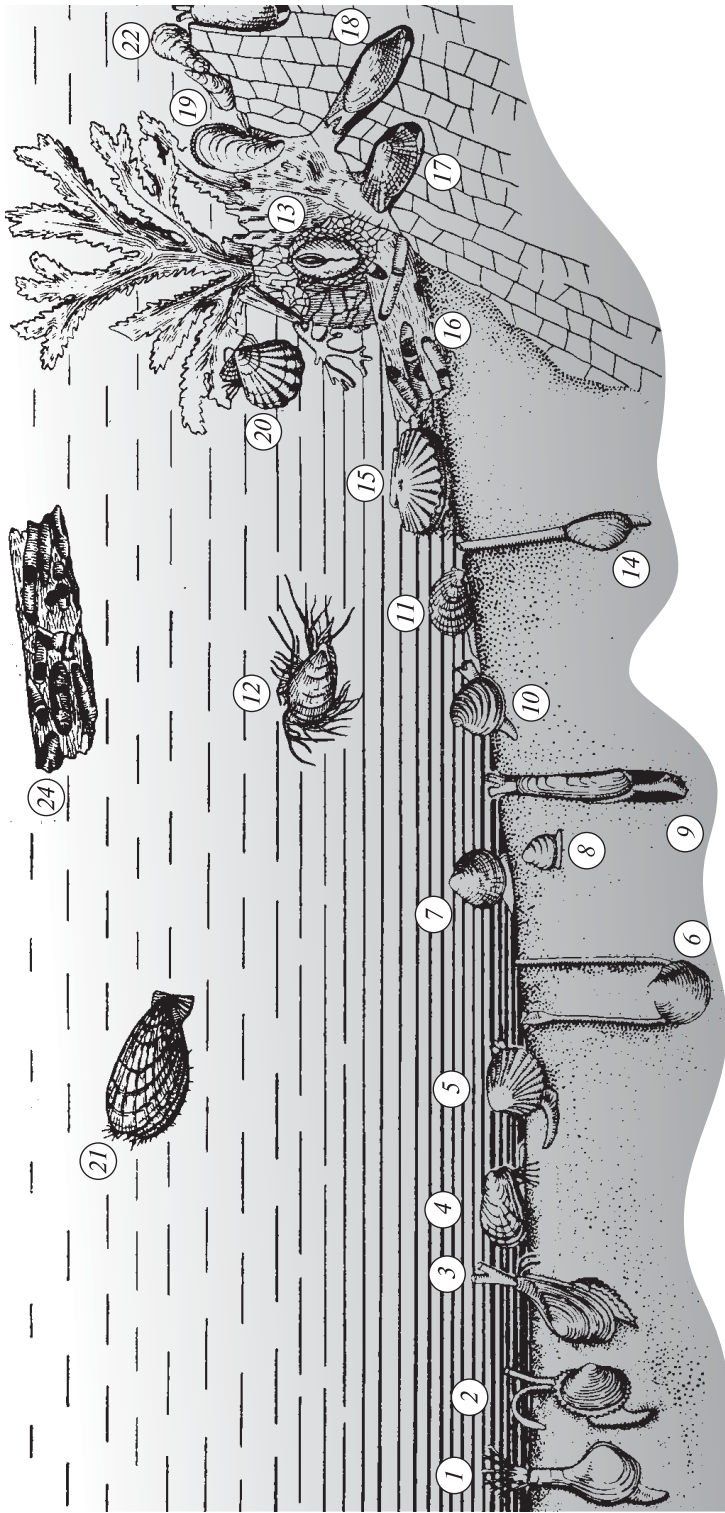
Tritonium sp.



Limnea stagnalis



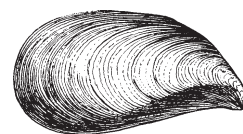
Clione limacina



Образ жизни некоторых современных морских двустворчатых моллюсков: зарывающиеся в осадок:

1 — *Cuspidaria*, 2 — *Abra*, 3 — *Leda*, 6 — *Thyasira*, 8 — *Nucula*, 9 — *Ensis*, 14 — *Mya*, 4 — *Modiolus*, 19 — *Mytilus*, 17 — *Arca*, живущие в трещинах скалистых грунтов; ползающие по дну: 5 — *Cardium*, 7 — *Glycymeris*, 10 — *Venus*; 11–13 — *Lima*: 11 — на грунте, 12 — в момент кратковременного плавания, 13 — в «гнезде», построенном из нитей биссуса, 15 — *Pecten*, свободно лежащий на дне, 20–21 — *Chlamys*: 20 — молодая особь, прикрепленная биссусом к водоросли, 21 — взрослая особь в момент кратковременного плавания; древоточцы: 16 — *Teredo*, 24 — *Xylophaga*; камнеточцы: 18 — *Barnea*, 23 — *Lithophaga*; прирастающие к грунту: 22 — *Ostrea* (по Друшчи, 1974)

Двустворчатые моллюски (класс *Bivalvia*), напротив, обитают в рыхлых грунтах — это один из наиболее заселяемых ими биотопов. При высоком таксономическом разнообразии (около 20 000 видов), общая конструкция тела всех двустворок довольно однообразна. Мягкое тело покрыто двустворчатой раковиной, через вводной и выводной сифоны поступает и выбрасывается вода, проходя через жаберный аппарат, где происходит газообмен и осаждение взвешенных частиц. Можно выделить несколько жизненных форм двустворок. Первая группа — закапывающиеся в грунт и перемещающиеся в рыхлых грунтах (*Unio*, *Anodonta*, *Cerastoderma*, *Mya*), вторая — лежащие на поверхности грунта (*Tridacna*), третья — обладающие подвижностью, как гребешок (*Pecten*), использующий реактивный движитель, четвертая — седентарные, прикрепляющиеся или прирастающие к твердым субстратам (*Mytilus*, *Dreissena*, *Ostrea*), пятая — сверлильщики, древоточцы и камнеточцы (*Teredo*, *Penitella*). При более детальном делении таких групп насчитывается более 20 (Друшиц, 1974).



Mytilus edulis

«Один из наиболее известных древоточцев — сверлящий моллюск *Teredo navalis*, который за свою червеобразную форму получил название «корабельный червь». Наряду с корабельным червем, моллюски родов *Bankia*, *Xilophaga*, *Martesia* повреждают в гаванях подводные деревянные постройки, целлюлозные канаты, а некоторые из них и бетонные сооружения. Моллюски *Martesia* spp. особенно опасны тем, что поражают деревянные конструкции, защищенные специальным составом с креозотом. *Martesia striata* может вбуравливаться даже в свинцовую обшивку электрического силового кабеля и в бетон» (Раилкин, 1998, с. 26).

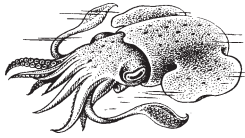
К камнеточцам относятся моллюски семейств *Petricolidae* и *Pholadidae*. Они обитают в мягких породах (ракушечник, сланец, глины), а также могут повреждать раковины других моллюсков (Гаевская, 2006). Фильтрационная деятельность двустворчатых моллюсков является существенным элементом системы самоочистки водоемов (Алимов, 1981). У некоторых двустворок существует трофосимбиоз с водорослями (*Tridacna*) или серными бактериями (*Calyptogena*).

У большинства двустворчатых в цикле развития есть плавающая личинка, однако имеются и живородящие формы. Своеобразная личинка пресноводных унионид — глохидий — паразитирует на рыбах.

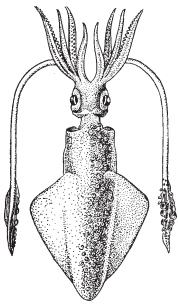
Головоногие моллюски (класс *Cephalopoda*) — исключительно морские животные, насчитывают более 700 современных видов (Несис, 2004). Занимают разнообразные местообитания. Выделяется несколько морфологически хорошо различимых отрядов: наутилусы, каракатицы, кальмары, осьминоги. Первый, очень богатый в палеозое (ордовик, силур), в настоящее время включают всего несколько видов, наиболее известен *Nautilus pompilius*, с характерной многокамерной спиральной раковиной, служащей поплавком и убежи-



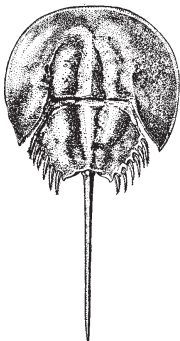
Unio tumidus



Rossia glaucopsis



Loligo vulgaris



Limulus polyphemus

шем. Обитают в толще воды, охотятся на мелких беспозвоночных, захватывая их многочисленными щупальцами.

Кальмары и осьминоги — крупные и даже очень крупные (до 15 м и более) хищные беспозвоночные. Это свободноплавающие или перемещающиеся по субстрату подвижные животные.

При движении по дну осьминоги пользуются щупальцами с присосками, при движении в толще воды для головоногих характерен гидроэкоблический (реактивный) движитель. У головоногих очень хорошо развиты органы чувств — обоняния, равновесия и слуха, особенно — зрения. Глаза имеют сложное строение, обладают аккомодацией. Для головоногих характерно наличие в покровах хроматофоров, которые позволяют изменять им окраску, что имеет адаптивное и сигнальное значение. У многих кальмаров, особенно глубоководных, имеются органы свечения. При редукции внешнего скелета, у головоногих (кроме наутилусов) формируется внутренняя раковина и особый внутренний скелет из хрящевой ткани, близкой по характеру к таковой позвоночных. Хрящ образует капсулу вокруг головного скопления нервных ганглиев. В целом, головоногие — одна из наиболее высокоорганизованных групп беспозвоночных.

Широко известны среди головоногих каракатица *Sepia officinalis*, кальмар *Loligo vulgaris*, осьминог *Octopus vulgaris*. Иногда в отдельный отряд выделяют вампироморфов *Vampiremorphs*, глубоководных головоногих, как бы соединяющих черты строения осьминогов и кальмаров.

Тип **членистоногих** (Arthropoda) богаче всех остальных типов животных — по разным оценкам в нем насчитывается от 1,5 до 10 млн. видов, однако, это преимущественно атмобионтные насекомые. Основные морфологические черты артропод — это членистые конечности и сегментированное тело. Чаще всего различают три тагмы (отдела) — голову, грудь и брюшко. Конечности членистоногих подвижны, членики соединены суставами. Тело покрыто хитиновой кутикулой, которая служит не только защитным образованием, но и внешним скелетом, т.е. опорой для прикрепления мышц. Кровеносная система имеет центральный пульсирующий орган — сердце. Определенную роль выполняет и дыхание через покровы тела, в особенности у личиночных стадий. В онтогенетических циклах распространена гетеротопия, когда личиночные стадии обитают в иных биотопах и средах, чем взрослые. Значительное место среди водных беспозвоночных, особенно в пресной воде, занимают именно личинки насекомых, имаго которых обитают на суше.

Небольшую группу морских членистоногих (5 видов) составляют мечехвосты (класс Xiphosura). Многочисленные и

разнообразные в палеозое, в настоящее время они встречаются лишь на мелководьях у берегов Юго-Восточной Азии и Мексиканского залива.

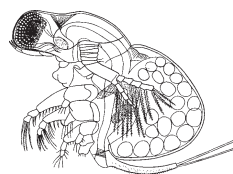
Из паукообразных (Arachnida) немногие связаны в своей жизнедеятельности с водной средой. Хорошо известен паук серебрянка *Argyroneta aquatica*, строящий из паутины подводный воздушный колокол. К числу широко распространенных обитателей водоемов принадлежат водяные клещи Hydracarina — сборная экологическая, а не таксономическая группа. Клещи гидрахнеллы почти все являются хищниками, у многих из них паразитические личинки. Есть клещи-сапрофаги, выполняющие в водоемах роль, сходную с таковой почвообитающих клещей.

В гидробиоценозах велика роль жабродышащих, или ракообразных (подтип Branchiata или Crustacea). Они населяют практически все водоемы Земли. Мировая фауна насчитывает более 40 000 видов, причем большая часть (около 30 000 видов) — обитатели моря, в основном — свободноживущие подвижные формы.

В высокоминерализованных водоемах (от 40 до 230 ‰) обитает *Artemia salina* (отряд Anostraca), достигая высокой численности и биомассы. Высокоустойчивы яйца артемии, как, впрочем, и других жаброногих раков (класс Branchiopoda) к различным внешним воздействиям. Широко распространены в небольших пресных водоемах щитни (отряд Notostraca). Некоторые виды очень древние: ископаемые, аналогичные современным *Triops cancriformis*, обнаружены в триасовых отложениях.

Широко распространены (преимущественно в континентальных водоемах) ветвистоусые ракообразные (отряд Cladocera). Большинство из них — обычные в пресных водах *Daphnia pulex*, *Diaphanosoma brachiurum* или *Bosmina longirostris* — фильтраторы, обитающие в толще воды. Фильтрация осуществляется работой грудных конечностей. Некоторые виды обитают на дне или в придонной области (*Iliocryptus agilis*), другие, как *Syda crystallina*, обитают среди зарослей и могут временно прикрепляться к растениям и другим субстратам. Среди ветвистоусых есть и хищные формы — *Polyphemus pediculus*, *Cornigerius maeoticus*, *Cercopagis pengoi*, *Leptodora kindtii*.

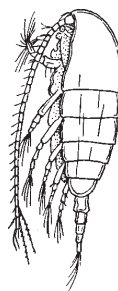
Усоногие ракообразные (подкласс Cerigropedia) напротив — обитатели соленых и редко солоноватых вод. Морские желуди (*Balanus*, *Chtamalus*) и морские уточки *Lepas* ведут прикрепленный образ жизни. Морские желуди имеют мощную известковую раковину, домик, состоящий из нескольких неподвижных и подвижных пластин. Пластины домика прирастают к твердому субстрату. Морские уточки прикрепляются стебельком. Поселяясь на корпусах судов, в морских водоводах, создают существенные биологические помехи.



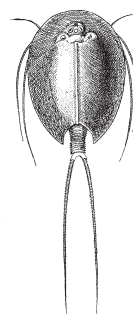
Polyphemus pediculus



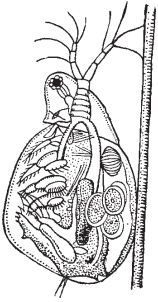
Bythotrephes longimanus



Calanus finmarchicus



Triops cancriformes

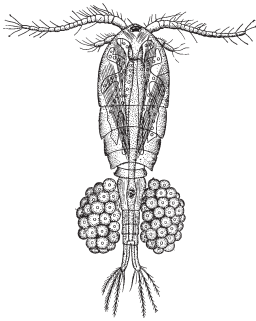


Simocephalus vetulus

Веслоногие ракообразные (Copepoda) очень широко распространены как в морских, так и континентальных водах. Примерно пятая часть из более 9000 видов ведет паразитический образ жизни на различных гидробионтах. Каланоидные веслоногие (отряд Calanoida) — исключительно пелагические формы, составляющие основу морского планктона. В морях каланоиды совершают значительные суточные вертикальные миграции, напр. в северной Атлантике миграции *Calanus finmarchicus* составляют 300—500 м. Каланоиды питаются в основном отфильтрованной из воды взвесью, содержащей различные водоросли. В пресной воде широко распространены *Diatomus*, *Euritemora*, *Limnocalanus*.

Циклопы (отряд Cyclopoida) наиболее богато представлены в пресных водах. Некоторые виды — типичные обитатели толщи вод (*Cyclops strenuus*), однако многие виды обитают в придонной области и на дне. Большинство циклопов — хищники, однако спектр питания может быть очень широк. Многие виды поедают крупные колонии водорослей.

«...установлено, что в фауне циклопообразных мира известны 950 видов и подвигов из примерно 100 родов. В континентальных равнинных водах Азово-Черноморского бассейна обнаружены 54 вида и подвида, в бассейне Днепра — 43, Дуная — 37, Днестра — 32, в 50 малых реках — 32, в лужах — 45, ручьях — 24, в 78 прудах — 32 вида и подвида, в гипогейных водах — 30 форм» (Монченко, 2003, с. 268).



Cyclops strenuus

Гарпактикоиды (отряд Harpacticoida) — мелкие рачки, обитающие на дне водоемов, в зарослях растений, в интерстициальных биотопах.

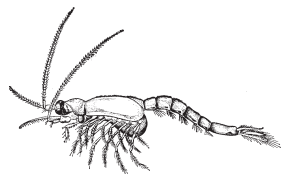
Широко распространены ракушковые раки (класс Ostracoda). Зона обитания большинства из них — придонные слои воды, поверхность грунта, есть и закапывающиеся формы. Питаются водорослями, детритом, некоторые виды — хищники.

Большую группу (более 4500 видов) составляют относящиеся к классу высших раков (Malacostraca) равноногие раки (отряд Isopoda). Большинство этих ракообразных обитает в соленых водах, причем распространены они в донных биотопах всех глубин, вплоть до ультраабиссали. В пресных водах водяной ослик *Asellus aquaticus* — самый обычный обитатель небольших водоемов и литоральной зоны крупных озер и водохранилищ северного полушария. В целом, группа экологически очень пластична, встречается в самых различных местообитаниях: *Lymnoria* — активный древооточец, среди морских равноногих немало хищников, напр. *Astacilla pusilla*.

Не уступают равноногим ни по числу видов (более 4500), ни по разнообразию форм и образа жизни и равноногие раки (отряд Amphipoda). Большинство видов амфипод или бокоплавов обитают в море, однако и пресноводная фауна относительно богата, только в оз. Байкал насчитывается более

200 видов. Конечности различного строения (отсюда и название) — передние пары конечностей снабжены клешнями. Некоторые членики грудных ножек превращаются в листовидные жабры. Обитают преимущественно на дне и в придонной области, в литорали среди зарослей высших водных растений, часто отмечаются значительные скопления на урзе воды в морских пляжах, а также в озерах и водохранилищах. Некоторые амфиподы закапываются в грунт (*Niphargoides*), корофииды (*Corophium curvispinum*, *C. mucronatum*) строят трубочки из детрита и живут колониями на дне водоемов. Амфиподы в основном всеядны, число хищников невелико, напр. морские Caprellidae. Паразитические Суамидеи живут на китах, поэтому получили название китовых вшей. В морях фауна амфипод наиболее разнообразна на сравнительно мелководных участках, однако немало видов зарегистрировано и на глубинах более 6000 м. В пресных водах амфиподы приурочены к мелководьям в зоне урзы воды, зарослям водных растений. В озерах северного полушария широко распространен *Gammarus lacustris*. О высокой экологической пластичности амфипод говорит их интенсивное проникновение из Черноморско-Каспийской области в Волгу, Днепр и другие реки. Такие виды из понто-каспийского бассейна, как *Dikerogammarus haemobaphes*, *Corophium curvispinum* образовали устойчивые популяции во многих пресных водоемах. В водохранилища Волги был интродуцирован байкальский вид — *Gmelinoides fasciatus*.

Широко распространены десятиногие раки (отряд Decapoda), которых насчитывается более 8500 видов. В мелководных областях тропических морей отмечается наибольшее богатство видов декапод. Эти различные по строению ракообразные довольно хорошо разделяются на три морфологические группы. К первой относятся формы с хорошо развитым брюшным отделом, на котором расположены конечности, используемые для активного передвижения — плавающие креветки *Pandalus*, *Crangon*, ведущие донный образ жизни лангусты *Palinurus*, омары *Homarus*, речные раки *Astacus*. Во вторую группу входят так называемые мягкохвостые, которые прячут мягкое, обычно асимметричное, изогнутое брюшко в пустых раковинах моллюсков (раки-отшельники). Представители короткохвостых или крабы отличаются широким головогрудным панцирем с подогнутым под него маленьким коротким брюшком (*Eriphia verrucosa*, *Paralithodes camschatica*). Морская фауна десятиногих значительно богаче пресноводной. Некоторые виды, напр. китайский мохнаторукий краб *Eriocheir sinensis* — спонтанный вселенец с Дальнего Востока, широко распространившийся по европейским рекам. Обитающие в толще воды или на дне десятиногие преимущественно подвижны,



Mysis relicta



Paralithodes camschatica

некоторые совершают далекие миграции. Рачки *Euphausia superba* образуют огромные скопления так называемого криля в антарктических водах. Служат пищевым объектом для рыб и усатых китов.

За высоким таксономическим богатством у ракообразных стоит большое разнообразие экоморф, способов адаптации к разнообразным условиям среды как в пелагиали, так и в бентали и перифитали.

Очень важную часть животного населения различных водоемов, особенно пресных, составляют насекомые или открыточелюстные (класс Insecta, или Ectognatha).

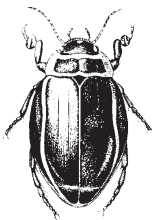
«В целом свыше 90 % видов всех насекомых в тот или иной период своей жизни обязательно связаны с водой или почвой как средами обитания и, следовательно, являются частью или полностью водными или почвенными организмами. Поэтому среди насекомых чисто наземные формы составляют, как это ни кажется необычным, небольшое меньшинство.

Водоемы и почвы составляют важнейшую часть биосферы — поверхностной оболочки Земли, где сосредоточена органическая жизнь. Эти обе среды жизни насыщены живым веществом, в создании которого важную роль играют и насекомые» (Бей-Биенко, 1980, с. 310).

Представители некоторых таксонов представлены в водной среде как личиночными стадиями, так и имаго, других — только личинками. К первым можно отнести водных жуков (отряд Coleoptera) и водных клопов (отряд Hemiptera). Группа амфибионтных насекомых гораздо больше: стрекозы (отряд Odonata), поденки (отряд Ephemeroptera), веснянки (отряд Plecoptera), большекрылки (отряд Megaloptera), сетчатокрылые (отряд Neuroptera), ручейники (отряд Trichoptera), бабочки (отряд Lepidoptera), перепончатокрылые (отряд Hymenoptera) и многие семейства двукрылых (отряд Diptera).

Степень гидрофильности, обязательной связи с водной средой, у этих групп также различна. Стрекозы, поденки, веснянки, большекрылки, ручейники — все проходят в воде развитие от яйца до преимагинальных стадий, в атмосферу выходит только взрослая особь. Некоторые насекомые, напр. поденки, в воздушной среде живут очень короткое время. Вопрос, какая стадия онтогенеза является «главной» не имеет смысла, поскольку онтогенез — циклический процесс «от яйца до яйца» или «от имаго до имаго». С экологической точки зрения можно определенно сказать, что экоморфа крылатого амфибионта у поденок играет весьма ограниченную во времени роль по сравнению с продолжительной и активной жизнью гидробионтной стадии.

Среди Hemiptera довольно много видов, связанных в своей жизнедеятельности с водной средой: *Corixa dentipes*, *Micronecta minutissima*, *Ranatra linearis*, *Nepa cinerea*. *Notonectida* — хорошие пловцы в водной толще, *Nepa* (водяной скорпион) постоянно обитает на дне и среди растений. Несколько семейств клопов, известных как «водомерки», обитают в



Dytiscus lineatus

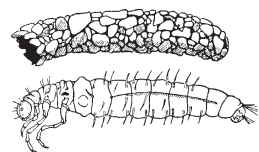
эпинея стали на поверхности воды, передвигаясь по поверхностной пленке. Они широко распространены в небольших пресных водоемах, однако встречаются и морские, даже океанические формы (*Halobates*). Дышат обитающие в воде клопы атмосферным воздухом, подымаясь к поверхности.

Один из самых многочисленных отрядов насекомых — жуки. Их насчитывается около 300 000 видов, некоторые из них — гидробионты. Наиболее широко распространены плавунчики Haliplidae, Dytiscidae, Hidrophilidae. Активные пловцы и хищники, такие как *Dytiscus marginatus*, используют для плавания задние конечности; у ползающих по растениям и камням *Helophorus aquaticus* на лапках имеются хорошо развитые крючки. Личинки водолюбов, плавунцов — активные хищники. Поверхность небольших водоемов населяют жуки-вертячки — Gyridae. Сумеречные вертячки *Orectochilus vellosus* обитают в быстротекущих водах, днем прячутся в воде и только в сумерках появляются на поверхности.

К насекомым, чьи имагинальные стадии временно обитают в воде, относятся и некоторые перепончатокрылые (отряд Нуменоптера), хотя остальные — чистые атмобионты. Наездники *Prestwichia aquatica*, паразитирующие на яйцах жуков-плавунцов, погружаются в воду и могут часами находиться там, плавая с помощью конечностей. Наездники *Caraphractus* передвигаются в воде с помощью крыльев.

Среди насекомых, личиночные стадии которых развиваются в водоемах, наиболее широко распространены и обильны ручейники и двукрылые. Число видов ручейников (отряд Trichoptera) превышает три тысячи. Их личинки и куколки обитают в воде, имагинальные стадии, как правило, также держатся вблизи воды, а некоторые, напр. *Thamastes dipterum*, плавают на поверхности, пользуясь и в имагинальной стадии трахейными жабрами, характерными для гидробионтных личинок. У личинок ручейников очень разнообразное поведение. Хищные *Ecnomus tenellus* ведут подвижный образ жизни и не строят домиков, многие (*Agraylea*, *Hydroptila*, *Oxyethira*) строят домики различной конструкции из разного материала. Личинки *Neureclipsis bimaculata* строят прикрепленные домики-ловушки из секрета, служащие убежищем и ловчей сетью. Строят сети и живут иногда очень большими колониями личинки *Hydropsiche ornatula*.

Из более чем 100000 видов двукрылых многие освоили самые разнообразные водные биотопы. Наряду с выраженной тенденцией к упрощению строения тела личинок, отсутствию настоящих конечностей, утратой у некоторых головной капсулы, имеется множество адаптаций к жизни в специфических условиях. Так, у личинки двукрылых — обитатель горных потоков (Vlepharoceridae) имеются сложно устроенные присоски для прикрепления к различным предме-



Stenophylax sp.

там. Личинки комаров семейства Culicidae большую часть времени проводят у поверхности, используя для дыхания дыхательную трубку. Дыхательные трубки личинок *Eristalis*, обитающих в сильно загрязненных водоемах, могут быть очень длинными (до нескольких сантиметров). Личинки мошек, живущие в текучих водах, имеют приспособления для прикрепления и эффективный фильтрующий аппарат в виде веера волосков и щетинок. Полупрозрачные личинки Chaoborinae обитают в толще воды и в придонной области, ведут активный хищный образ жизни.

Особое место среди водных двукрылых занимают Chironomidae (Tendipedidae). При значительном числе видов (более 5000), они встречаются во всех континентальных водоемах. Личинки хирономид *Chironomus plumosus*, *Cricotopus ex gr. silvestris* и другие очень широко распространены.

«Водные стадии *Tendipedidae* играют чрезвычайно крупную роль в жизни пресных водоемов. За это говорит прежде всего то, что личинки *Tendipedidae* в громадном большинстве водоемов преобладают над всеми прочими представителями бентической макрофауны. По количеству особей личинки редко дают в среднем менее 50 % на единицу площади дна водоемов, уступая иногда первенство лишь *Oligochaeta*» (Липина, Черновский, 1940, с. 264).

Из краткого обзора типа членистоногих можно сделать заключение, что их огромное таксономическое разнообразие базируется на чрезвычайно морфологическом разнообразии. Высокая морфо-экологическая пластичность позволила им освоить самые разнообразные местообитания в гидросфере.

В качестве дополнения к подтипу Chelicerata рассматриваются морские пауки (надкласс Pantopoda). Это чисто морские организмы, по форме тела, числу конечностей (4—6 пар) напоминающие настоящих пауков. Обитает большинство из более чем 600 видов в литорали морей, однако есть и глубоководные виды. Морские пауки — хищники, нападают на мелких беспозвоночных и высасывают их с помощью мускулистого хоботка.

Тип **тихоходки** (Tardigrada) включает около 400 видов мелких, до 1,5 мм, организмов. Обитают в морских и пресных водах, а также во влажных местообитаниях на суше. В строении тела видны черты метамерии, оно обычно состоит из 5 сегментов, четыре из которых несут малоподвижные несегментированные конечности с коготками. В морях тихоходки обитают на мелководьях, на грунте или растениях. В континентальных водах встречаются в самых различных условиях, напр., в небольших водоемах на ледниках живет *Hypsibius klebelsbergi*, а некоторые другие (*Thermorodium*) обитают в горячих источниках при температуре 40 °С. Тихоходки широко известны благодаря способности переходить в криптическое состояние. При высыхании они сжимаются,

приобретают округлую форму и в таком виде могут переживать самые неблагоприятные условия.

Животные из типа **погонофор** (Pogonophora) известны из отложений венда (Друшиц, 1974). Существует точка зрения, что погонофоры филогенетически связаны с кольчатыми червями (Жирков, 2010). Вначале считали, что это представители чисто глубоководной фауны, однако теперь они найдены в самых различных биотопах, на разной глубине. Описано около 200 видов и список этот пополняется. Погонофоры выделяют секрет, из которого строят разнообразные по строению и размерам трубки, в которых и обитают. Характерной особенностью погонофор является отсутствие пищеварительной системы. Поначалу выдвигалась гипотеза, что пищеварение происходит вне организма в полости, создаваемой щупальцами, но исследования показали, что погонофоры питаются за счет трофосимбиоза с серобактериями. Особый интерес к погонофорам возник после открытия гидротермальных глубоководных экосистем.

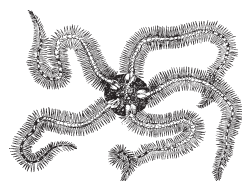
«Из всех новых форм животных, открытых в гидротермальных сообществах, большой трубчатый «червь», названный в 1981 г. Riftia pachyptila, является сегодня наиболее известным. Его длина может превышать 1,5 м. По биомассе эта погонофора во много раз превосходит все другие виды гидротермальных сообществ. Для зоологов рифтия не является совершенно незнакомой. Она входит в тип беспозвоночных, открытый в 1914 г. во время экспедиции на голландском океанографическом судне «Сибога» в водах индокитайского архипелага» (Лобье, 1990, с. 61).



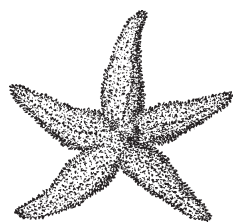
Hygrosoma luculentum

Тип **иглокожие** (Echinodermata) в настоящее время насчитывает около 6000 видов животных, обитающих в морях и океанах. Это очень древний тип беспозвоночных, известный с кембрия, и большая часть описанных видов — ископаемые. Для иглокожих характерна радиальная симметрия. Самые древние из ныне живущих иглокожих — морские лилии (класс Crinoidea). Ведут в основном прикрепленный образ жизни. Длинные разветвленные лучи представляют собой ловчий аппарат для улавливания взвешенных в воде частиц и мелких организмов.

Другие иглокожие — подвижные животные. Морские ежи (класс Echinoidea), морские звезды (класс Asteroidea) имеют своеобразную амбулакральную систему — гидравлический движитель. Множество амбулакральных ножек, представляющих собой мышечные трубочки с присосками, обеспечивают передвижение животных по субстрату. Морские ежи питаются в основном водорослями, которые соскабливают с субстрата. Большинство морских звезд — активные хищники. Они могут выворачивать желудок, обволакивая им жертву, и таким образом переваривание происходит вне тела морской звезды. Хорошо известна морская звезда *Acanthaster planci* — терновый венец — специализированный кораллофаг.



Ophiothrix fragilis



Asterias rubens

«Находясь в составе больших скоплений, звезда терновый венец питается круглосуточно, поедая за сутки в среднем 60 см² коралла. За год одна звезда съедает от 6 до 12 м² зарослей кораллов. При этом часто на одну колонию нападает сразу несколько звезд. Находясь в составе плотных скоплений (5—10 экз/100 м²) и проходя «фронтом» по рифу, звезды убивают до 90 % всех колоний склерактиний, оставляя после себя мертвый риф» (Сорокин, 1990, с. 420).

У офиур или змеехвосток (класс Ophiuroidea) амбулак-ральная система для передвижения не используется, т.к. на ножках отсутствуют присоски, перемещаются эти организмы при помощи длинных змеевидных лучей. Питаются офиуры мелкими организмами, детритом, некоторые, находясь в группах и поднимая в воду лучи, образуют общую ловчую сеть. У офиур и морских звезд очень развита способность к регенерации.



Pelagothuria ludwigi

Голотурии или морские огурцы (класс Holothuroidea), в отличие от других иглокожих, имеют сильно редуцированный внешний скелет и билатеральную симметрию с некоторыми элементами лучевой. На брюшной стороне несколько полос амбулакральных ножек обеспечивают передвижение по субстрату. Для голотурий характерен высокий уровень регенерации. При сильном раздражении или опасности они могут выбрасывать внутренние органы, которые затем регенерируют. Большинство голотурий — донные организмы, ползающие или закапывающиеся в грунт, однако некоторые ведут пелагический образ жизни (Pelagothuriidae). Иглокожие широко распространены во всех морях, но из них только голотурии переносят опреснение. Основные местообитания — донные биотопы.

Большинство **полухордовых** (тип Nemichordata) обитает в теплых морях. Их современное таксономическое богатство — около 100 видов, богатство ископаемых видов — более 1000. Анатомически для полухордовых характерно наличие так называемой нотохорды — небольшого упругого выроста кишки, поддерживающего основание хоботка. На некоторое сходство с хордовыми, однако, указывает не это, а наличие парных метамерных жаберных щелей. К полухордовым относятся кишечнодышащие (класс Enteropneusta) и крыложаберные (класс Pterobranchia). Большинство кишечнодышащих живут в вырытых в мягком грунте норах. Наиболее известен вид *Balanoglossus clavigerus*, обитающий в U-образной трубке-норке, питающийся детритом и мелкими организмами. Колонии крыложаберных, например *Rhabdopleura*, напоминают колонии мшанок. Обитают в морях на глубине 100—600 м, небольшого размера, от 0,5 до 7 мм. Наличие лофофора — венчика щупалец — определяет седиментационный тип питания.

Хордовые. Тип хордовых животных (Chordata) включает более 40 000 видов, обитающих во всех средах. Некоторые

хордовые, пройдя длительный путь эволюции на суше, вторично приспособились к жизни в воде.

Оболочники или туникаты (тип Tunicata или Urochordata), которых насчитывается около 2000 видов, только в личиночной стадии имеют признаки хордовых: хорда у хвостатой плавающей личинки. После прикрепления личинок асцидий оральным полюсом к субстрату происходит глубокий регрессивный метаморфоз — хорда, нервная трубка, мускульные клетки исчезают. У взрослых особей, обитающих в донных биотопах морей и океанов, тело покрыто оболочкой — туникой, в состав которой входит клетчаткоподобное вещество (единственный случай образования у животных веществ, близких к целлюлозе). Тип питания — фильтрационный, размножение половое или вегетативное, почкованием.

Сальпы (класс Salpae) — свободноплавающие морские организмы. В цикле развития имеются половые и бесполое поколения. Бесполой особь отпочковывает цепочки половых особей. Передвигается с помощью реактивного двигателя, выбрасывая воду из клоаки. Свободноплавающий образ жизни ведут также огнетелки или пиромомы (Pyrosomida). Размеры колоний достигают нескольких метров. Стенки цилиндрической колонии представляют собой прозрачную тунику, внутри которой располагается множество зооидов, по строению напоминающих взрослых асцидий. Многие пиромомы имеют светящиеся органы.

На примере туникат прослеживается интересная закономерность. Прикрепленных, седентарных форм, такие как асцидии, несравненно большее число видов (около 2000) по сравнению с сальпами (чуть более 20 видов) и огнетелками, т.е. пелагическими формами. Седентарный образ жизни, связанный с упрощением строения, дает в данном случае большую радиацию видов, чем подвижный.

Организмы, принадлежащие к подтипу бесчерепных (Ascania) — небольшая группа донных организмов (около 10 видов). Распространенный в умеренных морях ланцетник *Amphioxus lanceolatus* обитает на мелководьях, закапываясь в песок, выставляет передний конец тела и улавливает частицы детрита, мелкие организмы. У ланцетника имеются все признаки хордовых: собственно хорда, проходящая через все тело, жаберные щели, нервная трубка.

К одному подтипу позвоночных или черепных (Vertebrata или Craniata) принадлежит весь «остальной» животный мир. Число видов черепных, обитающих или тесно связанных с водной средой, составляет около 40 000, большинство хордовых, из них таксономически наиболее разнообразны рыбы.

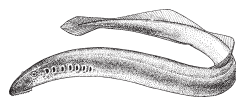
Круглоротые (класс Cyclostomata) — немногочисленная в настоящее время группа бесчелюстных позвоночных. Око-



Ascidia mentula



Salpa fusiformes



Lampetra japonica

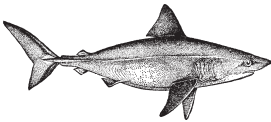
ло 10 видов миксин обитают в Северной Атлантике, в прибрежных водах Дальнего Востока, Южной Америки и Африки. Миноги, проходные пресноводные организмы, широко распространены в континентальных водах Северного полушария, на юге Южно-Американского субконтинента и в Австралии. И миксины, и миноги по типу питания — хищники и эктопаразиты. Специализированный ротовой аппарат, имеющий вид присоски, поддерживаемой хрящевым кольцом, обеспечивает прикрепление и высасывание крови у рыб. В Северной Атлантике обычна миксина *Myxine glutinosa* и минога *Petromyzon marinus*. В пресных водах Европы и Азии распространены виды рода *Lampetra*.

Если у круглоротых осевой скелет представлен плотной хордой, окруженной соединительнотканной оболочкой, то у челюстноротых (Gnathostomata), в частности у рыб, формируется хрящевой (класс хрящевые рыбы — Chondrichthyes) или костный (класс костные рыбы Osteichthyes) скелет.

При некотором единообразии общего плана строения (конструкция опорного скелета, жаберное дыхание, билатеральная симметрия) у рыб очень разнообразны частные адаптации к различным условиям среды, что и определило их видовое богатство. Очень велик диапазон размеров рыб — от нескольких миллиметров (бычок *Pandaka pygmaea* — 7,5—11,5 мм) до 10—18 м — полярная акула *Cetorhinus maximus*, китовая акула *Rhincodon typus*. Из пресноводных рыб самые крупные — белуга *Huso huso*, достигающая массы 1,5 т, южноамериканская арапайма *Arapaima gigas* (Никольский, 1974). Водятся рыбы в самых разнообразных местах: от высокогорных водоемов до предельных океанических глубин, от донных грунтов до раздела фаз вода — атмосфера и (временно) — в наземных биотопах.

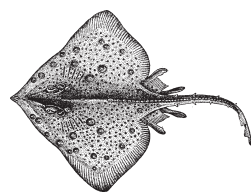
Хрящевые рыбы имеют хрящевой, иногда частично обызвествленный скелет, покрытый плакоидной чешуей или голой кожей, с 5—7 парами жаберных щелей. Из 730 видов хрящевых рыб большинство обитает в море. К хрящевым относятся акулы, скаты и химеры.

Все акулы (надотряд Selachomorpha) питаются животной пищей, причем большинство — активные хищники, только китовая и гигантская акулы планктоядны. Некоторые акулы питаются только донными организмами. Большинство акул — прекрасные пловцы, обладают развитыми органами чувств, особенно обоняния. Самая крупная из современных хищных акул — кархарадон (*Carcharodon carcharias*) достигает 10—11 м. Наибольшее видовое богатство акул характерно для тропических зон океанов. Небольшая, около 1 м, акула из катрановых *Squalus acanthias* обитает в Черном море. Размножаются акулы откладывая яйца в воду, яйцеживорождением или живорождением.



Lamna cornubica

Латинское название скатов *Bathomorpha* (уплощенные) указывает на основное морфологическое отличие — сильно уплощенное в спинно-брюшном направлении тело. Жаберные щели располагаются на брюшной стороне. Существуют формы, переходные между акулами и скатами, напр. пилорыльные скаты (сем. *Pristidae*) или рыба-пила. Характерная для скатов ромбообразная форма тела изменяется у так называемых гитарных скатов, напоминающих этот струнный инструмент. Уплощенная форма тела скатов связана с придонным образом жизни. Некоторые вооружены хвостовой иглой, у черноморского морского кота (*Dasyatis pastinaca*) игла снабжена ядовитой железой и это эффективное оборонительное оружие. Питаются скаты мелкими донными животными, однако гигантская манта (*Manta birostris*) — планктоном. Эта рыба может достигать массы 2 т и размеров свыше 6 м. В качестве фильтровального аппарата используются жаберные пластины. Морфологически, а особенно с точки зрения физиологии и поведения, выделяются электрические скаты. Тело их менее уплощенное, хорошо выделяется хвостовой отдел. Эти рыбы имеют своеобразный электрический орган, позволяющий генерировать электрические импульсы напряжением более двухсот вольт. Обыкновенный электрический скат *Torpedo marmorata* обитает в Атлантике и Средиземном море.



Raja clavata

Своеобразны по строению химеры (отряд *Chimeriformes*), составляющие отряд современных цельноголовых рыб. В них сочетаются некоторые черты акул, скатов и костных рыб. Подобно акулам, химеры откладывают крупные яйца в роговой капсуле, имеют хрящевой скелет, подобно костным, у них отсутствует клоака, череп соединен с позвоночником затылочным мышцелком, верхняя челюсть полностью слита с черепом. Химерообразные — преимущественно глубоководные морские рыбы, достигающие 2 м в длину, питаются донными беспозвоночными.

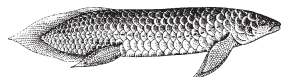
Костные рыбы имеют скелет, состоящий из костной ткани, костную чешую, плавательный пузырь, у них наружное оплодотворение. Костные рыбы, которых насчитывается около 20 000 видов, населяют практически все типы водоемов при очень широком спектре адаптаций. Очень велик диапазон размеров — от 0,7—1 см до 5—7 м, масса некоторых достигает 1,5 т. В настоящее время это самая богатая видами группа позвоночных животных. Для большинства рыб характерна обтекаемая форма тела, однако разнообразие здесь также велико в зависимости от условий обитания.



Esox lucius

Надотряд кистеперых рыб (*Crossopterygimorpha*) представлен ныне латимерией (*Latimeria halumnae*), обитающей в Индийском океане у Коморских островов и в прибрежных водах Юго-Восточной Азии (выделяют в отдельный вид

Latimeria menadoensis). Тело покрыто своеобразной четырехслойной (космоидной) чешуей, плавники имеют мясистое основание, отдаленно напоминают конечности. Осевой скелет представлен хордой, тел позвонков нет. Размножаются яйцеживорождением.



Neoceratodus forsteri

Двоякодышащие рыбы (надотряд Dipneustomorpha) — также реликтовые формы. Наиболее характерной чертой строения является наличие одного или двух легких, происходящих из брюшных выростов начальной части пищевода. Таким образом, они имеют как жаберное водное дыхание, так и легочное — атмосферным воздухом. В этой группе рыб, процветавшей до триасового периода, в настоящее время сохранилось всего несколько видов. Отряд рогозубообразных (Ceratodiformes) включает всего 1 вид — рогозуб *Neoceratodus forsteri*, обитающий в водоемах Австралии. Представители второго отряда, которых называют двулегочными (Lepidosireniformes), обитают в Африке (4 вида *Protopterus*) и Южной Америке (*Lepidosiren*), всего в отряде 5 видов. Самой важной и интересной особенностью этих рыб, достигающих 2 м в длину, является способность строить гнезда-коконы, в которых они могут проводить в анабиозе до 6—9 месяцев, пережидая засушливый сезон и полное высыхание водоемов.



Acipenser uthenus

Подклас лучеперых рыб (Actinopterygii) включает более 95 % современных рыб. Самым архаичными среди лучеперых являются осетрообразные (отряд Acipenseriformes). Основу скелета составляет хорда, тел позвонков нет, внутренний скелет состоит из хряща. Распространены осетрообразные только в северном полушарии. Осетровые (семейство Acipenseridae) — проходные (обитающие в морях и пресных водах) и пресноводные рыбы. Некоторые из более чем 20 видов достигают длины 7 м и массы более 1,5 т. Осетровые — в основном бентофаги и хищники. К ним принадлежат высокоценные промысловые рыбы: стерлядь (*Acipenser ruthenus*), осетр русский (*A. guldenstadtii*), осетр сибирский (*A. baeri*), севрюга (*A. stellatus*).



Oncorhynchus tshawytscha

Отряд многоперообразные (Polypteriformes) занимает совершенно обособленное положение среди современных и ископаемых рыб. При множестве черт примитивного строения, обладают уникальными чертами, например, имеют своеобразное легкое — слабоячеистый плавательный пузырь. Большое количество спинных плавников (5—18) необычного строения, представляют собой шип, от которого назад отходят лучи. Тело, как панцирем, покрыто твердой ганоидной чешуей. Как и у двоякодышащих рыб, у многоперов плавательный пузырь служит для дыхания атмосферным воздухом. Самый известный из всех, обитающих в африканских водоемах, нильский многопер или бишир *Polypterus bishir*. Ильная рыба (*Ama calva*) — представитель отряда Amii-

formes — также имеет ячеистый плавательный пузырь, функционирующий как легкое. К ганоидным рыбам относятся и панцирничкообразные (отряд Lepisosteiformes). Свое название они получили за сплошное панциреобразное покрытие тела пластинами ганоидных чешуй. Каймановы рыбы обитают в реках Америки. Миссисипский панцирник *Atractosteus spatula* достигает 2—3 м длины и весит более 100 кг.

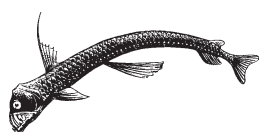
Для костистых рыб (Teleostei) характерен полностью костный скелет, отсутствие спирального клапана в кишечнике, наличие луковицы аорты, костная чешуя, плавательный пузырь (у большинства). Значительное богатство видов базируется на морфологических вариациях довольно сходной конструкции тела.

Для большинства рыб характерна обтекаемая «рыбообразная» форма тела, использование кимального (волнового) движителя, в работе которого участвуют хвостовой плавник и все тело. Однако широкий спектр адаптаций и обитание в разнообразных биотопах привело к появлению форм, сильно уклоняющихся от типичной морфологической структуры. Насчитывается около 30 отрядов костистых рыб. Их значительное видовое богатство лишь отчасти отражается в морфологическом и экологическом разнообразии. Существует большое количество костистых рыб с типичной «рыбообразной», обтекаемой формой тела, которые обитают в пелагиали или придонной области: ханосовые или молочные рыбы, практически все сельдеобразные (морские сельди (*Clupea*), шпроты (*Sprattus*), сардины (*Sardina*), тюльки (*Clupeonella*), анчоусы (*Engraulis*). Сюда же можно отнести лососевых — тихоокеанские лососи (*Oncorhynchus*), лососи (*Salmo*), таймени (*Hucho*), сиги (*Coregonus*). В эту же группу можно отнести и гигантскую арапайму и пиранию (*Rooseveltiella nattereri*), харациновых рыб (Characidae). Карповые рыбы, такие как плотва (*Rutilus*), красноперка (*Scardinius*), лещ (*Abramis*), сазан (*Cyprinus*) и другие также имеют типичную для рыб форму тела и ведут пелагический или придонно-пелагический образ жизни. Также сюда можно отнести большинство окунеобразных (Perciformes), которых насчитывается более 6000 видов. Обтекаемая форма достигает своего совершенства у быстрых пловцов, таких как тунец (*Thunnus thynnus*) и меч-рыба (*Xiphias gladius*).

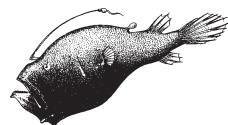
Выделяют около 10 типов формы тела рыб, связанных с образом жизни, характером перемещения: стреловидный тип (сарган), торпедовидный (скумбрия, тунец), змеевидный (угорь), плоский (скат) и др. (Никольский, 1974). В более общем виде можно выделить рыб, у которых роль движителя выполняет хвостовой плавник и хвостовой отдел тела (скумбрия, тунец, карась) и все тело (угорь, сельдяной король). Кроме того, следует выделить малоподвижные формы, такие



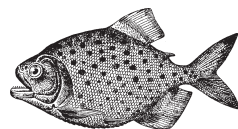
Gastrostomus bairdii



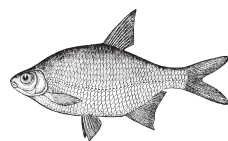
Chaulioides sloanei



Cryptopsarus couesi



Rooseveltiella piraya



Blicca bjoerkna



Xiphias gladius



Echeneis naucrates

как луна-рыба (*Mola mola*) или кузовковые (*Ostraciidae*), у которых роль движителя выполняют только плавники.

Разнообразны костистые рыбы с плоским телом, перешедшие к придонному образу жизни — различные камбалообразные (*Pleuronectiformes*). В отличие от уплощенных дорзо-вентрально скатов, камбалы лежат на дне на боку, а глаза перемещены на одну из сторон тела. Камбалообразных насчитывается более 500 видов. Значительное видовое богатство группы довольно сходных по строению тела рыб говорит о довольно высокой экологической эффективности такой конструкции тела.

Характерную змеевидную форму тела имеют угреобразные (*Anguilliformes*). В этом отряде насчитывается более 350 видов в основном морских рыб. Обыкновенный угорь (*Anguilla anguilla*) только во взрослом состоянии обитает в пресной воде, личиночные стадии совершают длительные морские миграции. Морские угри или конгеровые (*Congridae*) обитают в прибрежье в расщелинах скал, закапываются в грунт и строят норки. В тропических морях обитает более 100 видов мурен-хищников, ведущих охоту из засады.

Разнообразные по форме тела, строению, образу жизни рыбы освоили практически все биотопы гидросферы. Они играют существенную роль в самых различных сообществах в океане и различных водоемах.

Современные земноводные, или **амфибии** (класс *Amphibia*), предки которых начали осваивать сушу около 300 млн. лет назад, представлены безногими (отряд *Apoda*), обитающими в основном в почве, хвостатыми (отряд *Urodela* или *Caudata*) и бесхвостыми (отряд *Anura*). В современной фауне около 4000 видов. Связь их с водной средой выражена в различной степени, однако лишь немногие из них на всех стадиях онтогенеза являются постоянными гидробионтами или постоянными амфибионтами.

Среди хвостатых амфибий, которых насчитывается около 300 видов, многие ведут водный образ жизни. Некоторые наземные виды, как, например, тритон обыкновенный (*Triturus vulgaris*), только большую часть летнего периода проводят в воде, а у амбистом есть неотенические, способные к размножению личинки (аксолотли), постоянно живущие в воде.

Самое крупное современное земноводное — гигантская саламандра *Megalobatrachus japonicus*, достигающая 160 см длины, обитает в небольших реках и горных ручьях Восточного Китая и Японии. Сирены и протей, некоторые из которых достигают 90 см длины, являются неотеническими личинками неизвестных древних амфибий, утративших способность к метаморфозу. Европейский протей (*Proteus anguinus*) обитает в пещерных водотоках. Полностью водный образ жизни ведут безлегочные саламандры, большая часть



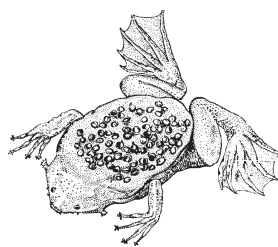
Eureicea bislineata

которых — обитатели водоемов северной Америки. В юго-восточных районах Северной Америки обитает *Amphiuma means*, угреобразное тело которой с маленькими конечностями достигает в длину 100 см. Для хвостатых земноводных характерны незначительные изменения в строении тела при метаморфозе от личиночной стадии до взрослой особи. Почти все виды хвостатых амфибий обитают в Северном полушарии. Все они плотоядные, питаются ракообразными, мелкими моллюсками, личинками насекомых.

Бесхвостые земноводные насчитывают около 1800 видов и при всем таксономическом богатстве довольно сходны по строению. Во взрослом состоянии это в основном атмобиионты, предпочитающие местообитания с высокой влажностью, личиночные стадии — напротив — гидробионты. Одно из крупных семейств бесхвостых амфибий (Ranidae) — настоящие лягушки. Озерная лягушка *Rana ridibunda*, прудовая лягушка *R. esculenta* — обычные обитатели европейских водоемов. К этому семейству принадлежит и самая большая лягушка *R. goliaph* — голиаф, обитающая в Африке и достигающая массы более 3 кг.

Число видов, ведущих на всех стадиях онтогенеза гидробионтный образ жизни, не превышает 15 % от общего числа видов. Только одно семейство пиповых (Pipidae), обитающих в Африке, полностью перешло к водному образу жизни. В это семейство входят шпорцевые лягушки — *Xenopus*, личинки которых, в отличие от многих других бесхвостых, не полифаги-собиратели или хищники, а фильтраторы. Пипа суринамская (*Pipa pipa*) известна своими особенностями размножения. Самки вынашивают икру и личинок в своеобразных камерах-ячейках на спинной стороне тела. Все онтогенетические стадии бесхвостых амфибий хорошо адаптированы к гидробионтному существованию. Личиночные стадии (головастики) активно перемещаются в воде. Форма тела взрослой особи и особенно задние конечности также хорошо приспособлены к перемещению в воде (копильный движитель). Широко распространенные в различных географических зонах, амфибии не смогли преодолеть барьера солености, почти все они обитают в низкоминерализованных водах.

Пресмыкающиеся или рептилии (класс Reptilia) знаменуют следующий этап эволюции животных и полный переход к атмобиионтному образу жизни. Их развитие не связано с водной средой, в том числе и у форм, вторично перешедших к гидробионтному образу жизни. В трех из четырех отрядов класса рептилий, насчитывающего более 6000 видов, есть гидробионтные виды, более или менее связанные и с наземными биотопами. Абсолютных гидробионтов мало, при этом все без исключения рептилии дышат атмосферным воздухом.



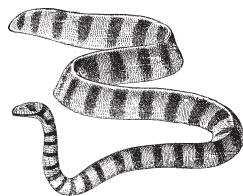
Pipa pipa

Крокодилы (отряд Crocodylia), которых известен 21 вид, населяют континентальные водоемы тропиков, прибрежные морские акватории. Миссисиппский аллигатор *Alligator mississippiensis*, распространенный в юго-восточной части США, выкапывает пруды на болотах, т.е. создает своеобразные водные местообитания, имеет сложное территориальное поведение. В нижнем течении реки Янцзы обитает китайский аллигатор *A. sinensis*. Питаются аллигаторы рыбой, крупными беспозвоночными. К семейству настоящих крокодилов принадлежат нильский крокодил *Crocodylius niloticus* и болотный крокодил *C. palustris*. Хотя крокодилы тесно связаны с водоемами, их скорее можно отнести к амфибионтным животным. Яйца откладывают на суше.

Среди чешуйчатых (отряд Squamata), которых насчитывается около 5700 видов, есть рептилии, полностью перешедшие к водному образу жизни. Это семейство морских змей Hydrophiidae. Они обитают в морях тропической зоны. Охотятся за рыбой, убивая ее ядом, живородящи. Распространена морская змея пеламида двухцветная *Pelamis platurus*.

Из семейства ужовых Columbridae, куда относится более 60 % всех змей, некоторые ведут водный (бородавчатая змея *Acrochordus javanicus*) или полуводный образ жизни (водяной уж *Natrix tesellata*, уж-рыболов *Natrix piscator*). Крупнейшая из змей — анаконда *Eunectes murinus*, достигающая длины 11 м, тесно связана с водными местообитаниями. Все чешуйчатые пользуются для перемещения в воде кимальным (волновым) движителем.

Ящерицы (подотряд Saugia) представляют собой более древнюю группу, чем змеи, и в прошлые геологические эпохи среди ящериц было много водных форм. В современной фауне связанных с водой ящериц в целом немного. Полуводный образ жизни ведет одна из самых крупных игуан — морская *Amblyrhynchus cristatus*, обитающая на Галапагосских островах, растительная — питается водорослями.



Laticauda laticauda

«Эта ящерица чрезвычайно распространена на всех островах Галапагосского архипелага и живет исключительно на скалистых берегах у самого моря, никогда не попадаясь даже в десяти ярдах от воды. Это обратительное на вид существо, грязно-черного цвета, глупое и медлительное в своих движениях. Хвост у них сплюснут с боков, а все 4 ноги снабжены неполными плавательными перепонками. Я вскрыл желудки у нескольких таких ящериц и обнаружил, что они набиты искрошенной морской водорослью (*Ulva*), которая растет на дне моря, на небольшом расстоянии от берега» (Дарвин, 1983, с. 332—333).

Большинство видов черепах (отряд Chelonia или Testudines) также связаны с водными местообитаниями. Морские черепахи имеют обтекаемых очертаний панцирь и конечности, представляющие собой ласты для плавания. Широко распространены в тропических и умеренных морях зеленая черепаха (*Chelonia mydas*) и бисса (*Eretmochelys imbricata*).

Наибольшими размерами среди черепах отличаются кожистые (*Dermochelys coriacea*), достигающие 2 м длины и обитающие в открытом море. В период размножения морские черепахи выходят на сушу, часто преодолевая гигантские расстояния по морю для откладки яиц на избранных островах или материковых побережьях. Остров Вознесения, на котором размножаются морские черепахи, расположен в Атлантике более чем в 1000 милях от бразильского побережья и еще дальше — от Африканского.

В пресных водах средней и южной Европы, Передней Азии, Северо-Западной Африки распространена болотная черепаха *Emys orbicularis*. Обитает в небольших водоемах, питается в воде и на суше. Зимует на дне водоемов.

Очень мало современных рептилий приспособились к гидробионтному образу жизни и лишь немногие из них имеют морфологические адаптации, связанные с водным образом жизни — уплощение тела или хвоста, ластообразные конечности, обтекаемое тело.

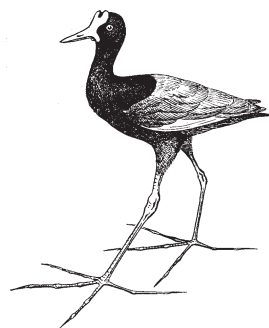
Среди птиц (класс Aves) многие в своей жизни связаны с водной средой, однако полностью отсутствуют (и отсутствовали, вероятно, в прошлые эпохи) формы, постоянно обитающие в воде. В целом, класс птиц очень однороден по морфологии, отличия связаны со строением клюва, задних конечностей, некоторых элементов скелета. Многие птицы играют важную роль в жизни гидроэкосистем. Их можно разделить на околоводных, которые обитают постоянно или значительную часть жизни вблизи воды, трофически связаны с водными сообществами и могут быть включены в состав водных экосистем как консументы высшего порядка, и собственно водных или, точнее, временно водных, которые, попадая в водную среду, имеют многие признаки, характерные для гидробионтов.

В настоящее время на Земле обитает около 8600 видов птиц. Разделение птиц по образу жизни на наземных и водных достаточно очевидно. Еще в 1676 г. Виллоуби (цит. по Карташев, 1974) разделял всех птиц на наземных и водных и среди последних выделял настоящих водных и околоводных с дальнейшей их систематизацией по форме клюва, ног и т.п. Существует и более частное разделение, при котором выделяют группы птиц, связанных с речными экосистемами (Vuston, Orverod, 2002). Таких птиц эти авторы насчитывают около 60 видов. Наибольшее число видов «речных» птиц обитает в Азии (26) и Южной Америке (14 видов). Интересно отметить, что большая часть этой группы птиц обитает на высоте от 600 до 1400 м над уровнем моря.

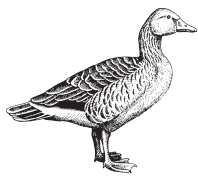
Образ жизни птиц, в частности водных, использовался и для таксономической систематики. Так, Р. Ферхейн в 1961 г. предложил классификацию птиц, где в классе Aves выделял



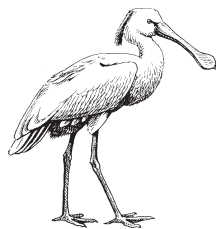
Ardea cinerea



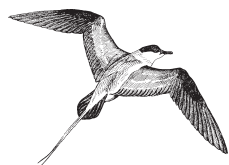
Jacana jacana



Anser anser



Platalea leucorodia



Stercorarius longicaudatus



Rinohops flavirostris



Anhinga anhinga

надотряд Hydroornites — водные птицы, куда относил пингвинов, трубконосых, чистиковых; надотряд озерных, околородных Limnornites (чайки, цаплевые, фламинго).

В группе околородных птиц, в меньшей степени связанных с водной средой, в качестве «типичного» вида можно назвать серую цаплю *Ardea cinerea*. Это формы, которые гнездятся на суше, кормятся как на суше, так и во влажных биотопах, но тяготеют именно к последним. В их рационе рыба, водные беспозвоночные. Сюда же можно отнести белого *Ciconia ciconia* и черного *C. nigra* аистов, американского китоглава *Balaeniceps rex*. Кормятся на мелководьях колпицы *Platalea leucorodia*, ибисы *Threskiornis*, шилоклювки *Recurvirostra avosetta*. Фламинго, в частности розовый *Phoenicopterus roseus*, в значительной мере специализированы в своей связи с водными биотопами: их клюв приспособлен для процеживания ила.

Переходной формой к следующей группе можно считать тропическую якану *Jacana jacana*, которая бегаёт по плавающим на поверхности воды растениям, однако может нырять и плавать.

Типовым видом второй группы можно назвать серого гуся *Anser anser*. Он питается как на суше, так и в воде, плавает, добывает пищу, погружая в воду голову и шею. К этой группе можно отнести почти всех птиц подотряда пластинчатоклювых: лебеди *Cygnus*, утка кряква *Anas platyrhynchos*, чирки *A. crecca*. Выделяют около полутора десятков видов нырковых уток, к ним принадлежит хохлатая чернеть *Aythya fuligula*. Из отряда веслоногих в эту группу входят пеликаны, напр. *Pelecanus onocrotalus*, которые питаются рыбой, часто устраивая коллективную охоту и загоняя рыбу на мелководье. К видам, наименее связанным с сушей, можно отнести поганок. Большая поганка *Podiceps cristatus* строит плавучее гнездо, плавает и надолго (до 1—3 мин.) ныряет, плавают и ныряют птенцы.

Переход от «надводного» положения к «подводному на перископной глубине» (если сравнивать с подводной лодкой) осуществили тропические водные птицы семейства Anhingidae — змеешейковые. Они могут плавать, полностью погрузив тело в воду и выставив из воды только голову на подвижной шее.

Вполне естественно выделяется группа птиц, которых можно обозначить как воздушно-водных. Для этой группы типичны фрегатовые *Fregatidae*, обладающие маневренным и быстрым полетом, что позволяет им подхватывать на лету летучих рыб, всплывающих на поверхность океана беспозвоночных. Они почти не садятся на воду, не ныряют. Отдыхают на суше. Сюда можно отнести почти всех представителей отряда Tubinares, трубконосых или буреветникообразных.

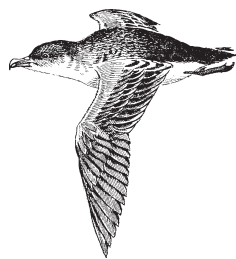
Альбатросы *Diomedea*, крупные птицы с размахом крыльев 3—4 м, добывают пищу только с поверхности моря (рыба, беспозвоночные). Некоторые буревестники из сем. *Procellariidae* могут нырять с лёта, а ныряющие буревестники *Pelecanoides* ныряют как с лёта, так и с поверхности воды, перемещаясь под водой при помощи крыльев (подводный полет). В отряде веслоногих также есть птицы, отыскивающие добычу с воздуха и ныряющие за ней — это олуши *Sula*, бурый пеликан *Pelecanus occidentalis*. Из дневных хищников *Falconiformes* в эту группу следует отнести скопу *Pandion haliaetus*, которая охотится за рыбой, пикируя на нее и хватая когтями. Частики, крачки из подотряда частиковых *Lagri* также добывают пищу с поверхности воды или неглубоко ныряя с воздуха. Пожалуй, наиболее специализирован для питания гидробионтами (нейстоном) в полете африканский водорез *Rynchops flavirostris*, летая над водой, он погружает выступающее подклювье в воду, добывая мелких рыб, беспозвоночных.

Все птицы — типичные атмосферные животные. Дыхание атмосферным воздухом, отсутствие живорождения, необходимость длительное время инкубировать (высиживать) яйца накрепко привязали их к суше. Можно, однако, выделить группу птиц, очень тесно связанных с гидросферой, использующих сушу практически только в период размножения.

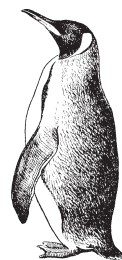
В первую очередь к этой группе следует отнести пингвинов. Они плохо передвигаются по суше с помощью задних (скорее нижних) конечностей, не летают. Передние конечности представляют собой ласты, прекрасно приспособленные для плавания и управления движением под водой. Ныряют до глубины несколько десятков метров. Вне воды птицы находятся для отдыха и размножения. Обитающие в Антарктиде императорские пингвины *Aptenodytes forsteri*, образуют гнездовые колонии за много десятков километров от океана, однако питаются и приносят пищу птенцам из моря. Обитают пингвины только в южном полушарии, самое северное их местообитание — Галапагосские острова.

Тесно связаны с водной средой чистиковые, *Alcidae*. Истребленная человеком в середине XIX века бескрылая гагарка *Pinguinus impennis* внешне была очень сходна с пингвинами. Ныряют и питаются только гидробионтами кайры (*Uria*), гагарки (*Alca*), канюги (*Aethia*) и др.

Из воробьиных птиц (*Passeriformes*) только оляпка *Cinclus cinclus* тесно связана с водой, может нырять. Обитает в предгорных районах Европы, Азии, запада Северной Америки. Приуроченность к быстротекущим водотокам связана с особенностью добывания пищи под водой. При помощи крыльев в потоке она создает отрицательную подъемную силу, за счет чего может удерживаться на дне и бегать по дну в поисках пищи. Может пробегать под водой 10—20 м.



Pelecanoides georgicus



Aptenodytes patagonica

Как уже было сказано, среди птиц нет абсолютных, постоянных гидробионтов. Тем не менее, число современных видов птиц, в большей или меньшей степени связанных с водной средой, достаточно велико. Анализ систематического списка современных птиц, включающего около 8800 видов (Карташев, 1974), показывает, что в той или иной степени связаны с водой около 480 видов. Связь с водной средой создала возможность значительного видообразования.

Птицы в целом, как класс позвоночных животных, представляет собой морфологически однородную группу. Особенности экологии, в частности больший или меньший контакт с водной средой, мало отразились на общем строении, наблюдаются лишь некоторые конструктивные особенности скелета, конечностей, клюва.

Млекопитающие (Mammalia) морфологически, в отличие от птиц, более разнородны (например, их размеры и масса варьируют от 3,8 см и 1,5 г (карликовая белозубка) до 30 м и 150 т (синий кит), и связаны с водной средой в самой разной степени.

Степень близости и постоянство связи с водной средой накладывает существенный отпечаток на общее строение млекопитающих. Например, околводные европейские норки *Mustela lutreola*, которые селятся вблизи воды и питаются в основном водными животными, не имеют каких-либо особенностей строения, отличающих их от других хорьков. Морская выдра или калан *Enhydra lutris*, обитающая в прибрежье северной части Тихого океана, пищу добывает только в море (морские ежи, рыбы, ракообразные), на берег выходит лишь для размножения или укрытия от сильного шторма. В ее строении появляются черты водных зверей — задние конечности имеют вид ластов с перепонкой между пальцами. Ластоногие — настоящие морские звери, которые выходят на сушу или лед только для размножения. Конечности имеют вид ластов, ушные раковины редуцированы, все тело приобрело обтекаемую форму. Наконец, китообразные (отряд Cetacea) — настоящие гидробионты. Передние конечности представляют собой ласты или плавники, задние редуцированы, имеется горизонтальный двухлопастный плавник, все тело имеет хорошо обтекаемую форму.

Всех современных млекопитающих, которых насчитывается до 4000 видов, группируют в 19—20 отрядов, из которых по крайней мере в пяти есть связанные с водной средой виды, а 2 отряда — китообразных (Cetacea) и сирен (Sirenia) представлены полностью гидробионтами.

Подобно птицам, млекопитающих целесообразно рассматривать не столько в таксономическом, сколько в экологическом аспекте — по степени их связи с водной средой.

Наземно-водные или околотовные млекопитающие довольно разнообразны. Представитель яйцекладущих — утконос (*Ornithorhynchus anatinus*) и представитель насекомоядных — выхухоль (*Desmana moschata*) питаются донными беспозвоночными.

Активные подвижные хищники — водная кутора (*Neomys fodiens*), перепончатоплая белозубка (*Nectogale elegans*), водяная белозубка (*Chimarrogale himalayica*) из отряда насекомоядных; европейская норка, американская норка (*Mustela vison*), выдра (*Lutra lutra*) из отряда хищных — активные хищники. Нутрия или коншу (*Myocastor coypus*), ондатра (*Ondatra zibethicus*), водяная крыса (*Arvicola terrestris*), южно-американская капибара (*Hydrochoerus capybara*) из грызунов — растительноядные. Образ жизни и отношение к воде плотоядных и фитофагов сходны — укрываются, отдыхают, размножаются в норах, охотятся, добывая пищу в воде.

В «особых» отношениях с водной средой находятся бобры, род *Castor*. Эти грызуны не только прекрасно плавают, ныряют, находясь в воде до 15 минут, но и создают новые водные биотопы, перегораживая реки сложными гидросооружениями — плотинами, состоящими из веток и стволов деревьев. Плотины устраиваются для регулирования уровня воды, поскольку выход из норы или хатки должен быть под водой.

Ластоногие (отряд Pinnipedia) — довольно немногочисленная, всего около 30 видов, группа водных хищных зверей (Ивашин и др., 1972). Это хорошо выраженная морфологически и по образу жизни группа млекопитающих. Все они крупного и очень крупного размера, масса моржей (*Odobenus rosmarus*) достигает 1,5 т, сивучей (*Eumetopias jubatus*) — 1 т. Конечности преобразованы в ласты, которые, в сочетании с подвижностью заднего отдела тела, создают эффект волнового движителя. Ластоногие — в основном морские животные, только некоторые виды — каспийский тюлень (*Phoca caspica*) и байкальская нерпа (*Ph. sibirica*) обитают во внутриконтинентальных водоемах.

Семейство ушастых тюленей (Otariidae) в большей степени, чем другие ластоногие сохранили черты своих предков — наземных хищных животных. У них имеются небольшие ушные раковины, развитый шерстный покров, задние ласты могут сгибаться в пяточном сочленении и использоваться для передвижения по суше. В северной части Тихого океана обитают самые крупные ушастые тюлени — северный морской котик (*Callorhinus ursinus*) и сивучи. Летний период размножения они проводят на суше, а в зимний период не покидают воду, питаются рыбой, крупными головоногими. В южном полушарии обитает южный морской котик (*Arctocephalus australis*), в прибрежных во-



Desmana moschata

дах Тихого океана у Северной Америки обитает калифорнийский морской лев (*Zalophus californianus*). Распространены ушастые тюлени, как, впрочем, и все ластоногие, более в полярных и умеренных, чем в тропических зонах.

Настоящие или безухие тюлени имеют больше черт строения, характерных для гидробионтного образа жизни: обтекаемое тело, несгибающиеся, всегда вытянутые назад задние конечности-ласты, мощный жировой слой, выполняющий как терморегуляторную, так и гидростатическую функции. Шерстный покров у взрослых особей низкий, прилегающий, почти без подшерстка.

Циркумполярно распространены тюлени — морские зайцы (*Erignathus barbatus*). Эти крупные тюлени достигают длины 3 м. Придерживаются мелководий, иногда заходят в реки. Питаются в основном донными беспозвоночными. Также широко распространен в северной части Тихого (у берегов Западной Европы) и Атлантического океанов тюлень обыкновенный (*Phoca vitulina*). Довольно крупный зверь тюлень-монах (*Monachus monachus*), достигающий 3 м длины, обитает в Атлантике, Средиземном и Черном морях; достаточно редок.



Erignathus barbatus

«В течение многих лет колония черноморского тюленя-монаха располагалась вблизи мыса Калиакра, Болгария. В 1936 году колония насчитывала 128 животных, но их число упало до 20–30 в 1941–1945 годах и снизилось до менее 10 в 1960-х годах» (Zaitsev, Mamaev, 1997, с. 112).

Разнообразны и многочисленны ластоногие приантарктических вод. Южный морской слон (*Mirounga leonina*) — один из самых крупных тюленей; длина тела самца может достигать 5,5 м, масса — 2 т. Летом устраивается на лежбищах, в зимний период мигрирует и находится в океане. Типичный обитатель антарктических вод — тюлень Уэдделла (*Leptonychotes weddelli*). Он, как правило, не мигрирует, зимует у кромки льда, проделывая в нем лунки для дыхания. Кормится преимущественно головоногими и рыбой. Для приантарктических вод также типичны тюлень-крабодод (*Lobodon carcinophagus*) и морской леопард (*Hydrurga leptonyx*).

Из отряда хищных, как ведущего околоводный образ жизни, следует отметить белого медведя (*Ursus maritimus*). Всю жизнь он проводит среди льдов и в море, редко выходя на сушу. Охотится на тюленей, рыбу, питается и крупными морскими беспозвоночными. К полуводным зверям необходимо отнести и бегемота или гиппопотама, на что указывает и его латинское название — *Hippopotamus amphibius*. Он прекрасно плавает и ныряет, хотя питается на суше околоводной растительностью. В воде же рождаются детеныши. Карликовый бегемот (*Choeropsis liberiensis*), обитающий на западе Африки, также ведет полуводный образ жизни.

Отряд сирен (*Sirenia*), чисто водных растительноядных тропических и субтропических млекопитающих, представлен всего несколькими видами. Сирены — настоящие водные животные. С воздушной средой их связывает только дыхание атмосферным воздухом. Да и то вдох-выдох осуществляется раз в 1—2 мин. и ноздри открываются на поверхности воды на несколько секунд. Сирены имеют хвостовой плавник, утратили задние конечности, передние лапы довольно подвижны.

Семейство ламантинов включает всего один род *Trichechus* с тремя видами, обитающими в разных частях света: вестиндийский ламантин, амазонский или американский и африканский ламантины. Питаются водной растительностью, поэтому их местообитание — прибрежные воды; часто заходят в реки.

Семейство дюгоней включает всего один вид — *Dugong dugong*, который обитает в тропических и субтропических областях Старого Света. Также растительноядны.

В отряд сирен входило также семейство морских коров с одним видом стеллера корова (*Hydrodamalis gigas*), обитавшей у Командорских островов; истреблена человеком в середине XVIII в.

Все животные отряда китообразных (*Cetacea*) имеют хорошо обтекаемую форму. Дышат атмосферным воздухом, что ограничивает их пребывание под водой, однако такие ныряльщики, как кашалот (*Physeter catodon*), могут до полутора часов обходиться без обновления запаса воздуха. Отряд разделяется на два хорошо различающихся морфологически семейства — беззубых или усатых китов (*Mystacoceti*) и зубатых китов (*Odontoceti*).

К усатым китам принадлежат самые крупные животные на земле — синий кит (*Balaenoptera musculus*), сейвал (*B. borealis*) и финвал (*B. physalus*). Хорошо ныряют, питаются макропланктоном, рыбой. Вполне могут считаться космополитами, однако придерживаются умеренных и полярных вод.

К гладким китам относятся гренландский кит (*Balaena mysticetus*), южный кит (*B. gracialis*) и карликовый кит (*Casperia marginata*). Размеры достигают 18 м, карликовый кит гораздо мельче — до 6,5 м. Для них характерен очень развитый цедильный аппарат, питаются мелкими ракообразными. Обитают в умеренных и приполярных областях океанов.

Серый кит (*Eschrichtius gibbosus*) — единственный вид семейства серых китов. Он в какой-то мере сохранил черты своих наземных предков, например, некоторую подвижность шейного отдела, увеличенные тазовые кости. Достигает длины 16 м. Обитает в прибрежном поясе северной половины Тихого океана и Чукотского моря, в Охотском море. В прибрежных водах Калифорнии и Южной Кореи зимой на

мелководьях отрождает потомство. Питается донными организмами, растениями, вспахивая нижней челюстью донный ил и процеживая его через грубый ус.

Зубатые киты — активные, подвижные хищники с хорошо развитой эхолокацией. Наиболее примитивным и древним считается семейство пресноводных дельфинов, обитающих в великих реках Азии и Америки. Гангский дельфин (*Platanista gangetica*), как видно из названия, обитает в реках Ганг, Брахмапутра и Инд. Питается донными организмами; органы зрения редуцированы.

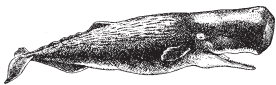
В Амазонке, Ориноко и других южноамериканских реках обитает иния (*Inia geoffrensis*). Достигает размеров 2,5 м. Питается рыбой, ракообразными.

В семейство кловорылых входят довольно крупные океанические зубатые киты. Это северный плавун (*Berardius bairdi*), кловороты (*Ziphius cavirostris*) и бутылконос (*Hyperoodon ampullatus*). По образу жизни — типичные пелагические хищники. Питаются кальмарами, рыбой. В это же семейство входит около десятка видов ремнезубов (*Mesoplodon*), сравнительно небольших (менее 7 м) китообразных, распространенных по всем океанам и широтам. Семейство дельфинов самое обширное среди китообразных, включает около пятидесяти видов. Это сравнительно небольшие животные (1—10 м длины), прекрасные пловцы. Обладают высокоразвитой эхолокацией, имеют много других морфо-физиологических адаптаций для быстрого передвижения в воде, ориентации. При довольно сходном образе жизни у дельфинов разных видов сформировался близкий морфологический облик, различающийся лишь деталями строения скелета, формой головы.

Космополитическое распространение имеет крупный активный хищник касатка (*Orcinus orca*). Питается рыбой, головоногими моллюсками, а также нападает на других дельфинов, ластоногих, пингвинов. Дельфин-белобочка (*Delphinus delphis*) и афалина (*Tursiops truncatus*) также распространены на всей планете, многочисленны в умеренных областях Атлантического и Тихого океанов. Обитают в Средиземном и Черном морях.

Своеобразны нарвалы (*Monodon monoceros*), у самцов которых один зуб развивается в длинный (2—3 м) острый бивень с винтообразной нарезкой. Обитает циркумполярно в Арктических морях к северу от линии плавучих льдов. Стадные животные. Бивень помогает проделывать отверстия во льду, через которые дышат все члены стаи.

Крупнейший зубатый кит — кашалот (*Physeter catodon*) достигает 20 м длины. Распространен по всем океанам, однако самки обычно не покидают тропической и субтропической зон, а самцы доходят на север до Берингова и Ба-



Physeter catodon

ренцева морей, а на юг — до Антарктиды. Глубоко ныряют, подолгу находятся под водой, питаются в основном головоногими моллюсками, а также рыбой. Карликовые кашалоты (*Kogia breviceps*) небольшого размера — 3—4 м, обитают в умеренных и тропических водах.

Таким образом, разнообразие водных и полуводных млекопитающих основано как на морфологических адаптациях, так и на экологических особенностях.

Проявления жизни в гидросфере многообразны и их нельзя оценивать только в таксономическом аспекте. Разнообразие экоморф, географических и биотопических форм и разновидностей, физиологически различающихся групп, различных онтогенетических стадий делает разнообразие жизни в воде поистине необозримым.

БИОГЕОГРАФИЯ ГИДРОСФЕРЫ

Живое вещество биосферы неоднородно по структуре и составу. Нет двух участков земной поверхности с идентичным составом населения. Однако это не следствие случайного «смешения» тех или иных организмов, а результат закономерного взаимодействия организмов с окружающей средой и длительной истории развития.

Каждый вид распределен в пространстве и времени в соответствии с биологическими особенностями и потребностями. Его присутствие связано с элементами исторической неопределенности или даже случайности: вновь образовавшийся водоем заселяется организмами, не только находящими здесь условия жизни в соответствии со своим экологическим преферендумом, но и которые за определенный период времени смогли (успели) преодолеть барьеры, чтобы заселить его. Существует явление эндемизма, т.е. узкой приуроченности организмов какого-то таксона к данному региону, небольшой географической области или одному водоему, имеющих либо крайне специфические условия, либо значительно изолированных.

«Причины, определяющие распространение живых организмов на поверхности нашей планеты, легко разделить на две большие категории. Первая — факторы, влияющие на размещение условий, в которых может существовать тот или иной организм. Вторая — совокупность тех исторических процессов, благодаря которым в определенных районах Земли оказались обитающими те или иные организмы» (Старобогатов, 1970, с. 90).

Эндемизм может быть как следствием видообразования и изоляции, так и локального выживания, сохранения прежде широко распространенного вида именно в данном водоеме. В таких древних озерах, как Байкал, Танганька или Виктория, количество эндемичных видов исчисляется де-

География есть наука об естественных границах. Точнее, география есть наука о том, чем и как заполнено пространство внутри естественных границ любого реального земного многообразия.

Берг, 1947, с. 10.

сятками и даже сотнями. Понятие эндемизма должно применяться только к определенному географическому району, а не к мозаичным биотопам, например пещерным (Мировнов, 1999). Протея (*Proteus*), обитающего в водоемах пещер, нельзя называть эндемиком пещер, а следует относить к специфической фауне этих водоемов.

Пространственное распределение организмов — одна из важнейших экологических характеристик. Еще в 1866 г. Э. Геккель ввел понятие «хорология» (греч. *место* и *наука*), т.е. учение о местонахождении и пространственном распределении живых организмов (Кафанов, Кудряшов, 2000).

Биогеография — это наука о закономерностях пространственного распределения живого и различных проявлений жизни в масштабах всей планеты. Как отмечал Л.А. Зенкевич (1947), биогеография оперирует закономерностями крупного масштаба, охватывающими либо всю биосферу, либо основные её подразделения, названные Э. Геккелем макрохорами.

Объектом биогеографии является живой покров Земли, геомериды, витасфера, живая часть биосферы. Предмет биогеографии представляет собой комплекс понятий, описывающих объект исследования. В хорологической и флоро-фаунистической биогеографии, традиционных, наиболее разработанных и исторически давно сложившихся разделах этой науки, предмет исследования составляют ареалы, флоры, фауны или биоты. Соответственно — это участки поверхности Земли, на которых обитают организмы того или иного вида (таксона), совокупности растительных и животных организмов, всех живых организмов в пределах определенных географических участков. Предмет биогеографии составляют не сами живые организмы, а географически дискретные участки акватории или территории, населенные однородным набором таксонов, типов сообществ или однородным проявлением биологических явлений (Кафанов, Кудряшов, 2000).

Биогеография подразделяется на биогеографию суши и биогеографию гидросферы. Хорология, пространственное распределение организмов суши, имеет дело с распределением их на плоскости, в двух измерениях, даже если на этой плоскости (поверхность земли) имеются повышения и понижения рельефа. Хорологическая картина жизни в гидросфере трехмерна, особенно в отношении океана.

Одна из основополагающих концепций биогеографии о зональности распределения живых организмов на Земле оформилась еще в начале XIX века и основана на законе Бюффона, согласно которому в распространении живых организмов существует определенная зональность, связанная с условиями их обитания. Ч. Лайель отмечал, что «Бюффон вывел закон в географическом распределении органических существ, а именно ограничение групп видов *отдельны-*

ми регионами, отделенными от остальной части земного шара некоторыми *естественными барьерами*» (цит. по Кафанов 2004), курсив наш А.П.). Некоторое сходство условий на определенных участках земной поверхности и существование между ними барьеров создает предпосылки формирования биогеографически сходных областей, так называемых областей Уоллеса. Именно А. Уоллес показал существование определенных границ, разделяющих фауны, например известна линия Уоллеса между островами Бали и Ломбок, Борнео и Целебес (Элтон, 1960).

В историческом развитии биогеография изначально формировалась в основном на материале наземных исследований. В пределах биогеографии гидросферы следует различать биогеографию океана и поверхностных вод суши. В основе этих различий лежат фундаментальные особенности местообитаний, их пространственной структуры, истории. Поскольку биота континентальных вод во многом является производным от наземной (высшие водные растения, вторичноводные животные), а континентальные водоемы тесно связаны с сушей водосборными бассейнами, в распределении наземных и пресноводных организмов может быть больше общего, чем в распределении пресноводных и морских. Биогеография континентальных вод тесно связана с биогеографией суши и общей историей: изменения связи между материками и островами в процессе глобальных геологических перемещений и трансформаций касались как наземной, так и водной биоты.

В способе отображения ареалов (рис. 3.4), пространственных границ распространения видов или других таксонов очевиден исторический приоритет биогеографии суши, а именно отображение региона, в котором обитает таксон, в виде плоскости на карте. Для многих гидробионтов, в частности пелагических организмов, изображение ареала должно быть трехмерным в соответствии с пространственной структурой среды их обитания.

«Видовой ареал занимает трехмерное пространство, но обычно упрощается до проекции распространения вида на горизонтальной плоскости. Необходимость учитывать трехмерность возникает при изучении океанической фауны, имеющей сложную вертикальную структуру» (Миرون 1999, с. 221).

Изображение ареала базируется на фиксации точек в пространстве, в которых отмечен таксон. Ареалы немногих, широко распространенных, видов можно представить как сплошные. Реальную ситуацию в природе отражает «кружево ареала» (Второв, Дроздов, 1978). По В.Н. Беклемишеву «кружево ареала обусловлено в первую очередь неоднородностью среды» (1960, с. 43).

Дело не только в практической невозможности исследование наличия того или иного таксона буквально в каж-

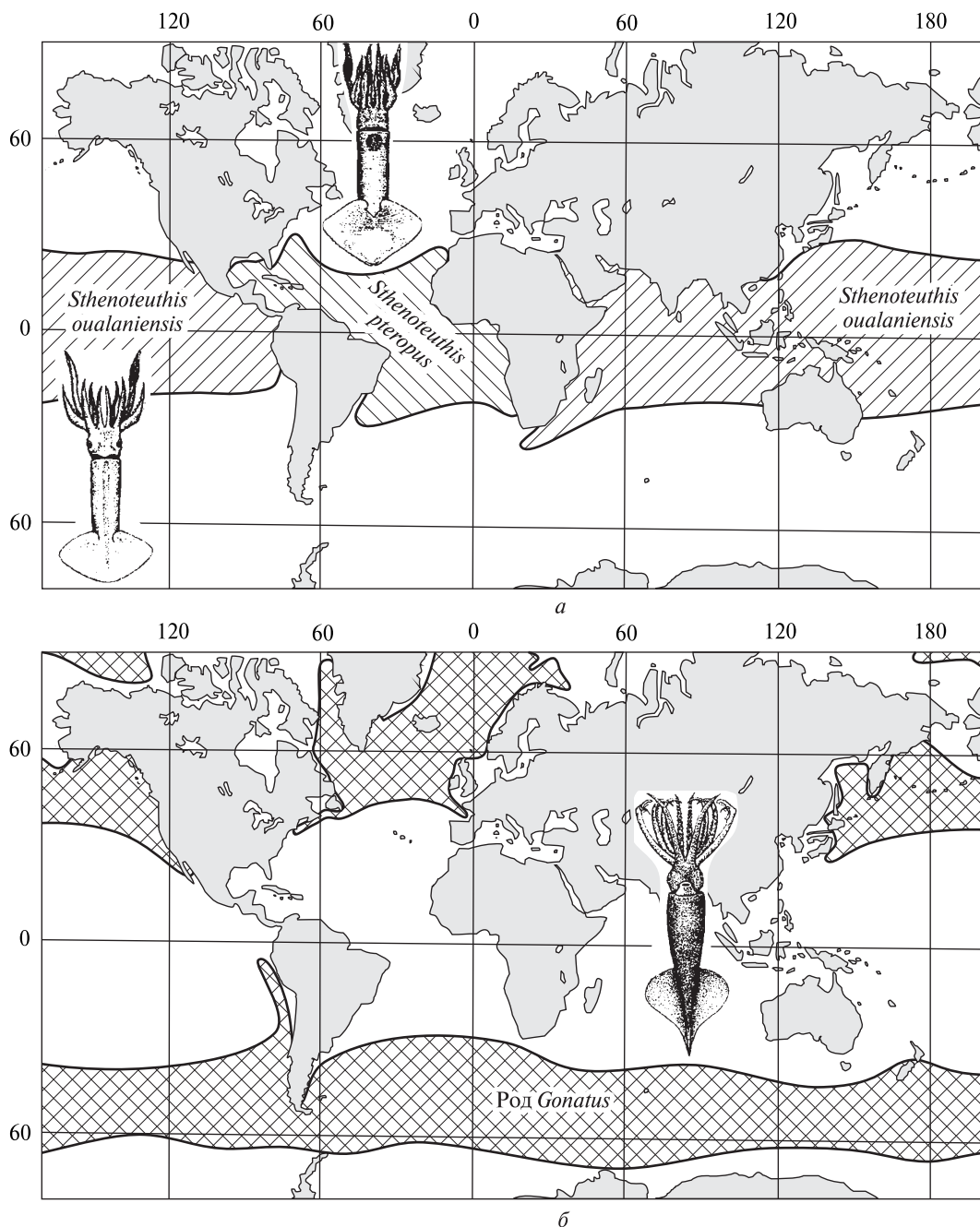


Рис. 3.4. Ареалы узкотропических видов кальмаров рода *Sthenoteuthis*: *S. pteropus* (Атлантика) и *S. oualaniensis* в Индо-Пацифике (а), внетропическое распространение рода *Gonatus* (б) (по Несис, 2004)

дой точке пространства, а в сложности пространственного распределения как биотопов, так и живых организмов, их населяющих. Внутри ареалов имеются сгущения и разрежения обилия организмов данного таксона. Например,

двустворчатый моллюск *Dreissena polymorpha* был обнаружен в 64—81 % Польских Мазурских озер (Zebra mussel, 1993), в то же время в современный европейский ареал этого вида включена вся Польша и сопредельные страны (Алимов и др., 2004). Из более чем 500 исследованных озер Беларуси дрейссена обнаружена в 85, чаще всего в мезотрофных (Дрейссена..., 1994).

В связи с условностью ареалов следует указать на правило колебания границ ареалов, согласно которому многие виды не имеют четко очерченной постоянной границы ареала (Реймерс, 1994). Это особенно касается таких вагильных видов организмов как кашалоты, морские котики, буреветники, проходные рыбы. В границы ареала входят местообитания, благоприятные для существования данного вида, однако существуют и другие области, сходны по условиям с заселенными и потенциально могущие быть (во всяком случае, с точки зрения исследователя) заселены организмами того или иного вида. На этих представлениях строится гипотеза потенциального ареала (Городков, 1985, цит. по Алимов и др., 2004). В условиях все возрастающих миграций организмов и инвазионного процесса, важны биогеографические исследования возможных векторов расширения ареалов, тем не менее, гипотеза о существовании потенциальных ареалов противоречит принципу баланса процессов давления жизни и давления среды. Вид в данное время занимает именно такую часть пространства, которую позволяют ему занять биологические свойства и условия среды. Ареал и есть часть пространства, занятого организмами данного таксона. Однако следует учитывать исторические особенности формирования видовых ареалов. Для расширения ареала, даже в потенциально благоприятных условиях, необходимо время.

Вопрос о существовании потенциального ареала (ареалов) в настоящее время приобретает особую важность в связи со значительным инвазионным процессом. Еще в конце 1950-х годов Ч. Элтон пришел к заключению, что «распад областей Уоллеса», биогеографических областей со своими особенностями — только дело времени (Элтон, 1960). Врядли возможно полное смешение всех фаун и флор, т.е. полное исчезновение самого понятия биогеографической зональности, однако существенные изменения в распределении ареалов уже произошли и происходят все более интенсивно. Причиной тому являются глобальные изменения условий обитания организмов и следовательно — уменьшение их контрастности, а также снижение барьеров, прежде всего благодаря деятельности человека.

Ареал любого вида может быть дифференцирован на ареал «выживания» и ареал воспроизводства, размножения,

т. е. полноценного существования вида. Например, некоторые моллюски встречаются в высокоширотных водоемах, где взрослые особи переживают, но не размножаются. Пополнение таких псевдопопуляций происходит при поступлении взрослых особей. Ареал переживания всегда шире, чем ареал воспроизводства. К.Б. Городков (1986, цит. по Миронов, 1999) различает в пределах ареалов зоны сплошного распределения видов, островного распределения, периодического вымирания и стерильного выселения.

Если представить ареал в виде некоторой области характерной конфигурации, вырезанной из карты, то в каждом регионе участки ареалов многих видов при наложении образуют «стопку» фрагментов карт или комплекс ареалов. Совокупность таксонов (комплекс ареалов или частей ареалов в данном регионе) представляет собой биоту данного региона, совокупность видов всех живых организмов. В биогеографическом смысле, с учетом только встречаемости, совокупность таксонов животных представляет собой фауну региона, растений — его флору. Этими двумя категориями обычно и оперирует биогеография, хотя очевидно, что наравне с фауной и флорой должны быть выделены совокупности таксонов грибов, простейших, бактерий.

Это разделение не формально, поскольку хронология каждой большой группы таксонов живых организмов в биосфере различна. Высшие сосудистые растения являются одним из важнейших элементов ландшафта на суше, в некоторых континентальных водоемах, макроводоросли — в мелководных зонах морей. Именно растительность, определяемая типом почв и климатом, является географическим маркером больших географических зон суши. Животные, по причине их подвижности или скрытного образа жизни, явно не участвуют в формировании ландшафта на суше. Однако морские животные, например коралловые полипы, являются создателями своеобразного ландшафта в море.

Поскольку макрофиты не являются «фоновыми» организмами в гидросфере, в основе выделения биогеографических зон океана издавна лежал состав животного населения. В середине XIX века австрийский биогеограф Л. Шмарда (Schmarda) выделял в Мировом океане такие «царства»: тресковых и сельдевых рыб (Северная Атлантика), иглобрюхообразных рыб, ламантинов и крылоногих моллюсков (Тропическая Атлантика) (цит. по Кафанов, Кудряшев, 2000).

В отношении биогеографии микроорганизмов Г.А. Заварзин (1994) отмечает, что таковой не существует и ее отрицает постулат Бееринка, согласно которому «микробы проникают повсюду и развиваются там, где для них есть микрошиша, т.е. ...для микробов отсутствует понятие географической изоляции» (с. 5). В качестве компромисса Г.А. Заварзин рассма-

тривает биогеографию микроорганизмов не как распределение видовых ареалов, а как хорологию сообществ микробов в системах ландшафтов.

Существует закономерность возрастания степени космополитизма с уменьшением размеров организмов. В доказательство этого тезиса Б. Финли (Finlay, 2002) приводит следующие примеры. Все 86 видов (англ. — *morphospecies*, по этому автору) пресноводных ресничных простейших, найденных в 1990-е годы в кратерном вулканическом озере в Австралии, уже были известны из водоемов северной Европы со середины 1930-х годов. Еще в конце XIX века было отмечено, что все обнаруженные в пресных водах Новой Зеландии цилиаты, уже были известны из вод Западной Европы. В небольшом датском заливе Нива (Nivå Bay) площадью всего около 2 га было отмечено около 10 % мировой фауны простейших, в то время как моллюсков — менее 0,1 %. Автор полагает, что простейшие и другие микроскопические эукариотические организмы вообще не имеют биогеографии, их распространение глобально, а изолирующие барьеры легко преодолеваются. Все организмы делятся на убиквистов, размером менее 1 мм, и «виды с биогеографией», с определенными ареалами, это организмы размером более 1 мм.

Однако эти положения и гипотезы поставил под сомнение В. Фойсснер (Foissner, 2006), который считает, что широкое распространение малоразмерных организмов (англ. — *micro-organisms*) свойственно им в связи с их астрономической численностью и малыми размерами. Он указывает на существование если не эндемичных, то с очень узкими ареалами видов динофлагеллат, а также на так называемые кокколитофоритовые зоны в океанах, где состав этих организмов специфичен.

Биогеографическое районирование основано на сопоставлении состава современного населения региона с учетом истории биоты, как континентов, так и акватории Мирового океана. Биогеографическое деление суши, учитывающее в большей мере распределение чисто наземной фауны и флоры, отличается от биогеографического деления фауны и флоры континентальных вод. Выделяют 9 (Второв, Дроздов, 1978) или 8 (Кафанов, 2005) биогеографических царств суши. При более общем подходе — 4 царства с 14 областями (Лопатин, 1980). Существуют и другие системы районирования суши (Кафанов, Кудряшов 2000), однако все они признают специфичность состава населения северной и средней части Евразийского континента, Северной Африки и Африки южнее области пустыни Сахара, Северной и Южной Америки, Индии и Юго-Восточной Азии, Австралии. Система П.П. Второва и Н.Н. Дроздова учитывает не только современное население суши, но и палеогеографические взаимосвязи (рис. 3.5).



Рис. 3.5. Взаимосвязи между биогеографическими царствами, сплошная линия — современные и неоген-четвертичные, пунктирные — донеогеновые (по Второв, Дроздов, 1978, с изменениями). Схема наложена на расположение бассейнов крупнейших рек мира (по Skinner, Porter, 1987, из Earth Systems, 2000 с изм.)

В соответствии с системой зоогеографического районирования континентальных водоемов выделяется девять областей (Старобогатов, 1970, рис. 3.6). В малые области, фактически в пределах отдельных водоемов, выделены Понто-Каспийская, Байкальская и Таньганьиканская области. Это обусловлено составом и историей формирования фауны данных водоемов. Крупные области — Палеарктическая, Неарктическая, Сино-Индийская, Эфиопская, Неотропическая, Австралийская в целом совпадают в своих границах с биогеографическими областями населения суши. Это служит еще одним подтверждением исторической взаимосвязи континентальной водной и наземной биот.

В Палеарктике выделяют несколько водных бассейнов со специфической фауной. Например, в оз. Охрид (запад Балканского полуострова) насчитывается более 50 эндемичных видов моллюсков, в особенности в семействах *Rugulidae*, *Lithoglyphidae*, *Dreissenidae*. Уже отмечалось своеобразие фауны Понто-Каспийской области. Байкальская область включает акваторию оз. Байкал и верхний участок Ангары. Наибольшая доля эндемиков приходится здесь на мезолимнические группы животных. Большая часть байкальских моллюсков принадлежит к эндемичному семейству *Baicaliidae* с единственным современным родом *Baicalia*. Выделение

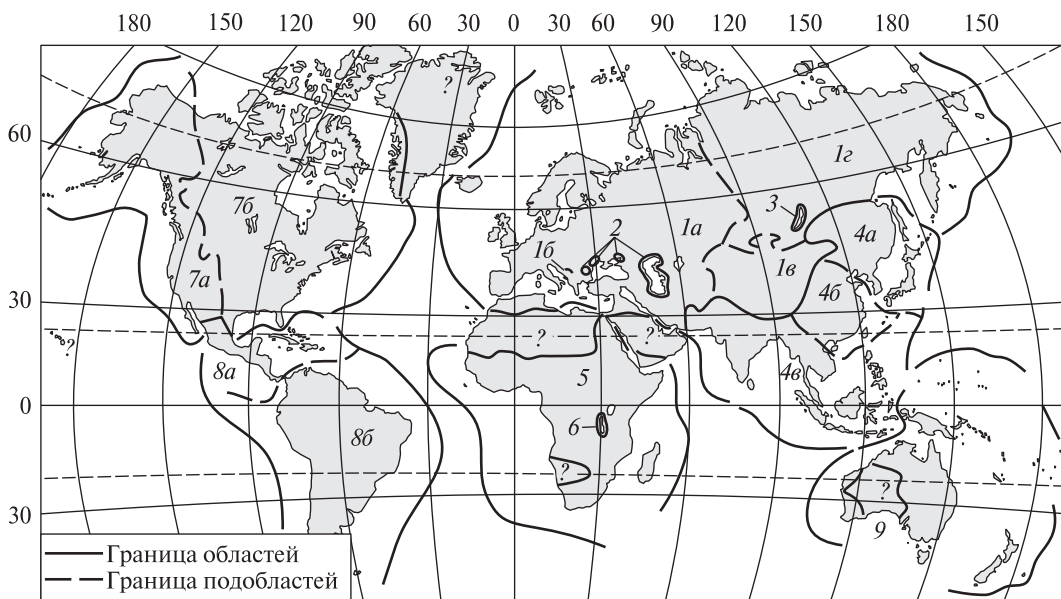


Рис. 3.6. Зоогеографические области фауны континентальных водоемов Земного шара (по Старобогатов, 1970):

Палеарктическая область, подобласти: 1а — Европейско-Сибирская, 1б — Охридская, 1в — Нагорно-азиатская, 1г — Восточносибирская; 2 — Понто-Каспийская солоноватоводная область; 3 — Байкальская область; Сино-Индийская область, подобласти: 4а — Амуру-Японская, 4б — Китайская, 4в — Индо-Малайская; 5 — Эфиопская область; 6 — Танганьиканская область; Неарктическая область, подобласти: 7а — Тихоокеанская, 7б — Атлантическая; Неотропическая область, подобласти: 8а — Центральноамериканская, 8б — Южноамериканская; 9 — Австралийская область

оз. Танганьика в отдельную биогеографическую область, в частности из-за специфичной малакофауны, основано на существовании не только эндемичных родов, но и целых семейств эндемичных моллюсков. Из 48 родов моллюсков эндемичны 23 (Старобогатов, 1970).

Сино-Индийская биогеографическая область континентальных водоемов, южная часть которой совпадает с Ориентальным царством суши, — одна из наиболее богатых областей, здесь отмечено около 230 родов пресноводных моллюсков. Фауна имеет здесь тропический облик. Пресноводные рыбы представлены четырьмя эндемичными семействами, кроме того эта область является центром разнообразия таких широко распространенных рыб, как карпообразные (Cypriniformes), сомообразные (Siluriformes). Первое из них представлено более чем 2000 видами. Брюхоногие моллюски из вивипарид (подсемейство Bellamyinae) представлены наибольшим числом родов и видов. Из 18 известных родов здесь обитают 15, при этом 2 эндемичны для этой области. Особенности состава биоты наблюдаются и в других биогеографических областях континентальных вод.

Зональная структура морской биоты определяется широтной, глубинной вертикальной и циркумконтиненталь-

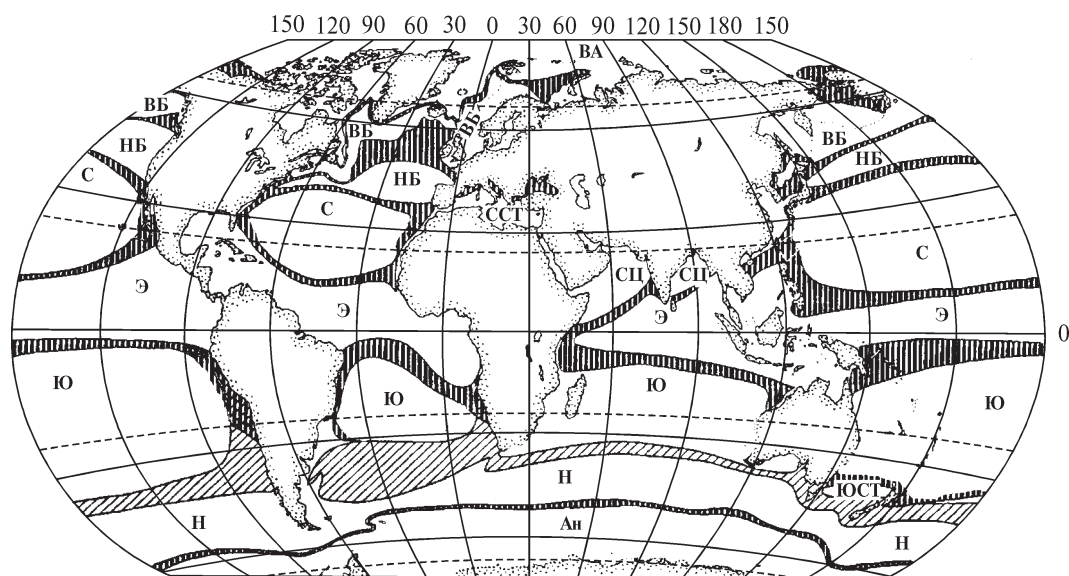


Рис. 3.7. Широтные зоны пелагиали Мирового океана (по Кафанов, Кудряшов, 2000, с изменениями):

А — арктическая; ВБ — высокобореальная и НБ — низкобореальная подзоны бореальной зоны; С — северная субтропическая зона; СЦ — североцентральная подзона, Э — экваториальная зона, Ю — южная зона; Н — нотальная зона; А — антарктическая зона. Косо заштрихована переходная нотально-субтропическая зона

ной зональностью (Миронов, 1999). В расположении крупных пелагических зон хорошо прослеживается их широтная ориентация (рис. 3.7). Между зонами существуют широкие пограничные или переходные области, обусловленные естественной подвижностью водных масс. Зоогеографическое районирование прибрежных зон и шельфа связано с широтной зональностью и циркумконтинентальным распределением животных (рис. 3.8). В зоогеографическом районировании абиссали и ультраабиссали в еще меньшей мере просматриваются широтные различия, что является отражением однородности условий в глубоководных зонах.

При биогеографическом районировании донной области океана выделяют две высшие биогеографические единицы — Литоральное и Абиссальное царства (Кафанов, Кудряшев, 2000). В составе Литорального царства выделяют четыре тропические области: Индоветспацифическая, Восточнотихоокеанская, Западноатлантическая и Восточноатлантическая или Западноафриканская. Северные и южные границы этих областей хорошо совпадают с распространением герматипных (рифостроящих) кораллов и мангровой растительности. В холодноводной Антарктической области обитает множество эндемиков. Арктическую, или Ледовитоморскую, область нередко рассматривают как составную

часть единой Арктоатлантической области. Значительным флоро-фаунистическим своеобразием отличается Средиземноморско-Лузитанская область, представители которой широко распространены также в богатой эндемичными видами солонатоводной Понто-Каспийской области. Бореальные Североатлантическая и Северотихоокеанская области отличаются богатством видов.

Обитание популяций организмов в тех или иных условиях в пределах ареала приводит к определенным закономерно повторяющимся адаптациям, что позволило сформулировать некоторые биогеографические правила.

Закономерности изменения размеров особей или среднего размера особей в популяциях в зависимости от широтного распространения обобщено правилом Бергмана, которое гласит, что к северу, с понижением температуры, размеры особей одного вида увеличиваются. С ростом размера тела снижается теплоотдача. В связи с этим существует положение (Пантелеев, 1974), аналогичное этому, что возрастание связи с водной средой на видовом или попу-

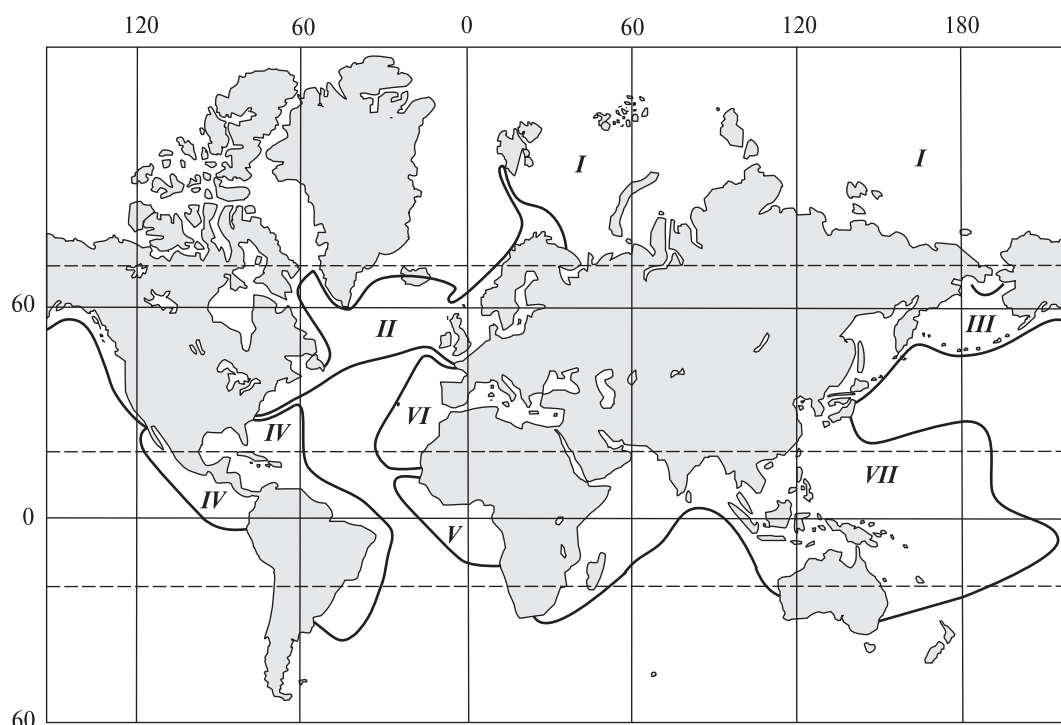


Рис. 3.8. Схема зоогеографического районирования материкового шельфа океана (по Кафанов, Кудряшов, 2000, с изменениями):

I — Арктическая; *II* — Североатлантическая бореальная; *III* — Северотихоокеанская бореальная; *IV* — Центральноамериканская тропическая; *V* — Гвинейская тропическая; *VI* — Средиземноморско-Лузитанская; *VII* — Индо-Вестпафическая; *VIII* — Южноамериканская; *IX* — Южноафриканская; *X* — Южноавстралийская

ляционном уровне также приводит к увеличению размеров тела.

*«Правило гидробионтности действует также применительно к разным ландшафтным популяциям одного вида. Примером может служить популяционный ряд *Arvicola terrestris* L. : субальпийские популяции (не связанные с водой), зверьки наиболее мелкие — предгорно-ручьевые популяции — болотные популяции междуречных равнин — пойменные популяции (наиболее гидробионтные) — самые крупные зверьки» (Пантелеев, 1974, с. 101).*

Обобщение данных, касающихся распределения вида внутри ареала, позволило сформулировать правило географического оптимума (Реймерс, 1992), согласно которому самые благоприятные условия обитания вида в центре ареала. Это правило наиболее справедливо для видов с обширным сплошным ареалом. Существует особое правило Жордана, согласно которому у рыб, обитающих в водоемах с повышенной соленостью и более низкой температурой, в хвостовом отделе увеличивается количество позвонков. Это, видимо, вызвано адаптацией к перемещению в более плотной среде.

В границах ареала обитают популяции, различающиеся между собой по составу и свойствам организмов, и это позволяет поддерживать необходимую численность в различных условиях. Ареал однороден по видовому составу, но неоднороден по характеристикам популяций. На территории или акватории располагаются участки многих ареалов, образующих многовидовые группировки, биотические комплексы. Биогеография фаун, флор и биот имеет дело именно с пространственной структурой более или менее четко выраженных однородных группировок различных видов. Биотические границы определяют по сгущению видового богатства или сгущению видовых ареалов — синперат (термин Кузнецова (1936), цит. по Миронов, 1999). Однако мы полагаем, что разнообразие биотических границ можно определенным образом типизировать на основании нескольких гипотез и моделей (рис. 3.9).

Таких гипотез-моделей может быть как минимум 4: модель континуума, модель обеднения на границах, модель «барьер для всех» и модель синперат.

Модель континуума показывает, что границы отдельных ареалов не совпадают и это происходит без какой-либо закономерности, т.е. на каждом из участков (А, Б, В) богатство видов может существенно различаться. Тем не менее, в зонах А и В состав биот различен, а зона Б выступает как зона смешения или весьма размытая граничная зона (рис. 3.9, а).

Модель обеднения на границах (рис. 3.9, б) соответствует положению Ф. Дарлингтона (1966) о том, что переходные субфауны всегда беднее, поскольку зоны перехода между фаунами расположены в местах, неблагоприятных для жизни многих животных. Следовательно в зонах А и В богатство видов выше, чем в зоне переходной. Отмечено (Ка-

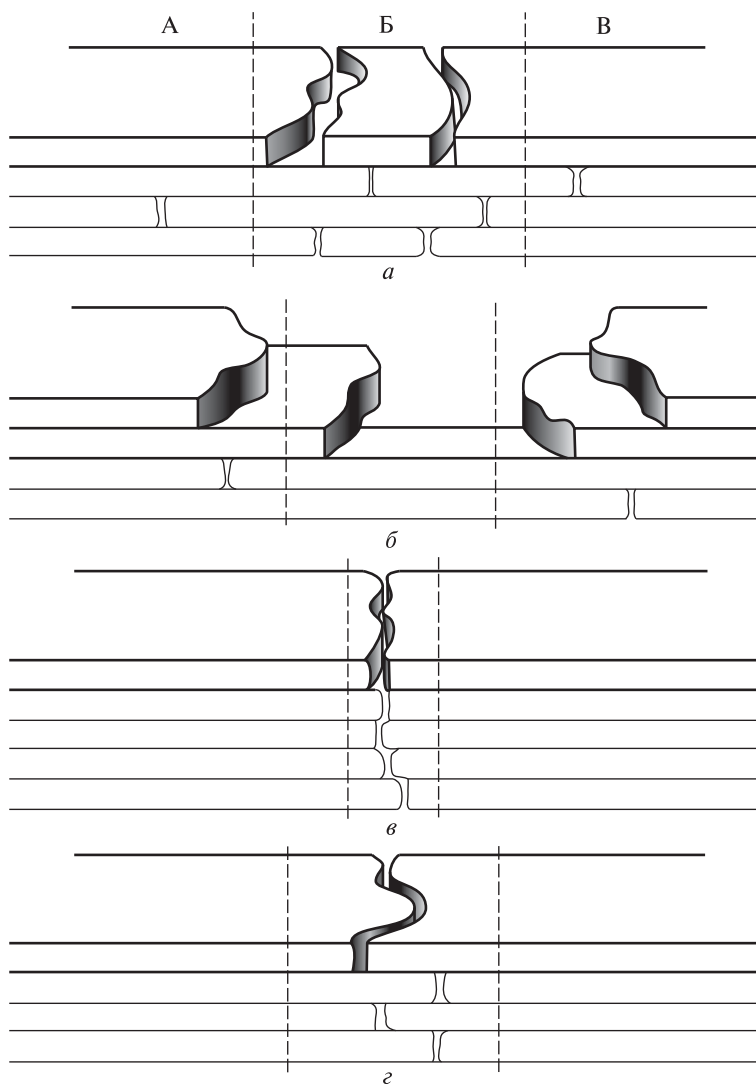


Рис. 3.9. Гипотезы (модели) видового богатства в пограничных областях (пояснения в тексте)

фанов, Кудряшов, 2000), что в океане, в зонах фронтов наблюдается снижение богатства видов (асинператы), что также является показателем биотической границы. Закономерность обеднения ценозов в области контакта климатических и экологических зон представляет собой правило минимума видов или эффект Ремане (1934, цит. по Реймерс, 1992). Так, минимум морских и пресноводных животных наблюдается в солоноватых водах (5—8 ‰).

Для существования модели «барьер для всех» (рис. 3.9, в) необходимы мощные локальные барьеры, резко прерывающие распространение одних организмов и дающие возможность существования другим. Например, фауна р. Замбези выше и ниже водопада Виктория существенно различается. Нижняя часть бассейна р. Конго ниже Хрустальных гор заселена фауной, близкой по составу к таковой других рек по-

бережья Гвинейского залива, в то время как средняя и верхняя части несут в себе восточноафриканские и нильско-суданские элементы (Старобогатов, 1970).

Модель синперат предполагает существование квази-однородных группировок, между которыми образуются зоны смешения, перекрывания ареалов с большим видовым богатством. Синператы (зона Б, рис 3.9, з) рассматриваются как наиболее значимые показатели существования биогеографических границ (Кафанов, 2004; Миронов, 2004).

«В пограничных полосах между географическими зонами и вертикальными поясами часто число видов больше, чем в центральных частях этих зон и поясов за счет мозаичности экосистем, принадлежащих к соседним зонам, и так называемого эффекта экотона» (Реймерс, 1992, с. 100).

Биогеографическое районирование гидросферы гораздо сложнее районирования суши, поскольку в разных областях (литораль, абиссаль, пелагиаль океана, поверхностные воды суши) требуется применение различных критериев. Биогеографические границы могут заключать в себя совокупности ареалов тех или иных видов, популяции которых находят в данных местообитаниях необходимые условия для существования, совокупности которых представляют собой исторически сложившиеся биоты и в то же время входят в состав характерных для данной области экосистем. Таким образом, биогеографические и экологические закономерности тесно взаимосвязаны.

В рамках классической биогеографии, в том числе и биогеографии гидросферы (Кафанов, 2004; 2005), речь идет преимущественно или исключительно о видовых ареалах, границах и сгущениях, распространении на поверхности Земли организмов различных видов.

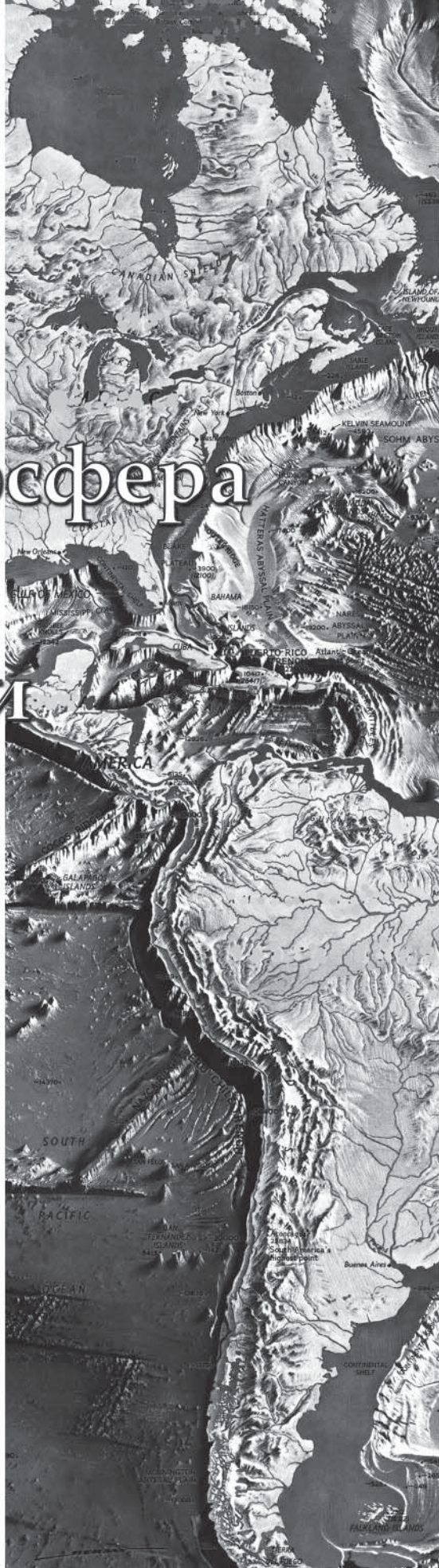
Если проанализировать самые общие характеристики сообществ в различных зонах и участках суши и гидросферы, заметны не только различия в их составе, но и сходство между некоторыми из них, как при сходном их составе, так и при различном. Это, например, может выражаться в сходстве трофических связей, продукционно-деструкционных процессов. Сообщества организмов, так же как и виды, распространены вполне закономерно, со своей, характерной, хорологией в масштабах отдельных регионов и всей планеты.

Биологическая география гидросферы синтезирует представления о закономерностях распространения живого вещества биосферы на разных уровнях организации в их взаимодействии и взаимосвязи. Закономерности пространственного распределения гидробионтов на Лике Земли, их популяций, экоморфологических групп, сообществ, безусловно, входят в круг интересов гидробиологии.

Часть

4

Гидросфера
как
арена
жизни



*Гидросфера изучается
с нескольких точек зрения:
во-первых, в связи
с происхождением Земли
и земной коры,
во-вторых, как компонент
геохимических процессов,
в-третьих, как среда
возникновения жизни.*

Львович, 1974, с. 19

Гидросфера рассматривается как прерывистая водная оболочка планеты. Определение её именно как прерывистой оболочки связано с хорошо выраженной дискретностью континентальных водоемов, а также пространственной разобщенностью отдельных элементов гидрологического цикла. Понятие «гидросфера» равноценно понятию о свободных водах Земли, способных перемещаться в твердом, жидком или газообразном состоянии под действием сил гравитации, капиллярных сил (включая и сосудистые системы растений), а также тепла. В понятие «движение» входит не только физическое перемещение воды, но и переход из одного агрегатного состояния в другое. Переход воды через газообразную фазу служит механизмом естественного обессоливания воды.

Вода представляет собой чрезвычайно широко распространенное химическое соединение, обладающее целым рядом аномальных физических свойств, напр. очень высокой температурой замерзания и кипения. Удельная энтальпия испарения и плавления (в расчете на 1 г) выше, чем почти у всех остальных веществ. Особенностью воды является то, что ее плотность в жидком состоянии максимальна при 4 °С. При замерзании, в отличие от других веществ, она не сжимается, а расширяется (приблизительно на 10 %), поэтому лед плавает на поверхности воды. Теплоемкость минимальна при температуре 27 °С. Вода плохо проводит электрический ток, но становится хорошим проводником, если в ней растворено даже небольшое количество ионных веществ. Для воды характерно очень высокое поверхностное натяжение.

Вода — универсальный растворитель, необходимый для протекания биохимических реакций, в ней прекрасно растворяются соединения с ионной и ковалентной связью. Способность воды к растворению многих веществ обусловлена полярностью ее молекул, имеющих довольно большой дипольный момент, поэтому при растворении ионных веществ молекулы воды ориентируются вокруг ионов, сольватируют их. Водные растворы ионных веществ являются электролитами. Кислород, азот и диоксид углерода плохо растворяются в воде. Многие органические соединения, содержащие атомы электроотрицательных элементов, напр. кислорода или азота, растворимы в воде.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ГИДРОСФЕРЫ

Вопрос о границах гидросферы и ее подразделениях не столь очевиден, как кажется на первый взгляд. Поскольку с гидрологической точки зрения все воды на Земле едины и участвуют в планетарном круговороте воды, гидросферой следует считать совокупность всех вод — от океана до паров

атмосферы. Но гидросфера как среда обитания живых организмов может включать только жидкую воду, т.е. из гидросферы гидрологической или физической следует исключить парообразную воду и ледники. Однако и здесь проблематично провести границу гидросферы, с которой имеет дело гидробиология. Микробиологические исследования так называемых биопленок (англ. — *biofilms*), образующихся на границе раздела твердой и водной фаз, показало, что они распространены повсеместно (Beveridge et al., 1997) и играют огромную роль в почвенных процессах. Принципиальных различий между биопленками на частицах почвы, сооружениях, конструкциях в почве и в водоеме, по-видимому, нет, однако микробиологи настолько обособливают это явление для почвы, что даже выделяют «ферросферу» — некую зону взаимодействия почвенных микроорганизмов и металлических конструкций (Андреюк и др., 2002). Биопленки в почве не входят в область исследований гидробиологии, в то время как подобное явление в водоеме безусловно является объектом ее изучения (Горбенко, 1977). В качестве основного постулата бактериологии Г.А. Заварзин (2003) выдвигает следующий: «Бактерии не способны к жизнедеятельности вне жидкой воды». Поскольку организмы биопленки в почве, так же как и в водоеме, обитают фактически в водной среде, то следует принять определенные ограничения для характеристик среды обитания именно гидробионтов. Часть гидросферы, имеющую отношение к гидробиологии, можно определить как совокупность трехмерных водных объектов (основные пространственные размеры сопоставимы между собой), значительно больших размеров, чем населяющие их организмы, и представляющих собой объем воды в жидкой фазе, граничащий с литосферой, атмосферой, твердой фазой воды (льдом), антропогенными субстратами.

Объем всей гидросферы немногим больше 1,45 млрд. км³ (табл. 4.1). Оценка определения колеблется в пределах 50 млн. км³, что соответствует 3 % объема гидросферы. Такая сравнительно большая точность достигнута благодаря надежному определению объема Мирового океана, составляющего около 94 % всего объема гидросферы. За десятилетия, прошедшие со времени широкого внедрения эхолота, промер глубины превратился в массовое явление и точное определение объема стало делом вычислительной техники, также применяются космические методы гидрографических исследований. Более 94 % объема гидросферы представляют собой арену жизни гидробионтов, в подавляющем большинстве — морских.

В общее количество воды в гидросфере должна входить и вода, находящаяся в живых организмах. Количество этой, так называемой биологической воды, в масштабах гидро-

сферы в целом невелико. По некоторым данным оно составляет около 1000 км³, что сопоставимо с запасом речных вод (Будыко, 1977).

Мировой океан — это действительно непрерывный в пространстве единый водный бассейн и поэтому его можно выделить в особую сферу Земли — океаносферу. Для поверхностных вод суши, наоборот, характерна более или менее выраженная прерывистость, дискретность, хотя следует скорее говорить о водоемах, а не о водах в целом. Поэтому термин «лимносфера» для определения «пресноводной части гидросферы (озера, реки, подземные воды, ледники)» (Узунов, Ковачев, 2002, с. 332) не может считаться корректным. В конечном счете, с точки зрения гидробиологии гидросферу можно разделить на несколько составляющих ее областей:

- обитаемая часть гидросферы: Мировой океан, поверхностные воды суши, интерстициальная вода донных отложений;
- необитаемая часть гидросферы: вода в твердой фазе (ледники) и парообразная (пары атмосферы);
- условно или гипотетически обитаемая часть гидросферы: воды гидротермальной сети дна океанов, самые глубокие подземные воды.

Четкие границы между составляющими гидросферы Земли провести нельзя в силу подвижности и взаимосвязанности всех вод. Существуют также пограничные области, зоны и довольно крупные водные объекты, напр. эстуарии на границе континентальных вод и моря. Необитаемость воды в твердой фазе также довольно условна. Вмерзая в лед, водоросли и некоторые беспозвоночные и там продолжают свою жизнедеятельность. Современная гидросфе-

Таблица 4.1. Характеристики элементов физической гидросферы (по Львович, 1974, Williams, 1996)

Части гидросферы	Объем воды, тыс. км ³	% от общего объема
Мировой океан	1 370 323	94,201
Подземные воды	60 000	4,1259
Ледники	24 000	1,6498
Озера пресные	125	0,0085
Озера соленые	115	0,0079
Водохранилища	5	0,0003
Речные воды	1,2	0,00008
Почвенная влага	85	0,0058
Пары атмосферы	14	0,00096
Всего	1 454 668	100

ра формировалась не один миллиард лет и длительное время является ареной жизни огромного числа организмов.

**Все реки текут
в море, но море
не переполняется:
к тому месту,
откуда реки текут, они
возвращаются,
чтобы опять течь.**

*Книга Екклесиаста
или Проповедника, 1.7.*

ГЛОБАЛЬНЫЙ КРУГОВОРОТ ВОДЫ

Круговорот воды, охватывающий все сферы земли, возможно, был первым процессом, заставивший человека задуматься о единстве планетарных явлений, поскольку многие элементы этого круговорота можно легко наблюдать. Гидрология, изучающая процессы круговорота воды, имеет очень давнюю историю. Так, более 6 тыс. лет назад проводились систематические наблюдения режима уровня воды в реке Нил (Бисвас, 1975).

«Вода на поверхности Земли существует в состоянии динамического равновесия, циркулируя между океаном, атмосферой и сушией в сложной системе, известной как гидрологический цикл» (Maurice, 2000, с. 135).

Основными звеньями круговорота являются вода Мирового океана, парообразная вода атмосферы, полярные льды и снег, поверхностные и подземные воды. Это так называемые свободные воды, которые могут перемещаться под действием силы тяжести. Они составляют всего около 10 % имеющейся на Земле воды, более 90 % связано в литосфере. Потоки между основными элементами гидрологического круговорота значительны, соответственно количеству воды в элементах динамической системы. Движущими силами гидрологического цикла являются сила тяжести и энергия Солнца.

«Количество энергии, необходимое для того, чтобы привести в движение гидрологический цикл, можно определить, перемножив энергию, необходимую для испарения 1 г воды (0,536 ккал), и суммарное годовое испарение воды с поверхности Земли ($378 \cdot 10^{18}$ г). Это произведение, равное $2 \cdot 10^{20}$ ккал, соответствует примерно 1/5 общего поступления энергии с солнечным светом, падающим на Землю» (Риклефс, 1979, с. 158).

Поскольку ни один из элементов глобального круговорота воды нельзя точно измерить, расчеты различных авторов дают несколько различающиеся результаты. Так, по данным М.И. Львовича (1974), элементы гидрологического цикла имеют следующие значения:

Элементы цикла	тыс. км ³ /год	мм/год
Испарение с поверхности океана	452,6	1253
Осадки над океаном	411,6	1140
Сток с периферийной части суши	41,0	350
Испарение с периферийной части суши . . .	65,0	560
Осадки над периферийной частью суши . . .	106,0	910
Сток в замкнутой части суши	0,83	26
Испарение с замкнутой части суши	7,5	234
Осадки над замкнутой частью суши	7,5	234

Следовательно, испарение с поверхности суши составляет 72,5 тыс. км³/год, количество осадков над сушей — 113,5 тыс. км³/год, а разность между испарением и осадками над океаном в 41 тыс. км³/год компенсируется поверхностным стоком.

Интенсивность водообмена в отдельных звеньях гидрологического цикла можно определить на основе показателя активности водообмена (Львович, 1974):

$$A = \omega / \gamma,$$

где A — активность водообмена, лет; ω — объем или масса данной части гидросферы; γ — приходная или расходная часть баланса, выраженная в тех же единицах.

Таким же образом можно рассчитать активность водообмена в различных частях гидросферы (табл. 4.2).

Как видно, активность водообмена поверхностных вод очень высока. Единовременный объем воды в руслах всех рек оценивается приблизительно в 1200 км³, а суммарный годовой сток составляет 38 800 км³/год. Отсюда следует, что обмен русловых вод происходит 32 раза в год, т.е. чуть дольше, чем за 10 суток.

Вода, содержащаяся в живом веществе, также включена в общий круговорот. Если по оценке М.И. Львовича (1974) мировое потребление воды человеком и животными составляет около 53 км³/год, транспирация растениями суши — 30—35 тыс. км³/год, не менее всего объема воды, испаряющейся с поверхности суши, то по данным Р. Риклефса (1979) наземная растительность испаряет ежегодно около 55 млн. км³ воды. При объеме воды в живых организмах суши в 1000 км³, активность водообмена очень высока — 0,025 года. Быстрый оборот воды, находящейся в живых организмах, обуславливает то, что две трети дождевых осадков над континентами определяется пополнением атмосферной влаги за счет транспирации растений. Как отмечает К.М. Хайлов (2001), из $5 \cdot 10^5$ Гт воды, ежегодно оборачивающейся в современной биосфере, только $2 \cdot 10^4$ обязаны

Таблица 4.2. Активность водообмена (A) различных элементов гидросферы (по Львович, 1974)

Часть гидросферы	A, лет
Океан	3000
Подземные воды	5000
Ледники	8000
Поверхностные воды суши	7
Пары атмосферы	0,03
Вся гидросфера	2800

появлением физическому круговороту. Есть основания полагать, что в настоящее время основная часть воды гидросферы имеет биогенный характер и связана с биологическими процессами.

Водное пространство, занятое всеми океанами и морями, называется Мировым океаном, представляющим собой непрерывную оболочку Земли.
Истошин, 1969, с. 22

ОКЕАНОСФЕРА. МИРОВОЙ ОКЕАН

Впервые представление о единстве Океана ввел французский картограф С. Кларе де Флориё в конце XVIII в. Термин «Мировой океан» был предложен известным российским географом Ю.М. Шокальским как совокупность водной оболочки земного шара, основной особенностью которой является значительная минерализация вод (Мир географии, 1984). Площадь Мирового океана в 2,5 раза превосходит площадь суши и составляет около 361 млн. км². Помимо того, что все океаны соединены между собой, севернее 80° с. ш. и между 56 и 64° ю. ш. океан полностью опоясывает земной шар.

Несмотря на то, что Мировой океан представляет собой непрерывную оболочку Земли и, скорее всего, так было во все периоды его существования, он подразделяется на отдельные океанические бассейны и моря (табл. 4.3, рис. 4.1). Такое подразделение Мирового океана проводится по следующим критериям: конфигурация береговой линии материков, рельеф дна, самостоятельные системы океанических течений и циркуляции атмосферы, особенности пространственного распределения температуры и солености. Выделяют 4 океана: Тихий, Атлантический, Индийский и Северный Ледовитый. Выделение пятого — Южного — океана было принято в географии с 1845 г. по 1930-е годы.

Части океана, вдающиеся в сушу или ограниченные островами, — моря. Окраинные моря в значительной степени связаны с океаном, внутренние или средиземные — довольно слабо. Выделение морей или больших заливов весьма условно, например, почти одинаковые бассейны к востоку и западу от полуострова Индостан называются, соответственно, Бенгальским заливом и Аравийским морем. Боль-

Таблица 4.3. Площадь и объем океанов (по Львович, 1974)

Океан	Площадь, млн. км ²	Объем, млн. км ³
Тихий	180	725
Атлантический	93	338
Индийский	75	290
Северный Ледовитый	13	17
Мировой океан	361	1370

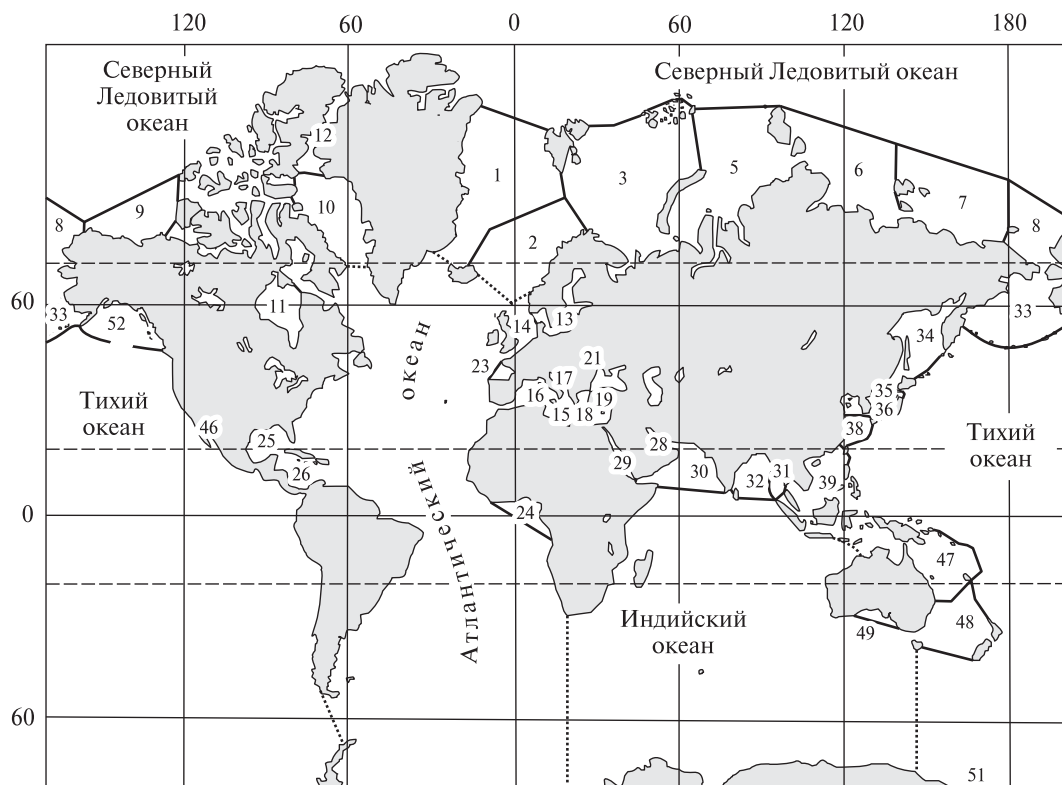


Рис. 4.1. Границы океанов, морей и крупных заливов (по Истинин, 1969):

Северный Ледовитый океан: 1 — Гренландское море, 2 — Норвежское море, 3 — Баренцево море, 4 — Белое море, 5 — Карское море, 6 — море Лаптевых, 7 — Восточно-Сибирское море, 8 — Чукотское море, 9 — море Бофорта, 10 — море Баффина, 11 — Гудзонов залив, 12 — море Кейн; **Атлантический океан:** 13 — Балтийское море, 14 — Северное море, 15 — Средиземное море, 16 — Тирренское море, 17 — Адриатическое море, 18 — Эгейское море, 19 — Мраморное море, 20 — Черное море, 21 — Азовское море, 22 — залив Св. Лаврентия, 23 — Бискайский залив, 24 — Гвинейский залив, 25 — Мексиканский залив, 26 — Карибское море, 27 — море Уэдделла; **Индийский океан:** 28 — Персидский залив, 29 — Красное море, 30 — Аравийское море, 31 — Андаманское море, 32 — Бенгальский залив; **Тихий океан:** 33 — Берингово море, 34 — Охотское море, 35 — Японское море, 36 — Внутреннее Японское море, 37 — Желтое море, 38 — Восточно-Китайское море, 39 — Южно-Китайское море, 40 — море Сулу, 41 — Целебесское море, 42 — море Банда (с морями: Бали, Флорес, Серам и Молуккским), 43 — Яванское море, 44 — Тиморское море, 45 — Арафурское море, 46 — Калифорнийский залив, 47 — Коралловое море, 48 — Тасманово море, 49 — Большой Австралийский залив, 50 — море Беллингаузена, 51 — море Росса, 52 — залив Аляска



шая или меньшая открытость морей и заливов определяет своеобразие условий в них относительно океанических. Некоторые заливы получают значительный водный сток с суши, что сильно влияет на режим солености, взвешенные в воде вещества. Сужения между частями суши образуют

проливы, которые могут быть проточными и обменными. В первых течения направлены в одну сторону, как во Флоридском проливе. В обменных проливах течения направлены в противоположные стороны, напр., в проливе Босфор направление течений на разной глубине разное, в проливе Лаперуза течения направлены в разные стороны у противоположных берегов. Океанические течения и глобальный круговорот вод океана определяют перемещение около 2 % или около 22 млн. км³ (Львович, 1974) в год всех океанических вод в качестве внутреннего водообмена.

Важная черта океанического звена круговорота воды — перенос огромных масс морских вод.

Львович, 1974, с. 35

ДИНАМИКА ВОДНЫХ МАСС ОКЕАНОВ И МОРЕЙ

Глобальный гидрологический цикл не мог бы осуществляться, если бы движение воды не было свойственно каждому его звену. Объем водных масс, переносимых течениями в океанах, огромен (табл. 4.4). Океанические поверхностные и приповерхностные течения в год переносят воды на три порядка больше, чем все реки мира.

Силы, определяющие перемещения частиц воды, разнообразны. Это силы тяготения Земли, Луны, Солнца; силы, определяемые вращением Земли, градиентом плотности воды в разных точках океана; ветровое воздействие; атмосферное давление; поступление водных масс извне, напр. сток больших рек в море. Течения вызваны целым рядом факторов, однако повторяемость и некоторое постоянство этих факторов приводит к существованию довольно устойчивой картины поверхностных течений Мирового океана (рис. 4.2).

Для океанов, расположенных в двух полушариях, характерны большие циркуляции. При движении воды в них против часовой стрелки в северном полушарии и в обратном направлении — в южном, они называются циклоническими, в противоположном циклоническому движении — антициклоническими.

Циркуляционное движение в океане (равно как и в атмосфере) является причиной подъема водных масс в циклональных или опускания в антициклональных кругово-

Таблица 4.4. Характеристики подвижности водных масс океанов (по Львович, 1974, с изм. и доп.)

Океан	Объем (млн. км ³)	Годовой расход внутренних течений (млн. км ³)	Интенсивность водообмена, лет (объем/расход)	% внутреннего водообмена к объему
Тихий	725	6,56	110	0,9
Атлантический	338	7,30	46	2,1
Индийский	290	7,40	39	2,5
Северный Ледовитый	17	0,44	38	2,6

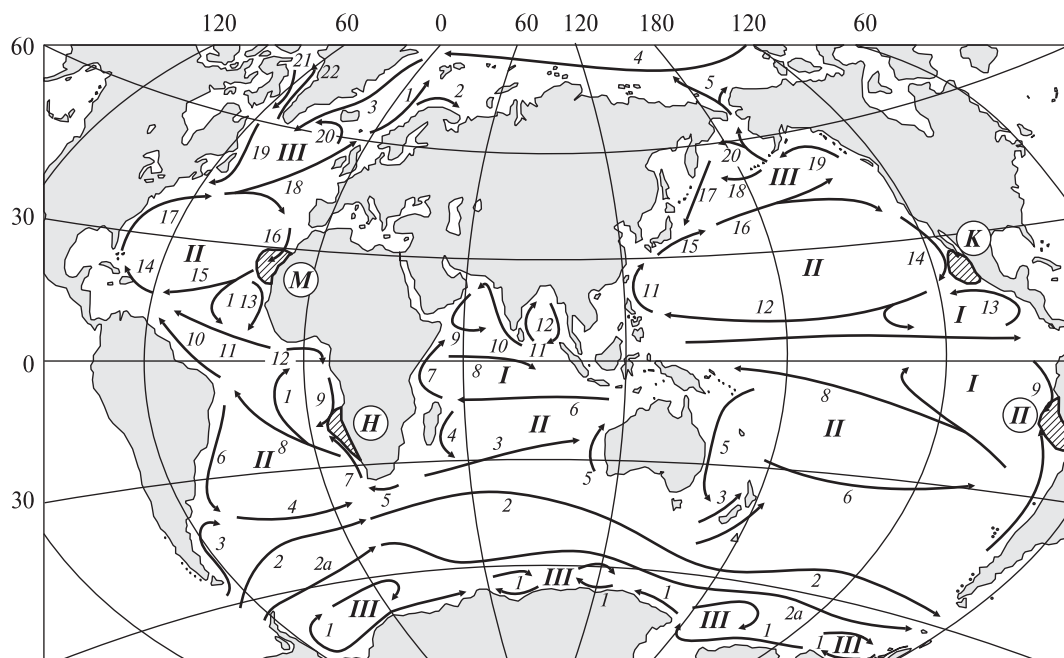


Рис. 4.2. Основные поверхностные течения в Мировом океане (по Степанов, 1974):

I — циклонические тропические, *II* — антициклонические субтропические, *III* — циклонические высокоширотные; *1* — Прибрежное антарктическое, *2* — Антарктическое циркумполярное, *2a* — его южная ветвь; **Атлантический океан:** *3* — Фолклендское, *4* — Южно-Атлантическое, *5* — Игольное, *6* — Бразильское, *7* — Бенгальское, *8* — Южное пассатное, *9* — Ангольское, *10* — Гвианское, *11* — Экваториальное противотечение Ломоносова; *12* — Гвинейское, *13* — Зеленого мыса, *14* — Антильское, *15* — Северное пассатное, *16* — Канарское, *17* — Гольфстрим, *18* — Северо-Атлантическое, *19* — Лабрадорское, *20* — Ирмингера, *21* — Баффиново, *22* — Западно-Гренландское; **Индийский океан:** *3* — Южноиндоокеанское, *4* — Мадагаскарское, *5* — Западно-Австралийское, *6* — Южное пассатное, *7* — Сомалийское. *8* — Экваториальное противотечение Тареева, *9* — Западно-Аравийское, *10* — Восточно-Аравийское, *11* — Западно-Бенгальское, *12* — Восточно-Бенгальское; **Тихий океан:** *3* — Западно-Новозеландское, *4* — Восточно-Новозеландское, *5* — Восточно-Австралийское, *6* — Южно-Тихоокеанское, *7* — Перуанское, *8* — Южное пассатное; *9* — Перуано-Чилийское, *10* — Экваториальное противотечение Кромвеля, *11* — Минданао, *12* — Северное пассатное, *13* — Мексиканское, *14* — Калифорнийское, *15* — Куроисио, *16* — Северо-Тихоокеанское, *17* — Ойясио, *18* — Алеутское, *19* — Аляскинское, *20* — Восточно-Берингоморское; **Северный Ледовитый океан:** *1* — Норвежское; *2* — Нордкапское; *3* — Восточно-Гренландское; *4* — Западное арктическое; *5* — Тихоокеанское. **Апвеллинги:** К — Калифорнийский, М — Марокканский, Н — Намибийский, П — Перуанский

ротах. Течения, морские и океанические, можно классифицировать по нескольким признакам:

- иницирующие факторы (стоковые, приливно-отливные течения);
- продолжительность или устойчивость (сезонные, суточные);
- локализация, глубина (вдольбереговые, поверхностные, глубинные);
- характер движения (прямоточные, вихревые);
- физико-химические свойства переносимых водных масс (холодные, теплые, соленые, распресненные).

Сложность течений обусловлена и тем, что при их возникновении появляются вторичные силы, влияющие на характер течений: сила Кориолиса или отклоняющая сила вращения Земли, силы трения, центробежная сила.

Величина силы Кориолиса выражается зависимостью:

$$F = 2\omega V \sin\varphi,$$

где ω — угловая скорость вращения Земли, V — скорость движения тела, φ — широта местности, где движется тело.

Сила Кориолиса, или геострофическая сила, действует перпендикулярно направлению потока вправо в северном полушарии и влево в южном.

В 1902 г. шведский ученый В. Экман предложил модель ветровых течений, учитывающую геострофические силы. Эта модель смогла объяснить непонятные раньше отклонения дрейфа льдов вправо от направления ветра, подобные тем, что наблюдал Ф. Нансен в Ледовитом океане на судне «Фрам». Решение уравнений модели показывает, что скорость перемещения воды под действием ветра с глубиной уменьшается и все сильнее смещается вправо (в северном полушарии), а чисто ветровые течения быстро затухают. Их толщина имеет порядок 100 м (Лебедев и др., 1974). Таким образом, при достаточной глубине направление течения может измениться на обратное.

Особенностью геострофических течений является и то, что вода в них движется не вниз по уклону, а под углом и как бы обтекает зоны нагона и сгона вод. В районе Саргассова моря с севера дуют более или менее постоянные ветры восточного направления, а с юга — западного. Согласно модели Экмана, это приводит к нагону вод между фронтами. Гольфстрим, как геострофическое течение, переносит воды, как бы обтекая нагонную возвышенность Саргассова моря. Вдольбереговые течения западных побережий в южном полушарии смещают водные массы от берегов влево, что является причиной подъема прибрежных вод или апвеллинга (англ. — *upwelling*).

Внутреннее трение в ламинарном потоке воды определяется взаимодействием молекул, а в турбулентном к нему добавляется еще вихревое, связанное с непрямолинейным потоком воды. Центробежные силы в большей степени проявляются при криволинейных потоках с малым радиусом кривизны. Чем больше радиус, тем меньше влияние центробежных сил. Кружовороты и вихри очень характерны для динамики океанических вод, напр. некоторые меандры Гольфстрима замыкаются в кружовороты, так называемые «кольца Гольфстрима», которые могут мигрировать по океану многие месяцы.

Над поверхностью океана постоянно перемещаются воздушные массы. Течения, создаваемые временными и непро-

должительными ветрами, называются ветровыми; ветрами, дующими постоянно, господствующими — дрейфовыми. К числу дрейфовых течений относятся пассатные, муссонные течения и циркумпланетарное течение Западных Ветров Южного полушария. Ветровые и дрейфовые течения возникают за счет сил трения о поверхность воды и давления ветра на тыльную сторону волн.

Между скоростью ветра и скоростью поверхностного дрейфового течения существует эмпирическая зависимость:

$$U = k V / \sqrt{\sin \varphi},$$

где U — скорость воды, м/с; k — эмпирический коэффициент, равный 0,0127; φ — широта места, V — скорость ветра, м/с.

При дрейфовых течениях перемещаются значительные массы воды, что приводит к наклону водной поверхности и возникновению сгонно-нагонных течений. В прибрежных зонах, особенно в проливах, значительную роль могут играть приливно-отливные течения.

Для океанов, расположенных в двух полушариях (Атлантическом, Тихом) характерны приэкваториальные пассатные течения. Как видно из названия, эти течения вызывают пассатные ветры, дующие вдоль экватора; разбиваясь о восточные побережья материков, они образуют океанические циркуляции. На формирование циркуляций в Южном полушарии влияет приантарктическое течение Западных Ветров, направленное против пассатных течений и дающее по западным берегам материков холодные ветви течений, направленных на север к экватору. О масштабах перемещения водных масс океаническими течениями можно судить по расходу воды в Гольфстриме. На выходе из Флоридского пролива его расход составляет около 26 млн. м³/с, далее, на 38° с.ш., он достигает 82 млн. м³/с, что в 60 раз больше расхода воды всех рек мира.

Большое значение в динамике водных масс морей и океанов имеют приливно-отливные явления. Прилив — это повышение уровня воды от момента малой воды (самый низкий уровень) до максимальной отметки в данном месте. Прилив и отлив — это сложные волновые движения вод, обусловленные силами тяготения Земли, Луны и Солнца. Величина силы, вызывающей приливно-отливные явления, прямо пропорциональна массе Солнца и Луны и обратно пропорциональна кубу расстояния от Земли. Исходя из этого, приливообразующая сила Луны примерно в 2 раза больше таковой Солнца. Когда светило и наш спутник находятся примерно на одной линии с Землей (полнолуние и новолуние), приливы имеют наибольшую силу, это сизигийные приливы.

Теоретически, если рассматривать океан как идеальный водоем без влияния материков, трения, с бесконечной глу-

биной, то максимальная величина приливов в открытом океане не должна превышать 0,9 м. Действительно, у островов, находящихся посреди океана, приливы приблизительно такими и есть. По мере приближения к материкам уменьшается глубина и усложняется рельеф дна. У выдающихся в море мысов и малоизрезанных берегов величина прилива обычно не превышает 3 м, большая величина прилива наблюдается только в проливах, вершинах заливов, устьях рек. В Пенжинской губе Охотского моря прилив достигает 13 м, в заливе Фанди восточного побережья Северной Америки между материком и полуостровом Новая Шотландия прилив достигает 18 м (Истошин, 1969). Приливы и отливы существенным образом влияют на жизнь прибрежной зоны моря.

Перемещение водных масс и их определенная инерционность приводит к значительным искривлениям водной поверхности. Измерения, сделанные со спутников, показали, что в центральных частях циркуляций образуются «холмы», возвышающиеся на несколько метров выше среднего уровня.

Мы не удалимся от истины, сказав, что по особенностям температуры океан представляет собой холодную массу воды с тонким, более нагретым слоем у поверхности.

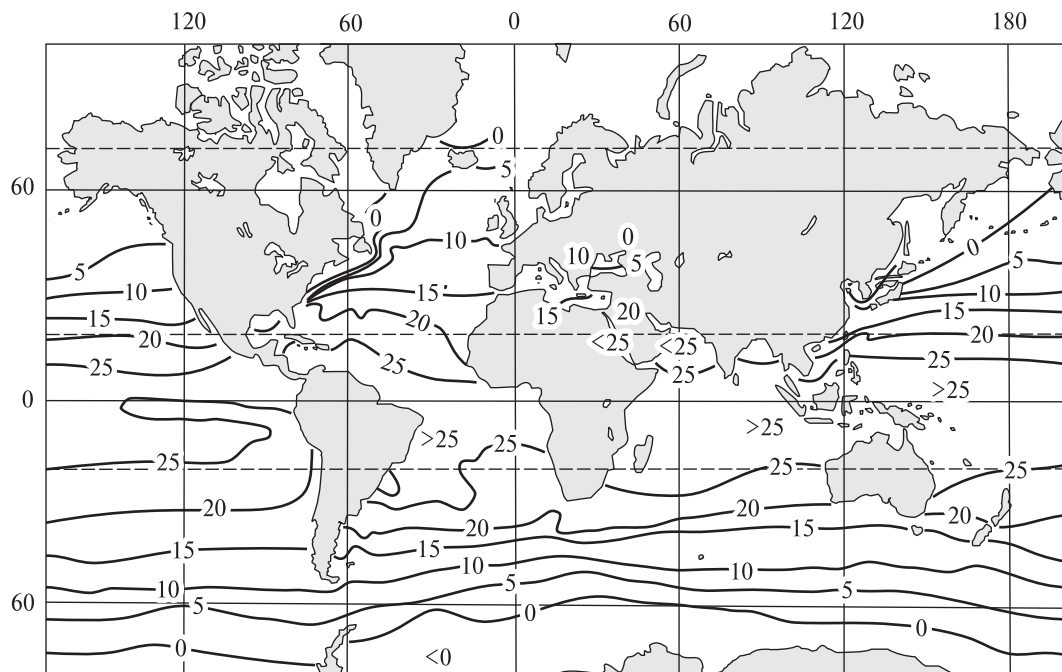
Дрейк и др., 1982, с. 58

ТЕМПЕРАТУРНЫЙ РЕЖИМ МОРЕЙ И ОКЕАНОВ

В любом водоеме температура воды определяется следующими основными факторами: поступлением тепла с лучистой энергией солнца, теплообменом с атмосферой, поступлением тепла из вышележащих слоев воды (вертикальный теплообмен), горизонтальным теплообменом за счет переноса воздушных и водных масс, поступлением тепла от дна и берегов, антропогенным воздействием, метаболической активностью живых организмов, тепловым стоком с суши.

Тепло, поступающее от солнца, поглощается довольно тонким слоем воды. Передача тепла от поверхностных слоев к лежащим ниже происходит за счет механического перемешивания и конвекции на глубину не более 100—200 м. Большее значение имеют приливно-отливные явления, поскольку охватывают всю толщу вод. Распределение температуры по поверхности океана в целом зависит от географической широты, а именно от интенсивности солнечного излучения, однако поверхностные течения значительно усложняют картину (рис. 4.3).

В приантарктической зоне, где влияние материков минимально, изотермы почти повторяют линии параллелей. Во всех океанах можно наблюдать расширение изотерм к восточным берегам материков, особенно в Атлантическом океане. Это значит, что в Атлантическом океане зона более высоких (выше 25 °С) температур у побережья Америки выше, чем у побережья Африки. Изотермы низких среднегодовых температур (0 °С и ниже) в Южном полушарии про-



ходят в приантарктических водах от 70 до 50° ю. ш. В северной Атлантике, благодаря Северо-Атлантическому течению, изотерма нулевой температуры располагается в более высоких широтах, почти до 80° с. ш. Температура изменяется как в широтном направлении, так и с глубиной (табл. 4.5).

Поскольку наиболее существенным источником тепла для океана является солнечное излучение, а перемешивание масс воды происходит достаточно медленно, неизбежно возникает термическая разнородность слоев воды по глубине. Для открытого океана можно выделить несколько типов термического распределения по глубине: приполярный, умеренный, субтропический и экваториальный. Для всех типов характерно неравномерное снижение температуры с глубиной, однако в различных зонах это происходит

Рис. 4.3. Распределение среднегодовой температуры воды (°C) в поверхностных слоях океанов (по Дрейк и др., 1982)

Таблица 4.5. Средние широтные значения температуры воды на различной глубине в Атлантическом океане (по Степанов, 1974)

Глубина, м	Северная широта			Экватор	Южная широта		
	60°	40°	20°	0°	20°	40°	60°
0	8,9	21,1	25,3	26,1	19,7	8,7	-0,3
50	7,7	20,0	23,2	23,3	19,4	8,1	-1,0
200	6,9	16,7	15,6	12,6	14,4	5,9	0,2
500	5,9	13,6	9,5	7,0	9,0	3,3	1,5
1000	4,5	8,0	5,4	4,1	3,5	2,6	0,3
5000	—	2,4	2,4	1,2	1,3	0,4	—

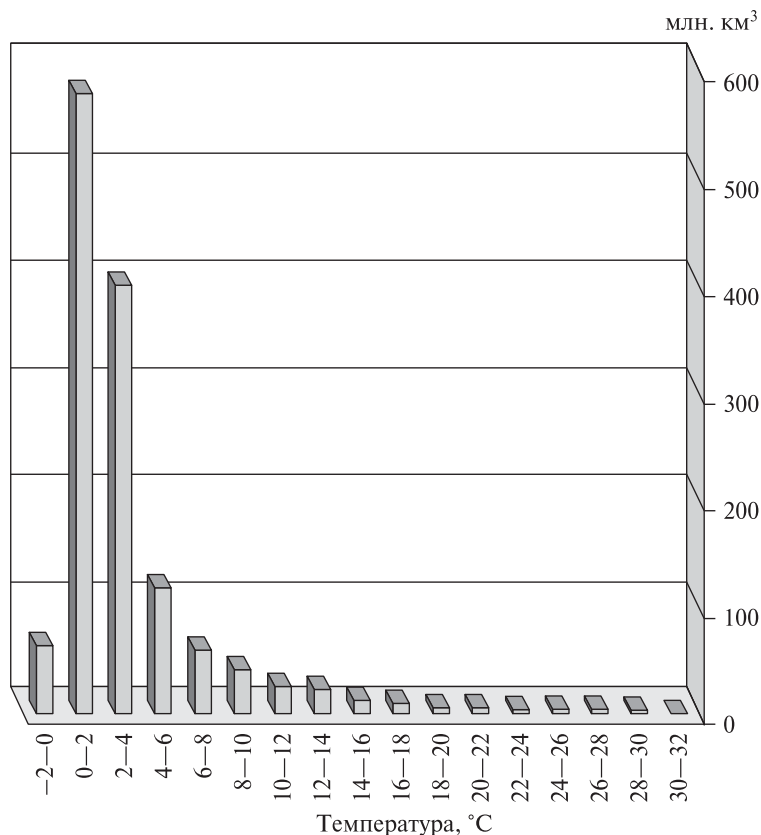


Рис. 4.4. Объем вод океана с различной температурой (по Дрейк и др., 1982)

по-разному. В экваториальной зоне температура довольно плавно снижается с 28 °C до 4 °C на глубине около 600 м. В субтропических водах с несколько более низкой температуры такое же снижение происходит до глубины около 700 м. В средних широтах температура снижается примерно с 10 °C и выравнивается до 4 °C на глубине около 1000 м. Только в верхних слоях океана температура относительно высокая, средняя температура значительной части океана (более 90 % объема) составляет около 3,8 °C (Виноградов, 1967) и только температура примерно 8 % объема достигает более 10 °C (рис. 4.4).

Если в суммарном объеме океана преобладают относительно холодные воды, то температура поверхностного слоя более половины площади океана составляет выше 20 °C и лишь 13 % поверхности — ниже 4 °C (Гигиняк, 2003). Придонные воды на больших глубинах имеют достаточно постоянную низкую температуру. Термические условия в глубоководных желобах (более 6000 м) весьма своеобразны и температурный режим здесь очень стабилен. На глубинах 6—11 км отмечены значения температуры от -0,3 °C до +4,5 °C. Если исключить желоба Банда и Кайман с наивысшими температурами и самый холодноводный субантарктический Южно-Сандвичев желоб, то диапазон температур

составит всего 2,5 °С. В одном желобе температура изменяется не более чем на 1 °С, однако на дне океана существуют локальные зоны, где температура воды гораздо выше. Значительный (от нескольких десятков до ста и более градусов) локальный подогрев наблюдается в местах выделения горячих флюидов из дна океанов в рифтовых зонах (Van Dover et al., 2002).

Весьма своеобразен термический режим окраинных и внутренних морей. Для окраинного Баренцева моря (бассейн Ледовитого океана) характерны довольно низкие температуры, однако здесь сказывается влияние Северо-Атлантического течения. Зимой на юге и юго-западе моря температура на поверхности равна +4—5 °С, а в центральной части +3—0 °С. Атлантические воды распространяются на восток по донным углублениям как более плотные, поэтому температура может понижаться до горизонта 100—150 м, а затем снова повышаться ко дну.

Баренцево море считается мелководным со средней глубиной всего 186 м, а окраинное Японское море — одно из глубоководных, его средняя глубина составляет 1535 м, наибольшая — 3699 м. Это море расположено в зоне муссонного климата умеренных широт. Зимой температура воды на поверхности от близких к 0° отрицательных величин на севере и северо-западе повышается до +10—14° на юге. Летом температура воды на поверхности повышается от 18—20° на севере и до 25—27 °С в южной части. Для внутреннего Черного моря характерен хороший прогрев поверхности, средняя температура составляет 8,9 °С. В зимние месяцы в северо-западной части температура изменяется от 0,5—1,0 °С у берегов до 7 °С в открытой части, в юго-восточной части моря температура в это время достигает 8,5 °С. Летом в этой области самые высокие температуры превышают 20 °С. По вертикали большую часть года температура распределяется следующим образом: наибольшие значения на поверхности, снижение к 60—75 м, а затем медленное повышение и на глубине 2000 м она достигает 9,2 °С, благодаря геотермальному воздействию. На горизонте 75—100 м располагается холодный промежуточный слой, температура воды в котором весь год составляет 7—8 °С.

Малый водообмен в Средиземном море определяется особенностями морфометрии дна проливов. Вода из Атлантики поступает через порог глубиной всего 320 м. Относительная закрытость от проникновения холодных глубинных океанических вод, географическое положение обуславливают уникальный термический режим Средиземного моря и условия для пелагических и донных сообществ — зимнюю гомотермию при температуре 13—14 °С, а летом верхние слои прогреваются до 22—25 °С.

Значительную роль в термическом режиме прибрежных зон морей может играть тепловой сток рек. Температура воды в сибирских реках летом может подниматься до 17—20 °С и, при значительном стоке (напр. Енисей — 19 800 м³/с или более 600 км³/год), влиять на термический режим прибрежных областей Ледовитого океана. В тропических районах сток рек, особенно горных, может понижать температуру морских прибрежных вод.

...в океане,
с его поверхностными
и глубинными
течениями и общей
циркуляцией воды,
устанавливается
сложное динамическое
химическое
равновесие.

Виноградов, 1967, с. 3

ХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОКЕАНИЧЕСКИХ ВОД

В воде океана обнаружены все химические элементы, но их содержание сильно различается. Концентрация главных элементов — хлора, натрия, магния, серы, кальция, калия, углерода — составляет миллимоли на килограмм, а таких элементов, как уран, церий, иттрий, лантан, замыкающих список из 40 элементов — менее 10⁻⁸ миллимоль (Макинтайр, 1981). Выделяют одиннадцать так называемых главнейших ионов и молекул: Na⁺, K⁺, Mg²⁺, Ca²⁺, Sr²⁺, Cl⁻, SO₄²⁻, HCO₃⁻, Br⁻, F⁻, H₃BO₃. Из всех соединений в наибольшем количестве представлены различные соли. Солевая масса океана огромна и оценивается примерно в 5 · 10¹⁵ тонн. Чтобы представить себе это количество, О.А. Алёкин (1966) приводит такой расчет: если всю морскую соль в сухом виде распределить по поверхности суши, то на каждый квадратный метр придется 330 т, а слой достигнет 150 м в высоту.

Датский ученый И. Форхгаммер еще в XIX веке установил, что, несмотря на значительных колебания солёности (т.е. концентрации соли) в разных областях океана и морях, солевой состав воды очень стабилен. Химический анализ более 70 проб океанической воды из разных точек Мирового океана, взятых во время кругосветной экспедиции британского исследовательского судна «Челленджер» (1872—1876 гг.), проведенный В. Дитмаром, является достоверным доказательством того, что соотношение различных солей отличается очень мало. Это позволяет сделать заключение, что, судя по солевому составу вод, на земном шаре существует один единственный океан, а В.И. Вернадский предлагал рассматривать соотношение основных ионов в морской воде как одну из констант Земли как планеты.

Состав главных ионов при солёности 35 ‰ (35 г соли на 1 кг воды при температуре 20 °С) представлен в табл. 4.6.

В количественных характеристиках состава морских вод имеются некоторые незначительные расхождения. П. Брюер (Brewer, 2000) приводит значения содержания ионов хлорида 19,3529, натрия — 10,7822, сульфат-ионов — 2,7124 г/кг.

Близкий по составу к морской воде раствор можно получить, смешав на 1 кг раствора следующих солей в граммах: NaCl — 27,021; MgCl₂ — 2,493; MgSO₄ — 3,368; CaCl₂ — 1,163; KCl — 0,739; NaHCO₃ — 0,206; NaBr — 0,085. Очевидно преобладание ионов хлорида и натрия, они составляют 83,6 % всех ионов.

Поскольку соотношение основных ионов практически постоянно, для определения солености достаточно знать концентрацию одного иона, например, хлорида.

«Хлорность — это суммарное содержание в граммах на 1 кг морской воды галогенов — хлора, брома, фтора и йода при пересчете на эквивалентное содержание хлора. Возможно определение солености с точностью до 0,01 ‰. М. Кнудсен в 1902 г. получил формулу:

$$S = 0,030 + 1,805 Cl, \text{ где } Cl — \text{ хлорность воды в } \text{‰}.$$

В 1967 г. международным соглашением была принята более простая формула:

S = 1,8655 Cl, она совпадает с первой в диапазоне солености 30—40 ‰ с точностью ±0,004 ‰» (Пелешенко, Хильчевский, 1997, с. 267).

Постоянство ионного состава океанической воды прежде всего определяется колоссальной массой солевого раствора океана. Ежегодный сток всех рек поставляет около 320 млн. тонн хлоридных ионов, что в 100 млн. раз меньше их содержания в воде океана.

Существует сложный, происходящий постоянно, сбалансированный обмен между океаном, атмосферой, континентальным стоком, породами земной коры, живым и биокосным веществом, донными осадками океанов и мантией Земли, в результате которого поддерживается достаточно стабильная геохимическая система океанов (табл. 4.7). Постоянство ионного состава воды отнюдь не означает постоянства концентрации солей, т.е. постоянства солености. Соленость основной массы вод океана составляет 34—35 ‰, при этом более 70 % всего объема составляют воды с соленостью в очень узком диапазоне 34,7—35,1 ‰ (Дрейк и др., 1982).

Таблица 4.6. Ионный состав вод океана (по Алёкин, 1966)

Ионы и молекулы	г на 1 дм ³ воды	г на 1 кг воды
Cl ⁻	19,8330	19,3534
SO ₄ ²⁻	2,7676	2,7007
HCO ₃ ⁻	0,1450	0,1427
Br ⁻	0,0675	0,0659
F ⁻	0,0013	0,0013
H ₃ BO ₃ (борная кислота)	0,0272	0,0265
Na ⁺	11,0305	10,7638
Mg ²⁺	1,3291	1,2970
Ca ²⁺	0,4181	0,4080
K ⁺	0,3971	0,3875
Sr ²⁺	0,0139	0,0136

Локальные различия в солености океанов и морей довольно велики. К числу факторов, понижающих соленость, относятся осадки, выпадающие на поверхность океана; материковый сток (трансформированные осадки, выпадающие над континентами); вода, образующаяся при таянии льда; выпадение солей в осадок; накопление минеральных веществ в скелетах гидробионтов. К процессам, повышающим соленость, относятся испарение с поверхности океана, ледообразование (вымораживание солей), ветровой вынос с брызгами воды.

Локальные, но очень важные гидрохимические аномалии связаны с гидротермальной активностью. Проникая в донную гидротермальную сеть, океаническая вода из слабощелочной натриево-магниевых-хлоридно-сульфатной превращается в кислую натриево-кальциевых-хлоридную. Вода теряет часть химических соединений и элементов, некоторые металлы переходят в раствор. Значительно, на 3—7 порядков, повышается концентрация меди, железа, цинка, марганца, свинца. Все гидротермальные растворы содержат большое количество сероводорода (1—12 мМ/кг), обычно отсутствующего в океанической воде (Богданов, 2002).

Соленость в поверхностных слоях Мирового океана очень стабильна, в морях же, особенно внутренних, где сильно влияние стока рек либо испарения, соленость колеблется в широких пределах — от 8 до 42 ‰. Соленость воды в Черном море составляет 16—18 ‰, Балтийском — 10—12, Белом — 24—30, Красном — 38—42 ‰.

Распределение массы воды по глубине зависит от ее плотности, которая, в свою очередь, является функцией солености и температуры, поэтому прямой зависимости измене-

Таблица 4.7. Химический баланс океана в млн. т в год (по Алёкин, 1966)

Химические вещества	Количество
<i>Приходная часть баланса</i>	
Вынос ионов с материковым стоком	2310—3172
Соли, поступающие с атмосферными осадками	1000—1300
<i>Расходная часть баланса</i>	
Выпадение в осадок HCO_3^-	1692
Выпадение в осадок Ca^{2+}	494
Выпадение в осадок Mg^{2+}	36
Выпадение в осадок минеральных коллоидов из материкового стока	360
Потери солей при выносе ветром брызг на сушу	300—400
Адсорбция солей взвесями	100

ния солености с глубиной нет. Можно лишь сказать, что с глубины 1000—1500 м соленость изменяется незначительно, в то время как в приповерхностных слоях изменения могут составлять несколько промилле на глубину в 100—200 м.

Площадь поверхности океана, через которую он соприкасается с атмосферой, составляет более 300 млн. км². Соответственно парциальному давлению устанавливается равновесие между поглощением (абсорбцией) и выделением (десорбцией) того или иного газа. Наибольшее значение как для биологических, так и для химических процессов имеют кислород, диоксид углерода, сероводород, азот.

Концентрация кислорода в обитаемой части гидросферы обусловлена балансом прихода за счет поступления из атмосферы, фотосинтетической активности хлорофиллсодержащих организмов с одной стороны и расхода с другой, за счет выделения в атмосферу, потребления на биологическое и химическое окисление. Растворимость газов вообще и кислорода в частности зависит от температуры, поэтому в высоких широтах концентрация кислорода в поверхностных слоях выше, чем в тропиках: 8—9 см³/дм³ и 4—5 см³/дм³, соответственно. Нормальной для шельфовой зоны Черного моря считается концентрация растворенного в воде кислорода в 4—7 см³/дм³ (Zaitsev, Mamaev, 1997).

Хорошо вентилируемая зона с максимальной концентрацией кислорода в океане — это поверхностный слой воды в 300—1000 м. Глубже находится зона значительного снижения концентрации кислорода (200—1400 м). В Атлантическом океане в этой зоне концентрация кислорода снижается до 1 см³/дм³, в Тихом — до 0,4—0,5 см³/дм³. В глубоководных зонах содержание кислорода возрастает, достигая 70—80 % насыщения (около 5 см³/дм³). Глубина кислородного минимума в океане довольно сильно варьирует (Алёкин, Ляхин, 1984): от 400—600 м в северной, умеренной и экваториальной Атлантике и юго-восточной Пацифике до 2400 м в центральном районе южной Пацифики.

Кислородный режим придонных вод океанов в целом вполне благоприятен для жизни донного населения — более 0,5 см³/дм³. Обратная зависимость концентрации кислорода с глубиной в океане непрямолинейна (рис. 4.5). В промежуточной зоне концентрация органических веществ довольно велика, а интенсивность процессов разложения при относительно высокой температуре (5—12 °С) достаточно высока, что влечет за собой интенсивное потребление кислорода. В глубинных зонах процесс разложения органических веществ, которые находятся здесь в небольших концентрациях, гораздо слабее, потребление кислорода снижается, а имеющиеся глубинные течения несут холодные высокоширотные водные массы, обогащенные кислородом, т.е.

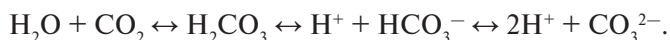


Рис. 4.5. Распределение содержания кислорода по глубине в Атлантическом океане на меридиональном разрезе (по Алёкин, 1970)

в более глубоких слоях содержание кислорода может быть выше, чем в средних.

В Мировом океане, однако, существуют массы воды, практически лишенные кислорода. Летом 1989 г. вблизи дельты р. Миссисипи в Мексиканском заливе была зарегистрирована зона гипоксии площадью более 9000 км² (Malakoff, 1998). Всего на карте мира этот автор отмечает около 40 точек гипоксии в прибрежье океанов и морей, в основном на восточном побережье США, Японии, атлантическом побережье Европы. Критическими также являются северо-западная часть Черного моря и Азовское море. В Черном море, по причине крайне пониженного водообмена, глубже 100 м концентрация O₂ ниже 1 см³/дм³, а глубже 200—300 м простирается бескислородная сероводородная зона. В Тихом океане, в зонах повышенной продуктивности (восточные зоны, зоны апвеллингов) на глубинах 100—1000 м могут образовываться зоны кислородного минимума, снижения концентрации практически до нулевых значений (Smith, Demopoulos, 2003).

Очень важным гидрохимическим фактором среды океана является содержание диоксида углерода. Большая часть углерода попадает в океан из атмосферы именно в виде углекислого газа. В круговороте углерода участвуют как биологические системы взаимодействия между автотрофными и гетеротрофными организмами, так и химическая система карбонатного равновесия. Основная часть углерода океана заключена в растворенных карбонатах и гидрокарбонатах, являющихся основой мощной буферной системы океана, важной для всей биосферы. Гидрохимическое поведение диоксида углерода намного сложнее, чем, например, кислорода, он включается в систему прямых и обратных взаимодействий, лежащих в основе карбонатного равновесия:



Соли угольной кислоты, напр. CaCO₃, могут переходить в раствор только при наличии растворенного углекислого газа, содержание которого, в свою очередь, зависит от его пар-

циального давления. Оно возрастает с глубиной и достигает максимума в слое минимальных значений концентрации растворенного кислорода.

В системе карбонатного равновесия участвуют ионы кальция. Соединения углерода и кальция выполняют роль депонирующего блока, поскольку CaCO_3 труднорастворим и выпадает в осадок. Кальций в больших количествах потребляется различными организмами для формирования известкового скелета. Карбонат кальция существует преимущественно в виде двух кристаллических форм — кальцита и арагонита. Первый распространен в более холодной среде, второй характерен для более теплых тропических морей (Алёкин, Ляхин, 1984). Участвуя в поддержании карбонатного равновесия, кальций, казалось бы, должен быть очень равномерно распределен в океане, находясь в некоем равновесном состоянии насыщения, однако это не так. Области с недостаточным содержанием кальция в воде — это поверхностные слои в высоких широтах и холодные глубинные слои океана. Снижение концентрации кальция в воде имеет значительные биологические последствия.

«На больших глубинах появляются «мягкие» ежи, голотурии и агглютинирующие фораминиферы. Вероятно, этот «рахитизм» встречается на глубинах свыше 5000 м. Донные осадки высоких широт представлены диатомовыми. Недонасыщение этих вод CaCO_3 на глубинах около 1000 м достигает около 30—40 % по отношению к возможному содержанию. Критическая глубина 4000 м. Глубже осадки CaCO_3 исчезают» (Богоров, 1974, с. 97).

Термические условия определяют неравномерное содержания кальция в воде и в широтном аспекте. В приэкваториальной зоне перенасыщение в поверхностных слоях может достигать 500—700 %. Очевидно, что условия для постройки коралловых рифов в тропической зоне определяют не только термическая, но и гидрохимическая среда. Кальцийсодержащие биогенные донные осадки (в основном скелеты *Globigerina*, *Pteropoda*, *Foraminifera*), занимающие до 48 % площади океана, также встречаются преимущественно в низких широтах (Богоров, 1974). Есть основания полагать, что появление в кембрии скелетной фауны было связано со значительным потеплением океана (Fedonkin, 2003).

Значительная часть углерода сосредоточена в живых организмах и неживом органическом веществе. Это вещество в океане представлено в растворенном, взвешенном состоянии и связанным с теми или иными элементами и формами. По большей части оно биологического происхождения, образованное в процессах продукции и фотосинтеза. Средняя годовая продукция, напр. на континентальном шельфе Европы, составляет около 300—500 гС/м² в год (Заварзин, 2003). В составе растворенного органического вещества обнаружены пектиновые, гумусовые, белковые вещества, угле-

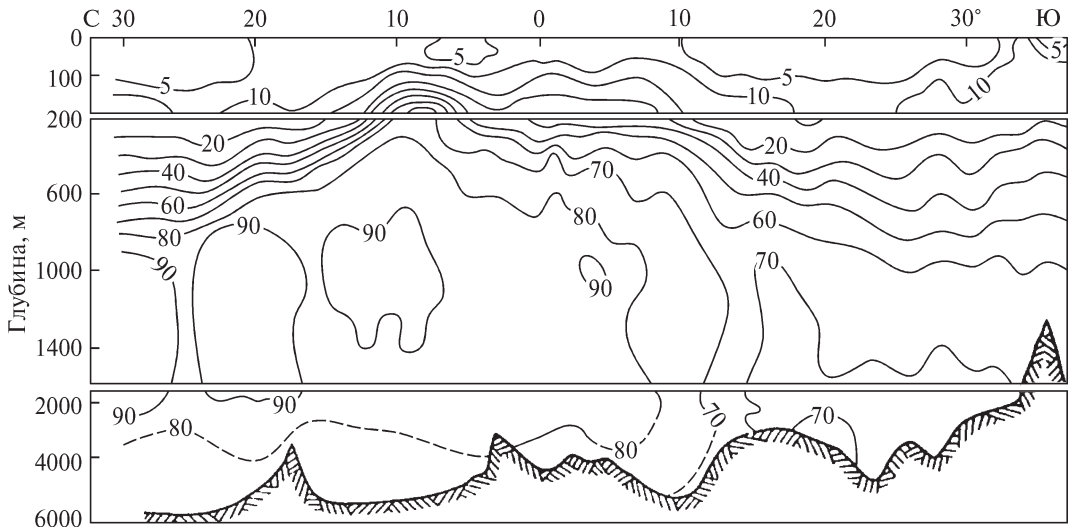


Рис. 4.6. Содержание фосфатов в воде Тихого океана по меридиану 172° в.д. (по Алёкин, 1970)

воды, различные жирные кислоты, ферменты, антибиотики, витамины (Алёкин, 1970). Растворенные органические вещества образуются как в результате прижизненных выделений организмов, играющих значительную роль в экологическом метаболизме моря (Хайлов, 1971), так и за счет разложения остатков мертвых организмов. Основная часть органических остатков (по оценкам О.А. Алёкина (1970) — до 80 %) в аэробных условиях почти полностью минерализуется до диоксида углерода, воды и некоторых других простых соединений. Оставшаяся часть органического вещества образует так называемый водный гумус, который разлагается медленно и участвует в процессах метаболизма гидробионтов. Относительно небольшое количество органических веществ выносят в океан реки. В его состав входят не только продукты жизнедеятельности наземной биоты, но и органические вещества антропогенного характера.

Содержание органического вещества в морской воде может быть довольно высоким. Концентрация растворенного органического вещества варьирует от 1—2 мг/дм³ в открытом океане до десятков мг/м³ в прибрежной зоне, особенно велика она в зарослях водных растений (Ерохин, 1972). В состав органического вещества входят не только соединения, которые могут быть использованы как питательные вещества, но и биологически активные вещества — витамины, ферменты, нуклеиновые кислоты (Хайлов, 1971; Karl, Bailiff, 1989).

Процессы первичного продуцирования органического вещества определяются двумя основными факторами: поступлением энергии извне (для фотосинтетиков — солнечное излучение) и поступлением биогенных веществ — соединений азота, фосфора, кремния, железа и прочих.

Существует закономерность распределения биогенов, характерная для всех водоемов, в том числе и для океана: в верхних слоях, где идет потребление биогенных веществ, их концентрация может снижаться почти до нуля; в более глубоких зонах, где происходит разложение, биогены высвобождаются. Для продолжения продукционных процессов они должны вновь попасть в зону фотосинтеза, в поверхностные слои. Это объясняет повышенную продуктивность в зонах апвеллингов.

Соединения фосфора в океанической воде представлены в основном соединениями ортофосфорной кислоты. Концентрация фосфора в фосфатах в воде океана колеблется от нуля до 100 мгР /м³ (Алёкин, 1970). Максимум их содержания отмечается на глубине 500—1500 м, как правило в зоне кислородного минимума (рис. 4.6).

В распределении нитратов много общего с распределением фосфатов. Максимальное количество соединений аммония наблюдается в верхней продуктивной зоне. В слое до 50 м их концентрация составляет около 20—25 мг/м³. Содержание кремния колеблется от нескольких десятков до нескольких тысяч мг/м³.

Исходя из вышесказанного, можно сделать заключение, что в гидрохимическом аспекте океан представляет собой устойчивую систему. На многие гидрохимические параметры оказывает влияние деятельность гидробионтов.

РЕЛЬЕФ ДНА ОКЕАНОВ И МОРЕЙ

Представление о рельефе дна океанов и морей (как и всех остальных водоемов) составляется на основании измерения глубины — расстояния от поверхности воды до той или иной точки дна по вертикали. Батиметрические карты океанов свидетельствуют, что рельеф дна Мирового океана не менее сложен, чем рельеф материков (рис. 4.7).

Неровности земной поверхности относительно невелики. Расстояние по вертикали между самой высокой точкой суши (8882 м) и наибольшей известной глубиной океана (11022 м) в 19904 м составляет всего 1/320 часть среднего радиуса Земли. Около 30 % поверхности нашей планеты находится в пределах 1 км над уровнем моря, а 54 % на глубине от 3 до 6 км ниже уровня моря.

Часто используемое название «ложе океана» не совсем удачно. Оно сохранилось со времени, когда считалось, что дно океана представляет собой однообразную глубоководную впадину. Однако это не так. Океанологи выделяют такие основные формы донного рельефа: впадины и островные плато на шельфе, сбросовые уступы, обрывы, тер-

Дно океана представляет собой равнины со срединно-океаническими хребтами, поднятиями и подводными горами, рифтовыми долинами, вулканическими конусами. Океанские впадины — самые крупные элементы рельефа поверхности планеты.

Виноградов, 1967, с. 5

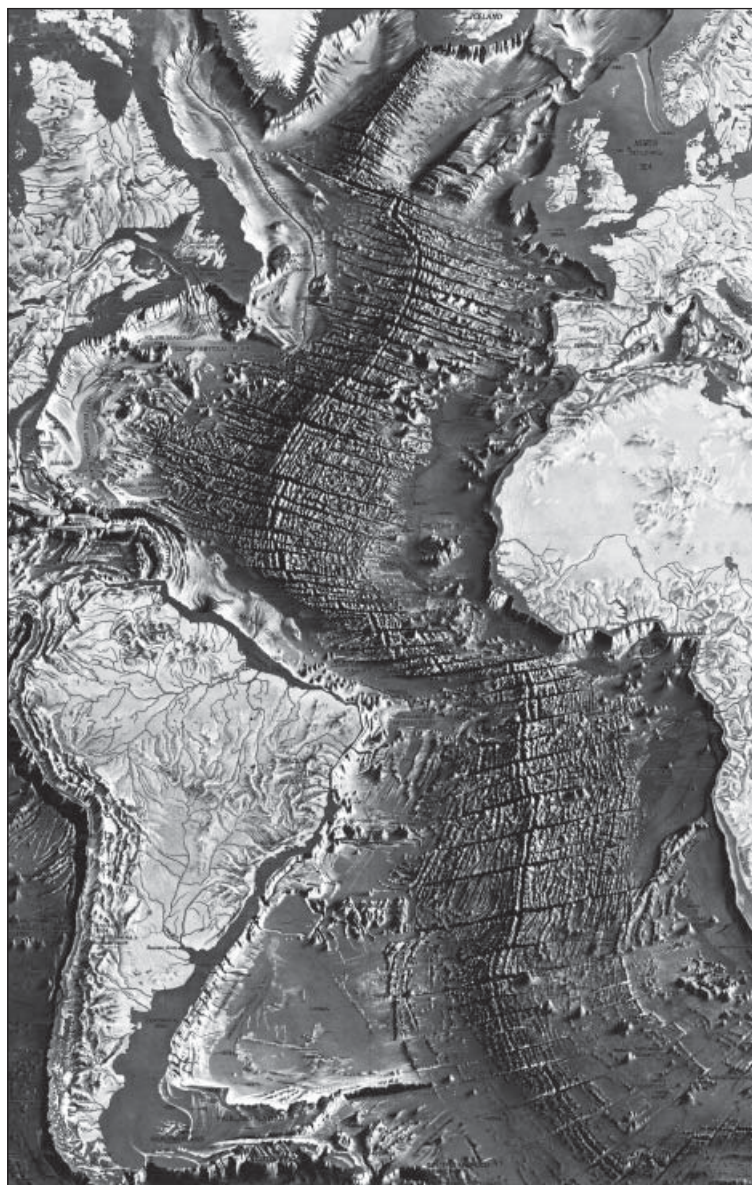


Рис. 4.7. Рельеф дна Атлантического океана (по Богданов и др., 1978)

расы, гребни на материковом склоне, котловины, впадины, хребты, пороги на ложе, а также второстепенные: коралловые постройки, останцы, каньоны, подводные вулканы, столовые горы (гайоты).

«По мере накопления данных о рельефе дна океанов стала вырисовываться огромная планетарная система подводных горных сооружений, гигантские ветви которых переходят из одного океана в другой, а в южном полушарии сливаются в единое кольцо. Затем геофизические исследования показали, что эта система подводных хребтов имеет специфическую, только им свойственную структуру земной коры» (Леонтьев, 1968, с. 218).

В океанах (кроме относительно мелководного Северного Ледовитого) примерно на 70 % площади преобладают

глубины от 3000 до 5500 м. Дно Мирового океана разделяется на ряд крупных морфологических зон рельефа дна:

- материковая отмель или шельф;
- материковый склон;
- ложе океана;
- срединно-океанические хребты.

Их площадь и доля в общей поверхности дна различны (табл. 4.8).

В соответствии с глубинным распределением участков дна принята схема глубинной зональности океанического дна в разных модификациях. В качестве критериев зонирования используется не только расположение геоморфологических структур, но и биотическая зональность, в том числе и распределение донных организмов. В самых общих чертах эта схема выглядит следующим образом: верхняя часть представляет собой литоральную зону с подзонами супра-, эу- и сублиторалью. Их выделение зависит от уровня приливно-отливных явлений, расположения поясов донной растительности. Глубина этой зоны достигает десятков метров. Далее, до глубин около 200 м, располагается донная область шельфовой зоны до границы континентального склона. Батиальная и абиссальная зоны простираются до глубины от 1000 до 6000 м. В некоторых участках шельфа имеются довольно значительные понижения, более 1000 м, которые относят к псевдоабиссали (Андрияшев, 1979).

Шельф или материковая отмель довольно широкой полосой окаймляет берега всех материков и является собственно подводным их продолжением. Многие моря (Баренцево, Карское, Лаптевых, Желтое) целиком или большей частью находятся в пределах шельфа. Максимальная ширина шельфа в Баренцевом и Южно-Китайском морях — 1200—1300 км. На шельфе обычно отмечается незначительный уклон дна — редко больше 2° , поэтому материковый склон, где уклон дна больше (в среднем — $4-7^\circ$), образует на границе с шельфом бровку. Ее средняя глубина, т.е. граница шельфа, составляет в среднем около 200 м, однако диапазон очень

Таблица 4.8. Характеристики морфологических зон Мирового океана (по Истошин, 1969 с дополнениями)

Зоны	Площадь		Глубина, м
	Млн. кв. км	% от общей площади	
Шельф	27,4	7,6	0—200
Материковый склон	38,7	10,7	200—2400
Батиально-абиссальные равнины	240	66,5	Более 2400
Срединно-океанические хребты	55	15,2	

широк — от 40—50 до 400—500 м. Рельеф материковой отмели, как правило, связан с рельефом суши. У гористых берегов шельф узкий, а у равнинных побережий шельф широкий и мелководный. В районах устьев больших рек встречаются аккумулятивные материковые отмели, сложенные толщами выносимых реками отложений. Материковый склон соединяет шельф с ложем океана. На отдельных участках его уклон достигает 40° , встречаются глубокие каньоны.

Срединно-океанические хребты являются самыми крупными геоморфологическими образованиями на дне океанов. Срединно-Атлантический хребет представляет собой поднятие, протянувшееся по длине всего океана, шириной около 1000 км. По гребню хребтов тянется рифтовая долина с относительной глубиной (считая от гребней окаймляющих хребтов) до 200 м, при абсолютной глубине дна долины от поверхности океана около 4000 м.

Рифтовые зоны сейсмически активны. Помимо сейсмичности и вулканизма, свидетельством тектонической активности срединного хребта и рифтовых зон являются высокие значения теплового потока — в 5—6 раз больше, чем в соседних океанических котловинах. Отметим, что о. Исландия с высокой сейсмичностью и вулканизмом представляет собой уникальный участок срединно-океанического хребта, поднявшегося над уровнем моря.

Срединно-океанические хребты во многих местах прерываются глубокими поперечными разломами, по которым могут происходить поперечные сдвиги, приводящие к замыканию рифтовых долин. Некоторые океанические хребты и материка связаны геологически. Так, система разломов Срединно-Индooкеанского хребта имеет продолжение на Африканском и Евразийском материках: Красное море, залив Акаба, депрессия Мертвого моря являются такими разломами; африканские глубоководные озера Ньяса, Танганьика имеют рифтовое происхождение.

Протяженность системы срединно-океанических хребтов на всей планете составляет около 60 000 км. Рифтовые долины тянутся вдоль всех хребтов, именно в этих областях происходит спрединг (англ. — *spreading*) — расхождение, раздвигание океанических тектонических плит. Скорость спрединга в рифтовой зоне Красного моря составляет 1,5 см/год, в восточно-тихоокеанском поднятии — 6—15 см/год (Богданов, 2002).

Как ни велики срединно-океанические хребты, но почти 70% площади дна океанов занято глубоководными равнинами на глубине 3—6 тыс. м. Более глубоководные районы — от 6 до 11 тыс. м — занимают всего 1,5 % площади дна океана (Беляев, 1989).

На дне морей и океанов различают коренной рельеф и рельеф, образованный отложениями, сглаживающими ко-

ренные неровности. На большей части океанического и морского дна под многосотметровыми и километровыми слоями осадков скрыты большие углубления, сглажены поднятия и горы. В зонах выноса терригенного твердого стока больших рек рельеф дна определяется исключительно аккумуляцией этих отложений. Так, конусы аккумуляции, «веера» выноса рек Ганг и Инд формируют рельеф Бенгальского залива, Аравийского моря и по площади намного превышают полуостров Индостан.

Понижения дна океана с наибольшими глубинами часто имеют вытянутую форму и называются глубоководными желобами. Их происхождение связано с субдукцией литосферных плит на границе их схождения, т.е. погружения одной плиты под другую. Некоторые желоба представляют собой разломы или рифтовые образования. Всего насчитывается более 50 глубоководных желобов и котловин с глубинами более 6000 м (табл. 4.9). Наибольшее их число приходится на район Западной Пацифики.

Самые глубоководные зоны океанов, свыше 6000 м, занимают относительно небольшую площадь. Участки с большим дефицитом кислорода в ультраабиссальных глубинах не встречаются. В субантарктических желобах наблюдалась концентрация кислорода от 4,9 до 6,9 мг/дм³ (65—70 % насыщения). В некоторых (экваториальный желоб Банда) отмечено низкое содержание 2 мг/дм³ (Беляев, 1989). Соленость воды в желобах не отличается от обычной океанической. В глубоководных желобах наблюдаются довольно интенсивные течения. Вблизи дна Курило-Камчатского желоба обнаружены течения со скоростью 0,1 м/с, а в Филиппинском желобе — до 0,3 м/с.

Наиболее важной отличительной чертой условий ультраабиссали является огромное гидростатическое давление — 600—1100 атмосфер. Для 99% объема океана, населенного гидробионтами, такие величины давления не являются нормальными или обычными.

Таблица 4.9. Самые крупные глубоководные желоба и котловины (по Беляев, 1989)

Желоб или котловина	Наибольшая глубина, м
Марианский	11 022
Тонга	10 882
Филиппинский	10 265
Кермадек	10 047
Курило-Камчатский	9 717
Санта-Крус (северный Ново-Гебридский)	9 174

Ультраабиссальные желоба морфологически сходны. Их протяженность составляет от сотен до двух-трех тысяч км. Ширина при этом обычно не более нескольких десятков километров. Склоны, как правило, круты. Высота некоторых почти отвесных стен достигает 1000—1500 м. Накопление отложений в ультраабиссальных желобах происходит более интенсивно, чем в абиссальных зонах. Расположение многих желобов вблизи и вдоль материков определяет накопление терригенного материала, включая даже прибрежную и наземную растительность.

Моря, окраинные и внутренние, при относительно небольших размерах имеют и более простые характеристики донного рельефа. Так, Черное море представляет собой довольно однообразную котловину с мелководной шельфовой зоной на северо-западе и более крутым южным склоном. Наибольшая глубина 2210 м находится именно в южной части.

Осадочные материалы могут появляться в океане разными способами: переноситься воздушными потоками, поступать в виде взвеси в составе речных вод, образовываться в океане в результате физических, химических или биологических процессов.

Дрейк и др., 1982, с. 253

ДОННЫЕ ОТЛОЖЕНИЯ И ГРУНТЫ ОКЕАНА

Различают коренные донные грунты морского дна и осадочные, накапливающиеся на дне в результате различных процессов.

Материковая кора Земли гораздо более мощная, чем океаническая, подошва материков лежит ниже, чем фундамент океанов, под океанами отсутствует гранитный слой, есть только базальтовый. В соответствии с различным строением земной коры, четко выделяются две основные структурные единицы Земли (планетарные морфоструктуры) — материки и океаны (Богданов и др., 1978).

Донные грунты прибрежных зон и шельфа представлены преимущественно терригенными осадками — камнями, галечником, песком, органическими остатками. С глубиной и удалением от берега осадки становятся все более мелкофракционными. И по вертикали, и по горизонтали они проходят сквозь толщу воды до дна все больший путь и подвергаются значительной трансформации.

Частицы донных грунтов имеют различные размеры и обычно различают несколько основных фракций (табл. 4.10).

Таблица 4.10. Характеристики размерных фракций частиц донных грунтов (по Истошин, 1969)

Фракция	Размеры, мм	Фракция	Размеры, мм
Глыбы	Более 1000	Песок крупный, средний	1,00—0,25
Валуны, камни	1000—100	Песок мелкий	0,25—0,10
Галька-щебень	100—10	Пылеватые частицы (алевриты)	0,10—0,01
Гравий-хрящ	10—1	Глинистые частицы (пелиты)	Менее 0,01

На дно океана попадает большое количество осадочно-го материала (табл. 4.11). Больше всего осадков приносят реки. Довольно много (400 млн. т/год) осадочного материала приносят с суши в океан айсберги. Однако влияние этих факторов распространяется в относительной близости к материкам.

Колоссальную роль в образовании осадков играют морские организмы. По остаткам скелетов характерных гидробионтов названы океанические донные отложения.

Глобигериновые или фораминиферовые илы состоят главным образом из известковых скелетов планктонных фораминифер Globigerinae. Карбонат кальция составляет в этих илах 70—90 %. Другой известковый ил состоит в основном из скелетов планктонных крылоногих моллюсков Pteropoda. Преимущественно биогенного характера кремнистые отложения, содержащие диоксид кремния. Диатомовые илы, состоящие в основном из створок диатомовых водорослей, содержат от 40 до 90 % SiO_2 . Скелеты различных видов Radiolaria составляют массу кремнистых радиоляриевых илов. Площади, занятые различными осадками, очень различны (табл. 4.12)

Таблица 4.11. Поступление осадочного материала в океан (по Львович, 1974)

Факторы поступления	Количество (млрд. т/год)
Реки	18,0
Вулканы	2,0
Гидробионты	1,0
Ледовый фактор (айсберги)	0,4
Абразия берегов	0,3
Хемогенный (образование конкреций)	0,012
Космическая пыль	0,005

Таблица 4.12. Площади океанического дна (млн. км²), занятые различными типами осадков (по Виноградов, 1967)

Типы осадков	Атлантический океан	Тихий океан	Индийский океан
Известковые илы:			
глобигериновые	40,1	51,9	34,4
птероподовые	1,5	0	0
Кремнистые илы:			
диатомовые	4,1	14,4	12,6
радиоляриевые	0	6,6	0,3
Красная глина:			
терригенные и др. осадки	15,9	70,3	16,0

Как видно, основное пространство дна океанов покрыто биогенными илами. Проявляется определенная зависимость распространения фораминиферовых илов от глубины и широтного положения, определяемая условиями сохранения карбоната кальция в нерастворенном состоянии и распространением фораминифер в тех или иных температурных зонах океана. Наибольшая глубина распространения этих отложений лишь немного превышает 4000 м, эти илы не встречаются южнее 67° ю.ш. и в Тихом океане севернее 50° с.ш. Однако в Атлантическом океане фораминиферовые отложения проникают далеко на север (до 70° с.ш.), что связано с повышением температуры за счет Северо-Атлантического течения. Диатомовые илы, напротив, преобладают в более высоких широтах — в северной части Тихого океана и циркумполярно севернее берегов Антарктиды.

Значительную роль в образовании грунтов играет космический фактор. Космическая доля никеля (Ni) в донных отложениях океана по отношению к общему содержанию Ni в осадках может достигать 1/3. Известны данные количества метеоритов и метеоритной пыли, выпадающей на землю, позволяющие считать, что привносится от 10⁴ до 10⁸ т в год на всю поверхность Земли. Отсюда легко представить количество метеоритного материала, попадающего в океан.

В некоторых участках океана железо-марганцевые конкреции составляют значительную часть донных грунтов. Общие запасы марганца в конкрециях исчисляются в $3,6 \cdot 10^{11}$ т и покрывает около 10 % площади Тихого океана. Больше всего железо-марганцевых конкреций в области океанического дна с минимальным количеством терригенного материала, минимальной биологической продукцией и минимальной скоростью отложения осадков (Виноградов, 1967). На некоторых участках дна железо-марганцевые конкреции размером до 20 см в диаметре покрывают до 60 % поверхности (Smith, Demopoulos, 2003).

В донных отложениях аккумулируются как минеральные, так и органические вещества. Количество последних определяет возможность существования многих донных организмов. Источники органических веществ в донных отложениях могут быть как автохтонными (продукция морских организмов), так и аллохтонными — выносы органических веществ с континентов, в частности с речным стоком. По оценке А.П. Виноградова (1967), ежегодно всеми реками выносятся около $7 \cdot 10^8$ т органического вещества. Однако эта достаточно большая величина составляет всего около 1 % от суммарного запаса органического вещества, находящегося в донных отложениях океанов. Таким образом, органическое вещество донных отложений в основном автохтонное.

Содержание органического вещества в морских илах достигает 2—10 % органического углерода (Виноградов, 1967). В зонах апвеллингов и кислородного минимума содержание органических веществ может быть высоким — более 2 % и даже до 18 %. Известковые биогенные отложения, как правило, бедны органическими веществами, всего 0,3 % органического углерода, также бедны кремниевые отложения — 0,25—0,5 % (Smith, Demopoulos, 2003).

Глубинные слои осадков уплотняются под собственной тяжестью, верхние же слои, в которых обитают донные организмы, насыщены водой. В илах океана до глубины 10—15 м содержание воды достигает 60 и даже 80 %. В зонах, где количество органических веществ невелико, гидрохимические характеристики иловых вод практически идентичны таковым воды над дном. Иное дело в морях, где в илах органических веществ намного больше. Прежде всего происходят восстановительные реакции $\text{SO}_4^{2-} \rightarrow \text{H}_2\text{S}$, снижается содержание Ca^{2+} , резко возрастает содержание NH_3^- , Br^- , J^- .

Скорость накопления осадков в океане очень мала. Предпринимались попытки определить толщину отложений в океане, исходя из средней скорости их накопления и времени существования Мирового океана. Ф. Куэнен (Kuennen, цит. по Леонтьев, 1968), принимая эти характеристики в 1,7 мм за 1000 лет и 2 млрд. лет как время накопления осадков, пришел к выводу, что средняя мощность осадков должна составлять около 3400 м. Однако исследования с помощью сейсмоакустических методов показали, что толщина отложений гораздо меньше. Обычная мощность осадочного слоя в Атлантическом океане — 600—700 м, а в Тихом — 300—350 м (Леонтьев, 1968). Вероятно, следует предположить, что в геологическом времени были эпохи, когда осадки накапливались с меньшей скоростью, чем сейчас. Кроме того, следует учитывать явление уплотнения осадков.

Скорость накопления осадков в океане различна: для красной глубоководной глины — от 0,5 до 4,0 мм за 1000 лет; для диатомовых и фораминиферовых илов — 8—10 мм / 1000 лет (Виноградов, 1967). В морях, заливах, у подножий склонов осадконакопление идет более интенсивно. В южной части Баренцева моря скорость составляет 15,0 мм / 1000 лет, в Калифорнийском заливе — 190,0 в центральной части Черного моря — 40,0, в северной части Каспийского моря — 300 мм / 1000 лет (Леонтьев, 1968).

Глубоководное дно состоит преимущественно из рыхлых донных отложений, однако присутствует и твердый субстрат. Это базальтовые скалы высотой от сотен до тысяч метров. Каменистые субстраты с малым уклоном поверхности обычно закрыты осадками, но при уклоне более 25° происходит смещение осадков под действием силы тяжести.

Следуя геологам, в океане часто выделяют различные водные породы (водные массы). Если пользоваться такими характеристиками, как температура и плотность водных масс, то границы между океанами лягут совершенно необычным образом.

Айзатуллин и др., 1979. с. 17

ЗОНАЛЬНОСТЬ, НЕОДНОРОДНОСТЬ УСЛОВИЙ В ОКЕАНЕ

Выделяют несколько видов поверхностных водных масс океана: экваториальные, тропические, субтропические, субполярные, полярные. Будучи ограниченными фронтами и береговой линией материков, водные массы различных районов имеют различные характеристики (табл. 4.13).

Пространственная термическая неоднородность слоев воды отмечается как в широтном распределении температуры по поверхности, так и по глубине. Диапазон среднегодовых температур поверхностных слоев океана от полярных широт к экватору довольно велик — от 0 до 25 °С, чем ближе к экватору и к полюсам, тем меньше внутригодовые колебания температуры.

Существенные изменения температуры с глубиной отмечаются только в умеренных и тропических водах, причем затрагивают они только первые сотни метров. Температура воды в 75 % объема океана довольно низкая, от 0 до 4 °С. Таким образом, в океане существует глобальная термическая неоднородность: большая часть водных масс холодная и лишь тонкий приповерхностный слой в умеренных и низких широтах прогревается сильнее. Одним из важнейших явлений в динамике водных масс океана является погружение более плотных масс воды в приполярных районах и растекание их в придонных слоях по всем океанам.

Одним из важных элементов неоднородности океанических водных масс является характер освещенности под водой, различные оптические свойства и световой режим в океане. Помимо внешних источников, в океане имеется внутренний источник светового излучения — биологическая люминесценция. Это явление широко распространено в воде соленостью более 10 ‰ и оно может играть определенную роль в общем гидрооптическом поле океана. В океане можно наблюдать явление, когда биолюминесцентная

Таблица 4.13. Характеристики поверхностных водных масс (по Степанов, 1974)

Наименование	Толщина слоя, м	Горизонтальные перемещения, см/с	Вертикальные перемещения, см/с	Температура, °С	Соленость, ‰	Содержание кислорода, см ³ /дм ³	Содержание фосфатов, мкг/дм ³
Экваториальные	150—300	60—130	10 ⁻² —10 ⁻³	26—28	33—35	3,0—4,0	0,5—1,0
Тропические	300—400	10—70	10 ⁻³	18—27	24,5—25,5	2,0—4,0	1,0—2,0
Субтропические	400—500	20—100	10 ⁻³	15—28	35—37	4,0—5,0	<0,5
Субполярные	300—400	10—50	10 ⁻⁴	5—20	34—35	4,0—6,0	0,5—1,5
Полярные	100—200	5—50	10 ⁻³ —10 ⁻⁴	0—5	32—34	5,0—7,0	1,5—2,0

вспышка одного животного возбуждает излучение другого и свет распространяется на многие километры, не затухая (Гладышев, 1999).

«Проникновение лучистой энергии в глубину зависит от качества самой воды, от растворенных в ней веществ и взвешенных частиц. В чистой океанической воде на глубину 100 м проникает еще около 3 % энергии, между тем как в некоторых богатых жизнью, загрязненных континентальных водоемах 90—98 % солнечной энергии поглощается уже в поверхностном слое глубиной в 1—2 м. Даже в самой чистой воде глубины 10 м достигает 17 % энергии, а в прибрежных водах неритической области океана — всего лишь 0,5 %» (Скадовский, 1955, с. 189).

Достигнув водной поверхности, световое излучение Солнца частично отражается от неё. Доля отраженного света — *альbedo* — зависит от двух характеристик — угла падения и характера поверхности. Чем меньше угол падения, тем больше отражение. Если угол высоты солнца над горизонтом составляет 5°, то при спокойной воде отражается около 40 %, если 10° — 25 %, а от 50 до 90° отражается всего 2—3 %. В высоких широтах, из-за низко стоящего над горизонтом солнца, даже при очень длинном световом дне от поверхности воды отражается значительная часть солнечных лучей. Волнение увеличивает отражение на 30—40 %.

Все лучи, угол падения которых составляет от 0 до 180°, под водой образуют конус с углом при вершине 97°. Выходящие из-под воды лучи проходят ту же траекторию, поэтому все лучи с углом более 48° отражаются нижней поверхностью воды, чем и объясняется ее серебристый цвет.

Ослабление света при прохождении через определенный слой воды (с глубиной от поверхности Z) описывается законом Бугера-Ламберта:

$$I_z = I_0 e^{-c(\lambda)z},$$

где c — коэффициент ослабления света, экстинкция (включая поглощение и рассеивание), λ — длина волны.

Поглощение и рассеяние в различных частях спектра неодинаково: для синих коротковолновых лучей они во много раз больше, чем для красных, поэтому свет синей части спектра проникает в толщу воды глубже. Коэффициент рассеяния, наоборот, находится в обратной зависимости от длины волны, поэтому свет коротковолновой части спектра рассеивается сильнее.

«В чистой воде около 86 % инфракрасных лучей (длина волны более 820 нм) и 65 % красных лучей (720 нм) поглощаются еще на первом метре (коэффициент экстинкции = 1,05). Наоборот, синий свет (475 нм) поглощается значительно меньше, всего на 0,46 % (коэффициент экстинкции = 0,005) и на 4,2 % желтые лучи (565 нм) (Узунов, Ковачев, 2002, с. 114).

Важным показателем является граница зоны освещенности, глубже которой солнечный свет не проникает. Глубины в 1200 м достигает лишь 1 фотон из каждых 10^{24} , по-

падающих на поверхность моря, фактически 1 фотон в сутки (Очаковский и др., 1970).

Положение нижней границы фотического слоя в океане, глубина, на которой фиксируется 0,1 % подповерхностной радиации, имеет некоторые широтные различия. В Тихом океане такая глубина составляет от 50 до 175 м (Алёкин, Ляхин, 1984). Слой небольшой толщины (50—75 м) характерен для высоких широт, значения от 100 до 150 м отмечаются в умеренных широтах до тропиков. В приэкваториальной зоне значения глубины этого слоя увеличиваются до 75—100 м, а на востоке этой зоны толщина фотического слоя возрастает до 150 м.

Свет в воде не только поглощается и рассеивается, но и поляризуется. Основной причиной поляризации подводного освещения является рассеяние излучения взвешенными в воде частицами и молекулами воды. Основную долю океанической взвеси составляет тончайший материал размером порядка 1 нм и именно рассеяние света этими частицами приводит к максимальной поляризации света (Павлов, Гречушников, 1965).

Огромное значение для экосистемы океана имеет толщина слоя воды, пронизываемого для солнечного излучения с длиной волны, наиболее благоприятной для фотосинтеза — 350—700 нм (Тимченко, 1990). Измерение прозрачности поверхностных слоев с помощью диска Секки показали, что в открытых частях морей и океанов прозрачность выше, чем около берега, что объясняется большей мутностью прибрежных вод. С.А. Зернов (1949) приводит следующие значения прозрачности для различных зон Океана: Саргассово море — 66 м, Тихий океан — 59 м, Индийский океан — 50 м, Средиземное море — 30 м, Черное море — 20 м, Балтийское — 13 м, Белое — 8 м.

Измерение прозрачности воды на различных глубинах в Индийском океане показало, что в районе экватора и 10° ю.ш. происходит опускание водных масс и образуется мощный гомогенный слой до глубины 500, 1000 и даже 3000 м (Войтов, 1965). В придонной области на глубинах более 4000 м прозрачность такая же, как и вблизи поверхности. Наблюдалось некоторое снижение прозрачности от экваториальной зоны до 30° ю.ш. Следует отметить, что на огромных акваториях от Бенгальского залива до Австралии прозрачность меняется незначительно — на 10—15 %. Прозрачность также является показателем биологических процессов. Зоны подъема глубинных вод, богатых биогенами, где развиваются водоросли, менее прозрачны. Уменьшение прозрачности под эуфотическим слоем происходит за счет взвешенных в воде остатков организмов, опускающихся из поверхностной зоны.

Оптические свойства воды определяют одно из фундаментальных свойств гидросферы — деление на освещенную, благоприятную для фотосинтеза, и неосвещенную зоны. При максимальной прозрачности в 50—60 м, глубина зоны активного фотосинтеза составляет 120—150 м — всего 5 % всего объема Океана. Можно сделать вывод, что подавляющая часть океаносферы — это холодная, слабо освещенная или абсолютно темная область.

ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫЕ БИОТОПЫ И УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ В НИХ

В современном океане в целом преобладают окислительные условия, т.е. присутствует кислород и проходят биохимические окислительные процессы. Однако в целом ряде биотопов не являются аномальными и восстановительные условия.

В донных отложениях ниже поверхностного окисленного слоя располагается слой резкого перехода условий от аэробных к анаэробным, где основными восстановленными соединениями являются сероводород и метан. Обычно эта зона невелика — несколько миллиметров. Слой, в котором одновременно присутствуют кислород и сероводород, может составлять менее 1 мм. Восстановленные биотопы характерны для определенных зон цианобактериальных матов (Заварзин, 2003).

Для восстановленных биотопов характерны резкие градиенты условий. Многие организмы могут использовать хемосинтез на основе восстановленных соединений, сохраняя при этом все черты аэробных организмов. Формируются сообщества так называемых градиентных организмов.

Восстановительные условия могут возникать при значительных концентрациях органического вещества или иметь литогенный характер, как в гидротермах. В этих условиях среда обитания гидробионтов обогащена восстановленными соединениями (H_2S , CH_4 , Fe^{2+} , Mn^{2+}). Восстановительные условия могут возникать за счет локального повышения концентрации органических веществ, напр., в местах разложения трупов крупных морских млекопитающих, водных растений, антропогенного загрязнения.

В районах выхода гидротермальных растворов создаются особые условия, общая характеристика которых может быть представлена следующим образом (табл. 4.14).

Концентрация тяжелых металлов, особенно цинка, меди, серебра, свинца, кобальта, в 650—4000 раз превышает фоновые концентрации.

Придонная вода под огромным давлением проникает в полости, трещины дна. При проникновении морской воды

Повышенная концентрация восстановленных соединений свойственна целому ряду биотопов. Такие биотопы принято называть «восстановительными».

Гебрук, Галкин, 2002, с. 12

в донную сеть сульфат кальция выпадает в осадок. Глубоко под дном океана при высокой температуре (до 400 °С), при восстановлении сульфатов и разложении карбонатов образуется сероводород и диоксид углерода, высвобождаются ионы водорода, которые подкисляют среду и высвобождают ионы металлов и кремний. Горячий гидротермальный флюид поднимается к поверхности дна. Он богат металлами, сульфидами и кремнием. В составе сульфидных отложений, наряду с сульфидами железа, обнаруживаются сульфиды меди, реже цинка). При выходе на поверхность и быстром охлаждении выпадают в осадок полиметаллические сульфиды, которые могут образовывать так называемые «трубы курильщиков» высотой 20 м и более. Находящиеся в растворе соединения железа соединяются с сероводородом и образуют черный султан из частичек пирита (FeS₂), характерный для «черного курильщика». В гидротермальном флюиде с температурой более 300 °С содержится повышенное количество различных металлов, на несколько порядков больше, чем в морской воде (Богданов, 2002).

Таблица 4.14. Общая характеристика условий в районе гидротерм, по Биология гидротермальных..., 2002

Условия	Показатели
Температура флюида на выходе	От 200 до 400 °С
Концентрация H ₂ S	От 300 мкМ/кг (в диффузных высачиваниях) до десятков мМ/кг в горячих источниках
pH	До 2,0
Скорость истечения флюида	0,3—2,4 м/с
Образование плюмов	Образуются облака (плюмы), гидрохимические аномалии распространяются на сотни, тысячу километров

Таблица 4.15. Характеристика условий в районах метановых высачиваний (сипов), по Биология гидротермальных..., 2002

Условия	Показатели
Температура флюида на выходе	Повышена от доли градуса до 45 °С
Концентрация метана	До 22 см ³ /дм ³
Концентрация тяжелых металлов	Фоновая, отмечается увеличение концентрации ртути
Кислотность	Близка к нейтральной

Кроме сконцентрированного выхода гидротермальных флюидов существуют диффузные высачивания. Они образуются в районах выхода на поверхность донных осадков низкотемпературных растворов, насыщенных метаном, так называемых метановых сипов (англ. *seep* — сочиться). Источником метана может быть захороненное органическое вещество осадочной толщи, газогидраты. Основные характеристики условий в районе метановых сипов могут значительно отличаться от фоновых (табл. 4.15).

В конце 1980-х годов исследования дна Черного моря показали присутствие выделений метана в северо-западной части, по кромке шельфа. Отмечено более 180 участков на глубинах от 35 до 785 м (Сергеева, 2004). Расчеты показывают, что поток метана со дна моря оценивается примерно в $90 \text{ см}^3/\text{м}^2 \cdot \text{сут}$, хотя с отдельных площадок поток метана может достигать $1,7 \text{ м}^3/\text{м}^2 \cdot \text{сут}$ (Егоров и др., 2003). Разгрузка на полях активного выделения метана может быть в 360 раз больше фоновых значений. С помощью эхолокации установлено, что поток газовых пузырьков в местах струйных выделения может распространяться в толще воды до 1000 м над дном. В районе палеоруслу Днепра на глубинах 70—1200 м, так же как в районах палеорусел Дуная и Дона, обнаружены значительные донные поля газовых выделений. Метановые выделения мало влияют на такие параметры морской среды, как температура, pH, Eh, однако, как и в зонах подводных грязевых вулканов, в районах газовыделения обнаружено значительное повышение концентрации ртути. Если вне полей газовой выделений концентрация ртути в донных осадках составляет 7—16 нг/г, то в метановых сипах может быть в 15 раз больше.

В районах газовой выделений возможно повышение трофности вод за счет повышения продукции хемосинтеза метаноокисляющих бактерий. Струйные выделения могут способствовать выносу в фотическую зону биогенов из придонных слоев, т.е. также косвенно влиять на продуктивность.

В 1990 г. экспедиция на подводной лодке «Бентос-300» в районах струйных выходов метана на шельфе и материковом склоне Черного моря обнаружила массивные карбонатные образования в виде плит и коралловидных построек высотой до 3 м. В верхней части имелись кратеры, на дне были обнаружены бактериальные маты. Плиты и отдельные бактериальные маты прослеживались на глубинах от 60 до 150 м, а коралловидные постройки — глубже 200 м, т.е. в сероводородной зоне.

Исследования образцов карбонатных построек в Черном море с глубин 230—1550 м показали, что они носят биогенный характер и образовались за счет бактериального окисления метана (Егоров и др., 2003). Установлено также, что возраст карбонатных построек на дне Черного моря составляет более 17 тыс. лет, причем с глубиной он увеличивается.

Жизнь распространена во всех зонах океана на планете, однако неоднородность условий определяет особенности распределения и функционирования живого вещества в океане. Океан един, но неоднороден. Масштабы такой неоднородности различны, что и определяет разнообразие условий проявления жизни в океане.

Ясно, что распределение живого вещества — активной материи — в океане очень своеобразно. ...большие скопления жизни видны на границе океана и суши, на многие десятки и сотни километров около континентов.

Вернадский, 1923, с. 16—17

КОНТАКТНЫЕ И ГРАНИЧНЫЕ ЗОНЫ В ОКЕАНЕ

Принципу единства Мирового океана не противоречит концепция его зональности, его относительной неоднородности. Структура абиотической среды определяет характер и уровень развития биологических систем.

Очевидная неоднородность условий обитания гидробионтов положена в основу системы выделения экологических зон бентали и пелагиали океана (Зернов, 1949; Константинов, 1986; Узунов, Ковачев, 2002; Романенко, 2004). В собственно водной толще океана (пелагиали) выделяются неритическая и пелагические зоны, расположенные над шельфовым и глубоководным участками дна. Донная область по глубине разделяется на шельфовую (условно до 500 м), батальную (до 3000 м), абиссальную (до 6000 м) и ультраабиссальную зоны.

Модель распределения живого вещества В.И. Вернадского (1923, 1978) в океане включала береговые, поверхностные и саргассовые сгущения. Биологическая структура океана (Богоров, 1959) также имеет циркумграничный характер, т.е. показывает сгущения живого вещества в приконтинентальных областях и приэкваториальных зонах, на границе глобальных циркуляций. Концепции В.И. Вернадского, построенные на общих идеях распространения и сгущения живого вещества, были подтверждены натурными исследованиям в пелагиали океана (Виноградов, 1968; Беклемишев, 1976).

«Независимо от размера, формы и состава изолированного океана мы можем создать его словесную модель: всё внутреннее пространство океана представляет собой однородную, безградиентную, биологически малоактивную и химически сравнительно инертную область. Вся граничная поверхность покрыта тонкой активной пленкой» (Айзатуллин и др. 1979, с. 50).

Конкретные характеристики структуры водного объекта определяются выбором масштаба. При самом глобальном подходе и биосфера в целом выглядит всего лишь активной пленкой на поверхности планеты. Немецкий океанолог А. Дефант предложил выделять в Мировом океане всего два океана — теплый поверхностный и холодный глубинный.

На общей схеме циркумграничной структуры океана (рис. 4.8) показаны основные пограничные области и зоны вероятного сгущения жизни.

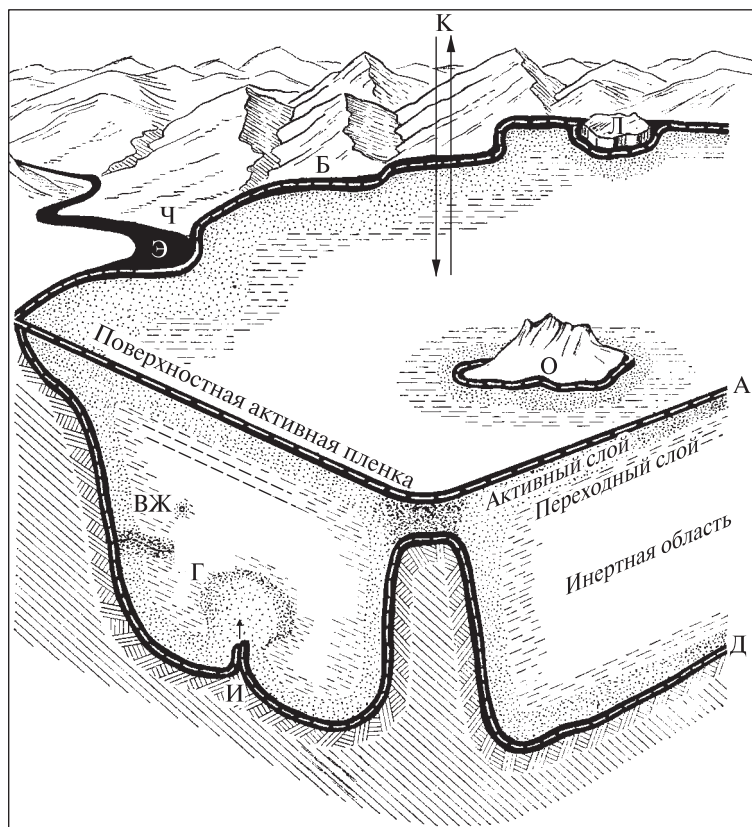


Рис. 4.8. Циркумграничная структура океана (по Айзатуллин и др., 1979). Обозначены основные границы раздела:

А — с атмосферой; Б — с берегом; В — взвешенным веществом; Г — разнородными водными массами; Д — дном; Ж — живым веществом; И — гидротермальными выходами, вулканами; К — космосом; Л — льдом; О — островами, рифами; Ч — антропогенными субстратами; Э — эстуариями, поверхностным стоком

Авторы попытались оценить разнообразие условий (R) и вероятность сгущения жизни в этих условиях (ρ). Первое рассматривается как функция числа взаимодействующих элементов n :

$$R = n(n + 1).$$

Вероятность сгущения жизни (ρ) рассматривается как функция разнообразия условий при сравнении двух местобитаний:

$$\rho_{1-2} = (R_2 / R_1)^2.$$

Контактные зоны представляют собой зоны усложнения соотношения элементов и факторов среды и, как следствия, сгущения жизни в них.

Границы в океане очень разнообразны. Можно выделить границы фаз: вода — твердое вещество и вода — атмосфера. К первому типу относятся границы разделов между водной толщей и дном, водой и различными антропогенными субстратами, берегом. Кроме того, очень велика площадь раздела между взвешенным веществом и водной мас-

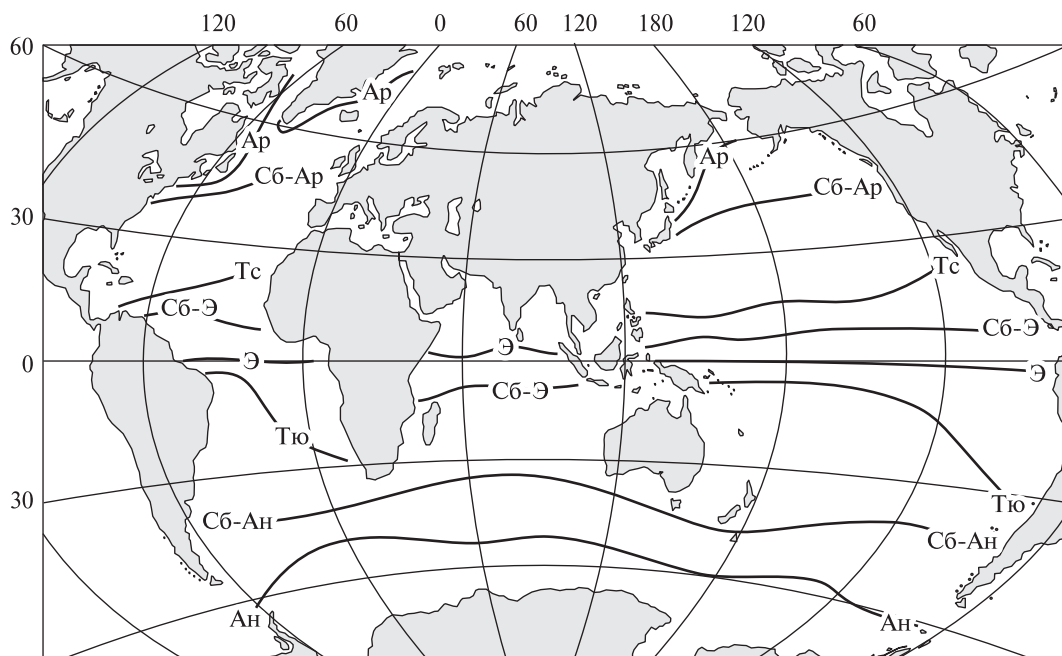


Рис. 4.9. Океанические фронты (по Степанов, 1974):

Ар — арктический, Ан — антарктический, Сб-Ар — субарктический, Сб-Ан — субантарктический, Тс — тропический северный, Тю — тропический южный, Сб-Э — субэкваториальный, э — экваториальный

сой. По некоторым оценкам, под 1 м² поверхности океана находится до 1000 м² рассеянной в тоще воды граничной поверхности вода—детрит и около 100 м² поверхности вода—бактерии (Айзатуллин и др., 1979).

В океане существуют устойчивые циркуляции и течения, между которыми образуются фронты. Таким образом формируются жидкие границы (рис. 4.9) между относительно однородными водными массами.

Береговая линия представляет собой очень сложную границу, где сходятся поверхности раздела разной природы: вода—суша, вода—атмосфера, вода—живое вещество (Зайцев, 2008, 2008а). Граничные области не являются линиями или плоскостями, у них имеется определенный объем, это не просто границы, а переходные области. Общий объем океана, входящий в области активных процессов, довольно велик — до 2 % его объема (Айзатуллин и др., 1979).

Организмы, населяющие океан, живут в среде, которая, с одной стороны, остается устойчивой, неизменной на протяжении времени существования миллионов их поколений, достаточно однородной на огромных пространствах, масштабы которых на много порядков больше самих организмов и их ближайшего жизненного пространства. В то же время гидробионты живут в довольно динамических усло-

виях, которые в масштабах планеты можно разделить на протекающие в зонах относительно малоградиентных, внутренних, и высокоградиентных, более динамичных, с большим количеством взаимодействующих элементов среды, в зонах контакта. Организмы гидросферы обитают в двух принципиально различающихся комплексах условий — в пограничных зонах и во внутренних областях.

Эти закономерности распространяются на условия во всей обитаемой гидросфере, но в океане пространственно-временные масштабы значительно больше, чем в континентальных водах, поэтому суммарно океаническая часть биосферных процессов выглядит более масштабной.

ОКЕАН КАК СИСТЕМА

Океан един. Он однороден по составу минеральных солей, его водные массы представляют собой единую водную массу, а отдельные бассейны объединены течениями. В то же время он разнороден, условия в нем закономерно изменяются с глубиной, в широтном направлении. Разнородность, разнообразие элементов и объединение их характерными связями создает систему. Мировой океан представляет собой одну из наиболее масштабных природных систем на нашей планете.

Система представляет собой совокупность взаимодействующих элементов, составляющих некое более или менее ограниченное в пространстве и во времени целостное единство. Есть две важные характеристики системы — взаимодействие элементов и её целостность. В другом определении подчеркнуто, что целостность есть результат взаимодействия его частей: «Назовем системой любой реальный или мыслимый объект, целостные свойства которого могут быть представлены как результат взаимодействия образующих его частей» (Федоров, Гильманов, 1980, с. 10). Простая сумма частей не дает свойств всей совокупности, новые свойства системы появляются только как следствие взаимодействия элементов системы (постулат эмерджентности). Характер такого взаимодействия и создает структуру системы.

«Можно сказать, что система — это совокупность элементов со связями между ними, подчиняющимися соответствующим законам композиции. К этому можно добавить, что каждый из элементов системы внутри себя считается неделимым, а с внешним миром система взаимодействует как единое целое» (Шитиков и др., 2003, с. 50).

Основными характеристиками системы являются ее структура и функция. Под структурой понимается расположение (композиция) взаимосвязанных составных частей системы. Взаимосвязь отдельных частей в рамках целого, при котором

Если в эксперименте мы можем выделить отдельно физические, химические, биологические и геологические процессы, то в природе все они в чистом виде не существуют, а представляют собой часть единой природы океана и суши.

Богоров, 1959а, с. 201

изменение одного приводит к изменению других, является функцией системы.

Система не может состоять из одного элемента или идентичных частей. Это вытекает из закона *необходимого разнообразия* элементов систем. Рассматривая океан как систему, необходимо определить ее элементы. При этом следует учитывать принцип *образования систем из подсистем*, в соответствии с которым подсистемы представляют собой (внутри себя) системы более низкого порядка со своей структурой и эмерджентными свойствами. В систему могут входить как подсистемы, так и отдельные элементы, не обладающие на этом уровне системными свойствами, и таким образом выполняется принцип *иерархичности*, т.е. соподчиненности нескольких последовательных уровней организации системы. Иерархичность системы выражается в том, что каждый её элемент также представляет собой систему, а сама она является элементом системы более высокого уровня, система систем обладает свойством фрактальности (Азовский, 2001).

Важной характеристикой как физических, так и биологических систем является взаимосвязь их размерно-пространственных и временных характеристик. Зависимость имеет вид уравнения регрессии:

$$T = a L^b,$$

где T — показатель времени, L — характерный размер. Показатель степени b для природных иерархических систем, по данным разных авторов, составляет от 0,509 (нарушения на коралловых рифах) до 2,000 (экологические процессы в фитопланктоне) (Азовский, 2001). Возрастание степенного коэффициента свидетельствуют о приближении процессов в системах к случайным, диффузным, снижение — о преобладании когерентных, взаимосвязанных процессов.

На пространственно-временные условия обитания организмов значительно влияют размеры водоемов или местообитаний: изменения в донных местообитаниях протекают в тысячи раз быстрее, чем в геологических структурах, но в десятки раз медленнее, чем в гидрологических, при сопоставимых пространственных измерениях. Исходя из этого, можно сделать самый общий вывод о том, что в океанических системах процессы проходят на много порядков медленнее, чем в континентальных водоемах, которые представляют собой не только суммарно меньшую по объему систему, чем океан, но и состоящую из дискретных, относительно малых водоемов.

В самом обобщенном виде можно выделить следующие элементы системы океана: собственно водная масса, химические соединения в растворенном виде, взвешенные ве-

щества, организмы или живое вещество океана, граничные зоны между водной массой и берегом, атмосферой и дном. При этом следует учитывать, что океаносфера организована в виде множества хронологических подсистем разного ранга (Петров, 2004).

Необходимо введение таких элементов, как граничные зоны, поскольку именно они определяют пространственную ограниченность и целостность системы океана. Дно океана — неотъемлемая его часть, но в качестве элемента системы океана рассматриваются не огромные области литосферы, на которых покоится океан, а относительно небольшая по толщине граничная область, за пределами которой находится «внешняя» для океана литосфера. Это же можно сказать и об атмосфере: зона контакта с атмосферой также входит в состав элементов системы океана.

Одним из важнейших свойств любой системы является ее способность сохранять стабильность структуры и взаимосвязей. Внешние воздействия, как правило, дестабилизируют систему, поэтому для поддержания устойчивости и целостности системы необходимо затратить некоторую энергию. Система должна быть *устойчивой* и быть способной гасить внешнее воздействие, т.е. обладать *буферными* свойствами.

«Среди механизмов стабилизации океанической среды можно выделить две группы: местные стабилизирующие процессы или реакции системы и процессы, протекающие за счет обмена вещества и энергии между различными районами океана.»

Поверхность океана, граничащая с воздухом, имеет свойства защитной пленки, препятствующей рассеиванию и переходу воды в атмосферу.

В тепловом балансе океана испарение играет первостепенную роль температурного стабилизатора.

Образование волн имеет регулирующее значение для сохранения циркуляции океана на некотором устойчивом уровне.

Сложные химические и биологические процессы поддерживают постоянство солевого состава воды, её газовое равновесие и устойчивость концентрации растворенного органического вещества» (Лебедев и др., 1974, с. 10—16).

Океану присущ в высокой степени стабильный солевой состав. Механизмы поддержания этой стабильности до конца не изучены, однако можно утверждать, что важнейшим фактором является колоссальный объем океана, на пять порядков превышающий материковый сток, который мог бы повлиять на ионный состав вод океана, а также динамические условия, обеспечивающие постоянный внутренний водообмен и перемешивание водных масс.

Необходимо также отметить значение одного из пространственно-функциональных блоков системы — гидрохимической структуры. По гидрохимическим признакам, с учетом распределения скорости биологического потребле-

ния кислорода (БПК) по глубине и в толще вод, выделяют три основные зоны — поверхностную, промежуточную и глубинную, которые дополнительно подразделяются на части в соответствии с расположением и динамикой водных масс (Алёкин, Ляхин, 1984). Поверхностная зона включает квазиоднородный слой толщиной 20—30 м в полярных и умеренных широтах и 50—60 м в тропиках и субтропиках, а также слои воды до постоянного термоклина. В промежуточной структурной зоне с глубинами 300—1000 м гидрохимические параметры достигают экстремальных значений. Именно здесь отмечаются минимальные значения рН и содержания кислорода при максимальных концентрациях растворенной углекислоты и биогенов.

Структурные зоны океана пространственно и химически связаны, они представляют собой одну из многих структур океана, взаимодействие между которыми и создаёт единство всей системы. Рассматривая особенности химической структуры океана, А.П. Виноградов выделил ряд биогеохимических провинций. Этот подход был напрямую связан с концепцией биогеохимической дифференциации почв В.В. Докучаева (Богоров, 1959), то есть имеет прямое отношение к продуктивности океана.

В океане, наряду с биологическими процессами поглощения и выделения CO_2 , существует мощнейшая система карбонатного равновесия, определяющая стабильность условий в биосфере в целом. Постоянство химического состава океана обеспечивают системы регулирования рН, а также другие буферные системы — силикатная, боратная, фосфатная (Айзатуллин и др, 1974; Макинтайр, 1981).

Океан обладает значительной термической устойчивостью, что определяется теплоемкостью воды и ее значительным объемом. Средняя температура всего океана составляет $3,5\text{ }^\circ\text{C}$, средняя температура воды на экваторе (от поверхности до дна) — $4,9\text{ }^\circ\text{C}$. Система локальных течений и глобальный круговорот поддерживают постоянство этой разности температур. В то же время, даже небольшая разность температур определяет различия в плотности, способствуя процессам разномасштабных круговоротов.

Существенную роль в стабилизации системы океана играют процессы испарения с его поверхности. Силы натяжения в поверхностном слое очень велики и преодолеть их могут только молекулы воды с большой кинетической энергией. Испарение уменьшает нагревание океанических вод и является одним из важнейших факторов стабильности океана в целом.

Как отмечает Дж. Ингл (Ingle, 2000), основные свойства (температуру, соленость) морских вод контролирует небольшое число процессов, которые и способствуют формированию крупных водных масс с различной плотностью. Это

нагревание, охлаждение, замерзание, испарение, добавление пресных вод за счет осадков, поверхностного стока, таяния льдов, смешение двух или нескольких масс воды на поверхности или в глубине, приводящие к образованию водных масс с различными свойствами (табл. 4.16).

Различия в плотности водных масс очень невелики, однако они запускают колоссальный океанический круговорот, который на примере Атлантического океана в упрощенном виде может быть описан следующим образом. Холодные приантарктические воды стекают по материковому склону и распространяются на север в придонном слое до глубины около 4000 м. Арктические воды аналогичным образом распространяются с севера на юг, однако Гренландско-Исландский барьер на дне смещает их на несколько меньшие (4000—1500 м) глубины. Северная и южная Атлантические конвергенции формируют водные массы еще менее глубоководного слоя (1500—2000 м), выше которого распространяются поверхностные относительно теплые воды. Процессы, происходящие в Атлантическом океане, инициируют так называемый океанический пояс переноса водных масс (англ. — *oceanic conveyer belt*), который представляет собой, пожалуй, наиболее значительное перемещение вод в Мировом океане (рис. 4.10).

Важную роль в формировании крупномасштабных циркуляций играет рельеф дна океана и силы Кориолиса.

«Существуют две мощные причины глубоководных циркуляций — вертикальная составляющая вращения Земли и топография океанического бассейна. Две эти составляющие объединяются в показатель потенциального вихреобразования (англ. — potential vorticity, PV) измеряемый как отношение H/f , где H — глубина океана, f — параметр Кориолиса. Глубинные течения имеют тенденцию следовать контурам PV» (Van Dover et. al. 2002, p. 1256).

Одним из последствий движения океанического конвейера является и то, что Атлантический океан концентрирует несколько больше тепла, поэтому испарение с его поверхности составляет около 103 см в год, в то время как с поверхности Тихого океана почти в два раза меньше — 55 см. В силу своей масштабности перенос водных масс происходит

Таблица 4.16. Характеристика некоторых водных масс Мирового океана (по Ingle, 2000)

Водные массы	Температура, °С	Соленость, ‰	Плотность, г/см ³
Североатлантические срединные (100—200 м)	8—19	35,1—36,7	1,02630—1,02737
Североатлантические глубинные (>1000 м)	2,5—3,1	34,9	1,02781—1,02788
Антарктические Циркумполярного течения	0—2	34,7	1,02775—1,02789
Антарктические срединные (200—1000 м)	3—7	34,2—34,4	1,02682—1,02743
Антарктические придонные	—0,4	34,6	1,02786

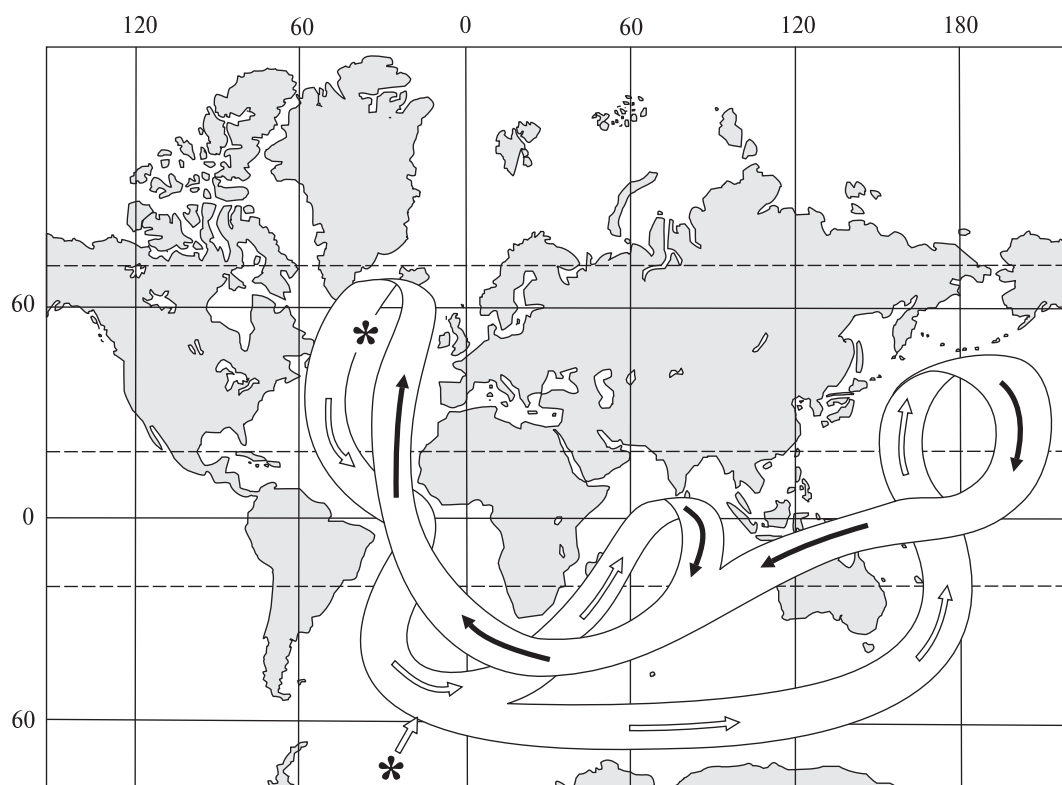


Рис. 4.10. Океанический пояс переноса (конвейера) водных масс (по Earth systems, 2000): светлые стрелки — холодные глубинные воды; темные стрелки — теплые поверхностные воды; звездочками обозначены зоны погружения холодных арктических и антарктических вод

очень медленно и поэтому поверхностные течения и фронты, как более динамичные процессы, формируют менее масштабный облик Океана.

Системный подход позволяет проводить параллели между океаном и живыми системами, живым организмом.

«Если мы отвлекусь от бесконечных просторов океана и всех частных многообразий его поверхности и берегов, если мы мысленно стянем океан до малых размеров, то сможем сказать, что океан имеет сходство с живой клеткой. Поглощая внешнюю энергию, океан непрерывно совершает некоторую закономерную работу..., находясь на разных широтах, в условиях очень различных, он не теряет своего единства» (Лебедев и др., 1974, с. 6).

С возникновением и развитием жизни в гидросфере все большее значение в общей системе океана, как и биосферы в целом, приобретает биологический фактор. В его основе лежат продукционно-деструкционные процессы и вовлечение в биогеохимические круговороты огромных масс вещества.

Для поддержания внутренних процессов любая система должна затрачивать энергию, источник которой находится вне самой системы. Этот принцип можно сформулировать как закон развития системы за счет окружающей её

среды (Реймерс, 1992). Основным источником энергии для гидродинамических, биологических и многих химических процессов в океане является солнечное излучение.

Рассматривая океан в его единстве, В.Г. Богоров (1959) писал: «Взаимосвязь явлений настолько велика, что физические, биологические и геологические особенности являются лишь *различными сторонами единой природы океана*» (с. 822). Единство системы, взаимодействие её элементов не позволяет выделить более или менее важные, все они играют определенную роль и утрата или изменение любого из элементов нарушает внутренние связи и отражается на эмерджентных свойствах всей системы. Тем не менее, познанию закономерностей существования систем может служить *принцип центричности*. Он заключается в выделении наиболее важного, центрального элемента с целью полнейшего исследования той или иной стороны функционирования всей системы. Помещение в центр всей системы океана биологического блока позволяет рассматривать его как биоцентрическую систему или глобальную экосистему океана. Но океан не только един, он разнообразен по характеру среды для гидробионтов, что создает условия для огромного разнообразия жизни.

ПОВЕРХНОСТНЫЕ ВОДЫ СУШИ

Поверхностные воды суши — это воды, находящиеся в пределах материков или островов, преимущественно атмосферного происхождения. В глобальном гидрологическом цикле с суши связаны почвенное, речное и озерное звенья (Львович, 1974). Взаимосвязь с суши играет определяющую роль в формировании гидрохимических, гидрофизических и биотических условий в самых разных водоемах, определяя их значительное разнообразие.

Можно сказать, что нет двух водоемов, которые были бы идентичны по гидрологии, гидрохимии и биологическим характеристикам.

Кузнецов, 1970, с. 4

Таблица 4.17. Сравнение водных объектов суши и океана (по Коjak, 1998, с дополнениями)

Характеристика	Океан	Водные объекты суши
Поверхность	2/3 поверхности Земли	5 % поверхности
Возраст	Близок к возрасту земной коры	В основном третичные и четвертичные, но есть и мезозойские
Стабильность объема и уровня вод	Уровень и площадь стабильны	Имеют островной характер, площадь изменчива, колебания уровня значительны
Стабильность условий среды для гидробионтов	Условия стабильные на больших пространствах	Условия изменчивы, зависят от внешних воздействий
Время водообмена	Более 3000 лет	От 10 суток в реках до 300 лет в подземных водах и 1000 лет в соленых озерах

Окончание табл. 4.17

Характеристика	Океан	Водные объекты суши
Влияние на сушу	Огромное в аспекте регулирования климата, в том числе и водного режима суши	Незначительное, локальное
Влияние суши	На открытый океан — незначительное, на прибрежные воды может быть существенным	Значительное, в аспекте поступления неорганических и органических веществ и формирования стока
Главные соли	NaCl, MgCl ₂ , MgSO ₄	Ca(HCO ₃) ₂

Таблица 4.18. Характеристики континентальных водных объектов, их многообразия

Аспекты многообразия	Характеристики
Происхождение и история	Происхождение, время существования, динамика изменений
Размеры	Площадь, протяженность, глубина, объем
Геометрия ложа водоема	Уклон дна, характер мелководий, наличие котловин
Характер береговой линии	Изрезанность берегов, тип уреза воды, постоянство береговой линии
Характер и интенсивность связи с наземной средой	Размеры водосборной площади, источники водного питания, поступление вещества с суши и из ложа водоема, затопление окружающих территорий при паводках
Характер и интенсивность связи с другими водоемами, изолированность	Наличие и характер связи с другими водными объектами суши. Степень изолированности, пространственной и экологической
Термические характеристики	Распределение показателей температуры в пространстве, термическая стратификация, колебания температуры во времени, ледовый режим
Оптические характеристики водных масс	Прозрачность, цветность воды, режим подводного освещения
Динамические характеристики водных масс	Скорость водообмена, скорость течения, турбулентность течения, волновые процессы, колебания уровня
Химические характеристики водных масс	Минерализация, газовый режим, pH, биогенные вещества
Физические характеристики ложа водоемов	Состав грунтов, их пространственное распределение
Химические характеристики ложа водоемов	Состав неорганических веществ, соотношение органической и неорганической фракций
Степень антропогенного влияния	Зависимость от антропогенных факторов, происхождения, морфометрии, режимов химических и физических процессов
Общий характер континуальности условий и характеристик	Экотоны, градиенты условий, зональность в пространстве, мозаичность среды, временные континуумы

Поверхностные воды суши всегда существовали наряду с океаном — главным источником испаряющейся воды. Рельеф и геоморфологические характеристики суши определяли скорость поверхностного стока и химический состав вод. Однако, частью обитаемой гидросферы поверхностные

воды суши стали гораздо позже, чем океан, вероятнее всего в верхнем докембрии. Это обусловлено биологическими, физиологическими адаптациями морских организмов к пресной воде и нестабильностью поверхностных вод, геологической эфемерностью большинства водных объектов суши.

Известный польский гидробиолог З. Каяк (Kajak, 1998) проводит сравнение элементов современной обитаемой гидросферы (табл. 4.17).

Наиболее примечательными чертами Океана являются его значительная пространственная и временная стабильность, однообразие и повторяемость условий на огромных площадях и в гигантских объемах, а для поверхностных вод, напротив, характерны мозаичность, разнообразие и малая стабильность. Тем не менее, мы имеем дело не с дискретными слабосвязанными характеристиками, скорее — это широкий диапазон разнообразия свойств. Например, если показатели минерализации океанических вод колеблются в узких пределах (более 70 % всего объема занимают воды с соленостью в диапазоне 34,7—35,1 ‰), то значения минерализации континентальных вод имеют очень широкие пределы — от 0,01 до 275 ‰. Разнообразны характеристики не только количественных показателей, но и качественных, а также временных. Так, водные объекты суши разнообразны по своему происхождению. Основные характеристики континентальных вод и водных объектов, их многообразие, можно представить в нескольких аспектах (табл. 4.18).

«Можно сделать заключение, что условия в континентальных водах многообразны. ...за пределами одного водоема начинается множество водоемов с их групповыми свойствами, открывается по-своему организованный мир гидросферы» (Хайлов, 2001, с. 27).

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ВОДОЕМОВ

Вопрос о происхождении поверхностных водоемов и водотоков следует рассматривать в двух взаимосвязанных аспектах. Это происхождение собственно углубления, ложа, чаши водоема, и происхождение водной массы. Основным источником вод континентальных водоемов являются атмосферные осадки. Их количество, периодичность выпадения и форма разнообразны. Средний слой осадков на суше составляет 765 мм или 113,5 тыс. км³ в год, однако существует очень широкий спектр количества их в различных климатических зонах и локально в тех или иных регионах.

«В южной части бассейна р. Брахмапутры находится небольшой горный хребет Шхаси с вершиной Шилонг (высота 1961 м). На южном склоне этого хребта расположена известная метеорологическая станция, по данным которой здесь выпадает в среднем за многолетний период величайшее в мире количество атмосферных осадков — 11 674 мм. За отдельные годы сумма осадков

Озеро — естественно образовавшийся водоем. Котловина его может быть сформирована одним из видов естественной активности.

*Хендерсон-Селлерс,
1987, с. 12*

достигает почти 23 000 мм. Трудно себе представить, какие потоки воды низвергаются с этой горы. Достаточно сказать, что почва здесь щебенчатая, так как все мелкие фракции смыты» (Львович, 1974, с. 132).

В то же время существуют обширные территории, где количество осадков в десятки и сотни раз меньше. В экваториальном поясе Африки среднее увлажнение составляет 1200 мм, в умеренном поясе Европы 660 мм, в экваториальной Азии 950 мм, в Южной Африке 650 мм (Vogosmagu, 2002). В умеренной и высокоширотных зонах, а также в горных районах осадки накапливаются в виде снега и льда и становятся источником водного питания в теплое время года при их таянии.

Подземные воды, питающие речной сток, того же происхождения, что и поверхностные. Поэтому справедливо балансовое равенство:

$$P = S + U + E,$$

где P — сумма осадков, S — поверхностный сток, U — подземный сток, E — испарение. Доля подземного стока может быть довольно большой: для экваториального пояса Африки в среднем 30,5 %, Европы — 43,1 %, Северной Америки — 33,1 % (Львович, 1974). Поверхностный сток подвержен значительным колебаниям, подземный изменяется более плавно и пополняет поверхностный сток в период межени.

По происхождению континентальные водоемы могут быть естественными и искусственными. Первые представлены реками, озерами, болотами, вторые — каналами, водохранилищами, прудами. Под водоемами искусственного происхождения следует понимать водные объекты различного масштаба и характеристик, которые созданы заново или представляют собой водные объекты, существенно модифицированные вследствие направленной деятельности человека или других организмов. Безусловно, только человеческая деятельность имеет осознанное планирование и постановку цели, строится на определенных прогнозах возможных результатов. Но с точки зрения происхождения водного объекта как биотопа не имеет принципиального значения, кто является «создателем» или «трансформатором» водоема. Многие организмы создают или модифицируют водоемы, существенно изменяя свой биотоп. Примерами деятельности, значительно меняющей среду обитания, может служить гидростроительная деятельность бобров (*Castor*) и миссисипских аллигаторов (*Alligator mississippiensis*). Бобры устраивают сложные гидротехнические сооружения на небольших реках для регулирования уровня воды в образовавшихся прудах, создают и своеобразные каналы. Роль таких сооружений в гидроэкосистемах малых рек может быть очень

существенной (Завьялов, и др., 2004). Миссисипские аллигаторы, обитающие в юго-восточной части США, известны тем, что способны создавать пруды в болотистых местах. Эти крупные животные не только создают водоемы в сухой период, но и постоянно за ними ухаживают, очищают и укрепляют. Такие пруды представляют собой важный компонент ландшафта водно-болотных угодий южной Флориды (Kushlan, Hunt, 1979).

Искусственные водоемы и водотоки, создаваемые человеком (антропогенные водные объекты) разнообразны, их характеристики зависят от целей, поставленных при их обустройстве — накопление воды, перемещение воды в необходимом количестве и необходимом направлении, охлаждение технических вод, разведение гидробионтов, рекреация, эстетические цели и др.

Наибольшими искусственными водоемами являются водохранилища, созданные путем ограничения речного стока плотинами. Их отличают от принципиально таких же водоемов — прудов — по большему, более 1 млн. м³ воды, объему. Общая площадь водохранилищ мира превышает полмиллиона км² (Авакян и др., 1987) или, по другим оценкам — от 400 до 1,5 млн. км², что сопоставимо с площадью естественных озер (Rosenberg et al., 2000), общий объем — более 6000 км³ (Авакян, 2005). Человек начал создавать пруды и малые водохранилища, по-видимому, еще в начальный период перехода к оседлому образу жизни, это были сооружения и водоемы для лова и выращивания гидробионтов (Козлов, 2002).

Урбанизированная среда с различным антропогенным воздействием создает предпосылки для разнообразия типов водоемов. Так, в черте Киева, помимо участка реки Днепр и верхнего участка Каневского водохранилища, выделяют 4 типа водоемов (Афанасьев, 1996). К первой группе относятся водоемы и озера, генетически связанные с поймой Днепра. Вторая группа объединяет водоемы, образованные в руслах малых рек, некоторые представляют собой углубленные и расширенные старицы. Третью группу составляют пруды на существующих или временных пересыхающих малых водотоках. Четвертая группа — бессточные озера, копаные пруды и карьеры. Таких водных объектов в городе более 400.

Естественные водоемы также разнообразны по происхождению. Но, как писал С.А. Зернов (1949), «кроме всякого рода обычного типа водоемов, представляющих собой, в конце концов, лишь большие или меньшие углубления в земной коре, заполненные водой» (с. 59), имеются и водные объекты иного происхождения. К ним относятся эпифитные водоемы, образующиеся в пазухах листьев, углуб-

лениях коры, дуплах и т.п. Помимо этого, микроводоемы образуются в специальных органах растений, напр. в кувшинообразных листьях *Dischidia*, *Nepentes*. Водой могут быть заполнены углубления в скалах, технических конструкциях, не являющихся специальными резервуарами, и другие.

«Наибольшая озерность (отношение площади озер к общей площади суши региона) характерна для увлажненных районов древнего оледенения (север Европы, Канада, север США). Много озер в районах многолетней мерзлоты, в некоторых засушливых районах внутреннего стока (юг Западной Сибири, Северный Казахстан), на поймах и в дельтах рек.

Наибольшее число крупных озер с площадью более 100 км² находится в Африке, Азии и Северной Америке. В 1945 самых крупных озерах земного шара сосредоточено 168 тыс. км³ воды, то есть около 95 % объема всех озер на Земле» (Михайлов, Добровольский, 1991, с. 202).

Можно выделить несколько наиболее распространенных по генезису типов водных объектов континентальных вод суши (табл. 4.19).

Водоемы замедленного стока или бессточные образуются в местах понижения рельефа, поэтому их происхождение связано с происхождением таких понижений, углублений.

Тектонические углубления возникли в результате подвижек земной коры, трансгрессий, разломов или, наоборот, за счет отделения участков суши или моря поднятиями. Остатки бывшего Сарматского моря — Каспий и Арал — образовались вследствие поднятия суши и отделения их в замкнутые бассейны. Тектоническое происхождение имеют озера Байкал, Танганьика. Тектонические процессы способствуют образованию не только водоемов, но и водотоков. Например, большинство речных долин и озерных котловин восточной Фенноскандии приурочено к тектоническим

Таблица 4.19. Типизация водоемов и водотоков по происхождению

Происхождение водоемов	Типы водных объектов по происхождению
Искусственные	Зоогенные Антропогенные
Естественные	Фитогенные микроводоемы Техногенные микроводоемы Литогенные микроводоемы Тектонические Кратерные вулканические Завальные Ледниковые Провальные, карстовые Кратерные метеоритные Осадочные временные Эрозионные

рвам, смягченным сглаживанием ледника (Комулайнен, 2004). Выделяют монотектонические, образованные только одной трещиной (Пертозеро, Космозеро в Карелии, оз. Кайюга в штате Нью-Йорк), би- и политектонические озера, образованные на месте двух и более тектонических разломов (Топозеро). Обычно они имеют сложные очертания со множеством островов (Герд, 1949).

Вулканические водоемы образовались в кратерах и кальдерах недействующих вулканов. Например, Большое содовое озеро в штате Невада, США, представляет собой заполненную водой кальдеру вулкана. Примерами кратерных озер являются оз. Машу на острове Хоккайдо (Япония), озера Кипящее и Горячее на острове Кунашир. Как видно из названия, в них по-прежнему проявляется вулканическая деятельность. Совершенно удивительно происхождение исландских озер Миватн (исл. — Myvatn) и Тингваллаватн (исл. — Thingvallavatn). Поскольку сам остров происхождением обязан поднятию Срединно-Атлантического хребта, то эти озера расположены в рифтовой зоне, т.е. геоморфологически там же, где и глубоководные гидротермы (Jonasson, Lindegaard, 1988).

Завальные озера образовались вследствие обвалов горных пород и перекрытия стока рек. Примером может служить оз. Сарезское, образовавшееся после обвала и подпруживания р. Мургаб.

Ледниковые озера образовались после отступления ледника в плейстоценовом периоде. Можно выделить несколько механизмов их образования (Кузнецов, 1970). Некоторые, напр. оз. Таймыр, образовались из глыбы тающего льда. Отступающий ледник был не только источником воды, но и изменял поверхность Земли; образующиеся впадины заполнялись водой, образование запруд приводило к появлению новых водоемов. Большая роль отступающих ледников видна из высокого коэффициента озерности (отношения площади озер к общей площади региона) в Северной Европе, равного 15 % (Choinski, 2000).

«При отступлении ледника из тающего льда образуются громадные потоки воды. Это можно наблюдать и в настоящее время в высокогорных областях, покрытых вечными снегами. Так, по-видимому, происходило и в равнинных областях: потоки талых вод вымывали более или менее глубокие впадины в поверхностных породах, несли песок и глину, которые осаждались в виде флювиогляциальных отложений. Последние образовывали запруды котловин» (Кузнецов, 1970, с. 6).

Провальные карстовые озера образовались в углублении рельефа на месте карстовых провалов. Происхождение карста может быть различным — за счет вымывания растворимых (в основном карбонатных) пород или вследствие таяния погребенного под землей льда (термокарст). Например, происхождение известного гидробиологам оз. Глубокое

в Московской области скорее всего карстовое, однако неясным остается происхождение самого карста (Щербаков, 1967). Озера карстового происхождения несут отпечаток подстилающих пород. Вода оз. Беловодь (Владимирская обл., Россия) содержит много сульфатов, т.к. оно образовалось на месте гипсового карста. Соленые озера Эльтон и Баскунчак образовались за счет растворения соляных куполов (Кузнецов, 1970).

Старичные озера образовались за счет изменения направления русла рек (меандрирования), а старые участки русел теряют связь с рекой и становятся замкнутыми водоемами. Во время паводка образуются временные водоемы озерного типа, которые называются *сорами* или *полями*. Береговые водоемы в прибрежье морей или больших озер образуются за счет перемычек между неровностями береговой линии. Примером может служить оз. Сиваш в прибрежной зоне Азовского моря, лиманы северо-западного Причерноморья.

Немногочисленны, но своеобразны по происхождению водоемы, образовавшиеся в кратерах от падения метеоритов (Salonen et al., 1992).

К водоемам эрозионного происхождения можно отнести некоторые ледниковые озера, поскольку воды таявшего ледника вызывали значительную эрозию. Постоянный сток по руслу, образовавшемуся в процессе водной эрозии, порождает разные по размерам и характеру водотоки — ручьи, реки. Поскольку водные массы в них перемешаются под действием силы тяжести, то из каждой точки рельефа вода устремляется в соседнюю, расположенную ниже и так далее до нулевой отметки — уровня моря. Таким образом формируется речная гидрографическая сеть. С водой перемешаются твердые частицы. Происходит как дальнейшее размывание ложа водотока, так и отложение влекомых наносов, поэтому морфометрические характеристики водотоков довольно динамичны. Диффузность осадков в пространстве и времени и разнообразие рельефа определяют формирование обширной сети эрозионных водотоков. Так, в Южной Америке площадь бассейнов 7 крупнейших рек занимает около 60 % всей площади континента, в Азии 19 крупнейших рек — 43 %, в Европе — 9 рек и 27 % (Neiff, 1996).

ИСТОРИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ ВОДОЕМОВ

Историю существования водоемов можно рассматривать в нескольких аспектах. Прежде всего имеет значение продолжительность существования водоема. Длительное время существования водоема может свидетельствовать либо об очень медленных процессах его изменения, либо о наличии механизмов поддержания стабильности его состояния. Изменения можно разделить на происходящие в водной массе и происходящие в ложе водоема.

Поверхностные водные объекты геологически молоды. Нет ни одного водоема, который бы мог сравниться по продолжительности существования с Океаном. При этом континентальные водоемы разнообразны не только по происхождению, но и по истории своего развития (табл. 4.20).

Существование эфемерных водоемов очень кратковременно. Дождевая лужа может существовать несколько часов или несколько дней, но и за этот период в ней успевает сформироваться своеобразное сообщество организмов. Многие эфемерные водоемы образуются периодически в одном и том же понижении рельефа, где в безводный период могут сохраняться криптические стадии гидробионтов. Временные водоемы могут быть естественными и антропогенными (временные хранилища воды, аквариумы и т.п.). Время существования большинства озер измеряется тысячами и десятками тысяч лет. Водоемами-«долгожителями» считаются тектонические озера. Полагают, что котловина оз. Байкал начала заполняться около 20—25 млн. лет назад.

Продолжительность существования водоема определяется двумя основными причинами: изменением водного режима и изменением характера ложа водоема. Эти причи-

Сколько лет живут озера? Чаще всего сравнительно недолго — несколько тысяч или десятков тысяч лет. Озера тектонические — миллионы и десятки миллионов лет.

Галазий, 1984, с. 39

Таблица 4.20. Характеристики континентальных водоемов, связанные с историей их существования

Водоем	Тип и характер изменения
Время существования	Эфемерные В историческом времени В геологическом времени
Характер динамики изменения процессов во времени	Монотонный, однонаправленный Пульсирующий, переменный
Локализация изменений	Изменения в водной массе Изменения в характере ложа Изменения в источнике воды
Наличие стадий, отдельных этапов образования и существования	Стадии выражены Стадии не выражены

ны взаимосвязаны. Изменение водного баланса, а именно превышение испарения воды над ее поступлением, приводит к быстрому исчезновению лужи, но такие же процессы привели и к изменениям во внутренних морях. Примером тому может быть история Арала. Еще в 1960 г. это был значительный внутренний водоем площадью 66 000 км², четвертый по величине внутренний водоем в мире. С конца 1980-х годов, в связи со значительным снижением стока питавших его рек, падением уровня более, чем на 17 м и обмелением он перестал существовать как единый водоем и разделился на два независимы озера, которые эволюционировали в разных направлениях. Находясь в аридной зоне, это озеро-море сильно зависит от процессов испарения воды и нерегулярности стока. Сток же основных водных источников — рек Аму-Дарья и Сыр-Дарья — был в значительной степени использован человеком для нужд ирригации. Однако, как свидетельствуют палеогеографические данные, сходная гидрологическая ситуация уже наблюдалась примерно 10 000 лет назад, когда Аму-Дарья впадала в Каспийское море (Алимов и др., 2004).

Длительный период существования водоема является одной из предпосылок формирования богатой и своеобразной фауны и флоры. Например, в оз. Танганьика, древнем озере тектонического происхождения, из 171 вида цихлидовых рыб только 4 не являются эндемиками (Michel en al., 1992).

Гидробионты населяют водные бассейны всех размеров — от лужи и черепка с водой до мирового океана.

Зернов, 1949, с. 58

РАЗМЕРЫ ВОДОЕМОВ

Морфометрические характеристики континентальных водоемов чрезвычайно разнообразны. Если объем и площадь временного маленького водоема может измеряться кубическими дециметрами и квадратными сантиметрами, то объем и площадь наибольшего континентального водоема — Каспия составляют, соответственно 78 584 км³ и 376 000 км², площадь великих американских озер составляет от 19 500 (оз. Онтарио) до 82 680 (оз. Верхнее) км², объем от 460 (оз. Эри) до 12 220 (оз. Верхнее) км³ (Гусаков, Петрова, 1987; Choinski, 2000) (табл. 4.21).

Таким образом, площадь поверхности водоемов различается на 13—14, а объем на 16—17 порядков! Для крупнейших водоемов размеры ограничиваются рельефом и размерами материков. Для характеристики малых водоемов как местообитаний критерием могут быть не физические параметры, а относительные размеры, сопоставимые с размерами самих гидробионтов.

«Нам трудно представить, что является простором и большим бассейном для мелкого организма, объемом хотя бы в 1 мкм. Однако из математического отношения $1 \text{ мкм}^3 / 1 \text{ см}^3 = 1 \text{ дм}^3 / 1\,000\,000 \text{ м}^3$ мы должны заключить, что мелкому организму в 1 см³ также просторно, как небольшой рыбе (1 дм³) в громадном и на наш взгляд бассейне в 1 млн. м³, где она будет совсем незаметной» (Зернов, 1949, с. 59).



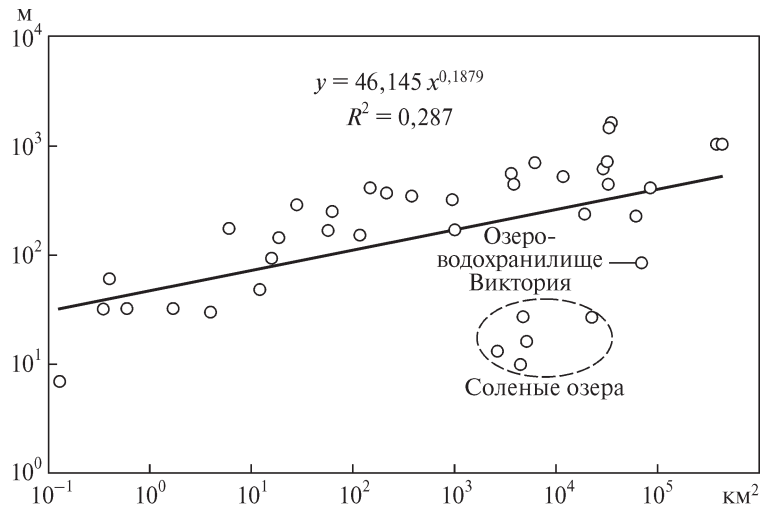
Рис. 4.11. Сравнительные размеры различных водоемов, изображенных в одном масштабе (по Wetzell, из Узунов, Ковачев, 2000)

Таблица 4.21. Морфометрические характеристики крупнейших озер мира

Объем, км ³ *		Площадь поверхности, км ² *		Глубина максимальная, м**		Глубина средняя, м**	
Каспий	78 200	Каспий	37 400	Байкал	1 620	Байкал	730
Байкал	22 995	Верхнее	85 100	Танганьика	1 471	Танганьика	572
Танганьика	18 900	Виктория	68 460	Каспий	1 025	Кратерное	328
Верхнее	12 230	Гурон	59 500	Малави (Ньяса)	706	Малави (Ньяса)	292
Малави (Ньяса)	6 140	Мичиган	57 750	Иссык-Куль	702	Иссык-Куль	279
Мичиган	4 920	Танганьика	32 900	Большое Медвежье	614	Тазава	267
Гурон	3 537	Арал (1960 г.)	31 938	Матана	590	Шикотсу	266
Виктория	2 700	Байкал	31 500	Кратерное	589	Киву	240
Большое Медвежье	2 381	Большое Медвежье	31 326	Тоба	529	Матана	240
Большое Невольничье	2 088	Большое Невольничье	28 568	Хорниндалсвант	514	Хорниндалсвант	237
Иссык-Куль	1 730	Эри	25 657	Сарезское	505	Вакатипу	222
Онтарио	1 637	Виннипег	24 387	Тахо	505	Каспий	209

Примечание: * по Beeton, 2002, ** по Choinski, 2000.

Рис. 4.12. Зависимость между площадью (км², ось абсцисс) и глубиной (м, ось ординат) озер мира (по данным Choinski, 2000)



С размерами водоема (рис. 4.11) связано и разнообразие биотопов. Как отмечает С.В. Герд (1949), чем меньше размеры водоема, тем, как правило, менее развита его береговая линия, тем более однородны его биотопы и тем проще его общий лимнологический облик. Важными являются не только абсолютные величины, такие как объем, площадь поверхности, глубина водоема, но и относительные, напр. средняя глубина, определяемая как отношение объема к площади поверхности водоема. На Земле всего 14 озер со средней глубиной более 200 м. С увеличением площади водоемов возрастает и их глубина, зависимость эта степенная (рис. 4.12). Обратите внимание на группу точек в круглом поле, это соленые озера, с «нетипично» малой глубиной при относительно большой поверхности.

Относительные величины позволяют сравнивать водоемы разного размера. Так, отношение площади к глубине (или квадратный корень этой величины) увеличивается с ростом размеров водоемов неодинаково в разных диапазонах (рис. 4.13). До площади около 1000 км² (а это достаточно большой водоем размером около 30 × 30 км) изменение площади и глубины происходит довольно равномерно (рис. 4.12), затем это отношение резко увеличивается. Это говорит о том, что диапазон морфометрических параметров внутренних водоемов как среды обитания гидробионтов в условиях земной биосферы достаточно узок. Гидробионтам, обитающим в поверхностных водах, планета «предоставила» не слишком глубокие, с малой поверхностью, и не слишком мелкие, с большим водным зеркалом, водные объекты. В первом случае объем фотической зоны был бы очень мал по сравнению с афотической. Во втором случае водоем бы обладал малой стабильностью из-за значительного испарения, сильного и полного ветрового перемешивания.

Морфометрические характеристики водоемов взаимосвязаны и взаимообусловлены. Чем меньше средняя глубина относительно максимальной, тем больше литоральная зона (Закономерности..., 2004). По мере приближения средней глубины к максимальной, литоральная зона уменьшается. Форму котловины озера (V-образная, U-образная или промежуточная) можно определить по соотношению средней и максимальной глубины. Соотношение показателей средней и максимальной глубины можно оценить через так называемый фактор формы озера, рассчитываемый следующим образом:

$$V_d = 3D_{\text{mean}} / D_{\text{max}},$$

где D_{mean} — средняя глубина и D_{max} — максимальная глубина.

Чем больше фактор формы озера, тем меньше площадь литоральной зоны. Относительная площадь литоральной зоны к площади озера ($S_{\text{littoral}} / S_{\text{lake}}$) определяется с учетом максимальной глубины (D_{max}), прозрачности воды по диску Секки (Z_{Secch}) и фактора формы водоема (Hakanson, 1999, цит. по Закономерности...2004):

$$S_{\text{littoral}} / S_{\text{lake}} = 1 - ((D_{\text{max}} - 2Z_{\text{Secch}}) / (D_{\text{max}} + 2Z_{\text{Secch}} \exp(3 - V_d^{1,5}))^{0,5})^{V_d}.$$

Таким образом, основные морфометрические характеристики водоемов, которые и составляют характеристики их как биотопов, взаимосвязаны.

Размеры водотоков очень разнообразны, их протяженность может составлять несколько метров, а протяженность крупных рек составляет тысячи километров (табл. 4.22). Протяженность, расход воды в реках связан с площадью водосборного бассейна, который может достигать миллионов кв. м и количеством осадков на водосборе. Великие

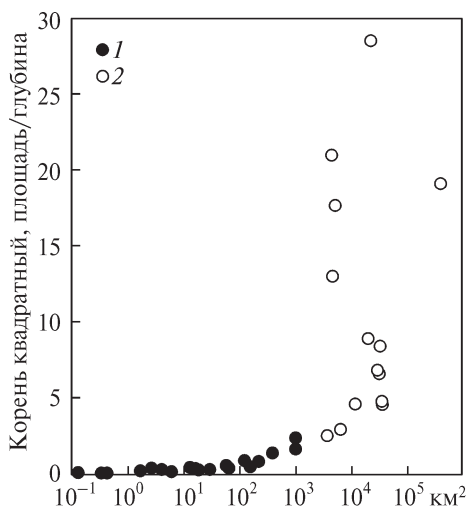


Рис. 4.13. Зависимость относительного размера озер (квадратный корень отношения площади к глубине, ось ординат) от их площади (км², ось абсцисс). 1 — площадь до 1000 км², 2 — более крупные водоемы

Таблица 4.22. Крупнейшие реки мира (по Львович 1971, Neiff, 1996)

Континент	1	2	3
Южная Америка			
Амазонка	212,5	5 711	6 437
Ориноко	17	870	2 151
Парана	16	2 278	3 998
Всего*	269,9	10 888	21 398
Отношение 2/1 = 40,3			
Северная Америка			
Миссури	17,3	3 184	6 020
Св. Лаврентия	14,1	1 274	4 000
Маккензи	7,9	1 784	4 241
Колумбия	7,3	660	1 954
Юкон	5,1	921	2 654
Всего	59,9	9 295	24 107
Отношение 2/1 = 155,1			
Европа			
Волга	8,0	1 380	3 700
Дунай	6,2	806	2 850
Печора	4,1	322	1 809
Нева	2,6	279	—
Рейн	2,2	143	1 312
Сев. Двина (с Сухоной)	3,5	355	1 302
Днепр	1,7	496	2 200
Рона	1,7	94	816
По	1,4	69	648
Висла	1,1	194	1 084
Всего	32,5	4 138	15 145
Отношение 2/1 = 127,3			
Африка			
Конго	39,7	3 968	4 700
Замбези	7,1	1 280	3 500
Нигер	6,1	1 100	4 200
Всего	56,7	9 630	20 683
Отношение 2/1 = 169,8			
Азия			
Янцзы	21,8	1 920	5 980
Брахмапутра	19,8	924	2 900
Ганг	18,7	1 047	2 506
Енисей	17,4	2 560	5 540
Лена	15,5	2 396	4 400
Иравади	13,5	424	2 100
Обь	12,5	2 455	5 410
Меконг	11	793	4 000
Амур	11	1 822	4 444
Инд	5,6	916	2 900
Колыма	3,8	637	2 513
Всего	171,3	18 872	60 203
Отношение 2/1 = 110,1			

Примечание: 1 — средний расход воды (1000 м³/с); 2 — площадь бассейна (1000 км²); 3 — длина (км), * всего, только для крупных рек

реки представляют собой существенные черты Лица Земли на целых континентах. На их водосборе происходит взаимодействие между гидросферой и сушей и они связывают континентальную часть гидросферы с океаном.

В Австралии и Антарктиде нет больших рек. Река Муррей — самая большая в Австралии — при большой площади водосборного бассейна в 107 200 км² имеет совсем небольшой расход — 352 м³ / с, т.е. сток одного м³ собирается с площади в 304,5 км², что почти в 3 раза больше, чем в среднем в Азии. Наименьшее соотношение площади бассейна и стока характерно для Амазонки, всего 26,9 км² / м³ стока.

Для водоема с замедленным стоком важна характеристика его объема, а для текучих вод важен расход воды, т.е. объем воды, проходящий через сечение потока в единицу времени. Он может достигать 212 000 м³/с (Амазонка), но только у 16 из 50 крупнейших рек он больше 10 000 м³/с. Длина рек Нил и Амазонка превышает 6000 км. Однако средняя длина крупнейших рек с расходом в 1000 м³/с и более составляет 2430 км, (в Северной Америке 2678 км, в Южной — 3056 км, в Азии — 3010, в Африке — 4136, Европе — 1682 км).

Водотоки разнообразны не только по размерам, но и по режиму водности, поскольку их размеры периодически меняются. Наиболее ярко это проявляется во время паводка. Так, сток р. Амур относительно зимнего расхода в период паводка возрастает в 200 раз: 40 000 м³/с против 150—200 м³/с, разливаясь на десятки километров (Богатов, 1994). В США суммарная площадь затопляемой разливами поймы около 1,5 млн. малых рек (средняя длина 1,6 км) составляет более 7,5 тыс. км², что практически равняется площади пойменных участков 8 крупных рек со средней длиной в 1250 км (Tokner, Stanford, 2002). В зависимости от размеров водотоков, ширина поймы может составлять от нескольких метров до нескольких километров и даже десятков километров. Большие реки Амазонии и их поймы в Бразилии занимают около 300 000 км² (Junk, Weber, 1996).

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ СТРУКТУРЫ, СВЯЗАННЫЕ С БЕРЕГОВОЙ ЛИНИЕЙ

Зона контакта водоема с берегом очень важна в обмене веществом водоема с ландшафтом, через нее происходит поверхностный сток в водоем, это зона гидродинамического воздействия воды на береговую линию. Различают несколько типов зоны уреза воды. Зона первого типа устроена таким образом, что крутой берег резко уходит под воду, прямо от уреза воды глубина быстро возрастает. Для второго типа

Берег, где пересекаются или сближаются различные поверхности раздела, можно назвать многократной границей.

Зайцев, 2006, с. 44

Таблица 4.23. Морфологические типы зоны уреза воды (по Закономерности..., 2004, с изменениями)

Зоны уреза	Тип 1	Тип 2	Тип 3
Общая характеристика	Узкая зона постоянного контакта воды, берега и атмосферы		Широкая зона вблизи уровня воды
Ширина	0,1—0,2 м	Менее 1 м	Более 1 м и до десятков м
Воздействие волн, течения	Есть, часто значительное	Есть, может быть значительным	Отсутствует
Влекомые наносы	Отсутствуют или мало	Имеются, в виде узкого пояса	Отсутствуют
Высшая растительность	Нет или специфичная (мхи, кустарнички)	Может отсутствовать если есть, то преимущественно травянистая	Всегда в большом количестве, в основном злаки
Дополнительные признаки	Наиболее часто профиль определяется корневой системой деревьев и кустарников, подходящих к воде, каменистым, скальным берегом или антропогенными факторами	Часто обусловлена рыхлостью и подвижностью грунтов (песчаный пляж, песчаная литораль)	Наличие кочек и впадин как следствие микрозональности растительности

характерно плавное понижение дна. У зон третьего типа наблюдается широкая переходная область вблизи уреза воды с перепадами глубин, углублениями, подъемом дна к поверхности. Особенности морфологии зон уреза определяют и экологические характеристики, табл. 4.23. Важно отметить, что зона контакта суши и водного объекта является местом не только активных физических, но и биологических процессов. Так, пограничные зоны в виде песчаных пляжей представляют собой мощный биологический фильтр (Эпштейн, 1963).

По типу уреза хорошо различаются два берега реки, если в излучине один берег подмывается (1 тип), а второй представляет собой пологую песчаную косу (2 тип).

Характер приурезной зоны оказывает значительное воздействие на распределение организмов, их обилие, поведение и даже успех репродуктивной активности гидробионтов. Наблюдения за лягушкой *Rana boylei* в одной из рек Калифорнии во время откладывания икры показали, что лягушки явно предпочитают местообитания с урезом воды третьего типа. При колебаниях уровня воды икра здесь в меньшей степени подвергалась негативным внешним воздействиям (высокая скорость течения, излишнее прогревание) и выживание яиц было выше (Kupferberg, 1996).

СВЯЗЬ С ВОДОСБОРНОЙ ТЕРРИТОРИЕЙ

Важной характеристикой поверхностных водоемов является размер их водосборной территории, с которой аккумулируется поверхностный сток. Водосборные площади имеют иерархическую структуру, большие включают в себя меньшие по размерам. Бассейны 34 крупнейших рек мира занимают территорию около 50 млн. км² (Львович, 1971), это около 38 % всей суши (без Антарктиды). Так, вся территория бывшего СССР представляла собой всего 4 гигантских водосборных бассейна: бассейн Атлантического океана, Северного Ледовитого, Тихого океанов и внутренний бессточный (без выхода в океан). Территории, не входящие в состав бассейнов крупнейших рек, являются бассейнами средних и малых рек с собственным стоком в море. Существуют и бессточные бассейны, без связи с океаном, например бассейн Волги. Аккумулированный в них сток рек испаряется.

На территории Украины 3 основных речных бассейна связаны с морем: бассейн Вислы (Балтийское море), бассейны Днепра, Дуная, Днестра, Южного Буга (бассейн Черного моря) и бассейн Дона (Азовское море) и все они принадлежат бассейну Атлантического океана. Множество небольших рек впадает непосредственно в море, не входя в состав больших речных бассейнов. О связи расхода воды с территорией водосборного бассейна дает определенную информацию отношение среднего стока к площади водосбора (Neiff, 1996). Если для бассейнов крупнейших рек Южной Америки он равен 40,3, то для остальных континентов в среднем 140,3 км²/м³/с. Это значит, что для обеспечения одинакового стока в Южной Америке «работает» в 3 раза меньший водосборный бассейн, что вызвано большим количеством осадков и говорит о связи с меньшей территорией суши. Водосборный бассейн самых больших рек может функционировать только благодаря тому, что весь он насыщен малыми водотоками. Так, в бассейне Днепра имеются три большие реки общей протяженностью 4092 км, 40 средних рек общей длиной 10 968 км, 1383 малых (длиной более 10 км) рек общей протяженностью 32 153 км и 15 380 еще меньших рек (средняя длина 4,3 км) общей протяженностью 67 156 км. Всего по бассейну густота речной сети составляет 0,23 км/км², т.е. на каждый километр речной сети приходится около 4 км² водосбора (Паламарчук, Закорчевна, 2001).

**...минимальной
единицей экосистемы
следует считать
не один водоем, а всю
площадь водосбора.**

Одум 1975, с. 26

Значительно различается температурный режим в водоемах различного типа и географического положения в различные сезоны и время суток.

Константинов, 1986, с. 43

ТЕРМИЧЕСКИЙ РЕЖИМ ВОДОЕМОВ

В отличие от океана, который в основной своей массе стабильно холодный, термические характеристики континентальных водоемов весьма разнообразны. Нижний предел температуры во внутренних водоемах, доходящий до $-7\text{ }^{\circ}\text{C}$ и даже $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$, определяется тем, что минерализованные воды имеют более низкую точку замерзания, чем пресные. На другом полюсе — горячие источники, где температура воды может достигать точки кипения. В источнике Хохутка на склонах одноименного вулкана на Камчатке температура воды доходит до $80\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Хмелева и др., 1985). На многие водоемы воздействуют антропогенные факторы термического характера, в водоемах-охладителях тепловых и атомных электростанций температура может превышать $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Мордухай-Болтовской, 1975, Протасов и др., 1991). Тепло антропогенных источников, однако, играет относительно небольшую роль в формировании термического режима, основными источниками тепла для большинства водоемов являются солнечное излучение и атмосфера. Максимальная летняя температура в озерах и водотоках высоких широт редко достигает $+25\text{ }^{\circ}\text{C}$, в тропиках редко превышает $+32\text{ }^{\circ}\text{C}$, хотя малые водоемы могут нагреваться и до более высоких температур (Ward, Stanford, 1982). Термические характеристики определяется преимущественно широтой местности, сезонными климатическими колебаниями температуры. Характер изменений и уровень температуры в той или иной точке водной толщи связан с плотностными характеристиками воды (которые, в свою очередь, зависят от температуры) и гидродинамическим фактором перемешивания. Температура текучих вод, где высока турбулентность, обычно близка к температуре окружающего воздуха и грунта. Благодаря большой теплоемкости, температура воды в водоеме относительно температуры атмосферного воздуха долго остается более низкой весной и более высокой осенью.

«Солнечное тепло поглощается тонким поверхностным слоем, нагревая воду. Однако из-за малой теплопроводности воды тепло почти не передается на глубину. Поэтому основная масса тепла от поверхности в нижележащие слои переходит главным образом путем вертикального перемешивания (ветрового, конвективного и турбулентного) в континентальных сравнительно мелководных водоемах» (Федоров, Гильманов, 1980, с. 383).

Типизировать термические характеристики водоемов можно следующим образом (табл. 4.24).

Термические характеристики континентальных водоемов зависят от множества факторов. На термический режим водотоков (суточные и годовые колебания температуры, характер периодичности изменений температуры, минимальные и максимальные сезонные значения температуры) влияют три главных или первичных и не менее десяти вторичных

факторов. К первичным относятся инсоляция, климатические условия, гидрологические характеристики. Вторичные — это топография и форма русла, характер и обилие прибрежной растительности, широта местности и высота над уровнем моря, подземные воды, притоки, питающий источник (Ward, 1985). Как отмечалось раньше, основным фактором изменения термических условий в большинстве внутренних водных объектов является солнечная радиация.

Классификация водоемов и водотоков по уровню температуры довольно условна. К холодным водоемам можно отнести полярные и высокогорные водоемы, где климатические условия определяют низкую температуру воды. На некоторых участках водотоков с гляциальным (ледниковым) питанием температура лишь немногим выше температуры тая-

Таблица 4.24. Термические характеристики водных объектов

Критерий типизации	Характеристики	Типы водных объектов
Источник тепла	Космический Термический режим определяет солнечная радиация Геологический Термический режим определяют геотермальные явления Антропогенный (технический) Полная или значительная зависимость от антропогенного фактора	Естественные Естественные термальные В основном искусственные, некоторые естественные
Общий характер термических условий, уровень температуры	Температура не выше +4—5 °С Температура может колебаться от 0 до +30 °С Температура выше +30 °С	Холодные Умеренные, средние Теплые, горячие
Термические условия во времени	Термический режим зависит от непредсказуемых внешних факторов (геологических, антропогенных) Диапазон температур в течение длительного времени изменяется в узких пределах. Сезонность выражена слабо Диапазон температур в течение года значителен, сезонность хорошо выражена	С неустойчивым режимом Со стабильным режимом С циклическим режимом
Термические условия в пространстве водоема	Значительные термические градиенты отсутствуют Существуют термические градиенты по горизонтали, протяженности Существуют термические градиенты по глубине Существуют выраженные как горизонтальные, так и вертикальные градиенты	Термические условия пространственно довольно однородны Выражена горизонтальная неоднородность Выражена вертикальная неоднородность Термическая разнородность по горизонтали и вертикали

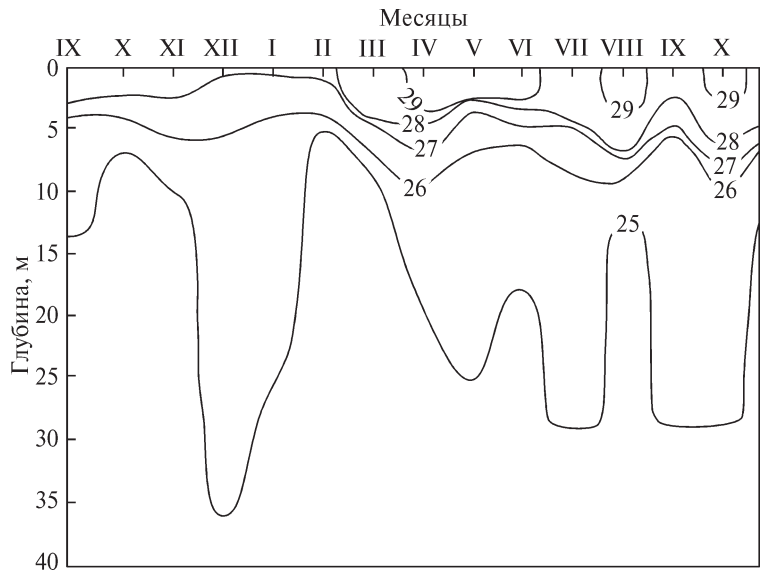


Рис. 4.14. Изменения по глубине (вертикальная ось) и температура воды (°C) в течение года в водохранилище Пэнсун (Малайзия) (по Anton, 1994)

ния льда. Не отмечается высокая температура и в полярных водоемах, где ледостав отсутствует всего 1—2 месяца в году. Что касается выделения «теплых» водоемов, то здесь температурные границы также условны. По данным физиологов (Шмидт-Ниелсен, 1982) верхний предел температуры активной жизни животных близок к +50 °C, однако для многих организмов, не только животных, но и прокариот, более толерантных к экстремальным температурам, реальный порог нормальной жизнедеятельности гораздо ниже, не более +30—35 °C (Мордухай-Болтовской, 1975). Следует отметить, что и в поверхностных слоях океана температура редко бывает выше 30 °C. К теплым водоемам могут быть отнесены тропические естественные и технические водоемы, получающие подогретые стоки. К группе горячих водоемов можно отнести термальные, вулканические или особо сильно подогретые технические с температурой от +35—40° почти до температуры кипения (при том, что последняя изменяется соответственно атмосферному давлению).

Постоянная температура водоема в течение длительного времени — явление достаточно редкое.

Термический режим водоемов зависит от высоты рас-

«Вид карпозубых рыб *Suprinodon diabolus* живет в источнике, известном под названием Чёртовой дыры, где по меньшей мере в течение последних 30 000 лет температура (3,9 °C), вероятно, почти не изменялась (Brown, Feldmeth, 1971)» (Шмидт-Ниельсен, 1982, с. 307).

положения над уровнем моря. С высотой температура воды в водоемах, как правило, снижается. Исследования более 30 исландских озер (высота над уровнем моря от 10 до 850 м) показали, что летняя температура и высота над уровнем

моря связаны отрицательной корреляцией ($r = -0,689$) (Malmquist et al. 2000).

В тропиках, в относительно постоянных климатических условиях довольно мало изменяется и температура воды в водоемах. Так, в водохранилище Пэнсун (Pansun) в Малайзии (3° с.ш.) в течение всего года температура на глубине 0—5 м составляла $+27-29^\circ\text{C}$ (Anton, 1994) (рис 4.14). В оз. Танганьика средняя температура верхнего полуметрового слоя воды в 1946—1947 гг. составила $23,8^\circ\text{C}$, в 1973 г. — $24,20^\circ\text{C}$, в 1993—1994 гг. — $24,18^\circ\text{C}$, т.е. изменилась всего на $0,4^\circ$. При этом среднемесячная температура воздуха за период с 1964 по 1990 гг. возросла на $0,7^\circ\text{C}$. Правда, колебания среднемесячной температуры воздуха за этот период на северной оконечности озера (3° ю.ш.) составили $22-26^\circ\text{C}$, а на южной (9° ю.ш.) — $16-23^\circ\text{C}$ (Plisnier, 2001).

В водоемах умеренной зоны колебания температуры зависят прежде всего от ее климатических изменений. Например, в подмосковном оз. Глубоком ($55^\circ45'$ с.ш.) в безледный период температура на поверхности может колебаться от 4 до 26°C (Щербаков, 1967).

Временное постоянство температуры влияет и на пространственную однородность термических условий. В уже упомянутом тропическом водохранилище Пэнсун при температуре поверхностного слоя $+27,5^\circ\text{C}$, на глубине 30 м температура всего на $3,5-4^\circ\text{C}$ ниже. Многолетние данные, полученные на о. Танганьика (Plisnier, 2001) показывают, что средняя температура воды на глубине 100—300 м изменяется в очень узком диапазоне: $23,3-24,2^\circ\text{C}$. В африканском оз. Туркана (2° с.ш.) годовичные колебания температуры также очень невелики — $27,2-29,4^\circ\text{C}$, при глубине более 80 м снижение температуры в придонных слоях оставляет не более 1°C (Kolding, 1992).

В небольших реках изменения температуры воды по сечению потока и по протяженности незначительны. В отдельных случаях разница между температурой воды у берега и на середине реки может достигать $0,6-0,8^\circ\text{C}$, а между температурой на поверхности и у дна всего $0,1-0,4^\circ\text{C}$ (Комулайнен, 2004). Также достаточно стабилен термический режим на отдельных участках крупных водотоков, что определяется перемешиванием водных масс в потоке.

«Термический режим реки Волги имеет основные речные черты — вертикальную гомотермию и некоторое неравенство температур в поперечном разрезе. Максимальные летние температуры воды на стрежне реки не превышают $24-25^\circ\text{C}$. Годовой ход температуры очень плавный» (Жадин, 1948, с. 419).

Однако по протяженности водотоков, особенно крупных, наблюдается более или менее сильное изменение температуры. Например, в каскаде днепровских водохранилищ

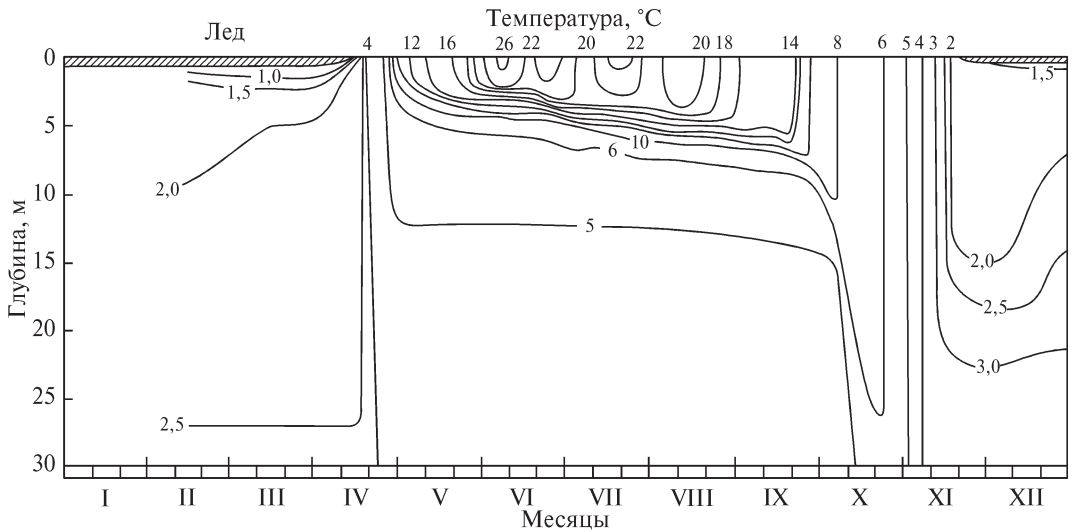


Рис. 4.15. Изменение температуры в оз. Глубоком (по Щербаков, 1967). Заштрихованные области — время ледостава

(протяженность более 1000 км) в весенний период переход температуры воды через 0,2 °С в нижнем Каховском происходит на 18 дней раньше, чем в Киевском. В период охлаждения водных масс различия в температуре по протяженности каскада могут достигать нескольких градусов (Денисова и др. 1989). В водоемах различных высотных поясов и климатических зон температура может существенно различаться даже в одном регионе. Материал для такого сравнения дают исследования водотоков Узбекистана (Тальских, 1991). В горной зоне средняя температура колебалась от 10,1 до 16,0, в предгорном поясе — от 16,5 до 24,7 и на равнине, в степной зоне — от 18,0 до 27,0 °С. Температура пересекающих разные климатические зоны водотоков, естественно, изменяется по протяженности потока.

Существует отрицательная зависимость между высотой над уровнем моря и среднегодовой температурой и в тропических речных системах (Ward, 1985). Например, в реке Пурэру (Purugu), Новая Гвинея, диапазон температуры при изменении высоты над уровнем моря составляет 9,1—26,5 °С (табл. 4.25).

Таблица 4.25. Изменение средней температуры в реке Пурэру на участках, расположенных на разной высоте над уровнем моря (по Ward, 1985)

Высота над уровнем моря, м	Средняя температура, °С	Диапазон температуры, °С
3500—4000	11,4	9,1—14,4
1000—1500	23,0	20,8—24,9
20—100	24,7	23,8—26,5
10	25	24,1—26,5

Существенное значение в термическом режиме водотоков могут играть связанные с ними водоемы. Поступление воды в нижний бьеф Красноярской ГЭС происходит из нижних холодных слоев водохранилища, что привело к резкому снижению (в среднем на 10 °С) температуры воды летом, повышению на 6 °С осенью и на 2—3° зимой. Понижение температуры воды в реке в летний период отмечается на протяжении 800 км вниз по течению от плотины! (Долгих и др. 2008)

Закономерности изменения температуры в водоемах умеренной зоны в течение года можно рассмотреть на примере одного из хорошо изученных в этом отношении озер — Глубокого (Щербаков, 1967, рис. 4.15).

В летний период водная масса озера, глубина которого достигает 31 м, резко разделяется на очень устойчивые, сохраняющиеся в течение всего лета, термические зоны (рис. 4.15). Толщина верхнего слоя — эпилимниона — в начале лета составляет 1,5—2 м, а к концу лета он постепенно расширяется до 5—6 м в глубину. Этот период четкой летней стагнации, стабильного состояния продолжается до начала осени. Температура в нижнем слое — гипolimнионе — в период летней стагнации практически постоянная: на глубине 10 м она колеблется в пределах 5—8 °С, а глубже 15 м обычно не превышает 4—5 °С. Снижение температуры воздуха в осенний период приводит к постепенному выравниванию температуры по всей толще воды, в условиях данного озера период осенней гомотермии длится 20—30 дней. Температурные условия в озере в этот период определяются погодными условиями.

«При сильных ветрах и низкой температуре воздуха сильно охлаждается вся водная толща, и температура воды даже на максимальной глубине может падать до 2,5° и даже до 2°С. Если же погода в предледоставный период маловетренная, то и при низкой температуре воздуха сильно охлаждаются только верхние слои воды, в более глубокие сохраняют температуру 3—3,3 °С» (Щербаков, 1967, с. 79).

В самом начале весны, при стаивании снега и увеличении инсоляции, происходит незначительное подледное прогревание озера, однако достаточное для начала термических конвекционных процессов, способствующих началу весеннего перемешивания воды. После вскрытия озера перемешивание происходит под действием ветра. Описанная картина типична для множества водоемов умеренной зоны. Для них характерна такая динамика термических процессов, когда разнородные по термическим характеристикам водные массы периодически сменяются однородными.

Примером водоемов, где хорошо выражены как горизонтальные, так и вертикальные термические градиенты, могут служить водоемы-охладители энергетических станций. Горизонтальный градиент температуры обусловлен технической

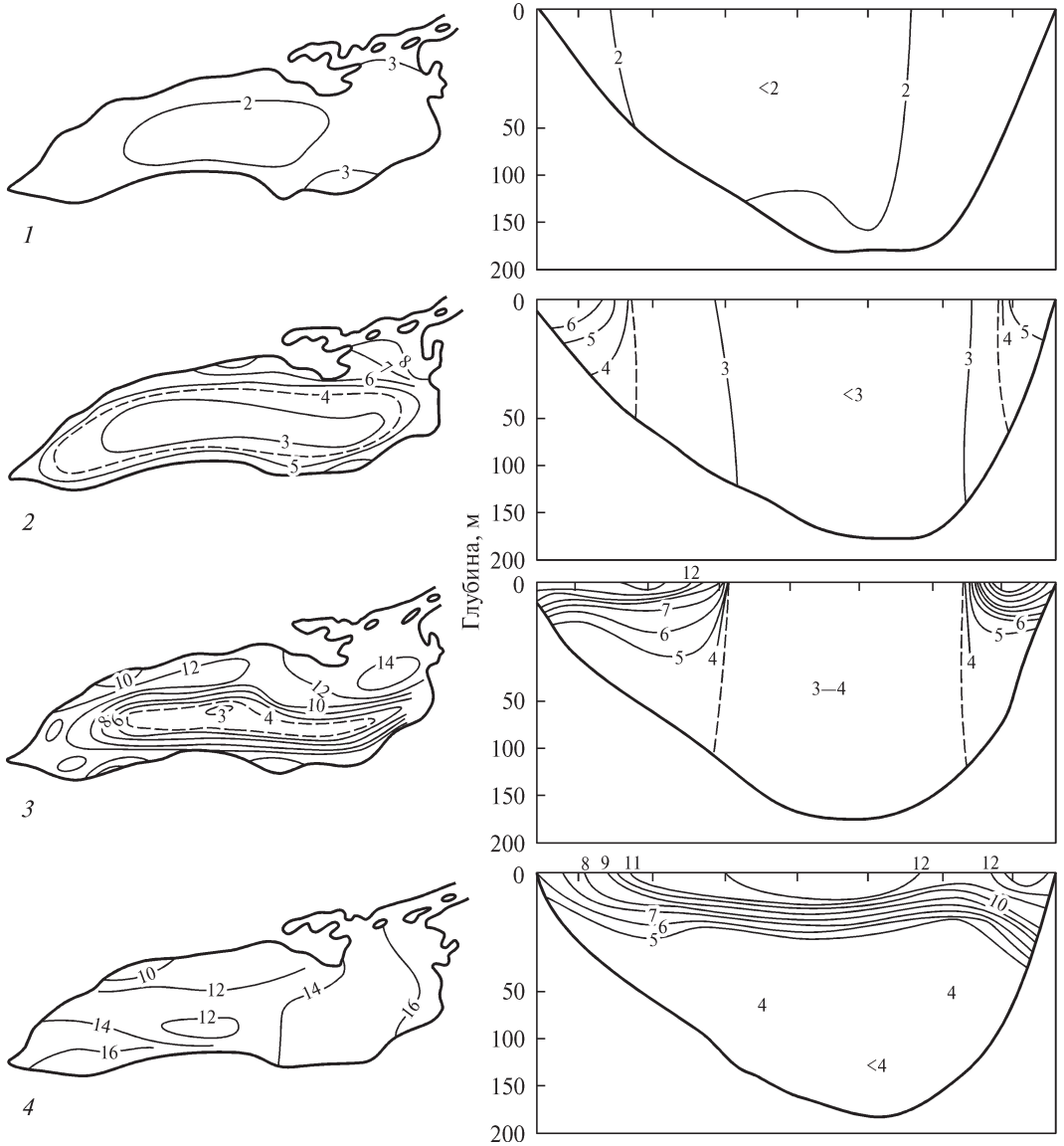


Рис. 4.16. Явление термобара в озере Онтарио (по Хендерсон-Селлерс, 1987):

1 — распределение изотерм в озере в конце апреля, 2 — в конце мая, 3 — в начале июня, 4 — в конце июня

целью такого водоема, а именно охлаждением воды, которая на одном участке поступает нагретой и забирается из водоема охлажденной на другом участке. По причине различия плотности водных масс с разной температурой, неизбежно возникает вертикальный градиент, более или менее выраженная термическая стратификация. Сходные термические условия могут наблюдаться и в отдельных участках крупных водоемов, в которые сбрасывают подогретую воду электростанций. Так, в Мошковичском заливе Ивановского водохранилища на Волге, куда сбрасываются воды Конаковской ТЭС, температура воды в летний период достигает 32 °С, что на 8 °С выше температуры воды в других участках водохранилища (Голованов и др., 2005).

Еще один пример сложных термических условий, когда наблюдается и вертикальная, и горизонтальная термическая гетерогенность, дают крупнейшие озера умеренной зоны — Гурон, Онтарио, Ладога. В весенний и осенний периоды мелководья и глубоководная часть прогреваются и охлаждаются с разной скоростью, что вызывает возникновение так называемого термобара, термического барьера (рис. 4.16). Термофронт в виде вертикальной завесы с максимальной плотностью воды и температурой около 4 °С отделяет прибрежную зону, в которой (в весенний период) хорошо выражена стратификация. В осенний период мелководья остывают быстрее глубоководной части озера, что также приводит к образованию термобара. Однако теперь температура глубоководной зоны выше 4 °С, а мелководной — ниже. Описанная ситуация не только существенно разнообразит термические условия, но и способствует формированию своеобразных плотностных течений.

ГИДРООПТИЧЕСКИЙ РЕЖИМ ВОДОЕМОВ

Количественные и качественные (спектральный состав) характеристики подводной освещенности в континентальных водоемах зависят от многих факторов. Если в океане огромные массы воды очень сходны по оптическим характеристикам и в основном слабо освещены или совершенно лишены света, то в континентальных водах, относительно масштабов водоемов, можно наблюдать самые разные сочетания светового режима (табл. 4.26), связанные с различными факторами.

Основным источником световой энергии является солнечное излучение. Эта энергия поступает в виде прямого излучения и рассеянного небесным сводом и облаками. Отраженное Луной излучение солнца невелико, однако им нельзя пренебрегать в плане светового сигнального фактора. В отличие от океана, биологический источник света в континентальных водоемах практически отсутствует.

«Светящиеся организмы обитают только на суше и в море, в пресных водах и соленых озерах их нет (хотя нельзя исключить, что где-нибудь в глубинах неисследованных соленых озер они когда-нибудь будут найдены). С точки зрения экологической биофизики водных систем, биолюминесценция — чисто морское явление, обнаруженное при солености от 10 ‰» (Гладышев, 1999, с. 19).

Одна из особенностей светового режима в континентальных водах, в отличие от океана, зависимость от рельефа местности, от биологических и антрополических факторов. Технические источники света могут играть значительную роль в искусственных водоемах, аквакультуре, водоемах больших городов и т.п.

...свет обуславливает существование, разнообразие и красоту всех гидробионтов.

Зернов, 1949, с. 320

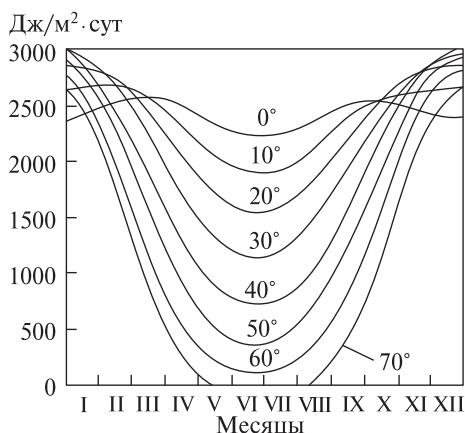
Географическое положение водоемов определяет общее количество поступающей солнечной радиации. Вращение Земли вокруг Солнца по эллиптической орбите и собственное вращение планеты вокруг наклонной оси приводит к неравномерному поступлению световой энергии на поверхность планеты в широтном и сезонном аспектах. На экваторе радиация составляет с небольшими колебаниями около $2500 \text{ Дж/м}^2 \cdot \text{сут}$ на широте 10° колеблется от 2000 до 3000 зимой и летом, на широте 50° от 500 до $3000 \text{ Дж/м}^2 \cdot \text{сут}$ (рис. 4.17).

Прямое и рассеянное излучение имеет различные характеристики отражения и проникновения в воду, поэтому имеет значение соотношение этих видов излучения, которое зависит от атмосферных явлений. Например, снижение облачности в районе оз. Чудского (эст. — Peipsi) от 8 баллов весной и осенью до 6,5 баллов летом приводит к тому, что весной и осенью преобладает рассеянное излучение (около $200 \text{ МДж/м}^2 \cdot \text{мес}$) над прямым ($100 \text{ МДж/м}^2 \cdot \text{мес}$), а в летний период наоборот, преобладает прямое излучение — 300 и $350 \text{ МДж/м}^2 \cdot \text{мес}$, соответственно (Lake Peipsi, 2001).

Таблица. 4.26. Факторы, определяющие режим освещенности в континентальных водоемах

Факторы	Характер фактора	Действующий фактор
Источник света	Космический Антропоический	Солнечное излучение Антропогенные факторы
Факторы, влияющие на поступление света извне	Географическое положение Атмосферные явления Рельеф местности	Продолжительность светового дня, высота солнца над горизонтом Интенсивность и характер облачности Экранирование внешнего излучения элементами рельефа вплоть до полной невозможности проникновения (подземные водоемы)
	Биологические	Экранирование внешнего излучения околородной, прибрежной, водной растительностью
	Антропоические	Экранирование света техническим сооружениями, вплоть до полного отсутствия естественной освещенности
Факторы, влияющие на ослабление света в воде	Химические	Влияние веществ, определяющих поглощение света, на цветность воды
	Физические	Поглощение и рассеяние света водой Взвешенные частицы, определяющие мутность
	Биологические	Органические частицы неводного происхождения, определяющие мутность Органические автохтонные частицы, в том числе водные живые организмы, определяющие мутность

Рис. 4.17. Сезонные изменения солнечной радиации ($\text{Дж}/\text{м}^2 \cdot \text{сут.}$) на разных широтах в южном полушарии (по Davis, Walmsley, 1985)



Рельеф местности самым непосредственным образом влияет на режим поступления в водоемы солнечного света: от совершенно открытых степных водоемов — до горных потоков в узких ущельях, куда вообще может не проникать прямой солнечный свет. Водные объекты в пещерах полностью изолированы от солнца.

Экранировать солнечное излучение также может растительность. В тропическом лесу, где кроны деревьев плотно сомкнуты, поверхности почвы достигает всего 0,1 % падающего света, соответственно, световой режим небольших водоемов и водотоков также очень скуден. Плавающие на поверхности растения, ряска, телорез, водный гиацинт, могут полностью закрывать водное зеркало водоемов. Заросли рогоза широколистного при 50—60 % покрытия экранируют до 60 % света, при 90 % покрытия в воду поступает всего 25 % внешнего излучения (Романенко, 2004).

Прибрежные постройки, мосты и т.п. могут экранировать прямой солнечное излучение. Малые водотоки в урбанизированной среде часто закрывают в трубопроводы, коллекторы, полностью исключая попадание света. Это относится и к специальным искусственным водотокам (каналам), большие участки которых могут проходить в закрытых водоводах. К этой категории следует отнести и технические водные объекты, системы охлаждения предприятий, подземные водохранилища и другие.

Прозрачность воды в различных водоемах изменяется в очень широком диапазоне и определяют её различные факторы. На количество проникающего в воду света влияют и характеристики самой воды, ее прозрачность. Прозрачность воды, измеренная в континентальных водоемах при помощи диска Секки, колеблется в широких пределах, табл. 4.27.

В одном и том же водоеме прозрачность воды может значительно изменяться в течение года и в различных его участ-

ках. Она также некоторым образом связана с географической зональностью водоемов. Так, прозрачность воды в водохранилищах Верхней, Средней и Нижней Волги в период исследований (1979—1995 гг.) изменялась, соответственно, в пределах 0,2—2,5 м, 0,5—1,8 м и 1,2—2,6 м. Средние величины имели тенденцию к увеличению прозрачности в направлении к наиболее глубокому нижнему участку Волги, принимающему незначительный объём боковых притоков. На глубину видимости белого диска во всех водохранилищах проникает чуть более 5 % падающей радиации (Минева, 2005).

Одним из основных факторов ослабления света в воде является повышение мутности за счет увеличения содержания взвешенных неорганических или органических частиц в водной толще.

«Прозрачность воды в южной части Тилигульского лимана мало изменяется во времени и практически не зависит от ветро-волнового режима. Диск Секки практически в любое время года виден на дне и на участках с глубиной до 7 м. В средней части лимана преобладает прозрачность 2—4 м. На северном участке она резко уменьшается до 0,6—0,8 м. Здесь этот показатель формируется под влиянием ветро-волновых явлений, поступления речных и склоновых вод, содержащих взвешенный материал. Прозрачность воды в прибрежных областях значительно ниже, чем в открытой части водоема» (Тимченко, 1990, с. 89—90).

Биологические факторы светового режима также важны. Увеличение обилия планктона повышает общую мутность, ослабляя при этом освещенность. Зависимость между содержанием хлорофилла в планктонных водорослях и прозрачностью воды по диску Секки, установленная В.В. Бульоном (1977), показывает, что при увеличении количества хлорофилла прозрачность снижается по экспоненте:

$$S = (6,46 \pm 0,62) \text{ Chl}^{-(0,46 \pm 0,04)},$$

где S — прозрачность в метрах, Chl — содержание хлорофилла в мг/м^3 .

На основании данных, полученных при исследованиях на оз. Гарда в северной Италии (Gilebbi et al., 2001), зависи-

Таблица 4.27. Прозрачность воды некоторых водоемов (по Choinski, 2000)

Озера	Диапазон прозрачности, м (в скобках — максимальные значения)
Машу, Япония	22,0—25,4 (41,6)
Байкал, Россия	5,0—25,0 (40,6)
Хубсугул, Монголия	13,0—30,0
Гарда, Италия	10,2—21,6
Товадо-Ко, Япония	8,0—16,5
Гурон, США, Канада	12,0—14,0

мость между прозрачностью воды по диску Секки и развитием фитопланктона описывается уравнением

$$S = 1101,3 F^{-0,583},$$

где S — прозрачность в метрах, F — численность фитопланктона клеток /см³.

Прозрачность воды в оз. Гарда оставалась неизменной до глубины 17 м при численности клеток водорослей до 1000 кл. /см³, затем снижалась до 5 м при численности клеток 9—10 тыс. /см³. Строго говоря, прозрачность снижается за счет развития не только хлорофиллсодержащих организмов, но зоопланктона и бактерий, обилие которых прямо зависит от развития водорослей.

Прозрачность воды и морфометрические характеристики водоема взаимосвязаны. При малой глубине возрастает вероятность волнового взмучивания донных осадков и снижения прозрачности. Эти характеристики связаны в понятии оптической глубины — соотношения между прозрачностью воды по диску Секки (Z_{Secch}) и средней глубиной (D_{mean}). Степень зарастания водоемов растительностью (q , %) зависит от оптической глубины следующим образом:

$$q = 37,5 (Z_{\text{Secch}} / D_{\text{mean}}).$$

Если прозрачность совпадает со средней глубиной, то площадь зарастания озер составляет около 37 % (Закономерности..., 2004).

Фактором, повышающим прозрачность воды, является фильтрационная деятельность различных гидробионтов, прежде всего двустворчатых моллюсков, ветвистоусых ракообразных, губок, мшанок. Так, в американском оз. Эри после вселения дрейссены (*Dreissena polymorpha*) прозрачность в среднем за вегетационный сезон увеличилась на 85 % — с 5,3 в июле 1988 г. до 10 м в июле 1990 г. (Leach, 1993). После вселения этого вида моллюсков в охладитель Хмельницкой АЭС прозрачность увеличилась с 1,5 м до 2,5—3 м.

ГИДРОДИНАМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ПОВЕРХНОСТНЫХ ВОД СУШИ

Количественные показатели подвижности водных масс колеблются в широких пределах. Она может быть почти незаметной в небольших замкнутых водоемах и чрезвычайно интенсивной в бурных стремительных потоках. Текучие воды образуют разнообразные водотоки: ручьи, реки, каналы. Создаются так называемые лотические условия (лат. *lotio* — омовение). В водоемах, где нет направленных постоянных стоковых течений, напр. в озерах, прудах, формируются лентические условия (лат. *lenteo* — медленно двигаться, *lenio* —

...вода озера рассматривается как жидкое тело, находящееся целиком или частично в движении.

Хатчинсон, 1969, с. 21

успокаивать). Хотя абсолютно четкой границы между ними провести нельзя, однако в самых общих чертах такой подход пригоден для дифференциации двух основных типов континентальных вод — рек и озер, водоемов и водотоков. Гидродинамические процессы в континентальных водах подчиняются тем же физическим законам, что и в океане, однако, в силу малых пространственных масштабов, даже очень малые изменения играют здесь важную экологическую роль.

Течения во внутренних водоемах классифицируют по направлению, форме перемещения и физическим свойствам водных масс, их локализации, устойчивости (табл. 4.28).

Направленное перемещение водных масс под действием силы тяжести определяет стоковые течения. Скорость таких течений зависит от уклона местности и русла потока, а также его морфологии. При плоском рельефе энергия стока настолько мала, что эрозия не происходит и сформированные потоки не образуются даже при высокой увлажненности. Например, в Приамурской низменности плоские участки лишены речной сети, хотя здесь выпадает большое количество осадков (Львович, 1971). Разнообразие рельефа определяет и разнообразие гидродинамической картины.

В горном ландшафте уклон, как правило, довольно велик. Исследования морфометрии горных потоков в южной

Таблица 4.28. Гидродинамические условия и процессы в континентальных водоемах

Процессы и условия	Характеристики
Происхождение или причины	Гравитационные стоковые течения Плотностные течения и перемещения Ветровые течения Перемещение под действием силы Кориолиса Перемещение, вызванное антропогенным воздействием
Степень охвата водной массы	Водоемные Локальные
Однородность и целостность условий	Однородные лотические Однородные лентические Смешанные
Постоянство и периодичность во времени	Постоянные Временные сезонные (циклические) Временные погодные, климатические
Характер перемещения частиц воды	Ламинарное Турбулентное Колебательное Волновые явления, сейши
Гидродинамическое воздействие на ложе водоема	Размывание, разрушение Седиментация, накопление осадков

Калифорнии показали, что здесь уклон составляет от 0,014 до 0,115 м/м (перепад высоты в метрах на 1 м участка потока) и существует определенная периодичность расположения по длине потока небольших плесовых участков (Chin, 2002). Такая морфометрическая повторяемость характерна и для других водных объектов.

«Продольный профиль рек Восточной Фенноскандии носит ступенчатый характер, представляющий собой ряд порожистых участков со сосредоточенным падением, чередующихся с плесами, озерами и озеровидными расширениями. Порожистые участки мелководные, как правило, неширокие, со скоростями течения 2–3 м/с, а иногда и более. Плесовые участки, часто переходящие в проточные озера, имеют большую ширину и глубину, скорость течения в межень порядка 0,1–0,15 м/с» (Комулайнен, 2004, с. 30).

Скорость стоковых течений снижается от истоков к устью реки. В Волге до ее зарегулирования в верхней части скорость течения составляла 0,8–1,2 м/с, при разливах 2,35–3,20 м/с, а в нижнем течении в межень снижалась до 0,34 м/с (Зернов, 1949). В проточных озерах и водохранилищах стоковые течения довольно медленны. В каскаде днепровских водохранилищ скорость составляет 1,5–7,0 см/с, в многоводные годы увеличиваясь до 2,7–11,7 см/с, в Днепро-дзержинском водохранилище весной могут наблюдаться стоковые течения до 0,2–0,25 м/с (Денисова и др., 1989).

Плотностные течения образуются при взаимодействии водных масс разной плотности. Изменение плотности вызывает нагревание или охлаждение воды, изменение количества взвесей, растворенных солей. Вследствие различий плотности воды образуется пространственная термическая неоднородность, приводящая к погружению более плотных вод и замещению их менее плотными. Формируются плотностные течения. Граница термофронта при горизонтальной термической неоднородности (термобаре) представляет собой не только границу термических зон, но и границу областей различных течений. По термофронту происходят вертикальные перемещения, преимущественно в виде погружения водных масс или даунвеллинга (англ. — *downwelling*), что способствует их перемешиванию.

Ветровые течения образуются при взаимодействии поверхностных вод и перемещающихся воздушных масс. Скорость ветровых течений в поверхностных слоях составляет 0,4–7,0 % скорости ветра над водной поверхностью. В частности, для днепровских водохранилищ (Каневского, Днепро-дзержинского, Запорожского) этот ветровой коэффициент близок к 1,4–2,0 %, для остальных (Киевское, Кременчугское, Каховское) он выше — 2,7–3,4 %. С учетом вероятности ветров в районе этих водоемов, скорость ветровых течений в первом случае 7–10 см/с, во втором — 10–17 см/с (Денисова и др., 1989). Важна продолжительность такого воздей-

ствия, поскольку, благодаря силам вязкости, в гидродинамическое взаимодействие вступают все новые глубинные слои воды. Смещение водных масс при ветровом течении приводит к образованию компенсационных течений обратного направления с вдвое меньшей скоростью.

При ветровом воздействии образуются своеобразные гидродинамические явления — циркуляции Лэнгмюра, точная физическая природа которых еще не совсем ясна. Вдоль направления ветра образуются зоны, в которых вода погружается и поднимается по замкнутым траекториям, образуя зоны расхождения (дивергенции) и схождения (конвергенции) водных масс. Зоны конвергенции можно наблюдать по полосам пены, расстояние между которыми в океане достигает 300 м, а в озерах и водохранилищах — от 2 до 25 м (Гладышев, 1999). В зонах конвергенции происходит быстрое и концентрированное погружение поверхностной воды со скоростью 1—10 см/с. На лиманах Северо-Западного Причерноморья циркуляции Лэнгмюра образуются при скорости ветра 6—15 м/с и температуре воздуха ниже температуры поверхности воды (Тимченко, 1990). Ширина между полосами конвергенции достигает здесь 5—10 м, что в большинстве случаев близко к глубине водоемов. Вертикальная составляющая движения вод в этих циркуляциях способствует сильному перемешиванию водных масс, а также влияет на распределение взвесей, организмов планктона.

В крупных водохранилищах, где расстояние разгона ветра велико, а стоковые течения незначительны, ветровое воздействие существенно изменяет картину поверхностных течений. Так, в Киевском водохранилище при ветрах южного направления (вдоль продольной оси, против стоковых течений) происходит значительная деформация поля течений с образованием замкнутых циркуляций. Левобережная часть водохранилища заполняется циклональными циркуляционными вихрями, в которых участвуют потоки мощностью до 800—1200 м³/с, что всего в 2—3 раза меньше транзитного расхода воды (Денисова и др. 1989).

Воздействие ветра в крупных водоемах выражается и в сейшевых явлениях. При сильном, постоянном и продолжительном ветре происходит нагон и локальное повышение уровня воды у одного берега при соответственном снижении уровня у противоположного. Поверхность воды и даже термоклин приобретают наклон. Поскольку вода под действием силы тяжести стремится возвратиться в исходное положение, образуются затухающие колебания. При этом в средней части озера, в области так называемого узла, уровень остается постоянным. Например, в Чудском (Peipsi) озере (площадь 2611 км²) такие колебания (сейши) могут достигать 60—75 см, а затухание колебаний длится 1—3 суток (Lake

Reipsi...2001); в озере Эри ветровые нагоны превышают 1 м (Хендерсон-Селлерс, 1987). Для зоны литорали сейши представляют собой как бы приливно-отливные явления в миниатюре, но без строгой периодичности последних.

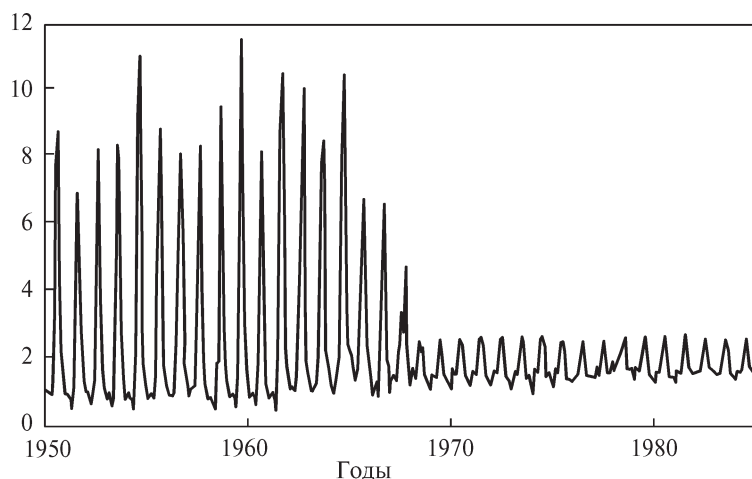
«...сейши представляют собой колебание воды всего озера около неподвижных линий совершенно точно так, как колебается вода в корыте, причем уровень посередине остается неизменным, а в обоих концах попеременно поднимается и опускается» (Дарвин, 1923, с. 19).

Перемещение воды под действием силы Кориолиса вызывают инерционные силы вращения Земли. Так называемая переносная скорость (Караушев, 1969), т.е. скорость перемещения вместе с поверхностью планеты, достигает максимальных значений на экваторе: $40\,076\,000\text{ м} / 86\,400\text{ с}$ (продолжительность суток, т.е. полного прохождения длины экватора) = $463,8\text{ м/с}$. Если поток течет с севера на юг, то переносная скорость будет увеличиваться, а силы инерции будут смещать его к правому берегу. Если поток течет в обратном направлении, то скорость переноса снижается и силы инерции направлены на восток, снова к правому берегу. Действие подобного перемещения можно наблюдать при подмывании потоком правого берега в северном полушарии и левого в южном.

Антропогенное воздействие существенным образом изменяет гидродинамические условия в водоемах и водотоках, причем как в сторону увеличения разнообразия условий, так и их выравнивания, гомогенизации. На различных реках в мире построено около 50 000 больших (более 15 м) и около 800 000 малых плотин, которые создали разнообразные по условиям водоемы с замедленным стоком — водохранилища (Rosenberg et al., 2000). Многие из них стали источниками систем водоснабжения и таким образом, в комплексе с искусственными водоемами, появились искусственные водотоки (каналы). Антропогенные факторы оказывают большое влияние и в отношении так называемой фрагментации среды (Rosenberg et al., 2000): некогда единые лотические речные системы разорваны искусственными преградами. Некоторые крупные реки сильно зарегулированы, превращены в каскад водохранилищ. На реке Колумбия, текущей по территории США и Канады, протяженностью около 2000 км, построено 19 плотин и поэтому только на 70 км этой реки сохранился речной режим, а всего в бассейне этой реки около 200 больших плотин. Более 200 малых и больших водохранилищ, затопивших 26 000 км² земли, создано в бассейне Волги и Камы (Rosenberg, 2000). Каскад из 6 водохранилищ общей площадью 6794 км² существует на Днестре.

По степени охвата водных масс гидродинамические процессы можно разделить на локальные и всеводоемные. Осенние и весенние циркуляции в озере распространяются по

Рис. 4.18. Динамика расхода воды в р. Нил (тыс. м³ / с) до и после сооружения Асуанской плотины (по Vorosmarty, 2002)



всему объему водоема и в то же время термобар разделяет зоны, где локально происходят различные гидродинамические процессы. Перемещение водных масс в эпилимнионе происходит почти независимо от водных масс гипolimниона. В масштабах всего речного потока водные массы имеют поступательное движение, однако в реке существует множество локальных циркуляций, противотечений и практически застойных участков.

Однородность гидродинамического режима очень относительна. В водотоках всегда есть участки с более или менее замедленным течением. Так, С.Ф. Комулайнен (2004) в Восточной Финноскандии выделяет три типа рек, если в их системы включены и озера: каскадный, когда проточные озера размещены цепочкой по всей длине реки; верховой, когда озеро лежит в верхней части водосбора; низовой, когда озеро лежит в нижней части и сток из него в море имеет вид короткого канала. Человек, создавая водохранилища и каналы, существенным образом изменяет соотношение лотических и лентических условий в континентальных водоемах уже в планетарном масштабе.

Гидродинамические условия сильно изменяются не только в пространстве, но и во времени. Это прежде всего вызвано внешним водообменом, который, в свою очередь, зависит от обилия и характера осадков. Постоянство гидродинамических характеристик в континентальных водоемах или водотоках — явление чрезвычайно редкое, скорее всего связанное с вмешательством человека. В естественных водоемах и водотоках наблюдаются циклические, периодические или непериодические изменения гидродинамических условий (рис. 4.18).

Климатические условия определяют глобальный режим водности рек и озер континентов. Периодичность таких изменений различна. До начала прошлого тысячелетия кли-

мат в северном полушарии был сухим и теплым, реки и озера — маловодными. С XII—XIV вв. общие климатические условия в северном полушарии начали меняться. Увеличилось среднее количество осадков в умеренных широтах, снизилась среднегодовая температура. Это продолжалась до конца XVIII — начала XIX вв. и реки в этот период были многоводными с частыми катастрофическими половодьями. Позднее водность стала постепенно снижаться. В пределах таких долговременных, вековых изменений существуют циклические изменения с периодом в несколько десятков лет. Например, в озерах на большой территории между Уралом и Обью с 1700 г. до середины прошлого века было установлено 8 пиков водности с периодичностью от 19 до 45 лет. Для многих рек планеты также установлены 5—7-летние и 10—12-летние циклы колебаний стока (Львович, 1971). Из годичных периодических явлений, существенно изменяющих гидродинамические условия, следует отметить ледостав и половодье в высоких и умеренных широтах.

Независимо от причин перемещения воды, характер движения отдельных частиц, микрообъемов разнообразен. Различают два основных типа движения частиц воды в потоке — ламинарный и турбулентный. При ламинарном движении в каждой точке потока скорость и направление движения частиц не изменяется. Сопротивление движению воды пропорционально скорости в первой степени. При турбулентном движении изменяется как скорость, так и направление движения частиц в каждой точке потока. Наблюдается пульсация скорости и давления, создающая условия для перемешивания воды, на 1—3 порядка более интенсивного в турбулентном потоке, чем в ламинарном. Сопротивление турбулентному потоку пропорционально не в первой степени, как ламинарному, а в квадрате (Караушев, 1969), поэтому в турбулентном потоке на перемещение воды затрачивается гораздо больше энергии. Ламинарность или турбулентность потока определяется относительным преобладанием сил вязкости или сил инерции. Количественные характеристики этих сил как при обтекании водой русла, так и при движении в воде твердого тела, определяются числом Рейнольдса:

$$Re = (VL\rho) / \mu,$$

где V — средняя скорость, L — характерный размер, ρ — плотность жидкости, μ — вязкость, число Re — размерности не имеет.

Под характерным размером понимается отношение площади сечения к смоченному периметру (гидравлический радиус). Для речных потоков, где ширина значительно больше глубины, гидравлический радиус можно принять за величину глубины потока (Караушев, 1969). Если необходимо

выяснить характер обтекания водой твердого тела, напр. корпуса корабля или тела рыбы, то характерным размером является длина твердого тела.

Критические уровни числа Рейнольдса, т.е. значения, при которых происходит переход от ламинарного течения к турбулентному, установлены эмпирически, поэтому по данным разных авторов пороговые значения несколько различаются. По Ю.Г. Алееву (1986), при значениях Re менее 60 имеет место только ламинарное течение. В диапазоне Re 60—5000 начинают возникать пульсационные явления, вихри, т.е. признаки турбулентности потока. При Re больше 5000 пульсация становится непериодической, поток превращается в турбулентный. А.В. Караушев (1969) приводит несколько иные пороговые значения (табл. 4.29).

В природе большинство потоков имеют турбулентный характер, только в мелких ручейках поток может быть ламинарным. Турбулентный поток не следует отождествлять с бурным, а ламинарный — со спокойным. Последний может быть турбулентным, однако поверхность воды в нем остается гладкой, без возмущений в виде остановившихся волн, которые можно наблюдать над подводными преградами, напр. отдельными камнями в горном потоке. Критерием, по которому поток можно отнести к спокойному или бурному, является число Фруда (Fr), в котором соотносятся скорость потока и силы тяжести:

$$Fr = V^2 / gH,$$

где V — скорость, g — постоянная свободного падения, H — глубина.

При значениях числа Фруда менее 1 наблюдается спокойный режим, более 1 — бурный режим. В.А. Знаменский (1981) выделяет три порога числа Фруда и три типа водных объектов: водоемы — $Fr < 0,01$, водотоки — $Fr > 0,01 < 1$, быстротоки — $Fr > 1$. Такая классификация может быть очень полезной гидробиологу, поскольку отсюда, например, следует важный вывод о том, что большие глубокие реки по главнейшим гидродинамическим характеристикам приближаются к водоемам. Из-за малой скорости (к тому же в квадрате) в во-

Таблица 4.29. Критические значения числа Рейнольдса (по Караушев, 1969)

Водоток	Характерный размер	Нижние критические значения	Верхние критические значения
Круглая труба	Радиус	500	750—1000
Канал	Гидравлический радиус = глубине	Около 300	Около 1200

доемах при любых глубинах будут сохраняться малые числа Фруда, т.е. гидродинамические характеристики водоемов ни при каких обстоятельствах не приблизятся к характеристикам водотоков. Важно и то, что изменение условий обитания гидробионтов можно определить количественно и соотнести гидродинамические характеристики с показателями структуры сообществ. Так, при исследованиях водотоков западной Австралии было показано, что видовое богатство бентических организмов положительно коррелирует с числом Рейнольдса и гидродинамической шероховатостью ложа потока. Различалась и трофическая структура сообществ, например, обилие фильтраторов было максимальным при наибольших значениях числа Рейнольдса (Growth, Davis, 1994). Однако здесь важно определить, за счет каких параметров (скорости или глубины) возрастает число Рейнольдса.

Движение воздушных масс вызывает образование ветровых волн в приводном слое атмосферы и на поверхности воды. Волна — один из видов колебания водной поверхности, частицы жидкости при этом перемещаются по замкнутым траекториям, имеющим форму окружности на глубине и эллипса на мелководьи. На параметры волнового процесса влияют длина разгона волны, глубина водоема, скорость ветра и продолжительность его воздействия. Характер волнения в различных водоемах зависит от длины и высоты волн, в свою очередь зависящих от множества факторов. Так, в закрытых, довольно мелких водоемах Северо-Западного Причерноморья преобладает слабое волнение с высотой волны до 25—30 см, длиной 3—5 м и периодом 1—2 с (Тимченко, 2006). В Великих озерах Северной Америки на большой поверхности образуются волны, достигающие в высоту 3—4 м и даже 7 м (Гусаков, Петрова, 1987).

Ветровые волны переносят в направлении движения волновую энергию, возникающую в водной среде при колебаниях. Именно этим объясняется разрушительное, абразионное действие волн на берег. Волновой процесс существенным образом влияет на перемешивание водных масс, а на мелководьях его воздействие сказывается и на донных биотопах. Принято считать, что критерий мелководности, т.е. выделение участков, где процесс волнения влияет на дно, можно представить отношением:

$$H \leq 0,65 \lambda,$$

где H — глубина влияния волн; λ — средняя для водоема длина волны на глубокой воде (Тимченко, 1990).

Оценка мелководности или глубоководности водоема, таким образом, изменяется при различных условиях. При слабых ветрах (1—2 м/с) в Тилигульском лимане волны воздействуют всего на 3 % дна, а при ветре 10 м/с — уже более чем на 60 %.

Взаимодействие потока и русла проявляется по-разному, однако первостепенное значение имеет то, что вода является вязкой средой, на 4 порядка более вязкой, чем воздух. Русло всякого потока, естественного или искусственного, всегда имеет некоторый уклон. В таком случае, согласно законам механики, масса воды под действием земного притяжения должна двигаться по руслу равномерно-ускоренно. Однако наблюдения показывают, что движение равномерное и причиной тому является сила сопротивления трения. Какими бы гладкими ни были стенки русла, между ними и движущимися частицами воды всегда есть сила взаимного сцепления, поэтому слои воды, расположенные близко к поверхности русла затормаживаются.

Значения пульсационных составляющих турбулентного потока, практически равные нулю у поверхности субстрата, возрастают по мере удаления от нее и достигают максимума на расстоянии, равном толщине так называемого пограничного слоя, в котором скорость возрастает от почти нулевых значений до средних в потоке. Относительная толщина этого слоя определяется не только скоростью потока, его глубиной, но и структурой донных грунтов, их шероховатостью или средним размером частиц (Знаменский, 1981). Существует зависимость, связывающая числа Рейнольдса и Фруда, показывающая, что относительная шероховатость зависит от их соотношения:

$$H / d = (i \cdot Re / Fr)^{1,32},$$

где H — глубина потока, d — шероховатость, средний размер частиц; i — коэффициент пропорциональности.

Это значит, что биотопические характеристики донных местообитаний гидробионтов, зависящие от характера донных грунтов, их шероховатости, непосредственно связаны с гидродинамическими характеристиками. Иными словами, поток уносит все, что может переместить. Начальная скорость $V_{нач.}$, при которой начинается влечение частиц по дну, можно определить из зависимости (Караушев, 1969):

$$V_{нач.} = 4,4 d^{1/3} H^{1/6}.$$

Массовое влечение частиц потоком начинается при увеличении первого коэффициента до 6,0. Течением перемещаются не только частицы донных грунтов и другие неживые объекты, определяя динамику донных биотопов, но и живые организмы, что влияет на пространственную структуру и динамику сообществ.

Поскольку скорость течения в реке увеличивается от берегов к середине, то зона активного влечения наносов обычно захватывает не всю площадь дна, а распространяется от середины к берегам на расстояние, при котором скорость течения еще достаточна для перемещения частицы данной ве-

личины. Соответственно формируется характерная картина распределения донных отложений по поперечному сечению потока: ближе к берегу, где скорость течения ниже, будут находиться частицы меньшего среднего размера. Аналогично, на мелководьях малопроточных водоемов, где ощущается влияние волнового процесса, мелкие частицы будут сноситься на более глубокие места, где гидродинамическое влияние слабее или вовсе отсутствует. Таким образом, разнообразие гидродинамических явлений определяет разнообразие пространственного распределения частиц донного биотопа.

Подобно тому, как движение воздушных масс над водой создает волны на ее поверхности, при взаимодействии водного потока и донных грунтов образуются волнообразные структуры на дне в виде периодических гряд. Исследования на реке Мсте (Романовский, Капитонов, 1982) показали, что периодичность таких гряд высотой от нескольких до несколько десятков сантиметров составляет приблизительно 5 м. Под действием течения гряды перемещаются, сохраняя при этом волнообразный характер. Очевидно, что структура донного биотопа существенно усложняется.

ФИЗИЧЕСКИЕ И ХИМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЛОЖА ВОДОЕМА

Ложе водоема или водотока обладает свойствами, важными для характеристики водного объекта как местообитания гидробионтов. Обычно ложе водоема или водотока представляет собой довольно тонкий слой грунтов или отложений на границе водной массы и литосферы.

Донные отложения — это сложные многокомпонентные природные системы (объекты), отражающие в своей структуре и свойствах (гранулометрия, состав, толщина, пространственно-временное распределение) все разнообразие внутриводоемных, бассейновых и планетарных геофизических и биогеохимических процессов (Законнов, 2005, с. 82).

Однако, вода проникает и в толщи подстилающего ложа. Существует так называемая гипорейная зона (англ. — *hyporheic zone*). Ее протяженность вглубь и латерально от основного русла реки может составлять от десятков сантиметров до десятков метров (Stanford, Ward, 1988; Ward, Wiens, 2001).

Классификация природных грунтов, в том числе и донных, хорошо разработана. Это скальные и крупнообломочные грунты, пески, глинистые, лессовые грунты, илы и сапропели. В воде, как и на суше, наиболее массивные скальные грунты, в зависимости от степени выветривания, т.е. природного разрушения под действием многих факторов, представлены монолитными, глыбовыми, мелкообломоч-

В распределении донных отложений по пространству озера отмечается определенная зональность.

Михайлов, Добровольский, 1991, с. 154

ными и тонкоизмельченными породами. На другом полюсе находятся сапропели, представляющие собой «гелеобразные органино-минеральные осадки, образовавшиеся в восстановительных условиях на дне пресноводных озер за счет остатков планктона, бентоса и минеральных компонентов» (Лысенко, 1980, с. 234). Если скальные грунты — это практически полностью минеральные образования, то в сапропеле доля органических веществ может составлять более 60 %.

Одна из основных характеристик структурных элементов донных грунтов — размер частиц. В донных наносах водотоков встречаются различные размерные фракции (табл. 4.30).

Характер и конкретные параметры донных грунтов водоемов определяются многими факторами: геологической природой региона, гидрохимическими характеристиками воды, историей и продолжительностью существования, гидродинамическими, биологическими факторами. Типичную картину для водоемов среднего размера представляют собой донные грунты озера Глубокого в Московской области, где выделено 7 основных типов грунтов (табл. 4.31).

Характер пространственной локализации грунтов в оз. Глубоком закономерен для лентических водоемов. Центральную зону, занятую илом, опоясывает по периметру пояс песчанистого ила, грунта с более крупными фракциями и меньшим количеством органического вещества. Как чистый, так и песчанистый ил, занимающий центральную часть озера, «на всем своем протяжении единообразны и в их составе почти не улавливаются локальные различия, связанные с характером берегов. Грунты более мелководных зон уже несут ясные черты этой зависимости, а потому не образуют сплошных кольцевых зон, а распределены отдельными пятнами» (Щербаков, 1967, с. 60—61). Таким образом, на самых глубоких участках водоемов, мало подверженных гидродинамическому воздействию, донные грунты довольно однообразны, в основном илистые, обязанные своим происхождением биотическим процессам, происхо-

Таблица 4.30. Классификация фракционного состава донных грунтов в водотоках (по Караушев, 1969), средний размер, мм

	Крупные	Средние	Мелкие
Валуны	>1000—500	500—200	200—100
Галька	100—50	50—20	20—10
Гравий	10—5	5—2	2—1
Песок	1—0,5	0,5—0,2	0,2—0,1
Пыль	0,1—0,05	—	0,05—0,01
Ил	0,01—0,005	0,005—0,001	—
Глина		<0,001	

дящим в толще воды (что характерно и для морских донных грунтов). Чем ближе к берегу, к мелководью, тем больше на типе грунтов сказывается характер берега, во фракционном составе имеется выраженная тенденция к увеличению доли более крупных фракций, включая крупный детрит. Биотопическая картина бентали усложняется.

Толщина донных отложений сапропелей в водоемах составляет от нескольких метров до нескольких десятков метров. По слоям можно прочесть своеобразную летопись жизни водоема (Salonen et al. 1992). На характер донных отложений озер накладывает отпечаток географическая зональность. В европейской части бывшего СССР в зоне тундры и леса умеренного пояса на дне неглубоких озер находятся желеобразные, богатые органическим веществом отложения. В южной степной зоне, где распространены озера с повышенной минерализацией, в отложениях преобладают черные илы с высоким содержанием органического вещества и минеральные отложения. В тропических озерах, по данным С.И. Кузнецова (1970), в иловых отложениях содержится очень много органического вещества, более 50 %.

В искусственных водоемах особенности грунтовых комплексов связаны с историей их образования. При заполнении водохранилищ водные массы контактируют с грунтами речной поймы, а также более отдаленных от прежнего русла участков. Далее развиваются два основных процесса — седиментация и накопление осадков в самых глубоких местах, на дне прежнего русла, и трансформация вновь залитых грунтов. Под действием воды происходит разбухание, размачивание и размыв первичных грунтов. В литорали крупных водохранилищ толщина слоя размыва может достигать 2—3 м. Наиболее интенсивно первичные грунты трансформируются в первые годы после создания водохранилища. За счет энергии волн происходит размыв берегов, взмучивание и перемещение донных осадков. При размывании берегов в водохранилища поступает большое количество аллювиальных отложений. Слабый водообмен

Таблица 4.31. Характеристика грунтов оз. Глубокое (по Щербаков, 1967)

Тип грунта	Преобладающая размерная фракция, мм	% преобладающей фракции	Потери при прокаливании, %	Площадь дна, занятого грунтом %
Песок	0,1—0,05	31,1	6,0	15,4
Заиленный песок	0,05—0,01	60,6	12,1	6,8
Песчанистый ил	0,05—0,01	45,8	19,7	28,5
Ил	<0,01	35,7	26,2	23,6
Тофянистый ил	0,05—0,01	37,8	30,4	15,1

и малая скорость течения способствует аккумуляции поступающих веществ в водохранилищах. До 28 % поступающих веществ в Киевском и всего 0,5 % в Каховском водохранилищах уходит через гидроузлы. Количество автохтонного вещества превышает таковое аллохтонного (табл. 4.32). Поступление в донные отложения автохтонного вещества в среднем в 4 раза превышает поступление аллохтонного вещества. В общем количестве автохтонного вещества велика доля органической составляющей. Так, для Кременчугского водохранилища суммарное количество углерода, азота и фосфора, поступающего с фитопланктоном и высшими растениями, составляет около 35 тыс. т в год.

Среднегодовое накопление донных осадков в волжских водохранилищах составляет от 0,6 (Саратовское) до 4,8 кг /м² (Горьковское водохранилище). Максимальная толщина донных осадков составляет от 65 см в Саратовском водохранилище до 300 см в Рыбинском (Законнов, 2005).

Донные грунты водохранилищ разнообразны. По классификации Н.В. Буторина и др. (1975) выделяются группы первичных, трансформированных первичных и вторичных грунтов. Для водохранилищ характерна закономерная динамика сокращения площади первичных грунтов, более интенсивная в первые несколько лет после образования водохранилища (табл. 4.33).

Распределение грунтов различного типа связано с гидродинамическими воздействиями, глубиной. Для днепровских водохранилищ установлены следующие закономерности распределения грунтов по глубине: граница залегания песков приходится на глубину 4—6 м, заиленных песков — 6—8 м, илов песчаных — 8—10 м, глубже залегают глинистые илы (Денисова и др., 1989).

Большую роль в формировании структуры донных отложений играют донные организмы. Роющие донные беспозвоночные, такие как малощетинковые черви, моллюски, личинки насекомых, приводят в движение значительные мас-

Таблица 4.32. Среднегодовое поступление вещества в равнинные водохранилища (по Денисова и др. 1989)

Водохранилище	Аллохтонное вещество		Автохтонное вещество	
	Тыс. т	%	Тыс. т	%
Рыбинское	786	18	3 540	82
Киевское	931	40	1 425	60
Кременчугское	950	11	8 123	89
Запорожское	690	26	1 989	74
Каховское	500	2	21 922	98
Цимлянское	3575	28	9 860	72

сы грунтов, перемещая их из более глубоких слоев на поверхность. Огромное значение в трансформации грунтов имеют микроорганизмы. В тонких микрозонах, толщиной в миллиметры или доли миллиметра, происходят процессы разложения органического вещества, осаждения солей из воды (Перфильев, 1972; Кузнецов, 1970).

В реках на формирование состава грунтов основное влияние оказывает гидродинамический фактор. В водотоках и быстротоках мелкие фракции сносятся течением, в больших реках состав грунтов приближается к таковому в водоемах. Так, в Амуре распространены заиленные песчаные и глинистые грунты, либо плотные пески (Богатов, 1994). В Днепре и Волге до их зарегулирования встречались каменистые грунты, глинистые береговые выходы, заиленные пески. До зарегулирования Волги ее дно в верхнем течении было каменистым и крупнопесчаным. Дно реки на всем протяжении до Каспийского моря изобиловало галечниками — местами нереста и нагула осетровых рыб.

Состав и физические свойства донных грунтов в значительной степени зависят от процессов, происходящих в толще воды. В ней всегда находится некоторое количество взвешенных веществ различного происхождения, частицы которого под действием гравитации оседают на дно. Происходит процесс седиментации.

Происхождение и природа взвешенных в воде частиц очень разнообразны: минеральные и органические частицы, принесенные с суши (так называемого эолового, ветрового происхождения) или вымываемые из донных грунтов, с поверхности водосборной территории, трупы, фекалии животных, организмы, не обладающие собственной подвижностью. За счет седиментации формируются донные отложения. Реседиментация, т.е. возвращение донных осадков в толщу воды, происходит за счет гидродинамических явлений.

Количество взвешенных веществ или мутность в разных водоемах сильно различается и изменяется в разные

Таблица 4.33. Площадь (%) различных типов грунтов в днепровских водохранилищах (по Денисова и др., 1989)

Водохранилище (годы создания)	Годы исследования	Пески	Илы	Первичные грунты
Киевское (1964—1966)	1972	44,4	51,0	4,6
	1977	46,4	50,2	3,4
Каневское (1972—1973)	1976	40,0	38,0	22,0
	1978	46,0	43,2	10,8
Кременчугское (1959—1961)	1973	27,1	72,9	<1
	1978	27,9	72,1	<1

периоды года. Так, в днепровских водохранилищах весной и летом оно достигает 5—25 г/м³, осенью снижается до 3—10, зимой — до 1—2 г/м³ (Денисова и др., 1989). Для рек бывшего СССР диапазон количества взвешенных частиц в воде составлял от 20 до более 2500 г/м³. Вместе с водой реки переносят значительное количество твердых частиц (твердый сток рек).

«Средняя мутность р. Хуанхэ (Китай) составляет почти 45 кг/м³, модуль твердого стока достигает 3000 т/га, а ежегодный слой эрозии для всего бассейна реки выше Санмыня (площадь 715 тыс. км²) превышает 1 мм. Через этот створ река ежегодно транспортирует свыше 2 млрд. т наносов, т.е. почти 10 % мирового твердого стока. Хуанхэ, таким образом, своеобразная Амазонка, но не в отношении стока воды, а в отношении наносов, транспортируемых рекой» (Львович, 1974, с. 237—238).

Напротив, в Неве средняя мутность оставляет всего 5 г/м³, поскольку река лишена крупных притоков и питается из Ладожского озера, где мутность невелика. Речные потоки переносят колоссальное количество взвешенных веществ. Общий твердый сток всех рек земного шара составляет 21,7 млрд. т в год. (табл. 4.34).

Этот твердый сток оседает в море и таким образом континентальные воды участвуют в формировании донных грунтов морских бассейнов.

Взвешенные частицы вымываются из ложа потока, перемещаются в воде, поддерживаются во взвешенном состоянии за счет энергии потока или энергии волн. Согласно существующим зависимостям (Гончаров, 1962, Денисова и др., 1989) могут быть рассчитаны скорости течения массового срыва донных частиц. Например, для глинистых частиц диаметром менее 0,005 мм скорость течения не должна быть менее 8,8 мм/с, а для частиц 0,05—0,15 мм, эти значения достигают 54,0 мм/с. Подъем и удержание частиц во взвешенном состоянии в воде происходит, если вертикальные составляющие пульсаций турбулентного потока выше, чем силы тяжести, определяющие седиментацию. Именно поэтому водохранилища, где течения незначительны, игра-

Таблица 4.34. Мировой твердый сток (по Львович, 1974)

Части света	Речной сток, км ³ /год	Твердый сток, млн. т	Мутность воды, г/м ³	Слой эрозии, мм/год
Европа	3 110	350	110	0,014
Азия	13 190	16 800	1280	0,015
Африка	4 225	600	140	0,009
Северная Америка	5 960	2 030	340	0,038
Южная Америка	10 380	975	95	0,022
Австралия	1 965	1 600	470	0,12
Всего по суше	38 700	21 700	560	0,069

ют роль аккумуляторов взвешенных веществ, переносимых реками. С оседанием взвешенных веществ увеличивается прозрачность, улучшается световой режим.

ГИДРОХИМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОВЕРХНОСТНЫХ ВОД

Химический состав природных поверхностных вод начинает формироваться еще в атмосфере. Осадки уже содержат растворенные газы, небольшие количества минеральных веществ, поэтому с осадками вода попадает в поверхностные водоемы уже не как дистиллят, а раствор многих веществ. Есть несколько важнейших источников формирования химического состава атмосферных осадков. Прежде всего, это эоловая эрозия, т.е. перенос ветром с поверхности земли в атмосферу большого количества минеральных и органических веществ. Одним из наиболее значительных источников минеральных веществ в атмосферных осадках является вынос солей с поверхности океанов и морей. Минеральные вещества выносятся в атмосферу из соляных озер, высыхающих в летний период. Немаловажным источником также являются соли, поднимаемые ветром с поверхности морского льда. Хотя состав атмосферной воды во многом зависит от выноса морских солей, соотношение ионов в атмосферной воде несколько иное (табл. 4.35). Общая минерализация осадков в глубине континентов возрастает. Немаловажное значение в формировании химического состава атмосферных вод имеет вулканическая деятельность.

В атмосферной воде может значительно колебаться концентрация ионов водорода, т.е. рН. Основной причиной выпадения кислых осадков является накопление в атмосфере диоксида серы, продукта сгорания органического топлива. Разнообразие состава природных вод как раствора зависит от свойств и состава веществ, с которыми вода соприкасается в своем круговороте, и условий такого взаимодействия. Факторы, определяющие химический состав воды, можно разделить на две группы (табл. 4.36).

В естественных условиях вода нигде не встречается в химически чистом виде (H₂O), так как в ней всегда оказываются растворенным то или иное количество веществ, с которыми она соприкасается в процессе своего круговорота.

Алёкин, 1953, с. 44

Таблица 4.35. Соотношение некоторых ионов в атмосферных осадках (по Алёкин, 1970)

Соотношение ионов	В морской воде	0,5 км от моря	6 км от моря	50 км от моря
Cl ⁻ /SO ₄ ²⁺	7,14	2,86	1,22	0,91
Cl ⁻ /Mg ²⁺	14,85	9,53	5,91	4,00
Cl ⁻ /Na ⁺	1,81	2,13	2,32	2,00
Cl ⁻ /Ca ²⁺	47,62	6,48	3,82	2,35

Стойкость к воздействию воды магматических изверженных пород (граниты, адгезиты, базальты), из которых на 95 % состоит земная кора, объясняется образованием на поверхности минералов прочной алюмосиликатной пленки. Из измельченных пород различные ионы довольно быстро выщелачиваются, следовательно, процессы измельчения породы, при которых увеличивается площадь поверхности, способствует переходу минеральных веществ в воду. В результате химического выветривания, т.е. разрушения магматических пород, природные воды обогащаются катионами и анионами (Fe^{3+} , Na^+ , Al^{3+} , SO_4^{2-} , HSiO_3^- и др.).

В отличие от магматических пород, осадочные, в первую очередь глинистые, характеризуются очень высокой дисперсностью, большой площадью поверхности и поэтому обладают высокой адсорбционной способностью. Частицы алюмосиликатов несут отрицательный заряд, поэтому глины в своем поглощающем комплексе содержат катионы.

Таблица 4.36. Факторы, определяющие химические свойства природных вод (по Алёкин, 1970 с дополнениями)

Факторы	Последствия
<i>Прямые</i>	
Атмосферные процессы	Минерализация атмосферных осадков
Горные породы и минералы (геологические факторы)	Изверженные магматические породы
	Соли, рассеянные в осадочных породах Залежи солей
Почвы	Изменение ионного состава вод, профильтрованных сквозь почву Повышение химической агрессивности почвенных растворов
Живые организмы	Первичная продукция органических веществ
	Бактериальная деструкция и биогеохимическая деятельность
	Газообмен живых организмов
Деятельность человека	Потребление организмами минеральных и органических веществ
	Поступление в гидросферу новых антропогенных химических соединений Изменение условий формирования гидрохимического режима природных вод
<i>Косвенные</i>	
Климат	Термические условия
	Режим осадков и испарения
Рельеф местности	Высота над уровнем моря
	Связь с подземными водами
Растительность	Транспирация растений
	Затенение и влияние на испарение

В осадочных породах соли могут накапливаться в довольно больших количествах. В основном это карбонаты, сульфаты и хлориды кальция, магния, натрия и калия. Общая масса некоторых солей на суше огромна: около $90 \cdot 10^{15}$ т CaCO_3 , около $6,4 \cdot 10^{15}$ т CaSO_4 . Во всей массе осадков, в литосфере около $1500 \cdot 10^{15}$ т солей преимущественно морского происхождения (Алёкин, 1970).

Почвы отличаются от горных пород высоким содержанием (5—10 % и больше) органического вещества, как детрита, так и живых организмов. Почвенный раствор служит средой обмена между отдельными составляющими почвы, сквозь почву фильтруются осадки и обогащаются различными веществами. При значительном промывании почв, напр. в тундре, они теряют минеральные соли, но значительно обогащаются органическим веществом. В областях с сухим климатом почвы увлажняются только в весенний период. Капиллярная вода поднимается к поверхности, где испаряется и осаждаются соли.

Живые организмы также влияют на химический состав поверхностных вод суши, прежде всего в процессах выработки и разрушения органического вещества. При фотосинтезе в воду поступает кислород и расходуется диоксид углерода. В процессе дыхания и окисления органическое вещество разлагается до минеральных соединений, в воде понижается содержание кислорода и возрастает концентрация углекислого газа, выделяются аммиак, метан, углеводороды и другие соединения. В процессе жизнедеятельности гидробионты извлекают из среды различные химические элементы, прежде всего азот, фосфор, углерод, кальций, серу, калий, кремний, микроэлементы. Во многих организмах избирательно накапливаются определенные элементы, напр., в диатомовых водорослях — кремний, моллюсках — кальций, радиоляриях — стронций. Биогеохимические циклы углерода, азота, фосфора, железа, серы происходят при активном участии гидробионтов, а в некоторых случаях их роль является определяющей (Вернадский, 1923; Хендерсон-Селлерс, 1987; Wetzel, 1983, Заварзин, 2003).

Деятельность человека оказывает все большее влияние на состав, динамику химических соединений, круговорот в гидросфере в целом и особенно в континентальных водах. Для оценки и сравнения с некоторым условно допустимым уровнем присутствия в природных водах различных химических веществ, в основном привносимых в водную среду человеком, вводятся так называемые предельно допустимые концентрации (ПДК). В Украине ПДК, например, для цинка и марганца составляет 1 мг/дм^3 , ртути — $0,0005$, свинца — $0,03 \text{ мг/дм}^3$. В среднем течении Днепра и его притоках содержание фенолов в 1 мкг/дм^3

превышает ПДК в 2—19 раз (Шевчук, Васенко, 1999). В конце прошлого века в водохранилища Днепра сбрасывали более 600 млн. м³ сточных вод в год, с которыми в водоемы поступало около 360 тыс. т сульфатов, более 330 тыс. т хлоридов, 5,4 тыс. т аммонийного азота, 30 тыс. т нитратов, 380 т нефтепродуктов, 12 т меди, 30 т цинка и других веществ (Романенко, 2004).

Помимо непосредственного воздействия на химический состав континентальных вод, деятельность человека приводит к изменению условий его формирования. При изменении термического режима водоема вследствие сброса подогретых вод энергетических станций, меняется газовый режим, поскольку при повышении температуры растворимость газов, в частности кислорода, снижается. Так, в водоемоохладителе Чернобыльской АЭС в мае 1983 г. были отмечены значительные различия содержания кислорода: в зоне максимального подогрева (температура 30,5—36,8 °С) 0,3—6,8 мг/дм³, в зоне минимального подогрева (25,2—25,5 °С) значительно выше — 6,8—8,8 мг/дм³ (Протасов и др., 1991). Человек создает новые водные объекты, вовлекая в контакт с водной массой новые участки территорий, что, в свою очередь, влияет на состав водных растворов.

Косвенные факторы определяют не характер процессов, а условия их протекания. Климатические условия определяют баланс влаги и тепла, от которых зависит величина водного стока, т.е. режим разбавления или наоборот, концентрирования водных растворов. Общая водность в той или иной местности изменяется и в сезонном аспекте, в связи с чем изменяются и концентрации различных ионов и соединений, что можно видеть на примере рек Западной Сибири (табл. 4.37).

Рельеф местности также косвенным образом влияет на химический состав природных вод. При низменном и од-

Таблица 4.37. Химический состав (мг/дм³) некоторых рек Западной Сибири (по Природные условия..., 1963)

Река	Время исследования	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Cl ⁻
Обь	Март	42,4	8,3	1,4
	Май	21,2	2,6	0,8
Катунь	Май	16,4	3,4	0,6
	Август	16,9	3,8	1,0
Кулунда	Октябрь	53,4	91,8	327,5
	Апрель	26,9	17,1	41,2
Исеть	Декабрь	56,3	18,6	32,4
	Апрель	24,0	7,2	13,4

нообразном рельефе создаются условия для заболачивания, рельеф с большим перепадом высот создает условия для быстрого стока. Как правило, различается гидрохимический режим водоемов, по-разному расположенных на разной высоте над уровнем моря. Исследования озер Исландии (Malmquist, 2000) показали, что электропроводность, связанная с общей минерализацией, с увеличением высоты расположения озера над уровнем моря снижается, однако в диапазоне 400—600 м увеличивается с 43 до 103 мС/см, в самых высокогорных озерах (700—850 м над у.м.) электропроводность падала до 10—12 мС/см.

Характер наземной растительности влияет на режим и интенсивность испарения за счет эвапотранспирации, продукты трансформации остатков растений определяют условия химической подвижности многих элементов. Водная растительность непосредственно влияет на формирование гидрохимического режима. Изменяя характер внутреннего водообмена, напр. обмена воды между мелководной и глубоководной частями водоемов, она способствует установлению локальных особенностей состава и концентрации различных химических соединений. Гидрохимические параметры даже в течение дня варьируются в довольно широких пределах (табл. 4.38).

Для общей характеристики состава природных вод важны и такие параметры как количество растворенных газов. Происхождение их связано с составом атмосферы, биохимическими процессами, с процессами дегазации мантии Земли, антропогенными факторами. Динамика таких газов, как кислород, азот, диоксид углерода, метан, сероводород чрезвычайно важна для жизнедеятельности гидробионтов, которые, в свою очередь, значительно влияют на их содержание в воде.

Таблица 4.38. Интервалы величин некоторых гидрохимических показателей в растительных ассоциациях (по Карпова, 1996)

Ландшафтные комплексы	Доминирующие растения	O ₂ , % насыщения	pH	БПК ₃ , мгO ₂ /дм ³
Открытые мелководья авандельты	Potamogeton, Myriophyllum	120—300	8,2—8,6	4,25—5,40
Заливы со свободным водообменом	Nymphoides, Nymphaea, Nuphar	90—145	7,5—8,4	2,50—3,70
Заливы с ограниченным водообменом	Nymphaea, Nuphar	80—110	7,6—7,8	2,70—4,25
Изолированные водоемы	Ceratophyllum, Najada, Stratiotes, Hydrocharis, Salvinia	30—80	7,0—7,6	3,20—5,10
Авандельтовые острова	Phragmites australis	20—60	6,8—7,6	1,90—3,00

Растворимость газов в воде различна и зависит от их химической природы, температуры, давления и степени минерализации воды (табл. 4.39).

Растворимость газов (С) в воде, согласно закона Генри, при постоянной температуре прямо пропорциональна давлению (Р):

$$C = kP.$$

Коэффициент пропорциональности k для разных газов различен (табл. 4.40), кроме того, зависит от температуры.

Таким образом, растворимость кислорода при 0 °С почти в два раза выше, чем при 30 °С. Согласно закона Генри-Дальтона, растворимость каждого газа в их смеси определяется парциальным давлением каждого в отдельности, т.е. независимо от других. Например, давление воздуха в атмосфере складывается из парциальных давлений азота, кислорода, углекислого газа, инертных газов. Благодаря высокой устойчивости парциального давления кислорода в атмосфере, его концентрация в поверхностных слоях воды колеблется в довольно малых пределах — от 0 до 14 мг/дм³. При интенсивном фотосинтезе и поступлении большого количества кислорода в воду, его локальная концентрация может значительно возрастать, а нерастворенный газ выделяется из воды в виде пузырьков. Содержание и парциальное давление азота в атмосфере выше, чем кислорода, поэтому

Таблица 4.39. Растворимость газов в воде (см³/дм³) при температуре 0 °С и парциальном давлении газа 760 мм ртутного столба (Алёкин, 1970)

Газ	Растворимость	Газ	Растворимость
O ₂	49,22	H ₂	21,48
N ₂	23,59	CO ₂	17,13
Ar	57,8	CH ₄	55,63
He	9,7	H ₂ S	46,3

Таблица 4.40. Растворимость газов (см³/дм³, коэффициент k) при парциальном давлении 1 атм

Температура	Кислород	Диоксид углерода	Сероводород
0	69,48	3347	7027
6	59,20	2681	5795
10	53,70	2319	5112
14	46,08	2033	4556
20	43,39	1689	3929
25	39,32	1450	3432
30	35,88	1250	—

при меньшей растворимости содержание азота в воде также может быть выше. Парциальное давление сероводорода и водорода в атмосфере близко к нулю, поэтому накопления этих газов у поверхности воды не происходит. Если источник сероводорода находится в воде, газ быстро выделяется в атмосферу (происходит эвазия газа). С увеличением минерализации воды растворимость газов снижается, растворимость значительно изменяется при небольших концентрациях солей.

Одним из важнейших растворенных газов является **кислород**. Динамика его содержания определяется физико-химическими и биологическими процессами. Его содержание увеличивается при поступлении из атмосферы через раздел поверхности воды, а также в процессе фотосинтеза. В водную среду кислород поступает только в верхние слои воды, поскольку процессы фотосинтеза определяются проникновением в воду солнечного света. На биохимическое и химическое окисление кислород расходуется во всей толще воды до дна, на границе вода-дно и в донных отложениях. Глубинные слои обогащаются кислородом в основном за счет плотностных вертикальных токов и течений, волнового перемешивания. Поскольку на содержание кислорода в воде влияют температура и давление, в летний период, при значительном его поступлении в воду в результате фотосинтеза, содержание может быть ниже, чем в холодное время года из-за различной растворимости. Поэтому используется относительная величина содержания кислорода в воде — отношение действительного содержания к расчетному, в соответствии с законом Генри (с учетом растворимости при данной температуре и давлении). Диапазон колебания содержания кислорода в воде в реальных условиях достаточно велик (табл. 4.41).

При создании днепровских водохранилищ диапазон насыщения кислородом существенно возрос, что определяется процессами фотосинтеза и косвенно отражает более

Таблица 4.41. Предельные значения компонентов газового режима и pH в Днепре и водохранилищах (по Денисова и др., 1989)

Район исследований	O ₂		CO ₂ , мг/дм ³	pH
	Содержание, мг/дм ³	Насыщение, %		
Верхний Днепр до зарегулирования	0,5—13,0	3—115	0—40,0	7,0—8,4
Киевское водохранилище	0,3—18,4	2—158	0—60,7	6,7—8,9
Средний Днепр до зарегулирования	1,4—14,9	2—120	0—30,0	7,0—8,5
Запорожское водохранилище	0,4—23,1	4—271	0—23,8	7,1—8,7
Нижний Днепр до зарегулирования	4,4—14,2	48—102	0—18,0	7,5—8,4
Каховское водохранилище	0,4—21,7	3—259	0—18,5	6,7—9,9

высокую продуктивность. В первые годы существования водохранилищ, за счет интенсивного развития планктона и фотосинтеза, количество растворенного кислорода в поверхностных слоях воды достигало 23,5 мг/дм³ или 290 % насыщения, в то время как в придонных слоях практически весь кислород расходовался на минерализацию органического вещества и его концентрация снижалась до нуля.

В тропических водоемах, несмотря на довольно высокую температуру воды, содержание кислорода также достаточно высокое. Во временных сезонных водоемах содержание кислорода не падает ниже 2,5 мг/дм³ и достигает 10,3 мг/дм³, а в ирригационных водохранилищах колеблется от 6,0 до 8,8 мг/дм³ (Costa, 1994). Для семи наибольших водохранилищ Индонезии отмечены колебания содержания кислорода да 2—11 мг/дм³ при колебаниях температуры 23—34 °С (Nontji, 1994).

Поскольку содержание кислорода зависит от процессов фотосинтеза и аэрации из атмосферы, можно предположить, что в зимний период подо льдом его концентрация резко снижается. Действительно, в конце ледостава на реках и водохранилищах образуется резкий дефицит кислорода. В р. Припять и верховьях Киевского водохранилища в феврале концентрация кислорода может снижаться до 0,44 мг/дм³ или 3 % насыщения (Денисова и др., 1989).

В пространственном, в первую очередь глубинном, распределении содержания кислорода в воде существует несколько закономерностей. Перемешивание вод, турбулентное в текучих водах или сезонное термическое и ветровое в озерах, способствует более или менее равномерному его распределению. Например, в оз. Глубоком в октябре—ноябре, так же как зачастую в конце апреля при весеннем перемешивании, концентрация кислорода по всей глубине составляла 8—10 мг/дм³ (Щербаков, 1967). В зимний период при ледовом покрове характерно снижение содержания кислорода от поверхности к донным слоям, в теплое время года его распределение в толще воды может быть достаточно сложным. В эпилимнионе содержание кислорода с глубиной мало изменяется, возможны зоны переизбытка. В металимнионе содержание кислорода резко снижается, а затем несколько увеличивается в верхних слоях гипolimниона. Минимум кислорода в металимнионе, который объясняется более интенсивными процессами его биологического потребления, отмечается не во всех озерах, однако для достаточно глубоких водоемов характерны значительные различия в содержании кислорода в эпи- и гипolimнионе. В придонных слоях воды содержание кислорода снижается еще сильнее, часто до нулевых значений.

Присутствие кислорода в воде важно не только в биологическом, но и геохимическом аспекте. Его концентрация определяет форму содержания, а значит и подвижность многих химических элементов. В водоемах с высокой аэрацией не могут существовать соединения двухвалентной серы и железа — они быстро окисляются.

Диоксид углерода находится в воде главным образом в виде растворенного газа CO_2 . Небольшое количество, около 1 %, взаимодействует с водой и образует угольную кислоту. Диоксид углерода в воде в основном появляется в результате окисления органического вещества. Содержание диоксида углерода снижается при фотосинтезе. В водохранилищах Днепра содержание диоксида углерода может достигать нескольких десятков мг в дм^3 , а в некоторых природных водоемах — 4000 мг/ дм^3 (Алёкин, 1970). В связи с очень малым парциальным давлением CO_2 в атмосфере, равновесное состояние его содержания в воде довольно малое — 0,7 мг/ дм^3 . При интенсивных процессах дыхания гидробионтов концентрация диоксида углерода в воде увеличивается. Если CO_2 сразу же не расходуется растениями при фотосинтезе, происходит его выделение из воды. Имеются данные о том, что в эстуариях европейских рек Эльбы, Рейна, Темзы, Жиронды с каждого квадратного метра поверхности в сутки в атмосферу выделяется 0,1—0,5 моль CO_2 (Frankignoulle et al., 1998).

Другие газы — сероводород, метан обычно широко не распространены, их концентрации невысоки. Сероводород легко окисляется кислородом и является показателем восстановительных условий, малопригодных для обитания большинства гидробионтов. В подземных водах концентрация сероводорода может быть довольно высокой.

При интенсивном фотосинтезе может происходить полное потребление CO_2 , сопровождающееся высвобождением ионов HCO_3^- . Они образуются и при диссоциации угольной кислоты с образованием ионов водорода:



Таким образом, с содержанием и взаимосвязанными реакциями, происходящими с углекислым газом в воде, а именно с его выделением при дыхании организмов, потреблением при фотосинтезе, взаимодействием с водой с образованием угольной кислоты и диссоциацией последней связано содержание ионов водорода в воде, что определяет одну из важнейших характеристик — **pH воды**. Содержание ионов водорода в воде ничтожно, поэтому значения pH представляют собой логарифм концентрации водородных ионов, взятый с обратным знаком. С середины прошлого века измерение pH и определение активной реакции при

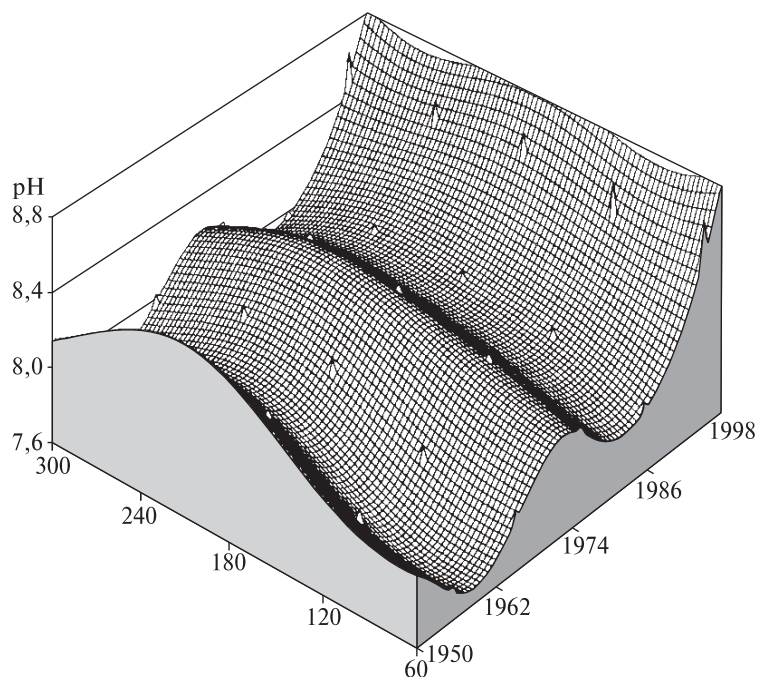


Рис. 4.19. Многолетние изменения показателя рН в озере Чудском-Peipsi с марта по ноябрь (по Lake Peipsi..., 2001)

гидробиологических исследованиях стали столь же обязательными, как определение температуры, содержания кислорода и других факторов внешней среды (Скадовский, 1955). Обратимость упомянутых выше реакций определяет достаточно высокую стабильность рН в водоемах. Диапазон колебаний рН в Днепре и днепровских водохранилищах составляет всего 2,2 единицы. Не велик он и в больших озерах, напр., в оз. Нарочь средние значения рН за 1991—1999 гг. составляют $8,33 \pm 0,10$ (Бюллетень..., 2003), в озере Чудском — Peipsi (1985—1996 гг.) 95 % измерений рН были в диапазоне 8,0—8,6 (Lake Peipsi..., 2001), рис. 4.19.

При потенциально возможных значениях рН от 0 до 14, в действительности в природных водах их диапазон гораздо меньше, по шкале О.А. Алёкина (1970) составляет: в болотах 4,5—6,0; в подземных водах 5,5—7,2; в реках и озерах 6,8—8,5; соленых озерах 8,5—9,5 и более; в океане 7,8—8,3. Однако С.И. Кузнецов (1970) приводит данные более широкого диапазона этого показателя в озерах: от рН = 2 в оз. Кипящем (о. Кунашир) до рН = 12 в оз. Накуру (Кения). Исследования вертикального распределения показателя рН в оз. Глубоком показали, что в подледный период практически по всей толще воды он не изменяется (рН = 6,4—7,3), а в летний период резко повышается в зоне фотосинтеза (до 9,4) и снижается в гипolimнионе до 6,2. Влияние высших растений на значение рН воды хорошо видно из того, что в зарослях в течение суток эти значения изменялись от 6,8 до 9,2, а на чистоводье — от 8,3 до 8,7 (Щербаков, 1967).

С величиной рН связан окислительно-восстановительный потенциал среды или редокс-потенциал. При окислительных процессах атомы вещества теряют электроны, а при восстановительных электроны присоединяются. При этом возникает электрический потенциал (Eh), который измеряется в милливольтгах и также выражается как логарифм величины давления молекулярного водорода, взятый с обратным знаком (гН). В водоемах с большим содержанием кислорода вода имеет положительный потенциал Eh около 300-500 мВ, а гН может достигать до 35—40 и таким образом является средой окислительной (табл. 4.42). В придонных слоях воды, где содержание кислорода низкое, редокс-потенциал резко снижается или приобретает обратный знак, гН снижается до 25—12, среда становится восстановительной (Константинов, 1986).

Для донных отложений характерны восстановительные условия, окислительно-восстановительный потенциал здесь значительно снижается. В Онежском оз. значения гН на поверхности иловых отложений около 30, а на глубине 0,3 м — 20, в оз. Пиявочном значения Eh на поверхности ила +0,189, а на глубине 0,6 м — 0,009 (Кузнецов, 1970).

Генезис поверхностных вод предполагает невысокое содержание в них растворенных минеральных веществ, однако и здесь условия довольно разнообразны. По степени минерализации поверхностные воды делятся на пресные, солоноватые и соленые (табл. 4.43).

Таблица 4.42. Окислительно-восстановительный потенциал в воде озер различного типа (по Кузнецов, 1970)

Тип озер	Эпилимнион			Гиполимнион					
				Верхние слои			Придонные слои		
	Eh	гН	рН	Eh	гН	рН	Eh	гН	рН
Дистрофный	480	29,1	6,3	250	19,3	5,6	260	20,0	5,6
Олиготрофный	450	29,5	7,0	450	28,0	6,2	458	28,0	6,2
Эвтрофный	410	26,5	6,2	320	22,6	5,8	120	15,6	5,3

Таблица 4.43. Классификация поверхностных вод по степени минерализации (по Романенко и др., 1998)

Категории	Пресные воды		Солоноватые воды			Соленые воды	
	Гипога- линные	Олиго- галинные	β-мезога- линные	α-мезога- линные	Поли- галинные	Эуга- линные	Ультра галинные
Минерализа- ция, г/дм ³ , ‰	<0,50	0,51— 1,00	0,01— 5,00	5,01— 18,00	18,01— 30,00	30,1— 40,00	>40,00

Сумма ионов, определяющая общую минерализацию поверхностных вод, невелика. Поверхностные воды суши преимущественно пресные (за исключением, например, морского реликта Каспия). Повышение минерализации вызвано как внешним поступлением солей, если водоем непосредственно связан с хорошо растворимыми геологическими породами, так и за счет интенсивного испарения. В реках общая минерализация зависит от их водности и геологических условий водосборного бассейна. Общая минерализация водоемов в большей степени зависит от водности, чем от минерального состава пород, из которых происходит вымывание, поэтому водоемы с высокой минерализацией более свойственны аридным зонам (Williams, 1996). В крупных северных реках (Печора, Нева) сумма ионов составляет всего 40—50 мг/дм³.

Несмотря на то, что общая минерализация поверхностных вод в целом невысока, при значительном речном стоке, даже при небольших концентрациях в океан с суши выносятся большое количество минеральных веществ. По расчетам М.И. Львовича (1974) ионный сток всех рек Европы составляет 240 млн. т, Азии — 850, Африки — 310, Америки — 960, Австралии — 120 млн. т в год. Весь сток с поверхности суши составляет около 2,5 млрд. т в год, что составляет около 20,7 т/км² водосборной площади. В отдельных регионах количественные характеристики и состав ионного стока зависят от условий климатических зон (табл. 4.44).

Поверхностные воды очень разнообразны по составу растворенных веществ, что понятно, поскольку они соприкасаются с различными геологическими породами. Тем не

Таблица 4.44. Ионный сток некоторых рек Украины всего в год и на км² водосборной площади (по Малі річки..., 1991)

Климатические зоны, регионы и реки	Количество ионов (тыс. т/год), т/км ² водосборной площади			
	HCO ₃ ⁻	SO ₄ ²⁺	Ca ²⁺	Сумма ионов
Полесье, р. Уж	64,0	19,8	18,7	132,8
	<i>11,2</i>	<i>3,5</i>	<i>3,3</i>	<i>23,3</i>
Лесостепь, р. Южный Буг	340,0	45,4	91,8	549,0
	<i>37,8</i>	<i>5,1</i>	<i>10,2</i>	<i>61,0</i>
Степь, р. Молочная	15,4	65,1	16,9	137,0
	<i>20,3</i>	<i>86,2</i>	<i>21,4</i>	<i>180,0</i>
Крым, р. Дерекойка	4,6	0,9	1,4	8,1
	<i>93,1</i>	<i>20,8</i>	<i>27,8</i>	<i>163,0</i>
Карпаты, р. Латорица	101,0	29,2	29,3	191,0
	<i>74,1</i>	<i>21,4</i>	<i>27,5</i>	<i>140,0</i>

Примечание: с водосборной площади — курсив.

менее, можно выделить основные компоненты растворов поверхностных вод.

«Обычные пресные воды представляют собой разбавленные растворы бикарбоната и карбоната, сульфата и хлорида щелочных и щелочноземельных металлов с различным количеством практически недиссоциированной кремниевой кислоты, содержание которой часто превышает содержание сульфатов и хлоридов» (Хатчинсон, 1969, с. 239).

Основную часть (90—95 %) минерального состава природных вод составляют ионы хлоридов, сульфатов и карбонатов натрия, калия, магния и кальция. В слабоминерализованных водах преобладают ионы кальция и гидрокарбоната, в высокоминерализованных — хлора и натрия. Классификация поверхностных вод О.А. Алёкина (1970) основана на сочетании ограниченного числа катионов и анионов: Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , HCO_3^- , SO_4^{2-} , Cl^- . Все природные воды подразделяются на три *класса* — гидрокарбонатные (С), сульфатные (S), хлоридные (Cl). Каждый класс по преобладающему катиону подразделяется на три *группы* — кальциевую, магниевую и натриевую. Каждая группа, в свою очередь, подразделяется на четыре *типа* по соотношению ионов в эквивалентах: в первом типе гидрокарбонатов больше, чем кальция и магния в сумме; во втором — гидрокарбонатов меньше, чем кальция и магния в сумме; в третьем — гидрокарбонатов в сумме с сульфат-ионами

Таблица 4.45. Некоторые показатели содержания ионов (мг/дм³) в реках и озерах (по Алёкин, 1970; Львович, 1971)

Водоем	Сумма ионов	HCO_3^-	Ca^{2+}	Cl^-
Реки				
Амазонка	30,3	18,1	5,4	2,6
Парана	90,6	33,9	7,0	15,6
Миссисипи	210,6	118,0	31,1	10,3
Рейн	281,2	181,4	50,3	8,0
Дунай	331,0	236,0	58,2	2,6
Днепр	287,0	195,2	55,7	9,2
Волга	458,0	210,4	80,4	19,9
Обь	129,0	85,6	24,3	0,5
Нева	48,8	27,5	8,0	3,8
Печора	40,0	24,4	4,6	3,0
Нил	119,1	84,6	15,8	3,4
Озера				
Байкал	91,4	59,2	15,2	1,8
Онежское	31,7	20,4	5,4	1,5
Женевское	142,6	51,4	42,3	0,4
Гурон	95,5	51,1	24,1	1,8
Мичиган	107,3	58,3	26,2	1,8
Иссык-Куль	5823,0	240,0	114,0	1585,0

меньше, чем кальция и магния в сумме, или хлора больше, чем натрия; в четвертом гидрокарбонаты отсутствуют. Сочетание признаков трех классов, трех групп и 4 типов (существуют не все группы) позволяет выделить 27 видов природных вод. Пользуясь символикой данной классификации, принадлежность вод к тому или иному виду можно описать как C^{Ca}_{II} , что означает: гидрокарбонатный класс, группа кальция, тип второй. К таким водам, в частности, относятся воды верхнего Днепра.

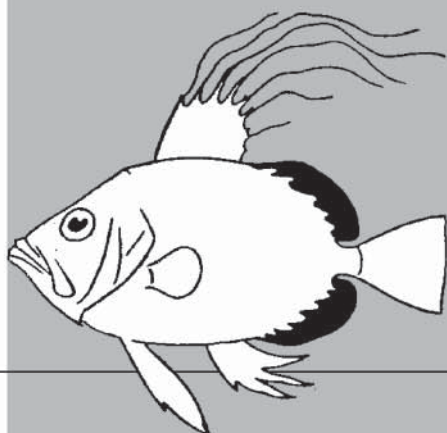
Большинство рек, напр. на территории бывшего СССР, принадлежат к I гидрокарбонатному классу. Сумма ионов определяет показатель, важный для жизни гидробионтов, — минерализацию воды. Содержание и сума ионов сильно варьирует (табл 4.45).

Имеются определенные закономерности изменения ионного состава речных вод. На территории бывшего СССР, для рек бассейнов северных морей (Баренцева, Белого) сумма ионов в среднем составляет 108,8 мг/дм³, Карского — 81,2, восточных морей (Берингова, Охотского, Японского) — 61,6 мг/дм³, Черного — 282,9, Каспийского — 267,4 мг/дм³ (Алёкин, 1953). В более низких широтах и в условиях более континентального климата общая концентрация ионов возрастает.

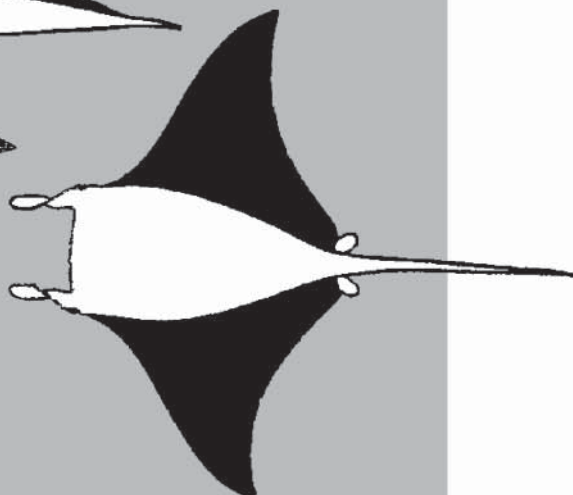
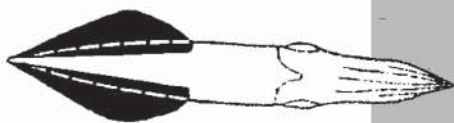
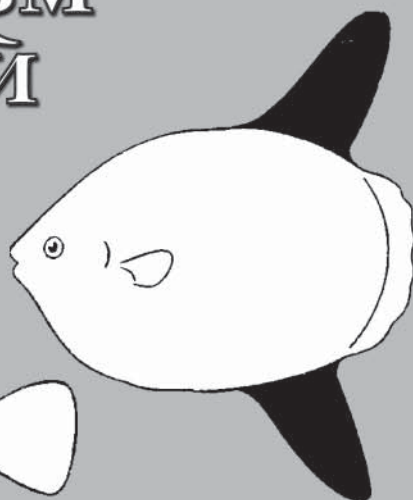
Из сказанного можно сделать вывод, что гидрохимические характеристики поверхностных вод зависят от многих, в том числе внешних, факторов: поступления воды с атмосферными осадками или в результате таяния ледников; характера стока; геохимических особенностей водосборного бассейна; деятельности человека и жизнедеятельности гидробионтов.

Гидросфера как среда обитания гидробионтов разнообразна по характеристикам и свойствам. Важно отметить, что основные характеристики находятся в диапазоне, обеспечивающем жизненные потребности организмов, а их разнообразие во многом определяет разнообразие проявлений жизни в гидросфере. Это одна из предпосылок явления, которое В.И. Вернадский называл «всюдностью жизни».

Часть
5



Адаптации
гидробионтов.
Организм
в водной
среде



*Эталоном целостности
биологических систем выступает
организм*

*Шмальгаузен, 1938
(цит. по Левушкин, 1974)*

Организм представляет собой образец или эталон целостности, функционирует как самостоятельная система и входит в два комплекса взаимосвязей — генетический и биоценотический.

Генетическая и биоценотическая системы взаимоотношений значительно различаются. В первой организм выступает как потомок и предок, а во второй — как потребитель и предмет потребления, испытывающий воздействие других организмов и сам воздействующий на других членов сообщества. Первая система требует постоянного поддержания существования живого существа, вторая — процессов взаимосвязи как живой, так и неживой материи (Левушкин, 1974; Ивлев, 2006). Целостность организма поддерживается внутренними структурными взаимосвязями.

«Коренная особенность организма, выражающаяся в самом этом слове, указывает на то, что он состоит не из частей только, а из органов, то есть орудий, исполняющих известные служебные отправления» (Тимирязев, 1907, с. viii).

В.И. Вернадский и К.А. Тимирязев использовали для организма термин «неделимый». Организм представляет собой наименьшую биологически самодостаточную дискретность. У организма в системе «триотрофа» (Мантейфель, 1980) вырабатываются адаптации к потреблению других организмов и эффективной защите от врагов, его потребителей. В гидробиологии одним из центральных понятий является понятие организма-гидробионта (Зернов, 1949). Дискретность предполагает существование определенных линейных размеров, которые определяются наличием границ между организмом как живой функционирующей системой и средой его обитания. Факторы среды влияют на организм и это влияние ограничено диапазоном толерантности организма. С другой стороны, организм влияет на среду обитания, однако вмещающее — среда, всегда больше вмещаемого — организма, поэтому влияние организма на среду ограничено¹. Большинство гидробионтов обитает в довольно узком диапазоне условий, т.е. их присутствие и количество указывает на определенные условия среды и этот факт позволил еще в конце XIX — начале XX в.в. (Mez, 1898; Kolkwitz, Marsson, 1909, цит. по Никитинский, 1938) предложить принцип биологической оценки качества водной среды по составу сообществ, набору организмов. Эти принципы стали основой современной биоиндикации (Семенченко, 2004; Семерной, 2005) или, по образному выражению Я.Я. Никитинского (1938), использования живых организмов в качестве реактивов.

¹ Еще один пример эмерджентных свойств системы: колоссальная средообразующая роль живого вещества биосферы складывается из малых воздействий на среду отдельных индивидов.

В области изучения организменных систем экология приходит в наиболее тесное взаимодействие с физиологией.

Шилов, 1985, с. 14

ОСНОВНЫЕ ФУНКЦИИ И АДАПТАЦИИ ГИДРОБИОНТОВ

Самые важные функции любых организмов, в том числе гидробионтов, можно представить следующим образом:

- получение энергии из внешней среды и её преобразование;
- обмен веществом со средой;
- поддержание гомеостаза своей внутренней среды;
- индивидуальное развитие — онтогенез;
- репродукция;
- освоение жизненного пространства — расселение;
- ограничение негативного внешнего воздействия био- и абиотических факторов, защита.

Небольшое разнообразие основных жизненных функций организмов становится поистине необозримым, когда огромное количество организмов своеобразно, видоспецифично выполняет эти функции. Разнообразие жизни есть не только разнообразие форм, но и разнообразие процессов.

Функционирование биологических, как и других самоуправляемых систем, основано на восприятии изменений условий среды и определенной, свойственной данному организму реакции на эти изменения. Здесь важны две характеристики взаимодействия в системе организм — среда: скорость реакции организма и специфичность ответа на воздействие факторов среды. Самые быстрые реакции — поведенческие. Более медленные реакции физиологические, еще более медленные — морфологические. Организмы подвижные могут избегать зон с неблагоприятными условиями. Организмы прикрепленные (седентарные) не могут покинуть местообитание и избежать негативных факторов, поэтому у них вырабатывается большая пластичность адаптации к изменению условий. Так, многие высшие водные растения имеют наземную, амфибионтную, и водную морфы, приспособляясь тем самым к сезонным колебаниям уровня воды в водоеме. У каждого организма есть свой диапазон оптимальных условий существования. Организм подвержен влиянию большого количества факторов, но только некоторые, находящиеся ближе всего к пределу толерантности (для ресурсов — находящихся в минимуме), являются определяющими (закон Либиха-Шелфорда). Поддержание внутреннего гомеостаза организма требует затрат энергии. Существует две стратегии его поддержания — активная и пассивная, соответственно у организмов-регуляторов и организмов-конформистов (Риклефс, 1979). К первым могут быть отнесены, например, гомойотермные организмы, ко вторым — пойкилотермные. Адаптации по биологическому значению можно разделить на две группы или на два

уровня (Шилов, 1985). Первый уровень составляют адаптации к наиболее общим, относительно устойчивым параметрам среды, в частности, адаптации к гидробионтному образу жизни, куда входят реакции на такие характеристики среды, как плотность, наличие и количество растворенных газов, оптические свойства и т.п. Второй уровень — лабильные реакции, поддерживающие относительное постоянство структурно-функциональных параметров организма при локальных колебаниях условий среды.

ЭКОМОРФЫ, ЦЕНОЭКОМОРФЫ И ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ГИДРОБИОНТОВ

Каждый организм принадлежит к определенному таксону и одновременно — к той или иной экоморфологической, эколого-функциональной группе (Левушкин, 1974; Алеев, 1986, Шарова и др., 1988). Каждый вид обитает в определенном, только ему свойственном диапазоне условий, однако нельзя утверждать, что сходные по условиям местообитания будут занимать одни и те же или генетически близкие виды. Напротив, следует согласиться с выводами, сделанными многими натуралистами из наблюдений в природе: далекие географически, но близкие по характеру условий местообитания регионы и целые географические области населены организмами различных видов. Близкие по характеру типы местообитаний являются ареной жизни *сходных форм* и, большей частью, *различных видов* и более высоких таксонов. Здесь в полной мере реализуются закономерности конвергентных и дивергентных экологических процессов. Если представить, что нам абсолютно точно известен не только *таксономический состав* населения определенного водоема, но и точное количество представителей *каждого вида* (к чему так стремятся многие гидробиологи в своих описательных работах), закономерности изменения их обилия во времени и пространстве, то оказывается, что этих, казалось бы исчерпывающих, знаний недостаточно для полной характеристики структурно-функционального облика населения водоемов и их сообществ.

Идея некой типовой формы, которую можно было бы использовать для обобщенного описания окружающего растительного и животного мира, так же стара, как и деятельность человека во взаимодействии с природой. Несомненно, такие понятия, как деревья, травы, водные животные обтекаемой (рыбообразной) формы, ползающие, извивающиеся (змееобразные) животные и т.п. предшествовали более частным, уточняющим понятиям, позволяющим определить видовую принадлежность. Знание разнообразия живого должно дополняться знанием разнообразия экологических форм.

...в жизненной
форме как в зеркале
отражаются
главнейшие черты
местообитания
животного.

Кашикаров, 1933, с. 121

«На птицах, свойственных водным местообитаниям, лежит особая печать: утки, гуси, поганки, лысухи, гагары, пеликаны, бакланы, с одной стороны, чайки, крачки, скопа — с другой, имеют общие черты строения и поведения, несмотря на различное систематическое положение» (Кашкаров, 1933, с. 121).

Важный и практически первый фундаментальный шаг к эколого-морфологической типизации живых организмов, в частности высших растений, сделал А. Гумбольдт. Он выделил 19 основных форм высших растений, что послужило началом развития физиономического подхода к описанию растительности (Humboldt, 1806, цит. по Алеев, 1986). Понятие жизненной формы было сформулировано датским ботаником Е. Вармингом, под которой он понимал «форму, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни, от колыбели до гроба, от семени до отмирания» (Warming, 1908, цит. по Алеев, 1986). Ему же принадлежит термин «адаптогенез». Значительное развитие концепция жизненной формы у растений получила в работах И.Г. Серебрякова. По его мнению, «жизненная форма растения — это его габитус, связанный с ритмом развития и приспособленный к современным и прошлым условиям среды» (Серебрякова, 1972, с. 86).

Концепция экоморфы всесторонне проанализирована в фундаментальном труде Ю.Г. Алеева (1986). Под экоморфой он понимал целостную систему взаимосвязанных и взаимобусловленных адаптаций, определяющую общую конструкцию тела организмов. Термин «экоморфа» рассматривался им как более общий относительно других, в том числе термина «жизненная форма». Придерживаясь морфологических критериев в описании экоморф, Ю.Г. Алеев, тем не менее, свою классификацию экоморф всего органического мира строит не только на этих признаках. Царства автобион и анавтобион (лат. *avto* — самостоятельный) он выделяет по признаку общего характера связей организмов со средой и общей организацией процессов метаболизма. В первое входят все клеточные организмы. Следующий уровень классификации экоморф строится на уровне метаболической активности — типы фанерон и криптон, т.е. активные организмы или находящиеся в криптическом состоянии. Таксоны третьего ранга выделены по способу экзогенного питания — типы адсон (лат. *ad* — присоединять и *sorbere* — поглощать) и фагон (от греч. *φάγος* — пожиратель), или организмы, питающиеся, соответственно, адсотрофно и фаготрофно. Таксоны следующего, четвертого, уровня — классы — выделены по принципу наличия собственной подвижности — подвижные экоморфы, планон (греч. *πλανη* — блуждать) и прикрепленные — эфаптон (греч. *ἐφάπτω* — прикреплять).

Различные особи одного вида в разных условиях или стадиях онтогенеза могут принадлежать к разным экоморфам. Классический пример — стрелололист (*Sagittaria*), который в воде и в амфибионтных условиях дает разные формы, фенотипы. Таким образом, экоморфы представляют собой группы сходных фенотипов. Следует обратить внимание на то, что за всю историю биосферы генотипов существовало и существует несравненно больше, чем «типовых» фенотипов. Существование типовых, сходных, сравнительно немногочисленных форм основано на огромном генетическом разнообразии. Д.Н. Кашкаров (1933) писал, что при установлении экологических типов или «жизненных форм» необходимо базироваться не на конституциональных, филогенетических признаках, а на признаках адаптивных, приспособительных, между которыми и факторами среды существуют определенная зависимость, гармония.

Понятие экоморфы, очевидно, следует ограничить собственно морфологическим обликом организмов, который определяется взаимодействием организма со средой обитания. Это понятие является общебиологическим и применимо ко всем живым организмам. Экоморфа есть следствие взаимодействия биологического «материала» и условий существования. В этом смысле удачна метафора, используемая Ю.Г. Алеевым (1968), который рассматривал экоморфу как литьевую форму, когда в одной форме могут быть отлиты одинаковые объекты из воска, чугуна или золота. Сходство экоморф не формально, а определяется взаимодействием со средой (их «литьевой формой»), однако дальнейшая их судьба в этой среде наверняка будет различной. Например, восковая и чугунная фигурки по разному будут реагировать на термические условия среды. Важно то, что влияние среды на формирование экоморф не абсолютно. По меткому замечанию Ю.В. Мамкаева (2003, цит. по Арефьев, 2008), организмы созданы «не из пластилина и среда не может лепить из них все, что угодно». Поэтому следует еще раз обратить внимание, что экоморфогенез является закономерным процессом, происходящим в разном масштабе времени (от эволюционного до онтогенетического), в котором взаимодействуют организм со своими свойствами и ограничениями условий среды.

Понятие «экоморфа» следует применять уже, чем более широкое понятие «жизненная форма». Кроме чисто морфологических, в последней должны учитываться и другие адаптации. Их совокупность определяет сходный образ жизни морфологически близких организмов (Кашкаров, 1933; Шарова, Свешников, 1988), равно как и морфологическое сходство вследствие близости экологических условий. Образ жизни определяется не только морфологическими характе-

ристиками. Существуют, однако, подходы, объединяющие экоморфу и жизненную форму в одно понятие.

«Жизненные формы или экоморфы — это группы видов растений и животных со сходными морфологическими чертами, экологическими и физиологическими особенностями и биологическими ритмами, отражающими их адаптированность к условиям среды» (Zaitsev, Mamaev, 1997, с. 39).

Очевидно, что в данной цитате речь идет именно о жизненной форме. Примером различия экоморф и жизненных форм могут служить безногие рептилии подотряда змей (Serpentes). Все они имеют очень сходное строение и принадлежат к одной экоморфе — секция аксокимофагон (Алеев, 1986), т.е. подвижные фагобионты с аксокимальным движителем. Однако в аспекте их гидробионтности может быть построен определенный ряд жизненных форм. Большая часть их ведет наземный образ жизни. Представители подсемейства настоящих ужей (Colubrinae) обитают вблизи воды, хорошо плавают и ныряют, но, как уж обыкновенный (*Natrix natrix*), питаются в основном наземными или околоводными мелкими позвоночными, размножаются на суше. Водяные ужи (*Natrix tessellata*) значительно больше связаны с водной средой, питаются в основном рыбой, но размножаются и зимуют на суше. Бородавчатые змеи (Acrochordinae) полностью перешли к водному образу жизни. В строении их тела появились признаки гидробионтов, дышащих атмосферным воздухом: закрывающиеся клапанами ноздри, перемещение глаз на верхнюю часть головы, адаптации кожного дыхания, яйцеживорождение. Морские змеи (Hydrophidae) — настоящие гидробионты, их морфологические адаптации коснулись строения уплощенного тела и отражены в названиях — кольчатый плоскохвост (*Laticauda laticauda*), спиральный ластохвост (*Hydrophis spiralis*). Они практически утратили связь с сушей. Очевидно, что на основе одной экоморфы сформировалось несколько жизненных форм. Таким образом, под **экоморфой** следует понимать комплекс, систему морфологических адаптаций организмов к определенной среде в процессе эволюции, индивидуума — к определенным условиям его обитания на той или иной онтогенетической стадии. Под **жизненной формой** — совокупность морфологических, фабрических, поведенческих и других адаптаций, характеризующих образ жизни в сообществах.

Экоморфогенез может рассматриваться как длительный эволюционный процесс и как адаптивная реакция в пределах онтогенеза одного организма. Абиотическая среда действительно формирует экоморфу. Но еще Ч. Дарвин (1907, с. 115) подчеркивал: «строение каждого органического существа... связано со всеми другими органическими существами». Например, обтекаемая форма тела быстро плаваю-

щего гидробионта есть не только следствие обитания в плотной среде, не только функция числа Рейнольдса, вязкости среды и т.п., но эта форма закрепились как более «рациональная» в отношениях биотической конкуренции, избегания хищников, успешной охоты, других взаимосвязей.

В дополнение к понятию «экоморфа» было введено понятие «ценоэкоморфа». Экоморфа связана собственно с организмом, конструкцией его тела, однако большая часть организмов входят в систему биоценологических связей в некоей, условно говоря, «надтелесной оболочке». Так же как человек находится в социуме не в виде антропоэкоморфы, а в одежде, выполняющей различные функции: терморегуляции, сигнальную, защитную и т.п., так и другие организмы могут обладать различными приспособлениями и образованиями, «дополняющими» экоморфу. Под **ценоэкоморфой** мы понимаем комплекс адаптаций на организменном и надорганизменном уровнях, рассматриваемых как в системе биоценологических связей внутри сообщества, так и в системе связей со средой обитания. Нами была предложена классификация ценоэкоморф (ЦЭМ) пресноводного перифитона: ценокриптон (неактивные в биоценозе ЦЭМ, напр., кладки яиц, куколки насекомых) и ценофанерон или активные ЦЭМ. В ценофанероне выделяются два класса: ценоадсон и ценофагон, которые разделяются по способу получения питательных веществ. Далее выделяются когорты в соответствии со способностью к подвижности. Мономерные ЦЭМ могут образовывать полимерные, сложные (Протасов, 1994).

Защитные образования — наиболее яркий пример ЦЭМ-адаптаций. Домик усонюгих раков является частью их тела, у коловраток *Floscularia* домик построен из комочков собственных фекалий (фабричная адаптация, по Беклемишев, 1951), защитный домик личинок ручейников — из посторонних предметов. Однако, независимо от происхождения материалов, эти организмы относятся к одной ценоэкоморфе. Они относительно подвижны внутри убежища, а вместе в убежищем аналогичны другим седентарным организмам. В структуру биоценологических связей они входят как сложное биокосное образование. Особое значение в жизни организмов вообще и гидробионтов в частности имеют различные объединения, конгрегации, т.е. скопления, определяемые биологическими факторами (в отличие от агрегаций, связанных с внешними условиями среды (Милейковский, 1967). Друзы прикрепленных моллюсков представляют собой специфическое образование, нечто большее, чем просто скопление моллюсков, они обладают определенной структурой, формой, могут выполнять определенные функции в онтогенезе моллюсков (Протасов, 1981; Протасов, Афанасьев, 1984). Они становятся субстра-

том для поселения молоди, создают зоогенную перифиталь. Вопрос о проведении границ между конгрегациями, скоплениями, ценоэкоморфами организмов неоднозначен. Из атмобионтных организмов можно привести пример колоний термитов, которые представляют собой чрезвычайно сложные постройки насекомых со своеобразным внутренним газовым и термическим режимом и которые, учитывая трофолаксис между особями, можно рассматривать и как семью, и как чрезвычайно сложную конгрегацию, и очень сложную ценоэкоморфу. Скопления морских ежей и офиур, образуемые для улучшения трофических условий (Милейковский, 1967), можно рассматривать как временную полимерную ценоэкоморфу. Такой же следует, видимо, считать и стаи рыб. В этом случае важно то, что рыбы входят в структуру биоценоза не как отдельные особи, а как компоненты надогранизного образования.

К одной экоморфе могут принадлежать организмы совершенно различных таксонов. Так, широко известно деление бактерий на отдельные морфологические группы. Достаточно хорошо разработанной можно считать систему типов морфологической структуры у водорослей, были попытки разработки систем экоморф и жизненных форм гидробионтов (Алеев, 1990). Одна из них, система жизненных форм беспозвоночных бентоса (Свешников, Алигаджиев, 1986; Свешников, Оленин, 1988) строится на выделении трех больших групп или разделов: эпибионты (обитающие на грунте), интрабионты (внутри грунта), бентопелагиобионты (всплывающие над дном). Для характеристик конкретных жизненных форм указанными авторами используются аналогии с «типовыми» организмами, например: «форма гаммаридная», «форма тела мизидная или похожа на креветку» и т.д. Несмотря на определенные зрительные ассоциации, подобная схема лишена универсальности.

Существуют типизации жизненных форм, в которых, что довольно странно, полностью игнорируются морфологические критерии. Например, система, построенная исключительно на характеристике трофической специализации и подвижности (Чертопруд, 2006).

Представления об экоморфах, жизненных формах для различных групп организмов разработаны неодинаково полно. В частности, они получили широкое распространение в микробиологии и альгологии. Исследователи давно обратили внимание на то, что многие водоросли генетически далеких таксонов могут объединяться в сходные морфологические типы. Еще в начале XX века К.С. Мережковский выделил 5 морфологических типов водорослей — от одноклеточных подвижных форм до древовидной особи (Топачевский, 1962). Несколько позже А. Пашер (Pascher) выде-

лил 6 морфологических типов, назвав их ступенями организации (цит. по Масюк, 1993). Концепция морфологического типа прочно вошла в альгологию, хотя классификация периодически пересматривается.

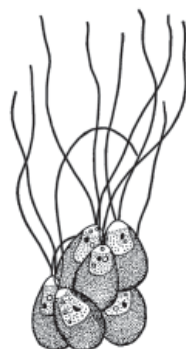
«Установлено, что в мире водорослей широко распространено явление морфологического параллелизма, которое наблюдается не только по горизонтали, но и по вертикали филогенетического древа. Наличие морфологических параллелизмов создает для систематики значительные проблемы...» (Масюк, Костіков, 2002, с. 10).

С точки зрения оценки разнообразия жизни в гидросфере важно отметить, что анализ морфологических типов выявляет как развитие, усложнение форм, так и сосуществование в современной гидросфере форм с разной степенью эволюционного развития. Следует заметить, что водоросли — это скорее экологическая группировка растительных организмов с выраженной гидробионтичностью. Именно гидробионтичность и является во многом основой конвергенции, морфологического сходства. Возможность сведения несколько десятков тысяч различных видов к нескольким морфологическим типам заслуживает большого внимания как возможность применения некоторых характерных общих признаков для описания сложных структур биотических группировок. Важно то, что значительное таксономическое разнообразие базируется на ограниченном числе типов общего плана строения. На примере водорослей можно рассмотреть типизацию, основанную на морфологической конвергенции.

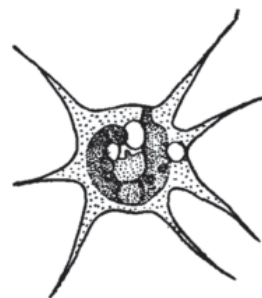
Выделяют около 10 типов морфологической структуры эукариотических водорослей (Масюк, 1993). Основываясь только на морфологическом сходстве, с некоторыми оговорками эти принципы можно распространить и на прокариотические водоросли. Следует отметить, что морфологическая типизация, применяемая для водорослей, широко используется и для представителей различных высших таксонов (Леонтьев, Акулов, 2002); характеристики типов выходят за пределы группы водорослей, тем более, что эта группа не является таксономической.

Монадный тип структуры объединяет одноклеточные и колониальные организмы, способные активно перемещаться в водной среде. С активным движением связана фоторецепция, развитая у многих видов жгутиковых форм. Подвижность жгутиковых организмов обуславливает полярность строения особей и колоний.

Амебоидный тип структуры рассматривается всего лишь как морфологический вариант строения тела водорослей, вторичный в эволюционном развитии. Его особенностью является способность к изменению формы тела с образова-



Монадная структура
(*Pyrobotrys sp.*)



Амебоидная структура
(*Chrysatoeba sp.*)

нием временных цитоплазматических выростов — псевдоподий (различают лобоподии, филоподии, ризоподии, аксоподии). Псевдоподии используются как особый тип псевдоподиального движителя, а также для увеличения поверхности тела, что улучшает адсотрофное питание. Амебоидный тип строения распространен довольно широко. Псевдоподии различного строения, в том числе в виде анастомозирующих нитей, образующих постоянную сеть, характерны для радиолярий.

Все известные амебоидные организмы — типичные эукариоты и очевидно, что для развития такого морфологического типа необходима достаточно высокая общая организация. Амебоидные формы обитают в толще воды и на субстрате, ведут как прикрепленный, так и подвижный образ жизни. Они могут объединяться в колонии, в том числе прикрепляющиеся к субстрату.

«Кажущаяся простота строения амебоидных организмов и амебоидного способа движения являются выражением крайней специализации, эволюционным тупиком, возникшим как результат катагенеза [регрессивной эволюции, греч. кат — приставка, означающая движение вниз (А.П.)] в ходе вторичного приспособления» (Масюк, 1993, с. 60).

Вопрос первичности амебоидных форм не решается однозначно. Так, А.В. Топачевский (1962) полагал, что жгутиковая форма строения клеток прогрессивнее, чем амебоидная. Считается, что именно монадные формы были непосредственными предками всех эукариот. Такая точка зрения не проясняет, однако, такой проблемы: почему возникновение эукариотических организмов, несомненно более высокоорганизованных, чем прокариотические, сопровождалось морфологическим усложнением (монадные формы), а затем их эволюция сместилась в направлении катагенеза? Аргумент, что монадная структура обеспечивала возможность широкого расселения организмов в водной среде и поэтому была биологически прогрессивной, не кажется убедительным с точки зрения оценки возможностей распространения планктических организмов, поскольку вряд ли можно считать их локомоторные способности решающими в этом процессе.

С утратой локомоторного аппарата, но при сохранении некоторых признаков флаголлит (полярности, пульсирующих вакуолей, стигмы) возникает **гемимонадный** тип структуры. Он может быть представлен как отдельными клетками, так и колониями, в том числе слизистыми, которые могут находиться в воде или на субстратах в прикрепленном состоянии, но есть и обитающие в поверхностной пленке воды.

Коккоидный тип объединяет одноклеточные и колониальные водоросли, лишенные локомоторного аппарата и



Коккоидная структура
(*Characium sp.*)

обладающие пассивной подвижностью, либо прикрепленные к субстрату. Исчезновение признаков монадной структуры, переход к малоподвижному образу жизни у эукариотических водорослей рассматривается как переход к собственно растительному образу жизни, однако следует признать, что коккоидная структура — отнюдь не «изобретение» эукариотических водорослей.

«Наиболее примитивной исходной формой клетки прокариотических водорослей, пожалуй, можно считать шаровидную форму. Из нее практически нетрудно вывести все разнообразие иных форм клеток» (Кондратьева, 1995, с. ...).

«Бактерии по своей форме разделяются на три основные группы. К первой группе относится микроорганизмы, имеющие шаровидную форму — кокки. Это наиболее простая форма» (Утевский, 1975, с. 16).

Несмотря на некоторую морфологическую упрощенность, водоросли коккоидной структуры обладают широким спектром адаптаций к обитанию в толще воды, в поверхностной пленке и на субстратах, что может служить доказательством древности ее происхождения. Размер клеток автотрофного пикопланктона составляет всего 2—3 мкм (Herperle, Schlegel, 2002). Основным приспособлением к нейстонному образу жизни является несмачиваемость водной поверхности клеточной оболочки. У некоторых видов образуется так называемый плавательный колпачок, поддерживающий клетки у поверхности. Формы, обитающие на твердых субстратах, прикрепляются с помощью слизистых подушечек, стебельков, подошв. Некоторые формы, обитающие на дне, имеют длинные слизистые тяжи, поднимающие клетки над осадками.

При делении клеток в одной плоскости и дальнейшем их нерасхождении образуются последовательные цепочки — это **нитчатый (трихальный) и разноритчатый (гетеротрихальный)** типы структуры. Трихальный тип довольно широко распространен среди прокариот и эукариот.

Заварзин Г.А. указывает (2003), что древнейшие микроскопические ископаемые представляют собой нитевидные формы диаметром 0,5—2 мкм и длиной до 300 мкм, из отложений Пилбара (Австралия), интерпретируемых как глубинная гидротерма. Однако трихальная морфа — достаточно сложное образование и вряд ли может рассматриваться как первичная. По мнению А.В. Топачевского (1962), формирование трихальной структуры обусловлено полярностью среды — прикрепление к субстрату обеспечивает поднятие над ним всего трихома. Полярность, безусловно, имеет большое значение из-за различных функций полярных концов нитей, однако, колонии или организмы трихальной структуры бывают не только прикрепленными к субстрату, но и плавают в воде.



Нитчатая структура
(*Colothrix* sp.)



Разноритчатая структура
(*Fischerella* sp.)

Олигомерная и полимерная, цепочечная, структура характерна и для многих животных (Cestoda, Annelida, колонии Pirosuma), здесь цепочкообразная структура также определяется полярностью направления движения или роста. У нитчатых форм появляется ветвление, а для гетеротрихальных этот важнейший морфологический признак становится основным.

«Ветвление является одним из основных свойств растительного организма. Возникновение ветвления приводит к увеличению поглощающей поверхности организма, в связи с этой особенностью оно приобрело широкое распространение среди всех отделов как низших, так и высших растений» (Топачевский, 1962, с. 109).

Рассматривая ветвление как морфоадаптацию, А.В. Топачевский отмечает наличие этого явления не только собственно для талломов водорослей, но и указывает на «ветвление слизистых тяжей» колоний коккоидных водорослей. Нитчатые разветвленные слоевища наиболее полно представлены сине-зеленых, зеленых, бурых и красных водорослей. Очень характерно образное сравнение слоевища с гидродинамически прочной антенной, улавливающей из окружающего пространства фотоны света и молекулы питательных веществ (Хайлов и др., 1992). С ее поверхностью напрямую связана интенсивность трофического потока на единицу массы. Один из важнейших способов наращивать поверхность быстрее массы — это ветвление. Ветвящиеся колонии существуют у инфузорий (*Zoothamnion*), кишечнополостных (*Obelia*), мшанок (*Plumatella*), гидроидных полипов и др.

Деление клеток в трех плоскостях с последующим их нерасхождением приводит к формированию талломов **сарциноидного** типа структуры. Сарциноидные водоросли занимают промежуточное положение между одноклеточными, коккоидными и многоклеточными паренхиматозными водорослями (Масюк, 1993). Подобные структуры имеются и у прокариотических организмов, напр. *Xenococcus kernerii*.

Паренхиматозный, тканевый тип структуры основан на дифференциации клеток, совокупности которых формируют разнофункциональные ткани. Он характерен и для первичных многоклеточных животных Prometazoa. Например, у *Trichoplax* тело состоит из внешнего жгутикового эпителия и внутренней паренхимы с несколькими типами клеток, т.е. при отсутствии четкой дифференциации тканей имеется разделение клеток по функциям (Малахов, 1990). Тот же принцип лежит в основе строения губок, однако дифференциация групп клеток здесь может быть выражена очень значительно, число типов клеток приближается к десятку. Следующим этапом эволюции уже на базе тканевого типа является формирование органов и систем органов, на основе большого числа типов клеток, различных по строению и функции.

Одна из важнейших эволюционных тенденций организмов, в том числе и водных — увеличение размеров. Некоторые одноклеточные животные достигают макроскопических размеров в несколько сантиметров и десятков сантиметров (*Foraminifera*, *Xenophiophoria*). Однако, основное направление в увеличении размеров — многоклеточность. У водорослей существует **сифональный** тип структуры, характерной особенностью которого является отсутствие клеточных перегородок внутри макроскопического слоевища и наличия большого числа оргanelл.

Сифонокладальный тип, известный только у зеленых водорослей, характеризуется в своем развитии первичной стадией многоядерного сифона. Этот тип структуры представлен разнообразными морфологическими вариантами: пузыревидным слоевищем типа *Valonia*, нитчатыми ветвящимися типа *Cladophora*, крупными объемными слоевищами типа *Dictiosphaeria*.

Таким образом, огромное разнообразие видов водорослей морфологически можно отнести всего к нескольким типам структуры. Это пример широчайшей дивергенции на фоне очень узкой конвергенции. Эволюционный процесс — это не только процесс формирования видов, но и процесс формирования общей конструкции тела организмов, соответствующей важнейшим условиям среды обитания. Живое вещество дифференцировано не только как видовое живое вещество, но и как живое вещество различных экоморф или морфологических типов, что хорошо видно на примере водорослей.

При всем богатстве видового состава, высшие водные растения также можно разделить на небольшое число эколого-морфологических типов, учитывая степень утраты их связи с сушей. Выделяют две большие группы — гидрофиты, постоянно растущие в воде, и гигрофиты — обитатели переувлажненных мест, периодически затопляемых территорий (Гигевич и др., 2001). Высшие водные растения легко меняют морфу в зависимости от условий среды: амфибийные, погруженные и плавающие на поверхности воды могут принадлежать к одному виду. Например, виды семейства *Nymphaeaceae* могут образовывать монодоминантные фитоценозы болотного типа (амфибийная форма в зоне осушаемых мелководий водохранилищ), лимнофильные сообщества (формы с плавающими листьями) и реофильные группировки, погруженная форма. Поэтому различные экоморфы (ценоэкоморфы) одного и того же вида могут рассматриваться как диагностические признаки выделения различных типов сообществ макрофитов (Зуб, 1996).

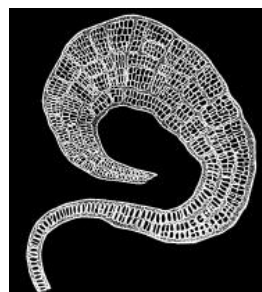
Роль экоморф в биоценотической структуре разнообразна. Довольно основательно разработанная концепция «организмов-экологических экосистемных инженеров» (англ. —



Сифонокладальная структура (*Caulerpa* sp.)



Пальмеллоидная структура (*Hydrurus* sp.)



Пластинчатая структура (*Prasiola* sp.)

ecosystems engineers) (Jones et al., 1994; Wright, Jones, 2006) оперирует в основном категорией организма и, скорее, на видовом уровне (Karatajev et al., 2002). Не вызывает сомнения, что и взаимосвязи в сообществах как индивидуума, так и вида довольно специфичны, однако обобщить их можно только на уровне экоморфы. Очевидно, что крупные водоросли и макрофиты в гораздо большей степени определяют пространственную структуру всего сообщества, чем микроводоросли, так же как на мидиевой банке средообразующую роль играют именно прикрепленные моллюски, независимо от конкретного вида мидий. Прикрепленные организмы (эфаптобионты), в силу их постоянного присутствия в сообществе, могут сильнее влиять на другие организмы, чем подвижные. Прикрепленные формы изменяют всю архитектуру биотопа. Средообразующая роль организмов в целом возрастает с увеличением их размеров (Хохряков, 1969), однако эдифицирующая роль экоморф проявляется как в макро-, так и в микромасштабах. Такие организмы, как гигантские бурые макроводоросли, герматипные кораллы образуют целые экосистемы. С размерами организмов связана продолжительность их жизни (Шмидт-Ниельсен, 1987), что может влиять на время существования всего биоценоза.

Каждое сообщество, биоту водоема либо региона можно охарактеризовать не только по таксономическому составу, но и спектру экоморф и жизненных форм (Алеев, 1986). Определенный спектр присущ и экотопическим группировкам гидробионтов. Формирование экоморф, экоморфогенез, следует рассматривать не только в связи с эволюцией отдельных видов или таксономических групп, но и как биоценотическое и биосферное явление.

В эволюционном становлении эколого-морфологической специфики экоморф автофанерона основополагающей стороной явилось формирование способов экзогенного питания.

Алеев, 1986, с. 205

ПОЛУЧЕНИЕ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ ГИДРОБИОНТАМИ. АДСОБИОНТЫ И ФАГОБИОНТЫ

Существует три основных источника энергии для жизненных процессов организма: энергия светового излучения, прежде всего солнца (фотосинтетики); химических связей неорганических веществ (хемосинтетики); энергия, заключенная в органических веществах (гетеротрофные организмы). Энергия необходима для процессов жизнедеятельности, в том числе биологического синтеза, построения структур организма.

По способу получения экзогенного питания организмы можно разделить на две большие группы, которые представляют собой два типа экоморф — **адсон** и **фагон**.

Адсотрофные организмы получают питательные вещества путем адсорбции растворенных веществ всей поверх-

ностью тела или его особыми участками. Следовательно, необходимым условием жизни адсотрофов является присутствие растворов, окружающих все тело (водная среда) или контакт определенных органов, напр. корня высших растений, с водой и растворами. Именно поэтому все микроорганизмы следовало бы отнести к гидробионтам, поскольку они питаются адсотрофно, из окружающих их растворов (Заварзин, 2003). Грибы также адсотрофные организмы. Адсорбция — сложный процесс, со своими физико-химическими закономерностями. Адсорбционное питание у большинства животных вторично, напр. у комменсалов и паразитов (Скадовский, 1955). Эффективность адсорбции или относительная скорость адсорбции (M_w) может быть определена как масса вещества M_a , приходящегося на единицу объема тела организма W :

$$M_w = M_a / W.$$

Относительная скорость адсорбции может быть выражена соотношением, связывающим массу адсорбированного вещества m_a и суммарную величину смоченной поверхности тела S :

$$M_w = m_a S / W = m_a S_w,$$

где S_w — удельная поверхность.

Соотношение объем—поверхность определяет важную закономерность. Поскольку с увеличением размеров тела величина S_w снижается, при прочих равных условиях снижается интенсивность адсорбции. Таким образом, одним из эффективных путей экоморфогенеза адсобионтов является уменьшение размеров тела. Вторым путем является увеличение поверхности тела за счет выпячиваний и углублений поверхности, ветвления осевых структур (Алеев, 1986; Хайлов и др., 1992). Для количественной характеристики развитости поверхности предложено соотношение, величина которого не зависит от размеров тела — приведенная удельная поверхность (S_0), которая представляет собой отношение корня квадратного из поверхности к корню кубическому из объема (Алеев 1986). Шарообразные организмы имеют наименьшее значение $S_0 = 2,199$ (табл. 5.1).

Фотоавтотрофные адсотрофы через поверхность тела получают не только питательные вещества, но и световую энергию. Увеличение фотосинтезирующей поверхности связано и с поступлением минеральных и органических веществ. Основными элементами для автотрофов являются С, N, P, Fe, Si, Mo и некоторые другие. Питательный субстрат бактериальных организмов очень разнообразен — от простых неорганических веществ у хемосинтезирующих до сложных органических соединений у гетеротрофных. Адсо-

Таблица 5.1. Удельная поверхность (S_w) и приведенная удельная поверхность (S_0) тела адсобионтов различных размеров (L) (по Алеев, 1986)

Организм	L, м	S_w	S_0
Бактерия <i>Micrococcus luteus</i>	0,000001	6 000 000	2,2
Эвглена <i>Euglena viridis</i>	0,0001	168 596	2,24
Нитчатая водоросль <i>Spirogyra inflata</i>	0,1	40 000	8,92
Водоросль <i>Cystoseira barbata</i>	0,95	1838	11,18

трофия не создает предпосылок к самостоятельной подвижности, развитию локомоторных органов и механизмов. Тенденция к прикрепленному образу жизни прогрессирует с увеличением линейных размеров адсобионтов. Для адсобионтов характерны центральный, лучевой типы симметрии.

Фаготрофный способ питания связан с различными способами поглощения оформленной твердой или жидкой пищи. Это довольно сложный физиологический и этологический акт. Биохимические изменения поглощенной пищи происходят внутри организма. Адсотрофия, всасывание уже преобразованной пищи обеспечивается специальными органами и их системами. С точки зрения экоморфологии, весь организм, образно говоря, становится «обслуживающей системой» адсотрофного элемента. К таким системам относятся, напр. ротовые органы, которые по своему строению должны соответствовать характеру пищи (табл. 5.2).

Механизм питания животных пресноводного бентоса можно разделить на пять типов (Pavluk, 1997): 1) соскребание; 2) измельчение; 3) собирание; 4) всасывание; 5) фильтрация. В целом, для характеристики трофической группы можно использовать несколько критериев: характер пищи, механизм поглощения пищи, размер пищевых частиц, характер захвата пищи (пассивный или активный), частичное или полное использование пищевого объекта. Сочетание этих признаков позволяет выделить 12 трофических групп пресноводного зообентоса (Pavluk et al., 2000).

Разнообразие пищи фаготрофов, способы её получения являются одними из факторов разделения их по экологическим нишам. Относительный размер пищевых объектов играет существенную роль в трофических адаптациях. Можно выделить две основных стратегии получения пищи. Первая — индивидуальный захват отдельных объектов питания, вторая — концентрация пищевых частиц. Примером первой может быть охота, поиск и добыча отдельной жертвы, второй — фильтрация, седиментация. Самостоятельной стратегией следует также считать безвыборочное потребление

уже сконцентрированной пищи — заглатывание грунта, пастьба. По происхождению пищевые объекты фаготрофов можно разделить на растительные, животные, бактериальные и детрит. Происхождением определяется энергетическая ценность пищи, которая выше у продуктов животного происхождения: содержание энергии в водорослях планктона 0,35; животных бентоса — 0,45; рыбах — 1,1 ккал/г сырого веса (Богоров, 1974). По агрегатному состоянию пищу можно разделить на жидкую и относительно твердую. Первая группа включает соки растений, гемолимфу насекомых, ткани, разжиженные специально введенными в тело жертвы ферментами. Вторая группа — разнообразные живые организмы и их части, детрит.

Некоторое подобие фаготрофии наблюдается у альдрованды пузырчатой *Aldrovanda vesiculosa*, свободно плавающей в водоеме. Для захвата добычи — мелких водных животных — служат складывающиеся из двух половинок листовые пластинки. Очевидно, что фаготрофом это растение назвать нельзя, отловленные животные, как и у других плотоядных растений (пузырчатка обыкновенная *Utricularia vulgaris*, другие виды этого рода *U. minor*, *U. intermedia*), являются преимущественно азотной добавкой к минеральному питанию.

Простейшие, в основном микроскопических размеров, питаются бактериями, водорослями, т.е. еще более мелкими организмами, хотя могут охотиться и на относительно

Таблица 5.2. Характер пищи гидробионтов-фаготрофов, способы получения пищи (по Шмидт-Нильсен, 1982, с дополнениями)

Тип пищи, пищевой объект	Размер, порядок величин	Способ захвата	Примеры
Бактерии, водоросли, мелкий детрит	1—10 мкм	Активный захват псевдоподиями, цитостомом, фильтрация	Амебы, радиолярии, инфузории, ракообразные, двустворчатые моллюски
Беспозвоночные, личиночные стадии и мальки рыб	1—10 мм	Активный захват ротовым аппаратом, фильтрация	Кишечнополостные, гребневники, рыбы, усатые киты
Беспозвоночные, позвоночные	10—100 см	Активный захват	Головоногие моллюски, рыбы, зубатые киты
Прикрепленные водоросли и детрит	1—10 мкм	Соскребание, собирание	Брюхоногие моллюски, иглокожие, кольчатые черви
Скопление детрита, бактерии, простейшие	1—10 мкм	Заглатывание, сортировка	Полихеты, олигохеты
Макрофиты, крупный детрит	1—10 см	Разгрызание, измельчение	Ракообразные, личинки насекомых
Жидкость	—	Высасывание	Насекомые, клещи, паукообразные

крупных. У инфузорий выделяют несколько трофических групп: 1) бактериофаги и детритофаги; 2) сапрофаги; 3) хищники; 4) миксофаги со смешанным питанием (Догель, 1951). Процесс потребления пищи происходит при помощи псевдоподий, как у амёб и радиолярий; клеточного рта, как у инфузорий и жгутиконосцев; сосущих шупалец, как у сукторий. Некоторые солнечники Heliozoa образуют так называемые трофические ассоциации, когда несколько особей, окружая крупный пищевой объект, сливаются телами, а после совместного потребления добычи опять расходятся (Догель, 1951).

Спектр питания и трофические адаптации водных беспозвоночных очень широки. Морфологическая структура и поведение взаимосвязаны и это позволяет дифференцировать ряд структурно-поведенческих типов: пасущиеся собиратели, активные хвататели, седиментаторы, фильтраторы (Монаков, 1998). Относительно небольшое число трофических типов в действительности подразделяется на огромное количество вариантов, построенных на разной морфологической основе и разнообразном поведении, что позволяет тонко дифференцировать характер пищи, ослабляя конкуренцию. Трофические адаптации в некоторых таксонах беспозвоночных довольно похожи. Например, тип кишечнополостные — активные хищники, но среди них распространена и симбиотрофия. Хищниками являются гребневики, плоские черви. Двустворчатые моллюски — в основном фильтраторы. Среди обитающих в воде насекомых и личинок присутствуют собиратели, хищники, пассивные фильтраторы. Также разнообразны трофические адаптации ракообразных.

Наиболее специфичным для водной среды является питание на основе различных способов сгущения sestона. Благодаря высокой плотности воды, в ней присутствуют взвешенные вещества, различные организмы. Фильтрационная система (рис. 5.1) включает три элемента: диспергированные частицы, жидкую среду, собственно фильтр (Rubinstein, Koehl, 1977; Гутельмахер, Алимов, 1979). К этому целесообразно добавить и механизм, создающий ток воды, поскольку фильтрация предполагает разность давления до и после фильтрующего элемента.

К фильтрационному типу питания следует отнести пассивную фильтрацию при помощи сетей и ловушек и активную фильтрацию, процеживание сквозь различные морфологические структуры. Личинки насекомых, напр. ручейников *Neureclipsis*, *Hydropsiche* строят сети различной конструкции. Ловчие сети ручейников имеют разный размер ячеек, в зависимости от возраста личинок и видовой принадлежности: от 1×6 мкм у *Dolophides distinctus* до 403×534 мкм у *Arctopsiche irrorata*. У ракообразных роль фильт-

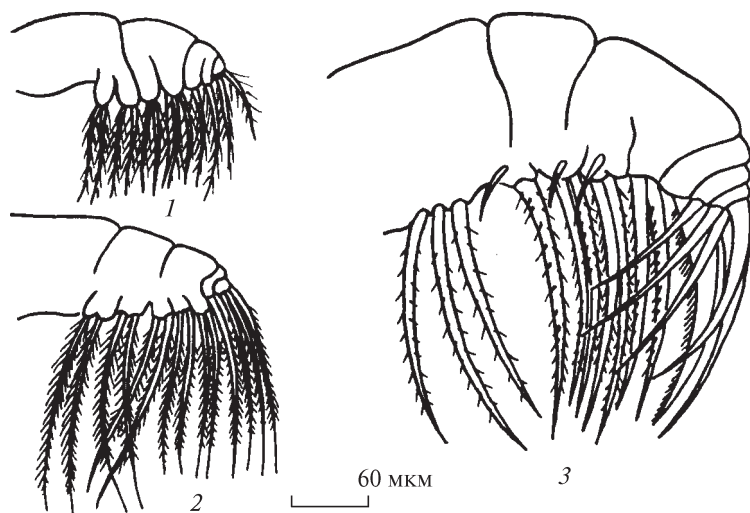


Рис. 5.1. Строение вторых максилл копепоид, используемых как элемент системы фильтрации (по Монаков, 1998).

1 — *Eurytemora velox*; 2 — *Acanthodiptomus denticornis*; 3 — *Heterocope appendiculata*.

ра играют конечности. Размеры пищевых частиц в питании кладоцер варьируют в широких пределах, напр. у хидорид от 3—6 до 50 мкм (Монаков, 1998).

Вододвижущий аппарат двустворчатых моллюсков относится к типу мерцательно-гидрокинетического (Беклемишев, 1964). Основная движущая сила создается функционированием мерцательного эпителия жабр, околоротовых лопастей. Щупальца вводного сифона, околоротовые лопасти сортируют пищевые частицы. Фильтрационный аппарат моллюсков позволяет улавливать частицы размером 1—3 мкм (*Dreissenidae*), 2—3 мкм (*Unionidae*), *Mytilidae* отфильтровывают частицы менее 2 мкм (Алимов, 1981).

Из всех доступных кормовых организмов каждый фильтратор потребляет довольно малое число объектов. Многие планктонные ракообразные предпочитают мелкие водоросли без каких-либо выростов. Для пресноводных рачков-фильтраторов наиболее потребляемыми являются водоросли размером от нескольких микрометров до 100 мкм (Сушеня, 1963). У морских фильтраторов максимальные размеры эффективно улавливаемых частиц значительно больше.

Эффективность фильтрации можно определить по объему профильтрованной воды. Зависимость скорости фильтрации (F) от массы особи (W) описывается степенным уравнением

$$F = aW^b,$$

где коэффициенты a и b для ракообразных, по данным разных авторов, варьируют от 250 до 56523 и от 0,667 до 1,000 (Гутельмахер, 1986).

При диапазоне сухой массы особи пресноводного ракообразного от 0,002 до 0,12 мг, интенсивность фильтрации составляла 7780—18 мл/мг сухой массы/сутки, экспоненциально снижаясь при возрастании массы особи (Сушеня, 1963).

Имеется множество различных способов сгущения гидробионтами взвешенных в воде, дисперсных частиц пищи. Некоторые коловратки в качестве фильтра используют части ротового аппарата, но большинство являются «вертикаторами», т.е. при помощи коловращательного аппарата создают поток воды, который направляет частицы к ротовому отверстию. Мшанки, движением ресничек, расположенных на щупальцах, направляют ток воды к ротовому отверстию. Своеобразным способом концентрации пищевых частиц пользуются олигохеты *Ripistes parasita*. Гигантские волосовидные щетинки, колеблясь, собирают на клейкую поверхность взвешенные в воде частицы. Червь периодически протаскивает щетинки сквозь ротовую щель и очищает их. Личинки *Chironomus plumosus* строят в грунте U-образные трубки, через которые при помощи колебательного движения тела прокачивается вода, из которой на клейкие нити отфильтровываются взвеси.

Неизбирательное заглатывание грунта не требует особых затрат энергии на поиски пищи. Олигохеты сем. Tubificidae питаются в слое донных осадков толщиной 2—5 см, хотя могут проникать вглубь на нескольких десятках сантиметров. В верхних слоях грунта органического вещества содержится больше всего. Суточное потребление грунта олигохетами *Limnodrillus ubekemianus*, *L. hoffmeisteri* составляет 800—1200 % массы тела (Поддубная, 1961).

Хищники также широко представлены среди водных беспозвоночных. Успешной добыче животной пищи способствуют различные адаптации. У кишечнорастных имеются стрекательные клетки, у гребневиков — специальные клейкие клетки, у хищных организмов существует множество поведенческих адаптаций, обеспечивающих добывание живой пищи. На разных стадиях онтогенеза у хищников есть свои пищевые объекты. Например, пресноводная медуза *Craspedacusta sowerbii* питается организмами планктона, а её полип, обитающий на твердом субстрате, охотится на олигохет и личинок хирономид, живущих на том же субстрате. Хищными могут быть только некоторые стадии развития. Это хорошо видно на примере личинок хирономид рода *Parachironomus*. *P. vitiosus* на всех стадиях — фильтратор, строящий сети, сестонофаг. Другие виды этого рода — собиратели, *P. kuzini* в младших личиночных возрастах собиратель, а позже переключается на питание личинками хирономид и икрой земноводных.

Ресничные черви, будучи подвижными хищниками, могут нападать даже на брюхоногих моллюсков, более крупных, чем сами черви. Хищные формы коловраток охотятся на планктонных простейших, мирных коловраток, ракообразных. Активные хищники из олигохет (*Chaetogaser diapha-*

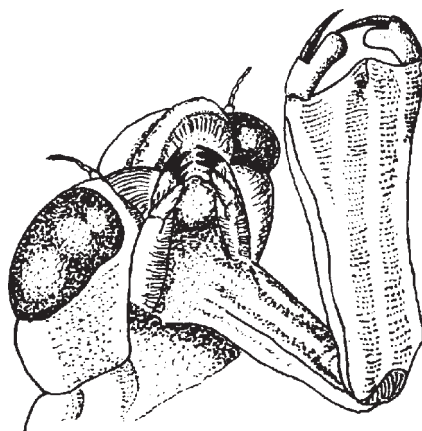


Рис. 5.2. Голова и ротовой аппарат (маска) стрекозы *Aeschna* (по Шванвич, 1949, из Монаков, 1998)

nus) питаются ракообразными, другие — *Agriodrilus vermivorus* — грунтовыми олигохетами. Пиявки по большей части — активные хищники. Суточное потребление пищи пиявкой *Herpobdella nigricolis*, может составлять 10–250 % массы особи, снижаясь с увеличением массы (Луферов, 1963).

Хищные ветвистоусые ракообразные относятся к активным хватателям. В литоральной части водоемов обитает *Polypheumus pediculus*, в пелагиали *Bythotrephes longimanus*, *Leptodora kindtii*. Крупный рачок лептодора (более 10 мм) может охотиться на самых крупных представителей планктона, размером более 1 мм, развивая при броске скорость 60 мм/с.

Из личинок насекомых одними из наиболее активных хищников являются личинки стрекоз. Эффективная охота обусловлена совершенным хватательным аппаратом — маской (рис. 5.2), гидроэкологическим движителем в дополнение к эуподиальному, сложным поведением. Суточный рацион разных видов корма личинок Anisoptera превышает 100% (*Aeschna grandis*). При оценке пищевых потребностей личинок стрекоз следует принимать во внимание особенности охотничьего поведения, когда личинки стрекоз добычу убивали, но не съедали (Монаков, 1998).

В отряде жуков выделяется подотряд плотоядных *Aderhaga*, из которых 8 семейств представлены водными формами. Среди них есть специализированные формы: одонатофаги, питающиеся личинками стрекоз (*Cybister lateralimarginalis*); кулицидофаги, питающиеся личинками комаров-кулицид (личинки жуков *Rhantus*, *Colymbetes*), однако большинство — хищники с широким спектром питания (Дядичко, 2009).

В типе Моллюсков двустворчатые являются фильтраторами, головоногие — хищниками, а среди гастропод есть как хищные (*Conus*), так и мирные формы, в основном собиратели.

Пищевые объекты и трофические адаптации водных позвоночных разнообразны и первое место здесь занимают рыбы

Этапы	Длина рыбы	Внешний вид	Рот	Глоточные зубы	Кишечник	Нервная система	Объекты питания
A			Неподвижный	Первичные зубы	Прямая трубочка со спавшимися стенками $\frac{h}{l}$ уменьшается l от 0,48 до 0,44		
B	5,0		Невыдвижной схватывающий	Двурядные	$\frac{h}{l} = 0,48$		
C	5,7		Слабо выдвижной схватывающий		$\frac{h}{l}$ колеблется l от 0,44 до 0,42		
D ₁	8,5		Начало полного выдвижения	Двурядные	$\frac{h}{l}$ от 0,56 до 0,59 $\frac{h}{l}$ от 0,88 до 0,90		
D ₂	9,5		Выдвижной схватывающий				
E	12,0		Выдвижной схватывающий и всасывающий	Однорядные	$\frac{h}{l}$ от 1,03 до 1,09 $\frac{h}{l} = 1,43$		
F	14,5						
G	22,0						
H							
I							

Рис. 5.3. Изменения строения тела и объектов питания каспийской воibly (по Никольский, 1974):

h — отношение высоты тела к длине, *l* — длина тела, *l* — водоросли планктона, коловратки, ракообразные, донные личинки насекомых и олигохеты, дрейссена

(Никольский, 1974). У них существует определенная, иногда очень узкая, специализация относительно пищевого объекта. Этому способствуют морфологические, анатомические и поведенческие особенности. Только за счет высокой пищевой специализации в экосистемах коралловых рифов существуют столь плотные и таксономические богатые сообщества рыб (Paine, 1966). В их основных группировках наблюдается еще более узкая трофическая специализация (табл. 5.3).

В онтогенезе пищевая специализация может меняться. Так, вобля *Rutilus rutilus caspicus* на первых стадиях онтогенеза питается ракообразными, бентическими личинками насекомых, а у взрослых особей основу пищи составляют моллюски (Никольский, 1974). В процессе индивидуального развития изменяется внешний вид, соотношение размеров тела, конструкция ротового аппарата, строение кишечника (рис. 5.3). Фактически, на каждой онтогенетической стадии формируется иной организм со своим характером пищи. У рыб и круглоротых выделяют несколько типов ротового аппарата: хватательный, присоскообразный, всасывающий, дробящий (рис. 5.4).

Существенную роль в добыче пищи у рыб играют жаберы. Хорошо развитые жаберные тычинки у планктофагов выполняют функции фильтра. Характер питания определяет длину пищеварительного тракта. У плотоядных рыб длина кишечника меньше длины тела, у растительноядных — значительно больше.

Из других позвоночных наиболее специализированными относительно характера пищи являются усатые киты.

Таблица 5.3. Трофическая специализация рыб Большого барьерного рифа (по Сорокин, 1990)

Трофическая группа	Источник и способ питания	Количество видов
Растительноядные	Всасывающие детрит, перифитон	3
	Скребущие перифитон	14
	Грызущие талломы макрофитов, корки водорослей	32
Планктофаги	Зоопланктон, детрит	59
	Фитопланктон	1
	Макропланктон	4
Бентофаги	Донные беспозвоночные	156
	Кораллы	15
	Смешанная пища	14
	Облигатные	11
	Факультативные	15

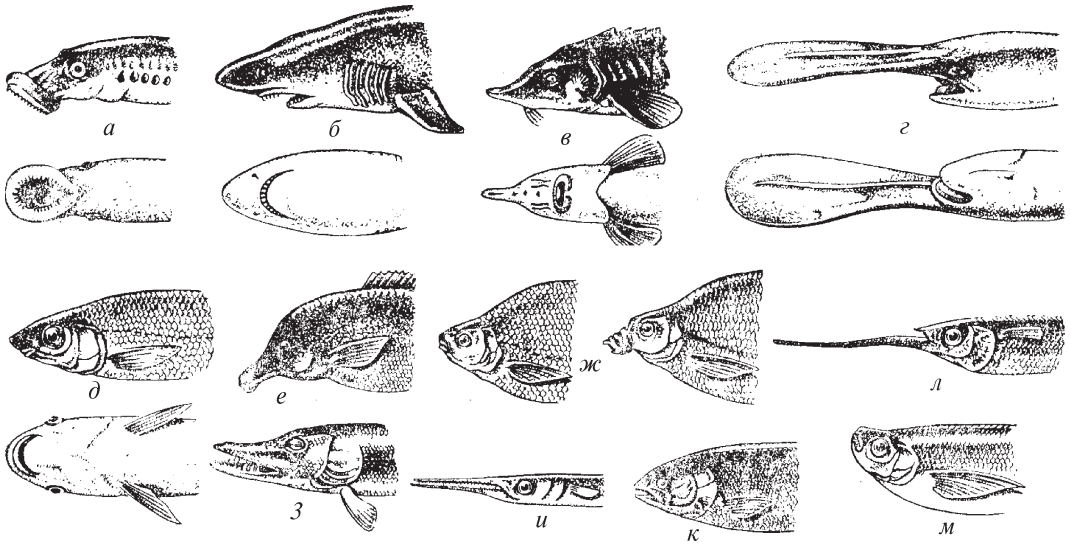


Рис. 5.4. Различные типы ротового аппарата у рыб и круглоротых (по Никольский, 1974): *a* — минога; *b* — акула; *v* — осетр; *г* — веслонос; *д* — подуст; *e* — мормирус; *ж* — лещ; *з* — щука; *и* — сарган; *к* — лосось; *л* — полурыл; *м* — чехонь

Строение их ротового аппарата соответствует фильтрационному способу питания. Другие водные млекопитающие преимущественно плотоядны.

При увеличении размеров фагобионтов (на 6 порядков, табл. 5.4) каких-либо тенденций к увеличению удельной приведенной поверхности тела нет. Таким образом, у них хорошо выражена закономерность сохранения показателя относительной поверхности тела относительно его объема. Исключение составляют колониальные седентарные организмы, развитость поверхности тела или колоний которых определяется необходимостью облавливать наибольший возможный объем воды. В этом аспекте они конвергентно сходны с адсотрофами. Это же следует отметить и для фораминифер с большой поверхностью аксоподий.

Для фагобионтов характерна направленность эволюции в сторону развития собственной подвижности, что требует развития локомоторных систем, движителей, систем получения и обработки информации. Подвижный образ жизни ведет к общему функционально-структурному усложнению организма, его общему прогрессивному развитию. Такие тенденции хорошо прослеживаются на примере моллюсков. У зарывающихся в грунт малоподвижных двустворчатых отсутствует фоторецепция, ослаблено тактильное восприятие, у более подвижных эпибентосных гребешков (*Pecten*) имеются глаза по краю мантии. У брюхоногих, подвижных форм, есть щупальца, органы зрения. Наконец, головоногие, быстрые активные пловцы, имеют совершенные зрительные

органы, развитую нервную систему. Особенности водной среды позволяют существовать и седентарным формам фагобионтов, однако такой образ жизни всегда ведет к упрощению общего строения организма.

Тип симметрии тела фагобионтов, по мере приобретения в филогенезе черт фаготорофности, закономерно изменяется в сторону билатеральной. Центральная симметрия тела характерна для наименее развитых фагобионтов, напр. радиолярий. Появление рта у кишечнополостных привело к формированию осевой симметрии. Вторичная осевая симметрия возникает у прикрепленных или малоподвижных организмов, таких как иглокожие. Билатеральная симметрия встречается также у инфузорий, но только у турбеллярий и других высокоразвитых организмов она становится постоянной. Развитие билатеральной симметрии обусловлено дифференциацией тела на брюшную и спинную стороны.

Можно сделать вывод, что для фагобионтов характерны тенденция к уменьшению поверхности тела, развитие локомоторных механизмов и собственной подвижности, наличие специализированной пищеварительной системы и связанных с ней систем органов.

В гидросфере довольно часто встречается явление симбиотрофии. В некоторых случаях облигатной симбиотрофии организмы могут выполнять трофические функции, вообще существовать только во взаимосвязи с симбионтами. Водоросли-симбионты играют очень важную роль в жизнедеятельности коралловых полипов. Они являются продуцентами органического вещества, способствуют построению известкового скелета, однако кишечнополостные могут жить и без симбионтов. Симбиотрофия у погонофор, напр. вестиментифер *Riftia* и других является обли-

Таблица 5.4. Приведенная удельная поверхность (S_0) тела фагобионтов при изменении их размеров (L), по (Алеев, 1986)

Организмы	L, м	S_0
Фораминифера (<i>Globigerina bulloides</i>)	0,0009	7,46
Дафния (<i>Daphnia magna</i>)	0,005	2,92
Мидия (<i>Mytilus galloprovincialis</i>)	0,08	2,53
Гидроидный полип (<i>Obelia longissima</i>)	0,14	16,72
Коралл акропоровый (<i>Acropora nasuta</i>)	0,20	13,80
Тунец малый (<i>Auxis thazard</i>)	0,50	2,62
Ихтиозавр (<i>Stenopterygius quadriscissus</i>)	2,10	2,85
Лещ (<i>Abramis brama</i>)	0,60	2,99
Кашалот (<i>Physeter catadon</i>)	18,00	2,70
Кит синий (<i>Balaenoptera musculus</i>)	27,5	2,71

гатной. Наличие трофосомы, содержащей симбиотические серобактерии, сопряжено с полной редукцией пищеварительной системы. Вероятно, в процессе эволюции редукция органов пищеварения происходила постепенно и параллельно с формированием симбиотрофии. Эволюция иногда создаёт структуры, которые кажутся маловероятными. Таково, к примеру, сообщество нескольких бактерий — эндосимбионтов малощетинкового червя *Olavius algarvensis*, обитающего в верхнем слое донных отложений в Средиземном море. У этого небольшого червя наблюдается крайняя редукция всех внутренних органов: у него нет рта, пищеварительного тракта и выделительных органов, зато непосредственно под покровами находится множество бактерий, по крайней мере, четырёх разных видов. По-видимому, все они используют углекислый газ для синтеза органического вещества, которое и служит пищей для червя, но существуют за счёт разных окислительно-восстановительных реакций. Так, некоторые бактерии восстанавливают сульфаты и, соответственно, образуют сульфиды. Другие, наоборот, окисляют сульфиды и производят сульфаты. Перемещаясь в грунте, червь меняет источники энергии для бактерий-симбионтов (Гиляров, 2007).

Как полагает Ю.Г. Алеев (1986), миксотрофность, смешанное питание, было неизбежным этапом в ходе филогенетического становления фаготрофности. Следовательно, эволюционно фаготрофия явление более позднее, чем адсотрофия.

Наличие или отсутствие способности к поступательному движению во всех случаях оказывает влияние на общую конструкцию тела организмов.

Алеев, 1986, с. 239

ПОДВИЖНОСТЬ И СЕДЕНТАРНЫЙ ОБРАЗ ЖИЗНИ ГИДРОБИОНТОВ

Одной из важных характеристик жизни является активная, направленная подвижность (Вернадский, 1978). Действительно, если в неживой природе преобладает движение, направление которого определяется силой тяжести, то живые организмы могут передвигаться в любых направлениях. Подвижность как свойство организма не может рассматриваться вне системы организм—среда. Скорость клетки водоросли планктона, которая перемещается вместе с водной средой, нулевая относительно этой среды. В то же время в потоке, водоросли, прикрепившиеся к субстрату, постоянно омываются водой и скорость в системе организм—вода не равна нулю.

Организмы, обладающие собственной подвижностью, объединены в класс экоморф **планон**, ведущие прикрепленный образ жизни — в класс **эфаптон**, по характеру питания — **планофагон**, **планоадсон**, **эфаптофагон**, **эфаптоадсон** (Алеев, 1986). Подвижность или относительная непод-

вижность прежде всего связаны со способом питания и способностью организма к расселению.

Фагобионты тяготеют к подвижности, адсобионты, наоборот — к прикрепленному, седентарному образу жизни. Очевидно, что подвижные формы могут расселяться более эффективно, однако существуют и эфаптонные расселительные стадии, напр. эпизоохорные семена растений, прикрепляющиеся к подвижным животным. Общее строение тела (экоморфа) и жизненные формы планобионтов определяются развитием адаптаций, связанных со способом поступательного движения. Движение может быть пассивным, не контролируемым организмом, и активным, контролируемым. Фактором пассивного движения гидробионтов является подвижная водная среда, гидростатические силы, а также подвижные объекты, с которыми организм связан. В последнем случае имеет место некоторая двойственность, поскольку организм, прикрепленный к подвижному, живому или неживому субстрату, строго говоря, относится к эфаптону.

Активное контролируемое движение может быть локомоторным и нелокомоторным. Первое происходит за счет регулирования сил, определяющих плавучесть организма, определяемой разностью плотности (ρ) организма и среды. Положительная плавучесть обеспечивает движение к поверхности воды $\Delta = (\rho_{\text{воды}} - \rho_{\text{организма}}) > 0$, при отрицательной плавучести ($\Delta < 0$) наоборот, сила тяжести увлекает организм в направлении дна. При равной плотности плавучесть нулевая, когда сила тяжести уравновешивается архимедовой силой выталкивания. Активное поступательное движение обусловлено функционированием того или иного движителя — совокупности частей тела, непосредственное механическое взаимодействие которых с внешней средой приводит к созданию движущей силы (Алеев, 1986). Способы поступательного движения различны (табл. 5.5).

При пассивном движении вертикальное перемещение происходит под действием гидростатических сил, пропорциональных величине плавучести организма. Организмам планктона чрезвычайно важно иметь нейтральную плавучесть, а их эволюция должна была идти путем формирования механизмов эффективного регулирования плавучести. Под действием водных масс перемещаются многие организмы, в том числе имеющие локомоторные системы. Именно за счет действия сил перемещения воды происходит дрейф водорослей (Algal ecology..., 1996; Комулайнен, 2004; Богатов и др., 2009). Способы коррекции плавучести организмов могут быть разными: изменение средней плотности тела; пассивные парашютные системы, несущие плоскости для планирования.

Специальные адаптации к перемещению под действием движения водных масс у гидробионтов довольно редки, но распространены у организмов эпинеястона. В основе этих адаптаций должны лежать морфологические изменения, направленные на увеличение парусности. Такие адаптации очень эффективны у эпинеястонных хондрофор и сифонофор из кишечнотелостных. У обитающей в тропических областях *Velella* на верхней стороне уплощенного пневматофора имеется пластинка, выполняющую роль паруса. У физалии (*Fysalia*) функцию паруса выполняет сам пневматофор.

С перемещением, определяемым подвижностью носителя, связано лоцмонирование у рыб. Мелкие ставриды, рыба-лоцман сопровождают других рыб, находясь в пограничном слое воды у поверхности тела крупной рыбы. Это не вызывает каких-либо морфологических изменений, только снижается плавательная активность, однако у рыб-прилипал *Echeneidae* первый спинной плавник превратился в мощную присоску, которой она прикрепляется к телу крупных рыб.

Планирующий полет в воде является активным способом движения в первой фазе — перемещении в точку на меньшей глубине, откуда и начинается планирование с использованием несущих плоскостей, выростов, всей поверхности тела. Ю.Г. Алеев (1986) приводит интересный пример экоморфологической реконструкции способа движения рыбоподобных девонских организмов *Heterostraca*. Жесткий панцирь размером около 20 см, форма тела с выпуклой брюшной стороной, гипобатический (с большей по величине нижней лопастью) хвостовой плавник при резком движении соз-

Таблица 5.5. Способы поступательного движения гидробионтов (по Алеев, 1986, с изменениями)

Общий характер движения	Движущая сила	Наличие движители	Типы движения
Пассивное	Экзогенная	Нелокомоторное — движитель отсутствует	Вертикальное перемещение под действием гидростатических сил
Активное	Эндогенная	Локомоторное — движитель имеется	Под действием движения водных масс
			При помощи подвижного носителя
			Движение в водной среде без опоры на субстрат
			Движение с опорой на поверхность раздела двух сред
			Вертикальное перемещение за счет изменения плавучести
			Планирующий полет в воде
			Плавание
			Скользящее (ползание)
			Псевдоподиальное
			Аксоподиальное
			Эуподиальное

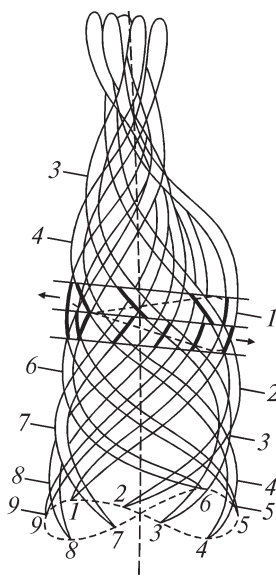


Рис. 5.5. Схема функционирования холокимального движителя на примере движения угря (*Anguilla*), цифрами обозначены последовательные фазы движения, зачернены области «отталкивания» от воды при движении в направлении стрелок (по Александер, 1970)

давали эффект взмывания животного над дном. В следующей фазе происходило планирующее перемещение по наклонной ко дну. Планирование в той или иной степени используют все организмы с плавучестью, немного меньшей нуля, поскольку такой способ выгоден энергетически. У морских черепах, уплощенных рыб (скаты) несущей плоскостью является все тело.

Локомоторное движение в водной среде или с опорой на субстрат обеспечивают разнообразные **движители**. Кимальный или волновой (греч. *χῶμα* — волна) движитель очень широко распространен среди гидробионтов. Он представлен несколькими вариантами: холокимальный, когда волнообразные движения выполняет все тело или некоторая его часть (рис. 5.5); мастигокимальный, если в качестве движителя используется жгутик; перифокимальный, за счет ундулирующего движения отдельных плавников или периферической части тела (рис. 5.6). Кимальный движитель встречается у представителей всех царств живых организмов и прежде всего у самых крупных и быстрых пловцов.

Эффект кимального движителя состоит в том, что на теле движущегося организма всегда есть участки (на рис. 5.5. обозначены жирными линиями), создающие отталкивающую силу. Кимальный движитель не имеет холостого хода.

«Перемещаясь вправо или влево, тело всегда наклонено таким образом, что оно отталкивает воду назад и стремится продвинуться вперед. Иными словами, оно движется в воде несколько боком под некоторым углом атаки и на него действует подъемная сила, направленная вперед» (Александер, 1970, с. 277).

Другим, довольно широко распространенным движителем является копиальный (греч. *χῶπι* — весло). Он менее

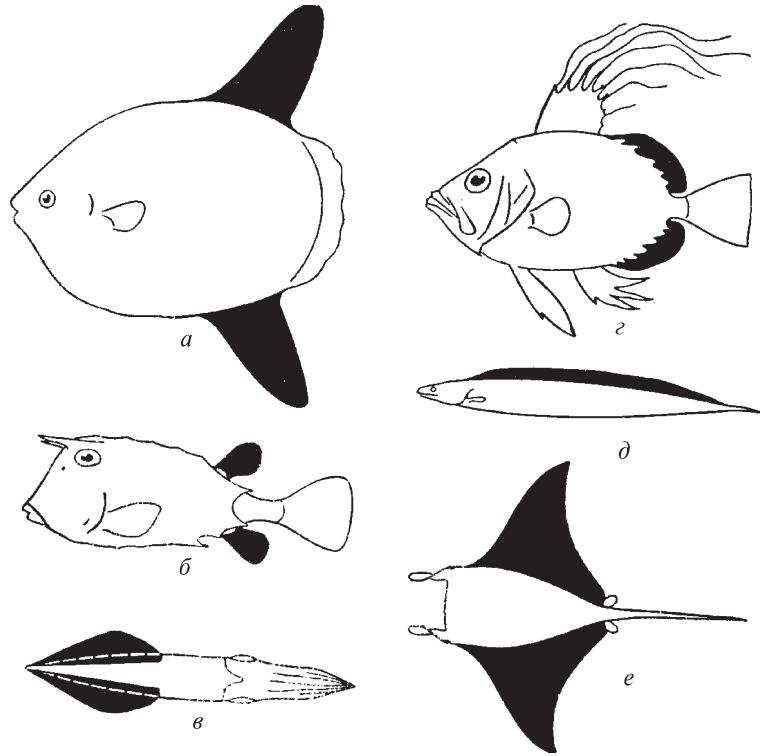


Рис. 5.6. Перифокимальный движитель. Зачернены плавники, выполняющие роль движителя. *а* — луна-рыба *Mola mola*, *б* — кузовок *Acanthostracion tricornis*, *в* — кальмар *Loligo vulgaris*, *г* — солнечник *Zeus faber*, *д* — электрический угорь *Gymnarchus niloticus*, *е* — манга *Manta birostris* (по Алеев, 1986)

экономичен, поскольку имеет холостой ход. Рабочие элементы такого движителя — реснички инфузорий, конечности ракообразных и насекомых — перемещаются вперед с возможно меньшим сопротивлением и в рабочем движении отталкиваются от воды (рис. 5.7). Поэтому работа движителя имеет две фазы — холостой и рабочий ход. Для того, чтобы к.п.д. движителя был высоким, скорость движения гребных элементов должна быть не намного больше скорости движения организма (Александр, 1970). Движитель может функционировать на основе множества элементов строения, таких как реснички инфузорий (мириокопальный), пары или нескольких пар конечностей (диплокопальный, полидиплокопальный).

Еще один движитель плавающих животных — гидроэробический (греч. εχβολη — выбрасывание), т.е. выбрасывающий воду, также имеет два цикла работы. Принцип его действия основан на периодическом всасывании воды в специальную камеру и последующем её выбрасывании, что создает реактивную тягу. Такой движитель имеется у медуз, планктонных сифонофор, личинок стрекоз, огнетелок, боконочников, сальп, головоногих моллюсков. Движитель существует в нескольких вариантах. Кратероэробический движитель (у медуз, некоторых осьминогов) имеет непроточную рабочую камеру, заполнение и выброс воды из которой происходит через одно отверстие. Сифоноэробиче-

ский движитель имеет входное отверстие и выводной сифон. У пелагических головоногих моллюсков высокая эффективность движителя обусловлена быстрым наполнением камеры через мантийную щель и наличием мускульного сифона, позволяющего менять направление движения и регулировать скорость выбрасываемой воды. У огнетелок гидроэкоболический движитель сложный, многокамерный. Из малых камер вода поступает в общую, которая и является движителем всей колонии.

Плотность и вязкость воды создают благоприятные условия для движения, но и накладывают определенные ограничения.

«...большая плотность воды уменьшает потребность в подъемной силе. Некоторые плавающие животные обладают той же плотностью, что и вода, и подъемная сила им вообще не нужна, вся необходимая для плавания энергия может быть использована для создания горизонтальной тяги. Существенное значение имеет большая плотность и вязкость воды — рыбы не плавают с такой быстрой, с какой летают птицы» (Шмидт-Ниельсен, 1982, с. 612).

Плотность воды увеличивает сопротивление движению, которое возрастает пропорционально квадрату скорости (Александр, 1970):

$$D = 1/2\rho V^2 S C_D,$$

где D — лобовое сопротивление, ρ — плотность воды, V — скорость организма, S — площадь мидельного сечения, C_D — коэффициент лобового сопротивления, который зависит от формы тела и числа Рейнольдса.

Форма тела также важна. Тела обтекаемой формы имеют суженые передний и задний концы. Постепенное сужение заднего конца тела, способствует плавному стеканию потока без образования зон пониженного давления в хвостовой части и образования вихрей. Характер обтекания зависит от такой характеристики тела, как удлиненность (отношение длины тела к наибольшему диаметру сечения). У тел с одинаковой площадью сечения в мидельной части ло-

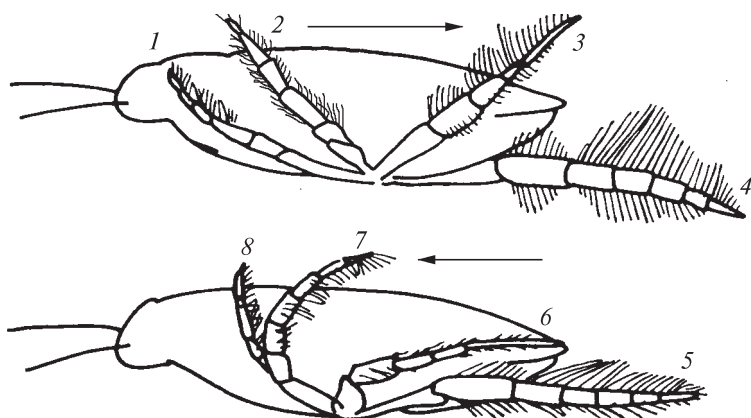


Рис. 5.7. Плавательные движения при работе копиального движителя жука *Acilis*. Цифрами отмечены последовательные фазы движения конечности в направлении стрелок (по Александр, 1970)

бовое сопротивление минимально при удлинённости, равной 2; у тел с одинаковым объёмом — около 4,5 (Александр, 1970). Для оценки сопротивления может быть использован и показатель U или относительная толщина (Алеев, 1986), представляющая собой отношение диаметра круга, равного по площади мидельному сечению, к длине организма. Хорошо обтекаемыми телами можно считать такие, у которых $U \leq 0,4$ (Алеев, 1986) и удлинённость 4,5. Однако эта закономерность справедлива для чисел Рейнольдса (Re) порядка 10^6 — 10^7 .

Переход ламинарного течения в турбулентное происходит при Re порядка 10^5 , поэтому проблемы снижения лобового сопротивления у мелких, медленно передвигающихся форм выглядят совершенно иначе, нежели у крупных. Экоморфогенез, направленный на формирование обтекаемой формы тела, является важнейшей составляющей эволюции фагобионтов-гидробионтов при увеличении размеров.

«Для организма длиной 1 мм, движущегося в воде со скоростью 1 см/с, число $Re = 1$. Когда оно меньше 1 лобовое сопротивление для тела длиной a , движущегося со скоростью v в среде с вязкостью η определяется по закону:

$$D = k \eta a v,$$

где k — коэффициент, зависящий от формы (для шара он равен 3π).

В это уравнение не входят ни плотность воды, ни площадь сечения, скорость не возведена в квадрат» (Александр, 1970, с. 221—222).

Вязкость воды определяет существование у поверхности движущегося гидробионта пограничного слоя, в котором скорость на границе вода—поверхность тела уменьшается до 0. Весь объём этого слоя представляет собой присоединённый объём, который гидробионт при движении перемещает вместе с собой. Толщину пограничного слоя можно приближённо определить как корень квадратный из отношения произведения кинетической вязкости воды ($0,0114 \text{ см}^2/\text{с}$) на длину тела организма (см), деленную на скорость (см/с). К примеру, у рыбы длиной 20 см, плывущей со скоростью 5 см/с, толщина пограничного слоя составит около 0,23 см. Площадь поверхности рыбы приблизительно равна 140 см^2 , следовательно, объём пограничного слоя составит около 30 см^3 . Это около 10 % от массы самой рыбы. Необходимость увеличения затрат энергии при движении очевидна.

Различные выросты и неровности на поверхности тела увеличивают объём пограничного слоя. Выступы размером в одну тысячную долю длины тела гидробионта создают значительное сопротивление уже при $Re > 10^5$ (Александр, 1970), поэтому обтекаемая форма предполагает и гладкую поверхность. Для снижения сопротивления тело рыб покрыто слизью. У хороших пловцов, напр. у барракуд, слизь

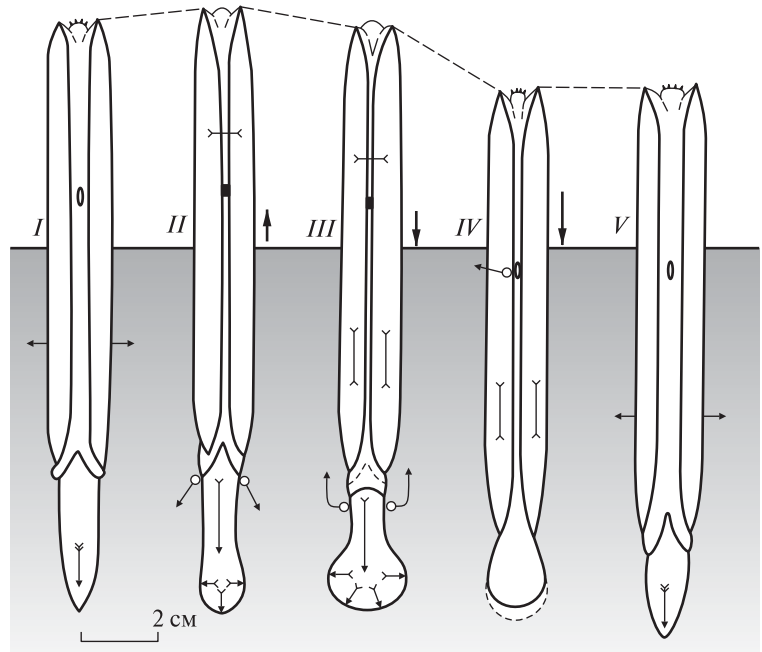
снижает трение примерно на 65 % (Никольский, 1974). Сопротивление трения вместе с лобовым сопротивлением является основной причиной дополнительных затрат энергии при перемещении в воде. У тел хорошо обтекаемой формы основная составляющая сопротивления движению — сопротивление трения, достигает 80 % (Александр, 1970).

Обтекаемая форма, структура внешних покровов, специальные выделения, мощный мышечный аппарат позволяют гидробионтам достигать при плавании высоких скоростей. Голубая акула *Carcharinus glaucus* развивает скорость до 10 м/с, тунец *Thunnus thunnus* — 20 м/с (Никольский, 1974), рыба-меч *Xiphias gladius* — до 36 м/с (Алеев, 1976). При коротких бросках дельфин *Tursiops gilli* развивает скорость 8,3 м/с, со скоростью 6,1 м/с он может плыть 1—2 минуты (Александр, 1970). При сравнении скорости плавания различных гидробионтов целесообразно использовать соотношение скорости и корня квадратного длины. У быстро плавающих рыб (акулы, тунцы) этот показатель достигает 70, у медленно (лещ) — 10—20 (Никольский, 1974). Абсолютная скорость плавания гидробионта возрастает с размерами его тела, однако эта зависимость сохраняется до длины 4,5 м. Снижение скорости у более крупных организмов определяется снижением частоты колебаний кимального движителя и достижением порога значений $Re > 6 \cdot 10^7$, когда обтекание становится полностью турбулентным (Алеев, 1976, 1986).

Вариантом движения в сплошной среде является движение в донных грунтах (размер частиц грунта значительно меньше размеров организма). Основной используемый здесь движитель — гидравлический. Принцип его функционирования состоит в периодическом наполнении жидкостью участков тела (как у олигохет) или специальных органов — нога у двустворчатых моллюсков (рис. 5.8).

Движение с опорой на субстрат осуществляется с помощью нескольких движителей, в том числе кимального. Так передвигаются по поверхности твердых субстратов, напр. олигохеты. Миоподиальный (греч. $\mu\acute{o}\nu$ — мышца, $\rho\acute{o}\delta\zeta$ — нога) движитель используют брюхоногие моллюски. Принцип его действия состоит в периодическом сокращении мышц подошвы ноги моллюска. Псевдоподиальный движитель на основе временных ножек распространен у организмов, способных к изменению формы тела — некоторых водорослей, амёб. Аксоподиальное движение осуществляется путем попеременного закрепления на субстрате переднего и заднего концов тела животного (пиявки, иногда гидры). Эуподиальный движитель (на основе функционирования постоянных конечностей) существует только у животных. Имеется много модификаций в соответствии с различиями морфологии организмов и такой движитель может состоять

Рис. 5.8. Последовательные этапы (I—V) роющего движения моллюска *Ensis* (гидравлический движитель). Моллюск изображен с вентральной стороны. Стрелками показано перемещение жидкости в гемоцеле, выталкивание воды из мантийной полости, сокращение мышцы-замыкателя или мышц-ретракторов (по Александер, 1970)



из множества элементов (мириоподиальный), напр. у турбеллярий или инфузории стилонихии. Опорные элементы совершают характерные для эуподиального движителя маятниковые движения, однако не сгруппированы в пары, как в диплоэуподиальном. Движитель с одной парой опорных конечностей у гидробионтов не встречается. У древних артропод, современных ракообразных насчитывается более десяти пар конечностей, однако в качестве эуподиального движителя используется всего несколько пар (рис. 5.9).

Эфаптобионты имеют различные способы прикрепления, определяемые отношениями организм—среда, поскольку важны и субстрат, его механические свойства, и механизмы прикрепления.

Анализ способов прикрепления организмов к твердому субстрату в воде позволил выделить 7 основных типов (Протасов, 1994).

1. Прирастание собственно телом или раковиной (гидророза, диатомовые водоросли, мшанки, моллюски, усоногие раки, асцидии).

2. Прикрепление изоморфной колонией (губки, некоторые мшанки).

3. Прикрепление стелющейся разветвленной, сетчатой колонией (мшанки *Plumatella emarginata*, Камптозоа, гидроидные полипы).

4. Точечное прикрепление — базальными клетками, прикрепительными табличками (*Urnatella gracilis*, *Cymbella*).

5. Множественное прикрепление — биссусными нитями, ризоидами (*Dreissena*, *Mytilus*, нитчатые зеленые водоросли, бурые водоросли).

6. Прикрепление домиком (коловратки *Floscularia*, погонофоры, олигохеты).

7. Непостоянное, временное прикрепление прицепками, присосками (*Sida*, *Vlepharoceridae*, *Hydrozoa*).

Твердый субстрат является надежной опорой. Многие прикрепленные организмы противостоят сильному гидродинамическому воздействию. На мягких грунтах прочно закрепиться, закориться труднее. Якорные системы эфаптобионтов, как правило, разветвлены, имеют большую общую поверхность, напр. корни высших водных растений. У стеклянных губок, обитающих на донных осадках, имеется специальный пучок базальных спикул, которыми они удерживаются в субстрате (Догель, 1975).

Для экоморф эфаптона выделяют три типа, различающихся по характеру связи с субстратом и средой над ним: гигротрофный, гигробазотрофный, базотрофный (Алеев, 1986). В первом случае организм получает питательные вещества из водной среды, во втором — из водной и субстрата, в третьем — только из субстрата. В гидросфере преобладает первый тип. Субстрат, как правило, служит для прикрепления. Прикрепление и последующее развитие организмов может происходить очень быстро и в крайне неблагоприятных условиях. Ю.П. Зайцев (2008а) описывает формирование пояса прикрепленных организмов на скалах, которые омываются морской водой только при сильных штормах, т.е. достаточно редко и при сильном гидродинамическом воздействии. Отдельно следует рассматривать организмы, которые сами создают субстрат, на котором обитают. Это коралловые полипы, синезеленые, красные кораллиновые водоросли, зеленые водоросли *Halimeda*. Создаваемые ими постройки обладают большой прочностью и выдерживают значительное гидродинамическое воздействие.

Седентарный (эфаптонный) образ жизни накладывает отпечаток на все жизненные особенности гидробионтов (Кауфман, 2000):

- биологическое процветание седентарных форм достигается морфофизиологическим регрессом и чем он глубже, тем биологический прогресс выше;
- дезинтеграция организма — одно из важнейших направлений эволюции седентарных форм;
- одно из следствий дезинтеграции — широкое распространение колониальности;
- адаптации эфаптобионтов направлены на пластичность, изменчивость под действием среды, а не на противостояние среде;

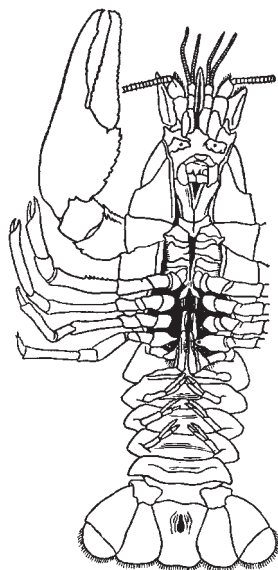


Рис. 5.9. Конечности речного рака, зуподильный движитель (по Догель, 1975)

- для животных седентарный образ жизни возможен только в водной среде;
- седентарность способствует формированию криптических форм;
- основными типами питания седентарных животных являются фильтрация, детритофагия, симбиотрофия, усиливается потребление растворенных органических веществ;
- в размножении седентарных организмов важную роль играет синхронизация полового процесса посредством сигналов среды (температура, свет);
- эффективность размножения седентарных форм достигается высокой плодовитостью (как следствие — высокая смертность личинок, важная роль ларватона в экосистемах);
- седентарность способствует гетеротопии (обитанию в разных биотопах) в онтогенезе, появлению подвижных расселительных стадий;
 - в функции подвижных личиночных форм входит выбор будущего местообитания для дефинитивных стадий развития;
 - седентарность приводит к выработке пассивных способов защиты;
 - модульность конструкций колониальных форм способствует распространению регенерации;
 - седентарным организмам присуща радиальная и осевая симметрия.

Существует определенная экологическая комплементарность планона и эфаптона — в сообществах и на различных стадиях развития организмов в онтогенезе. В онтогенезе экоморфы планона способствуют расселению вида, захвату новых местообитаний, избеганию врагов и неблагоприятных условий, активному потреблению других организмов. Эфаптон определяет стабильность сообществ, создание биогенных местообитаний. В целом, совокупность и взаимодополняемость планона и эфаптона, так же как адсона и фагона, определяют устойчивость сообществ. Разнообразие эфаптона и планона является важной оставляющей биологического разнообразия всей водной биоты.

С помощью специфических адаптивных механизмов организм компенсирует изменения воздействующих факторов.

Шилов, 1985, с. 167

ПОДДЕРЖАНИЕ ГОМЕОСТАЗА ВНУТРЕННЕЙ СРЕДЫ ОРГАНИЗМА

Организм обитает в постоянно изменяющихся условиях, где происходят суточные и сезонные колебания температуры, изменение химического состава воды, насыщение её кислородом и т.п. Возможны две стратегии взаимодейст-

вия со средой — пластичные изменения свойств организма в соответствии с условиями (пассивная) и поддержание гомеостаза организма вопреки изменениям среды (активная). Оба пути имеют свои ограничения.

Одним из важнейших экологических факторов является **температура**. Её изменения в локальных местообитаниях и в водоеме определяется суточными, сезонными, годовыми колебаниями. Скорость биохимических и физиологических процессов при повышении температуры на 10 °С возрастает в 2—3 раза (показатель Q_{10}). Как показал Г.Г. Винберг (1971), среднее увеличение составляет 2,25 раза. Но величина этого коэффициента у разных реакций разная, поэтому при повышении температуры выше определенного порога может происходить рассогласование обменных процессов (Шилов, 1985).

Скорость процесса R_2 относительно начальной скорости R_1 при температуре T_2 , отличающейся от T_1 , может быть рассчитана из уравнения:

$$R_2 = R_1 \cdot Q_{10}^{(T_2-T_1)/10}$$

или

$$R_2/R_1 = Q_{10}^{(T_2-T_1)/10}.$$

Скорость реакций возрастает до определенного предела температуры и начинает снижаться, как правило, при температуре более 30 °С, как это показано, напр. для моллюсков (Алимов, 1981).

Две стратегии — пассивная и активная — разделяет все организмы, включая гидробионтов, на пойкилотермных (температура тела которых изменяется соответственно изменению температуры среды) и гомойотермных (с постоянной температурой тела). Однако было бы правильнее делить организмы на эктотермные и эндотермные, т.е. такие, у которых температура тела определяется внешними факторами или внутренними процессами. Большая часть гидробионтов принадлежит к организмам с пассивной стратегией, но, вследствие того, что в процессах метаболизма выделяется некоторое количество тепла, особенно при сокращении мышц, температура тела и у эктотермов несколько выше температуры окружающей воды. Поддержание термического гомеостаза требует определенных затрат энергии и наличия специальных физиологических механизмов, поэтому общий метаболизм эндотермов интенсивнее, чем у эктотермов.

Скорость изменения температуры тела зависит от размеров организма и определяется соотношением массы и поверхности. Например, у крупных морских черепах в холодных водах температура внутренних органов на 10 и больше градусов выше температуры воды, следовательно эти, считающиеся пойкилотермными рептилии, по сути являются гомойотерм-

ными, однако у них отсутствуют механизмы терморегуляции, поддержания постоянной температуры (Шилов, 1985). У активных пловцов, таких как тунцы, температура тела также выше температуры окружающей воды (Никольский, 1974).

Большое значение имеет время воздействия температуры. Для прохождения отдельных этапов онтогенеза необходима определенная сумма эффективных температур. Эффективной называется температура, выше которой начинается развитие, этот порог можно назвать биологическим нулем. Для дрейссены (*Dreissena polymorpha*) нижний порог температуры активного метаболизма составляет 5 °С, а размножение начинается при 12–15 °С (Шевцова, 1991; Leach, 1993) и это ограничивает её распространение (Дрейссена..., 1994). Икра форели при температуре 2 °С развивается около 205 суток, при 5 °С — 82, при 10 °С — около 40 суток. Таким образом, сумма температур оставляет около 400 градусо-дней (Кашкаров, 1944, цит. по Шилов, 1985).

У эктотермных животных важное значение имеет явление акклимации, повышения порога теплоустойчивости после их обитания в высокотемпературных условиях. В эксперименте 50 % смертность омаров, акклимированных при 5 °С, наблюдалась уже при 25,7 °С, акклимированные при 15 °С выдерживали температуру 28,4 °С, а температура 30,5 °С был пороговой для акклимированных при 25 °С. Повышение температуры акклимации на 10 °С привело к повышению теплоустойчивости на 2–3 °С (Проссер, Браун, 1967). В географическом аспекте это приводит к тому, что организмы высоких широт более устойчивы к холоду, а тропические — к теплу. Способность к акклимации определяет способность эктотермных животных к расширению диапазона температуры среды обитания.

У эндотермных организмов, в отличие от эктотермных, терморегуляция не зависит от колебаний температуры внешней среды. Следует отметить, что постоянной температура любого физического тела, в том числе и организма, остается только в случае, если тепловой баланс равен нулю, т.е. приток и отток тепла уравновешены. Среди гидробионтов эндотермных животных сравнительно мало, причем практически все они — вторичноводные организмы, т.е. эндотермность «принесена» ими с суши. Однако в водной среде они столкнулись с проблемами терморегуляции в связи с высокой теплопроводностью и теплоемкостью воды. Последняя в 25 раз больше, чем воздуха, что смещает тепловой баланс в сторону потери тепла. Волосной покров, эффективный термоизолятор на суше, в воде неэффективен. У белого медведя через намочший в воде мех тепло проходит в 20–25 раз, а при активном движении — в 50 раз быстрее, чем на воздухе (Шмидт-Ниельсен, 1982). Самым эффективным приспособ-

лением водных эндотермов стала теплоизоляция при помощи подкожного жира. На поверхности кожи кита температура равна температуре воды, а на глубине 50 мм уже почти равна внутренней температуре тела (36—38 °С). Однако такая эффективная теплоизоляция может привести к перегреву организма при активной мышечной работе.

«...главное отличие водных млекопитающих от наземных в отношении способов теплоизоляции состоит в том, что у водных животных изолирующий слой (подкожный жир) расположен глубже той поверхности, через которую происходит отдача тепла. Поэтому кровь может притекать к этой поверхности в обход теплоизоляции» (Шмидт-Нильсен, 1982, кн. 2, с. 308).

Возникает также проблема охлаждения выступающих частей тела, таких как ласты у дельфинов и хвостовой плавник. Снабженные развитой сетью кровеносных сосудов, они могут терять много тепла. Для предотвращения такой потери выработалась система теплообмена между кровеносными сосудами. Каждая артерия окружена венами, которые работают как теплообменники, сохраняя тепло артериальной крови.

Сохранение **осмотического баланса** является важнейшей составляющей общего гомеостаза организма. Одним из условий поддержания жизни является сохранение в организме строго определенного количества воды. По законам осмоса, между двумя средами, разделенными проницаемой мембраной, вода будет перемещаться до установления равновесных концентраций растворов. Осмотическое давление не зависит от состава растворов, поэтому ионная регуляция свойственна всем животным, причем у первичноводных морских осмотическая регуляция выражена гораздо слабее, чем у пресноводных. Морские организмы изотоничны по отношению к среде. Соленость морской воды не абсолютно постоянна, изменяется и осмотическое давление у гидробионтов, которых можно отнести к пойкилоосмотическим. У гомойоосмотических животных, наоборот, осмотический баланс активно поддерживается на постоянном уровне. Хотя концентрация внутренних жидкостей у пресноводных организмов несколько ниже, чем у морских, она выше, чем в окружающей среде (табл. 5.6).

Пресноводные организмы всегда гипертоничны по отношению к среде обитания. Это приводит к постоянному притоку воды, поэтому выведение её избыточного количества — одна из важнейших функций организма. У простейших вода очень активно выводится сократительными вакуолями (Константинов, 1967, цит. по Шилов, 1985) напр. у инфузории *Paramecium* в растворах NaCl различной концентрации:

Концентрация раствора, %	0	2,5	7,5	10
Выведение воды (объем тела / час	4,8	2,8	1,1	0,2

У примитивных многоклеточных выделительную функцию в той или иной мере выполняют все клетки, специализированные выделительные органы появляются только у Turbellaria. Они выполняют функцию осморегуляции и выведения метаболитов.

Гомойоосмотические морские гидробионты оказываются гипотоничными, поскольку концентрация солей внутри их тела ниже, чем в окружающей воде. В организме создается отток воды и возникает угроза обезвоживания. Морские рыбы постоянно пьют воду, получая при этом в избытке соли. Лосось, при содержании в условиях 30 %, 50 % и 100 % морской солености поглощает 40, 95 и 130 см³ воды, соответственно (Шилов, 1985). Морские рыбы выделяют небольшое количество концентрированной мочи, пресноводные наоборот — много разбавленной. Осморегуляция у хрящевых рыб происходит иначе, чем у костистых. Концентрация солей у них в крови близка к таковой у других морских рыб и ниже концентрации в морской воде. Выравнивание осмотического давления у хрящевых рыб происходит за счет повторного всасывания мочевины в почечных канальцах, 70—90 % которой возвращается в кровь, повышая осмотическое давление. Сходным механизмом обладают и кистеперые *Latimeria cholumnae*.

Физико-химические закономерности и физиологические особенности осморегуляции и регуляции солевого обмена накладывают определенные ограничения на обитание организмов в водоемах с различной соленостью и составом растворенных солей. Существует явление галинной акклимации, когда у организмов, обитающих в более переменных условиях солености, присутствует более широкий диапазон крайних концентраций существования. Кольчатые черви *Arenicola marina* из низкоминерализованных переменных условий Белого моря выдерживают колебания солености от 11 до 42 ‰, а баренцевоморские, из более стеногалинных условий — 23—40 ‰ (Константинов, 1986). Пассивный солевой обмен у гидробионтов возрастает с повышением температуры, что может

Таблица 5.6. Концентрация некоторых веществ в плазме крови водных позвоночных, моль/дм³ (по Шмидт-Нильсен, 1982)

Организмы	Среда обитания	Na ⁺	K ⁺	Мочевина	Осмотическая концентрация, моль/дм ³
Морская вода		450	10	0	1000
Скат <i>Raja</i>	Море	289	4	400	1050
Карась <i>Carassius</i>	Пресная вода	115	4	0	259
Лосось <i>Salmo</i>	Море	212	3	0	400
Лосось <i>Salmo</i>	Пресная вода	187	2	0	340

сказываться на пространственном распространении организмов в разных климатических зонах. Эврибионтность у большинства гидробионтов ограничена соленостью 5—8 ‰ (Хлебович, 1974). По обе стороны этого барьера солености обменные процессы протекают по-разному, морская и пресноводная фауны не смешиваются. При значительном повышении солености у морских организмов происходит обезвоживание организма, явление, аналогичное высыханию на воздухе. При этом организм может переходить в криптическое состояние. В морских прибрежных лужах, где при высыхании соленость повышается до 120 ‰, ракообразные *Harpacticus fulvus* утрачивают подвижность, приобретают компактную форму с малой поверхностью, становятся непрозрачными. Солевой анабиоз наблюдается у коловраток, жгутиковых, инфузорий (Константинов, 1986).

Общие закономерности **газообмена** у гидробионтов определяются как физическими процессами диффузии, так и физиологическими адаптациями. Мелкие организмы получают кислород в результате его диффузии через поверхность тела. В этом случае определяющим является соотношение поверхности тела и объема. При обычном парциальном давлении O_2 0,2 атм., диффузионный процесс вполне может обеспечить кислородом организм сферической формы диаметром около 2 мм (Шмидт-Ниельсен, 1982). С увеличением размеров организма становятся необходимыми специальные органы дыхания или увеличение относительной поверхности тела. Принцип увеличения дыхательной поверхности сохраняется и в дыхательных органах. Жабры гидробионтов имеют не только значительную поверхность соприкосновения с водой, но и разветвленную сеть сосудов.

Дыхательная поверхность должна активно омываться водой. При концентрации кислорода выше 5 мг/дм³ олигохета *Tubifex tubifex* почти не совершает дыхательных движений, при падении концентрации кислорода до 3 мг/дм³ делает до 40 колебаний в минуту. С падением концентрации кислорода с 7,5 до 2 мг/дм³ число дыхательных движений у радужной форели повышается с 60—70 до 140—150 в мин. (Константинов, 1986). Поверхность жабр больше у организмов, ведущих активный образ жизни, напр. у подвижного краба *Callinectes*, составляет около 1400 мм², у малоподвижного *Libinia* 750 мм² (Проссер, Браун, 1967).

Общее потребление кислорода возрастает с увеличением размеров тела, но при этом его потребление на единицу массы снижается. Зависимость носит экспоненциальный характер (Hemingsen, 1950, цит. по Проссер, Браун, 1967) как для пойкилотермных, так и для гомойотермных организмов:

$$R = aW^b,$$

Таблица 5.7. Значения коэффициента a (мг O_2 на г сырой массы/час (при $b = 0,75$) (по Алимов, 1981)

Организмы	a
Рыбы	0,488
Личинки хирономид	0,298
Ракообразные	0,180
Брюхоногие моллюски	0,120
Олигохеты	0,105
Пресноводные двустворчатые моллюски	0,089

где W — масса тела, a и b — коэффициенты. Коэффициент b показывает скорость изменения обмена у организма при увеличении его массы. Его значение обычно находится в пределах 0,6—1,0, для большинства животных около 0,75 (Алимов, 1981); коэффициент a закономерно уменьшается при снижении активности и подвижности организма (табл. 5.7).

У активно движущихся организмов энергетические процессы протекают гораздо интенсивнее, чем у малоподвижных. Пелагическая ставрида *Trachurus mediterraneus*, активный пловец, потребляет в 1,5—2,5 раза больше кислорода, чем малоактивная придонная скорпена *Scarpaena porcus*. У активных рыб повышено количество эритроцитов и содержание гемоглобина в крови (Шульман, 1971). Потребление кислорода сильно зависит от его содержания в воде. У оксифильных рыб газообмен снижается, когда концентрация кислорода падает до 3—5 мг/дм³, у карпов, карасей — до 1—2 мг/дм³. При насыщении воды кислородом, скорость его потребления постоянна. Отмечено снижение скорости газообмена моллюсков с повышением содержания в воде ионов кальция (Проссер, Браун, 1967).

Подавляющее большинство гидробионтов — аэробные организмы, поэтому снижение содержания кислорода ниже критических значений приводит к их гибели, в водоемах наблюдаются заморы.

В сущности, всякий организм представляет собой биокосное тело.

Вернадский, 1988, с. 172

ХАРАКТЕР АДАПТАЦИЙ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ МЕСТО ОРГАНИЗМОВ В ЭКОСИСТЕМАХ

Совокупность живых организмов биосферы представляет собой многоуровневую систему их взаимосвязанных ассоциаций. Каждый организм индивидуально выполняет основные функции поддержания жизни — питается, выделяет продукты обмена, регулирует параметры внутренней среды организма. Организмы воспринимают действие факторов среды и опре-

деленным образом реагируют на их изменение. Они проходят определенные стадии онтогенеза. Организм смертен. Смерть, так же, как и рождение отдельных организмов, является одним из атрибутов функционирования популяций. Конечность жизни каждого индивида предполагает репродукцию, пополнение популяции. Таким образом, «линейная» жизнь особи становится частью циклов в популяции. Отсутствие абсолютной точности репродукции создает внутреннее разнообразие популяций.

Организм занимает определенное пространство. Не только собственно пространство, занимаемое телом организма, но и ближайшее жизненное пространство, необходимое для его жизнедеятельности (Хайлов и др. 1992; Хайлов и др. 2005). Организмы расчленяют все обитаемое пространство биосферы на микроскопические (относительно всей биосферы) объемы, в которых они активно взаимодействуют со средой. Объем жизненного пространства пропорционален метаболической и двигательной активности, размерам организма. Диапазон размеров организмов в биосфере очень велик, разница между размером самых малых организмов и самых крупных составляет 21 порядок величин (Шмидт-Ниельсен, 1987). Это один из важнейших аспектов разнообразия биосферы. Жизненное пространство всей гидросферы разделено на массу разноразмерных ближайших жизненных пространств организмов, которые соседствуют друг с другом, перекрываются, взаимодействуют. Внутри этих пространств биологические процессы происходят с разной интенсивностью и скоростью (Винберг, 1971, 1971а). В один и тот же промежуток времени в жизни микроскопических организмов происходит во много раз больше биологических процессов, чем у крупных животных.

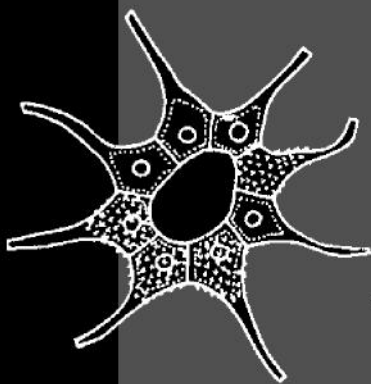
Биологическое время у организмов разных размеров измеряется разным масштабом. На скорость метаболических процессов влияют различные факторы, в частности, температура. Продолжительность циклов развития, напр. у планктонных ракообразных в высоких широтах может растягиваться на 2 года, в тропиках же за сезон отрождается два поколения (Богоров, 1974). Таким образом, организмы различным образом структурируют не только пространство биосферы, но и время. С появлением многоклеточности и началом «гонки размеров» (Заварзин, 2003) биосфера стала разнообразнее не только в аспекте появления новых планов строения организмов, пространственного освоения гидросферы, но и во временной структуре.

Организм неразрывно связан с внешним окружением не только зависимостью от поступления вещества и энергии, но и наличием многих биокосных элементов внутри себя. Скелет радиолярий, спикулы губок, панцири диато-

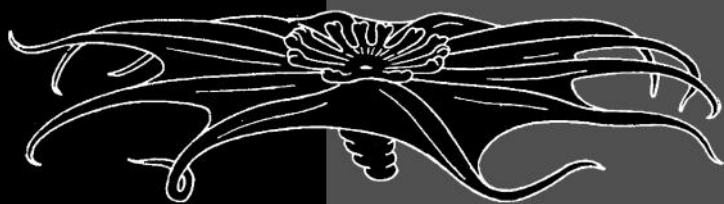
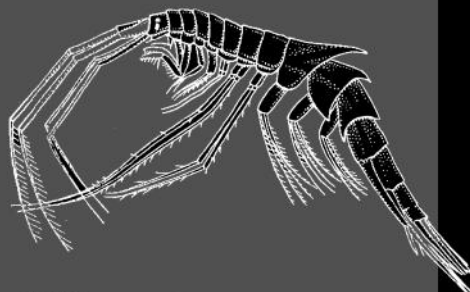
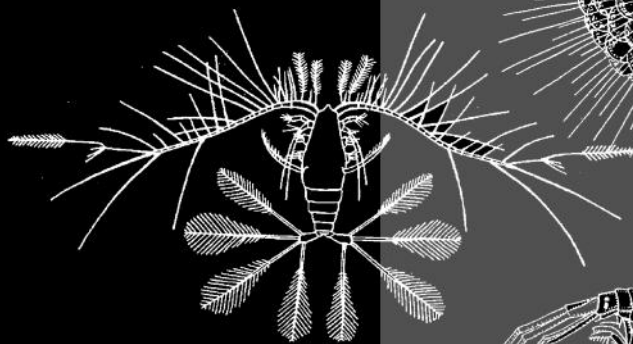
мовых, раковины моллюсков и другие элементы тела организма по составу ничем не отличаются от минеральных соединений в неживой природе. Амбулакральная система иглокожих заполнена водой, которая выполняет одну из функций организма (в данном случае гидравлического движителя) наравне с биологическими жидкостями организма. В качестве неотъемлемого компонента организма рыбы выступает газ в плавательном пузыре, близкий по составу к воздуху, в кишечнике олигохет постоянно находятся частицы грунта. Вода проникает в организм под действием осмотического давления и процесс этот происходит по физико-химическим законам. Связь гидробионтного организма с неживой средой очень тесна.

Состав, функции живого вещества биосферы определяются разнообразием жизни на уровне организмов — их собственной структурой и свойствами, интенсивностью связей со средой.

Часть
6



Экотопические группировки гидробионтов



*Четкое определение и выяснение
сути таких понятий, как планктон,
бентос и т.п. представляет
отнюдь не формальный интерес,
поскольку от уровня наших знаний
в этой области во многом
зависит возможность выявления
закономерностей экологической
дивергенции гидробионтов...*

Алеев, 1990, с. 3

Разнообразие органического мира Земли обычно связывается с принадлежностью организмов к тому или иному виду, роду — таксономической категории, поэтому обособление в конце XIX века В. Гензеном планктона, а затем введение Э. Геккелем понятий «бентос», «нектон» — экологических, а не таксономических группировок, было очень важным шагом к утверждению экологических взглядов в целом. Выделение этих группировок с самого начала основывалось на двух принципах: топическом — обитании организмов в определенной зоне водоема с характерными условиями, и биологическом — сходстве внешнего облика, приспособлений к данным условиям, т.е. они рассматривались как экотопические группировки гидробионтов (ЭГГ).

Совершенно справедливо Ю.Г. Алеев (1990) указывает на два взаимосвязанных процесса в эволюции гидробиоты — экологические дивергенцию и конвергенцию. Первый приводит к формированию *различных* экотопических группировок. Второй процесс сохраняет *целостность* этих группировок, сходство адаптаций на основе как близкородственных организмов, так и далеких генетически. Знания одного только таксономического состава организмов в сообществах явно недостаточно. Различные ЭГГ могут занимать один биотоп (как планктон и нектон занимают один биотоп — водную толщу), поэтому Ю.Г. Алеев (1976) называет их «экологическими изотопами». Следовательно, формирование ЭГГ определяется как характером биотопа, так и комплексами адаптаций гидробионтов.

Биотопическая классификация гидросферы от общего к частному (табл. 6.1) выделяет крупные биотопические единицы — контурные и внутренние топические зоны (Зайцев, 1985). Контурные биотопы (на разделе сред) и местообитания в относительно сплошной среде являются самыми крупными топическими единицами гидросферы. Внутри них выделяют глобальные биотопы экологических группировок¹.

В концепции экологических группировок, предложенной А.Л. Бенингом (1924), подчеркивается биотопическая неоднородность гидросферы и связанное с этим биотопическое разнообразие. Биотопические подразделения обитаемой гидросферы, существенно различающиеся по основным характеристикам условий обитания гидробионтов, существуют в виде бесчисленного множества биотопов в океане, морях, внутренних водах. При всем своем разнообразии, они все же сохраняют основные черты крупных

¹ Хотя экотопические группировки рассматриваются как население глобальных биотопов, название последних происходит от первых. Это нарушает принцип «вмещающее вторично по отношению к вмещаемому», однако оправдано тем, что громоздкая характеристика в левой части таблицы вполне уместно заменена кратким термином.

Таблица 6.1. Биотопическая классификация гидросферы

Биотопы	
<i>Контурные</i>	
Раздел вода — атмосфера	Нейсталь
Раздел вода — твердые субстраты различного происхождения	Перифиталь
Раздел вода — донные отложения, рыхлые, пронизанные водой грунты	Бенталь
<i>Внутренние</i>	
Водная толща	Пелагиаль

подразделений. Все обитатели гидросферы дивергентно расходятся по этим типам биотопов и здесь у них конвергентно вырабатываются сходные адаптации. Экоотопическую группировку гидробионтов следует рассматривать как совокупность организмов, населяющую наиболее крупные биотопы в контурных и внутренних областях гидросферы и обладающих рядом сходных адаптаций. Выделение и изучение таких группировок и положило, собственно, начало гидробиологии как самостоятельной науки со своими особыми объектами и предметом исследований (Винберг, 1977).

«Происходит то, что мы видим везде в окружающей природе: развитие определенных сообществ в зависимости от окружающей их в данном месте среды. А так как во всяком водоеме можно различить целый ряд различных по своим свойствам сред — то, следовательно, здесь также всегда можно найти различные по своему составу жизненные сообщества» (Бенинг, 1924, 289).

В соответствии с крупными подразделениями обитаемой гидросферы можно классифицировать и ЭГГ. Такая классификация носит иерархический характер. Самые крупные подразделения гидробиоса — контуробион и пелагиобион. К последнему можно применить термин «эмфибион» (греч. ἐμφύω — внутренний) (Раилкин, 2008). В основе деления на контуробион и эмфибион (табл. 6.2) лежат значительные различия среды обитания гидробионтов на разделах фаз и в относительно сплошной среде (Айзатулин и др., 1979; Зайцев, 1985). Для обозначения внутренних и контурных глобальных биотопов целесообразно применение терминов «эмфаль» и «маргиналь» (от лат. *marginis* — граница) На этом уровне группировка обитателей раздела фаз атмосфера—вода (нейстон) не отличается от обитателей раздела вода—донные отложения (бентос), занимая свое место в контурбионе. Так, группировки свободно плавающих на поверхности фукоидных и свободно лежащих на дне красных водорослей некоторые авторы относят к одной категории — бентоплейстону (Жирков, 2010).

Эмфибион включает всего одну группировку — пелагос с двумя группировками следующего уровня — планктон и нектон. Система контуробиона более сложная: он включает четыре группировки 3-го уровня, основные из которых — нейстон, бентос и перифитон. К группировкам этого уровня следует, по-видимому, отнести и пагон или комплекс организмов, связанных в своей жизнедеятельности со льдом, группировку в большинстве водоемов временную и малоизученную. Можно лишь отметить, что имеются некоторые основания выделять эпипагон или пагоноперифитон на разделе вода — лед, а также инпагон или организмы в толще льда (Чесунов, 1986).

Далее следуют группировки 4-го уровня. Их выделение определяется еще более частными топическими характеристиками. Нейстон или группировка гидробионтов, связанная с биотопом на разделе вода—атмосфера, разделяется на две группы — эпинеястон и гипонейстон (Зайцев, 1970). Плейстон можно рассматривать как частный случай эпинеястона — макронейстон. Зоны разделов, контурные биотопы по своей природе тяготеют к двумерности, поэтому крупные организмы типа макроводорослей и высших растений, тела которых выходят за пределы придонного слоя, отнести к бентосу трудно, более того, они сами могут рассматриваться как новый биотоп — фитогенная перифиталь.

Бентос — экологическая группировка гидробионтов, связанная с бенталью, биотопом, представленным рыхлыми, различной дисперсности, преимущественно донными грунтами, пронизанными водой рыхлыми осадками. Последние обладают некоторой подвижностью, как при воздействии гидродинамических факторов, так и биологических — роющая деятельность гидробионтов, перемешивание слоев грунта, так называемая биотурбация (англ. — *bioturbation*).

Таблица 6.2. Классификация экотопических группировок

I	II	III	IV
Гидробиос	Контуробион	Нейстон	Эпинеястон Гипонейстон
		Бентос	Эпибентос (эпимиелон) Инбентос (интрамиелон)
		Перифитон	Эписклерон Интрасклерон
	Пагон	Эпипагон (пагоноперифитон) Инпагон	
	Эмфибион	Пелагос	Планктон Нектон

bation). Учитывая основное свойство биотопа, группировки эпибентос (организмы, обитающие выше раздела дно—вода) и обитающие ниже раздела дно—вода (инбентос) можно назвать эпи- и интрамиелон (греч. *μυέλινος* — мягкий). Поскольку фракционный состав грунтов представляет собой непрерывный ряд с размерами частиц от долей миллиметра до нескольких метров, в характеристике этой экологической группировки необходимо применение масштабного принципа. Для жизни организмов эпибентоса важны не только механические опорные свойства грунтов, процессы накопления и разложения органических веществ, приводящие к поглощения кислорода из придонных слоев воды, но и гидродинамические процессы в придонном слое (Мощенко, 2006).

Раздел твердый субстрат—вода представляет собой биотоп экотопической группировки перифитон. Размеры твердых субстратов перифитали значительно превышают размеры организмов и могут быть различными по происхождению и местоположению в водоеме. Проникновение организмов в субстрат возможно только при его разрушении, это доступно немногим формам минирующих организмов, древоточцам, камнеточцам. Эту небольшую группу можно назвать интрасклероном (греч. *σκληρός* — твердый), в отличие от основной части перифитона — эписклерона. Различия в характере местообитаний контурных группировок делают возможным выделение подгруппировок. Так, В. Кларк (Clark, 1981) выделяет собственно бентос или бентон (англ. — *benthon*), обитателей норок, ходов и полостей в грунте, а также эпон (англ. — *epon*), прикрепленных и подвижных обитателей поверхности субстрата, и перон (англ. — *peron*), обитателей прилегающих слоев воды, «окрестностей» субстрата. Ю.М. Марковский (1953) относит крупных придонных мизид к нектобентосу.

Рассматривая основные положения концепции экотопической группировки гидробионтов, нельзя обойти вопрос о её связи с понятием гидробиоценоза. Здесь уже стал классическим подход, согласно которому биоценозы рассматриваются в рамках ЭГГ (Бенинг, 1924; Воробьев, 1949; Герд, 1949; Зернов, 1949; Жадин, 1950). Это имеет под собой серьезные основания, поскольку концепция биоценоза, биотического сообщества предполагает наличие важной характеристики — определенной однородности. Сами по себе ЭГГ экологически достаточно однородны, поэтому выделение типов, напр. планктических биоценозов, в противопоставлении их бентическим вполне логично. Имеются примеры чрезвычайно сильного смешения представителей различных экологических группировок в отдельных экосистемах, напр. в горной реке (Афанасьев, 2003). Выделение здесь био-

ценозов в рамках отдельных ЭГГ сложно или невозможно по причине особенностей всей среды обитания: относительно небольшие размеры, пространственная близость биотопов, влияние турбулентности. Однако, в пределах одной и той же реки, в её нижнем течении, происходит все большая дифференциация биоценозов и возрастает их связь с ЭГГ. Большинство сообществ можно отнести к «связанным с ЭГГ», но в то же время существуют сообщества, которые сложно связать с определенными группировками.

Экологическая группировка гидробионтов является специфической формой организации живого в гидросфере. Они включают различные экоморфы и жизненные формы организмов, многие из которых являются сходными или даже общими для разных экологических группировок. Организмы некоторых таксонов обитают в самых разнообразных условиях и могут входить в состав различных группировок, однако комплексы их адаптаций не бывают абсолютно универсальными, организмы и их онтогенетические стадии всегда лучше приспособлены к определенному комплексу условий среды. Концепция экотопической группировки гидробионтов является одной из ключевых в гидробиологии.

КОНТУРОБИОН. НЕЙСТОН

В качестве самостоятельной экологической группировки гидробионтов нейстон был выделен Э. Науманом в 1917 г. для «обозначения бактерий, эвглен, хламидомонад, амёб и других мельчайших растений и животных, населяющих поверхностную пленку небольших прудов и луж» (Зайцев, 1970, с. 5). Позднее, помимо микроскопических организмов, связанных непосредственно с поверхностной пленкой, тот же автор выделяет и аллохтонный элемент — организмы, пришедшие из планктона и бентоса. Еще раньше К. Шрётер и И. Кирхнер (Schröter, Kirchner, 1896, цит. по Зайцев, 1970) ввели термин «плейстон» для обозначения обитающих на поверхности воды полупогруженных организмов, в основном растений. В 1923 г. Е. Гентшель применил термин «плейстон» к морским водоемам, понимая под ним все морские организмы, связанные с поверхностью воды, отнеся сюда и организмы, так или иначе находящиеся на поверхности моря — от беспозвоночных до китов и птиц (Зайцев, 1974). Однако, И.А. Киселев (1969) указывал, что планктон сначала называли немецким словом *Auftrieb*, образованным от глагола «всплывать», «считая, что распространение последнего ограничено исключительно *поверхностью* моря» (с. 141, курсив наш, А.П.).

Нейстон представляет собой единое население двух биотопов — верхней и нижней сторон пленки натяжения, а так-

Нейстон — это группа организмов, зависящих от поверхностной пленки воды.

*Узунов, Ковачев,
2002. с. 39*

же прилегающих к ней ближайших участков водной и воздушной сред. П. Уэлч (Welch, 1935, цит. по Зайцев, 1970) предложил обозначать такое распределение самостоятельными терминами — «инфранейстон» или обитателей нижней стороны и «супранейстон» — верхней. Позже были предложены этимологически более верные термины «эпинеястон» и «гипонейстон» (Geitler, 1942, цит. по Зайцев, 1970).

Нейстон как группировка гидробионтов не привлекала внимания исследователей и до 1950-х годов рассматривалась как сугубо пресноводная и не имеющая широкого распространения. Но, по словам основателя морской нейстонологии Ю.П. Зайцева, «обнаружение нейстона на поверхности пелагиали Черного моря... не только выявило ключевое значение нейстали и его обитателей в морской экосистеме, но также послужило толчком для более углубленного изучения других краевых (контурных) биотопов моря» (Северо-западная..., 2006, с. 125). В настоящее время масштабы исследования морского нейстона значительно превышают таковые континентальных вод, более трех четвертей публикаций посвящено именно морскому нейстону (Marshall, Burchardt, 2005).

Глобальное распространение нейстона обусловлено огромными размерами биотопа нейстали. Ее можно охарактеризовать как «самый двухмерный» из всех глобальных биотопов и по масштабам сравнить с океаническим дном. Горизонтальные границы нейстали определяются границами водоемов и суши. Границы по вертикали, в первую очередь в глубину, определить сложно. Ограничивая таковую 5-см слоем, Ю.П. Зайцев (1970) исходит скорее из метода отбора: в море вряд ли можно обловить механическим способом (нейстонный трал) более тонкий слой. С помощью сетчатого экрана можно отбирать пробы поверхностного слоя толщиной 100—150 мкм. По мнению различных исследователей, поверхностный слой составляет от менее 100 мкм до 5 см (Зайцев, 1970; Marshall, Burchardt, 2005). Наиболее существенные процессы, характеризующие нейсталь как особый биотоп (снижение турбулентности, интенсивный теплообмен) происходят в подповерхностном слое толщиной около 1 см (Гладышев, 1986).

«Поверхностная пленка воды обладает специфическими физико-химическими свойствами, отличными от условий в толще воды. Поэтому поверхностная пленка населена особой группой контуробионтов — нейстоном. Эти организмы, в отличие от пелагиобионтов, в турбулентной водной толще, приспособились к обитанию в ламинарном слое на границе раздела фаз вода — воздух» (Гладышев, 1999, с.107).

Нейсталь как биотоп имеет свою внутреннюю структуру. Ее важнейшим элементом является сама пленка поверхностного натяжения воды. Она является опорой для обита-

телей как её верхней (эпинейстон), так и нижней стороны (гипонейстон). Верхнюю границу нейстали следует проводить либо в соответствии с размерами организмов эпинейстона, либо находящихся на воздухе частей тела плейстонных организмов. Она может составлять несколько сантиметров над поверхностью воды.

Нейстон и плейстон часто рассматриваются как две самостоятельные группировки гидробионтов. Вопрос об их разделении должен решаться на основе специфики биотопа. Размеры организмов макроэпинейстона или плейстона могут быть значительно больше толщины поверхностного микрослоя, собственно нейстали. Тела, щупальца таких организмов, как велелла, могут распространяться далеко вглубь водной толщи. Тем не менее, они являются обитателями именно эпинейстона и живут на поверхности воды. Плейстон следует рассматривать не как отдельную группировку, а как вариант жизненной формы организмов, адаптированных к обитанию в эпинейстоне и связанных с нейтоном в целом.

В масштабах океана вертикальный размер нейстали очень мал и говорить о его гетерогенности нет смысла, но в масштабах молекулярных процессов взаимодействия в поверхностной пленке структура биотопа сложна и разнородна. Так, Дж. Харди (Hardy, 1997, цит. по Marshall, Burchardt, 2005) выделяет несколько иерархично связанных зон или слоев. Нанослой имеет толщину порядка 10^{-6} м, микрослой — 10^{-3} м, миллислой — порядка 1 см и центислой — 10 см. Для отбора проб в каждом слое требуются специальные устройства. Кроме того, такое топическое разделение приводит к размерной классификации организмов нейстона: пиконейстон (менее 2 мкм), наномикронейстон (2—200 мкм), мезонейстон — от 0,2 до 20 мм и макронейстон — более 2 см.

В нейстали происходит процесс, характерный для всех разделов — накопление различных веществ, многие из которых необходимы для жизни организмов нейстона. В Черном море, в нейстали содержится фосфатов в 2—4 раза, нитратов в 2—2,5 раза больше, чем в приповерхностной пелагиали. На поверхности воды может образовываться устойчивая пена, в которой также накапливается большое количество различных веществ (Зайцев, 1970, Северо-западная..., 2006). Концентрация их не менее чем на порядок превосходит таковую в поверхностных слоях воды. В пене скапливается довольно много отмерших клеток водорослей, экзувиев членистоногих, отмерших беспозвоночных.

Нейсталь — самый освещенный биотоп. Десятисантиметровый слой воды поглощает более половины солнечного света, поступающего на поверхность водоема. Именно в этом слое наиболее существенно влияние ультрафиолето-

вой части спектра, а благодаря интенсивному поглощению инфракрасного излучения он может нагреваться сильнее, чем глубже лежащие. В холодное время года, напротив, поверхностные слои значительно охлаждаются. При этом существует определенная термическая микрослоистость. Вода на поверхности морей и океанов, то есть водоемов с высокой минерализацией, сильно опресняется во время дождевых осадков.

Сложен вопрос о пространственной структуре нейстоны и его биотопа при волновом воздействии. Поскольку живые организмы на разделе вода—атмосфера сохраняются при любом ветровом воздействии, можно считать, что в нейстали, помимо плановой и объемной, присутствует еще и биотопическая пространственная структура, определяемая сложным рельефом поверхности водоема при волнении. Как отмечает Ю.П. Зайцев (1970), даже при высоте волн более 1 м в слое 0—5 см остаются его массовые обитатели. Плотность пассивных (икра рыб) и активных (понтеллиды) нейстонтов в более глубоких слоях относительно мало меняется при волнении до 5—6 баллов.

Нейсталь — это биотоп, в который вещества поступают из водной толщи, то есть снизу и сверху, из атмосферы. Внешние факторы, напр. ветры и воздушные течения, в значительной мере определяют поступление вещества, в том числе и органического, на поверхность моря и континентальных водоемов.

«Я нашел не менее 15 различных сообщений о пыли, осевшей на кораблях в Атлантическом океане вдали от берегов. Пыль эта падает в таком количестве, что загрязняет все на борту корабля. Нередко случалось, что пыль садилась на корабли, находившиеся за несколько сот и даже более, чем 1000 миль от африканского побережья. Профессор Эренберг полагает, что эта пыль состоит главным образом из инфузорий с кремневыми панцирями из кремневой растительной ткани. В пяти пакетах, которые я ему послал, он открыл не менее 67 различных органических форм» (Дарвин, 1983, с. 44).

Ветер приносит на поверхность моря множество различных наземных насекомых. По ориентировочным подсчетам, на поверхности Черного моря одновременно может находиться до 1 млрд. экз. наземных насекомых (Зайцев, 1970). Также в большом количестве приносится пыльца наземных растений. В пресных водах в летний период в нейстали постоянно увеличивается содержание органического вещества за счет экзувиев вылетевших из воды насекомых. По оценке Ю.П. Зайцева, в 5-см приповерхностном слое в Черном море может находиться до 800 т детрита в виде трупов различных организмов.

Важным источником поступления органического вещества в нейсталь является водная толща, точнее детрит, значительная часть которого не опускается под действием сил тя-

жести, а поднимается за счет флотации. Большое значение имеет адсорбирование органических веществ на поверхности пузырьков газа различного происхождения, которые переносят в поверхностную пленку большое количество органического вещества. Часть этих пузырьков не лопаются на поверхности, а образует пену — немаловажный элемент биотопа эпинеястона. В штилевую погоду пена растекается по поверхности воды, увеличивая содержание органического вещества в нейстали, образуя некое «депо» агрегированного органического вещества на поверхности водоемов. В нейстали всегда сохраняются окислительные условия, причем концентрация кислорода в приповерхностной области зачастую выше, чем в зоне максимального фотосинтеза в толще воды.

Нейстон в целом беден по экоморфному составу, для эпи-, гипонейстона и плейстона Ю.Г. Алеев (1986, 1990) выделяет всего по 4 экоморфы. Однообразие форм определяется одинаковыми условиями в нейстали, практически полным отсутствием убежищ. Организмы нейстона по большей части морфологически мало отличаются от организмов пелагиали. Одним из немногих примеров форм со специфическим строением тела являются плейстонные (макронейстонные) кишечнополостные *Physalia*, *Veleva*, обладающие специальными морфологическими и физиологическими адаптациями, обеспечивающими плавание по поверхности воды (рис. 6.1). Кроме того, у нейстонтов имеются ценоэкоморфные фабрические адаптации, напр. создание поплавков из секрета и пены, как у брюхоногого моллюска *Jantina*. Следует отметить, что на основе одной и той же экоморфы — раковинонесущие подвижные формы — существуют как бентические, так и нейстические жизненные формы. Брюхоногий моллюск *Lymnea* может долгое время находиться в нейстали, скользая подошвой ноги по нижней стороне пленки поверхностного натяжения. Однако для устойчивого пребывания в нейстали, тем более в условиях волнового воздействия, необходимы дополнительные фабрические адаптации в виде поплавков, либо поведенческие, основанные на поиске и использовании различных плавающих предметов. Поэтому симметричность жизненных форм нейстона и бентоса, а также перифитона имеет определенные ограничения.

Главнейшей особенностью экоморф гипонейстона является их положительная плавучесть. Так, плотность гипонейстонных икринок рыб в Мексиканском заливе составляла 1,019—1,022 г/см³, а плотность воды на поверхности — 1,023—1,025 (Зайцев, 1970). Положительная плавучесть создается малым различием плотности нейстонтов и среды.

Для организмов эпинеястона, фактически атмобионтов, характерна несмачиваемая поверхность тела или ее отдель-

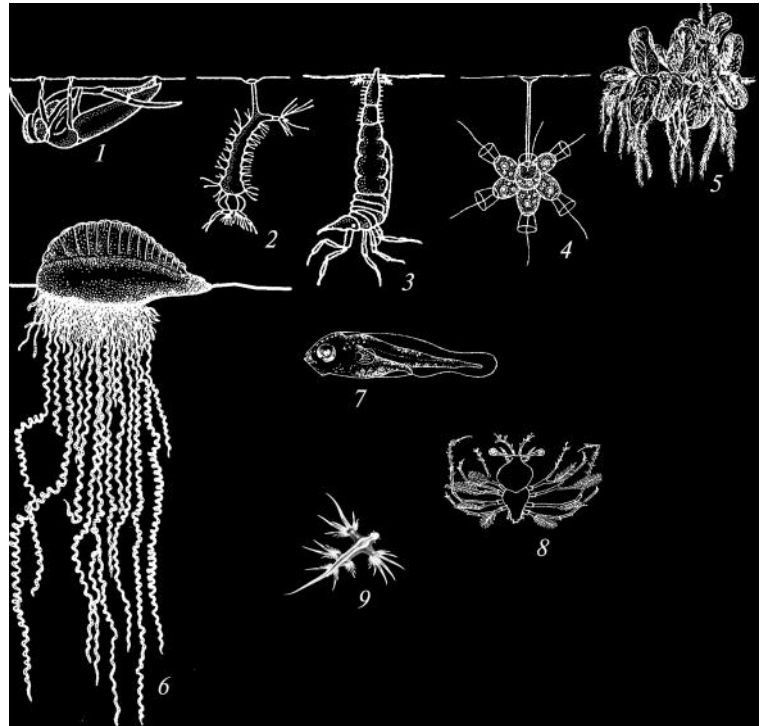


Рис. 6.1. Организмы нейстона (по Зайцев, 1974; Узунов, Ковачев, 2002):

1 — клоп *Notonecta* sp.; 2 — личинка комара *Culex* sp.; 3 — личинка жука *Ditiscus* sp.; 4 — жгутиконосец *Condosiga botrites*; 5 — папоротник *Salvinia natans*; 6 — сифонофора Португальский кораблик *Physalia physalis*; 7 — личинка кефали *Mugil* sp.; 8 — личинка лангуста *Palinurus* sp.; 9 — голожаберный моллюск *Glaucus atlanticus*

ных участков. У гипонейстонных организмов также имеются несмачиваемые поверхности, напр. икра кефали, выросты на поверхности тела личинок крабов (Зайцев, 1970). Для организмов плейстона характерна значительная положительная плавучесть в воде, прежде всего за счет газовых включений, полостей, массивных поплавок.

В качестве адаптации, защищающей организмы нейстона от ультрафиолетового излучения, рассматривают окраску их тела. У ветвистоусых рачков *Scapholeberes* вентральная часть створок раковин (в приповерхностном слое они перемищаются брюшной стороной вверх) окрашена в интенсивный коричневый цвет, чего не отмечено ни у одного сугубо пелагического вида (Гладышев, 1986). Нейстонная икра многих рыб имеет специфическую пигментацию. В целом, в гипонейстоне гораздо больше пигментированных беспозвоночных организмов, чем в планктоне. Интенсивно окрашены представители Pontellidae, Sappherinidae, *Idothea stephenseni*, *Portunus portunus*, *Glaucus* sp., *Jantina* sp.

Непостоянство условий нейстали с одной стороны и довольно большая концентрация органических веществ с другой определяют значительную динамику мигрирующих

форм нейстона. Организмы, временно пребывающие в нейстали, относятся к меронейстону, в отличие от организмов эунейстона, у которых весь жизненный цикл проходит здесь. Самые многочисленные группы морского мерогипонейстона — это личинки моллюсков, полихет, усонюгих, веслоногих и десятиногих раков, иглокожих и рыб. В шельфовой зоне моря, в крупных водохранилищах бентонейстонные мигранты в темное время суток составляют до 80 % биомассы всего зоонейстона (Гладышев, 1986).

В большей части нейстали нет убежищ для обитающих здесь организмов, поэтому плавающие предметы, водоросли, листья высших водных растений всегда привлекают организмы нейстона в качестве микроместообитаний. Некоторые животные, напр. эпинеястонные океанические водомерки *Holobates*, прикрепляют свои кладки к плавающим предметам или используют их для временного пребывания. В нейстали жертвы по большей части лишены возможностей для бегства, которыми располагают организмы в пелагиали: пелагические организмы могут перемещаться во всех направлениях, нейстические — только вниз или параллельно поверхности воды. Лишь немногие гипонейстонты могут преодолевать пленку поверхностного натяжения и скрываться от хищников на поверхности водоема. Здесь организмы нейстона (облигатный или временный эпинеястон) сталкиваются с врагами уже аэробиионтных сообществ, в первую очередь птицами, которые отлавливают как эпинея-, так и гипонейстонные организмы. Один из наиболее характерных примеров птиц-нейстонофагов — птицы-водорезы (*Rhynchoridae*), клюв которых приспособлен именно для сбора нейстона при полете над водой. Не столь узкоспециализированными нейстонофагами являются глупыши, качурки, моевка и др. Организмы нейстона составляют значительную долю добычи пелагических хищников, напр. дельфинов (Зайцев, 1970).

В нейстали обитают организмы, которые могут составить полночленное сообщество со всеми трофическими уровнями — фотоавтотрофные первичнопродукторы, фитофаги, хищники, животные-потребители детрита, бактерии. Однако для сообществ организмов нейстали характерна специфическая трофическая структура, началом цепей питания которой, как правило, являются бактерии, морские грибы, и только во вторую очередь — автотрофные водоросли (Цыбань, 1970). Это связано как с высоким содержанием в нейстали органического вещества, так и с довольно слабым развитием водорослей-фотосинтетиков. Концентрация органических веществ в поверхностном слое воды и в пене, включая и биологически активные, способствует значительному развитию сапрофитной микрофлоры. Обилие мик-

роорганизмов в приповерхностной области сопоставимо с таковым в донных отложениях и достигает порядка миллиардов клеток в см³ (Романенко и др., 1982).

В нейстали Черного моря обнаружены микроскопические водоросли, численность которых на 1–3 порядка выше зарегистрированной в водной толще (Северо-западная..., 2006). Некоторые водоросли пикопланктона — *Chaetoceros insignis*, *Merismopedia minima* за пределами поверхностного, в несколько сот микрон, слоя не обнаружены. В нейстоне Азовского моря отмечено 79 видов водорослей, преимущественно зеленых *Chlorophyta* (Лялюк, 1999). В крупных водоемах водоросли в поверхностной пленке не образуют сплошного покрова, как в малых, в отсутствие волн и ветрового перемешивания. Довольно разнообразный фитонейстон различных водоемов в основном представлен микроскопическими водорослями, однако в Атлантике существует широко известное скопление бурых макроводорослей — Саргассово море.

Животные эпи- и гипонейстона довольно разнообразны. Среди организмов макроэпинеястона или плейстона особое место занимают сифонофоры *Veleva* и *Physalia* как довольно заметный элемент поверхностного биоценоза тропических зон океанов (Савилов, 1969). В составе эпинеястона широко известны океанические водомерки *Holobates*, обитающие в различных регионах океана. В Черном море обнаружены насекомые *Clunio ponticus* из двукрылых. Бескрылые самки и личинки обитают в воде, а самцы — на поверхности моря, их численность может достигать 500 экз/м² (Северо-западная ..., 2006).

Одной из групп ракообразных, распространенных в нейстоне, являются Pontellidae. В Средиземном море отмечено 11 видов, в Мраморном — 5, в Черном — 3, в Азовском — 1 вид. Комары *Anopheles*, *Culex* откладывают на поверхность воды яйца, которые развиваются в эпинеястоне. Личинки являются типичными гипонейстонтами.

В нейстали живут личинки многих организмов, во взрослом состоянии обитающих в пелагиали, бентали, перифитали, поэтому данные о составе и обилии нейстона косвенно могут давать информацию о состоянии всей экосистемы. Например, в период эвтрофирования Северо-западной части Черного моря в нейстоне значительно возросло количество личинок донных животных, обитающих на мягких илистых грунтах, в частности полихет, что могло быть вызвано поиском личинками более благоприятных условий для развития. Степень развития сообществ нейстона может быть показателем масштабных гидродинамических процессов. При изучении распределения нейстона в Черном море было установлено его значительное обеднение в

районах опресняющего влияния крупных рек, в районах взаимодействия речных и морских вод. Невысокие показатели обилия также характерны для прибрежных зон моря.

Роль нейстона в экосистемах в первую очередь определяется контурным положением биотопа. Нейсталь и населяющие её организмы являются областью, граничащей с атмосферой, с атмобионтными экосистемами и, в то же время, нейстон представляет собой верхний «этаж» любой гидрозкосистемы. В первом случае под действием сил тяжести он может обогащаться терригенным веществом, во втором — освобождаться при его погружении и одновременно обогащаться за счет флотационных процессов.

Активная жизнь в нейстали, перемещение большого количества организмов вызывают определенные возмущения в поверхностном слое. Этих относительно небольших возмущений в сравнении с внешними атмосферными воздействиями, однако, достаточно, чтобы втрое увеличилось испарение и газообмен в системе океан—атмосфера (MacIntyre, 1974, цит. по Северо-западная..., 2006). В эксперименте было показано, что организмы нейстона, перемещаясь под пленкой поверхностного натяжения, активно влияют на процессы испарения и теплообмена с атмосферой: температура поверхностной пленки в сосуде с рачками *Scapholeberis mucronata* была на $0,188 \pm 0,039$ °C ниже, чем в контрольном, без рачков (Гладышев, 1999).

Для нейстона как экологической группировки гидробионтов характерно не столько наличие специфических экоморф и жизненных форм, сколько специфическое их соотношение, преобладание адсона над фагоном, наличие псевдоэфаптона на пленке натяжения, активного планона, включающих нейстон в систему обмена формами между различными топическими группировками. Специфичность нейстали проявляется на фоне общих закономерностей, свойственных контурным биотопам, — процессов значительной концентрации веществ, активного взаимодействия соприкасающихся сред.

«Бентосом, в отличие от планктона, я называю все неплавающие морские организмы, всех животных и растения, которые находятся на дне моря, либо прикрепленные, либо способные менять положение, ползающие и бегающие»

Naeskel, 1890, цит. по Дуплаков, 1933, с. 9

КОНТУРОБИОН. БЕНТОС

Понятие и термин «бентос» (греч. βάσις — глубина) ввел Э. Геккель в 1890 году. Состав экоморф и жизненных форм населения бентали — бентоса — весьма разнообразен. В эпибентосе (эпимилоне) можно выделить более 20 экоморф, в эндобентосе (интрамиелоне) — восемь (Алеев, 1990). Большая часть экоморф гидробиоса находится именно в бентосе. Их разнообразие определяется средой обитания. Организмы могут находиться в придонном слое воды, закрепляться на грунте или внутри него, перемещаться по его поверхности с помощью различных движителей, проникать в грунт, перемещаться в нем или создавать убежища. Они получают пищу из толщи придонной воды, с поверхности раздела вода—донные отложения, из разных слоев грунта, потребляют детрит крупных размеров в виде трупов животных, фрагментов растений (в том числе и наземных), попадающих на дно, питаются собственно организмами бентоса. Будучи более или менее неподвижными относительно грунта, организмы бентоса, с одной стороны, испытывают механическое воздействие течений, с другой — пользуются течением как фактором поступления пищевых частиц. Некоторые донные организмы используют течение для активного дрефта.

«...жизненные формы в бентали: формы прикрепленные (подвижно или неподвижно), сверлящие, закапывающиеся, свободно лежащие на дне бассейна, свободно двигающиеся по дну и, наконец, могущие вести нектонный образ жизни (иначе нектобентические, или донно-плавающие организмы)» (Зернов, 1949, с. 121).

Как можно видеть, С.А. Зернов включил в состав бентоса и сверлящие формы, тем самым увеличив разнообразие жизненных форм бентоса за счет интрасклерона, с чем нельзя согласиться, принимая во внимание вышеприведенную классификацию ЭГГ. Такое смешение бентоса и перифитона идет еще от представлений Э. Геккеля о «морском дне» как едином биотопе, которому противопоставляется водная толща и её население. Естественная размытость границ биотопов определяет существование амфибиотических форм. В придонной воде пребывают организмы нектобентоса, напр., крупные подвижные ракообразные, некоторые рыбы, активно всплывающие в толщу воды. Вероятно, нектобентонтами были трилобиты (Друшиц, 1974, рис. 6.2). Одним из видов адаптаций бентических организмов являются адаптации к динамическому перемещению воды (Koehl, 1984).

Организмы, находящиеся на поверхности субстрата, получают пищу как из водной среды, так и с поверхности осадков, где формируется детритно-бактериальная пленка, а в фотической зоне и водорослевая. Этот постоянно возоб-

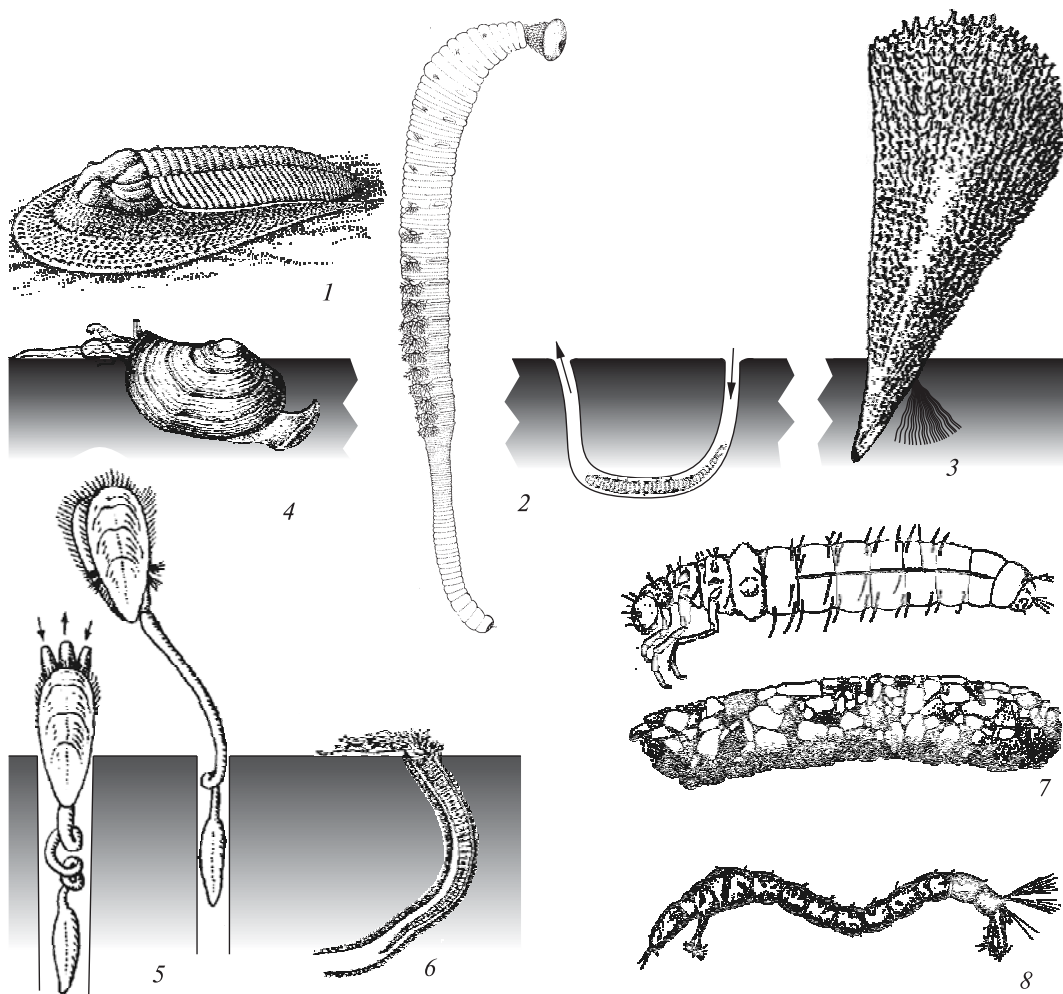


Рис. 6.2. Представители бентоса (по разным источникам):

1 — трилобит *Paraharpes* (реконструкция); 2 — многощетинковый червь *Arenicola marina* и его норка в грунте; 3 — двустворчатый моллюск *Pinna nobilis*; 4 — моллюск *Yoldia thracieformis*; 5 — плеченогое *Lingula* sp., слева — втянувшееся в норку, справа — высунувшееся; стрелками показано движение воды во внутреннюю полость и из нее; 6 — полихета *Terebellidae*; 7 — личинка ручейника *Stenophylax stellatus* и её домик; 8 — личинка комара *Ablaesmyia monilis*

новляющийся источник пищи очень важен для бентических организмов, и такие формы выделяют в отдельную трофическую группу собирателей (Перес, 1969). Пленкой питаются не только обитающие на поверхности донных отложений организмы, но и интрабионты, которые, частично выходя наружу из убежищ (напр. некоторые полихеты), собирают бактериально-детритные агрегаты.

Несмотря на то, что бенталь представляет собой целостный биотоп, наиболее характерными жизненными формами, свойственными именно этому биотопу, являются интра-

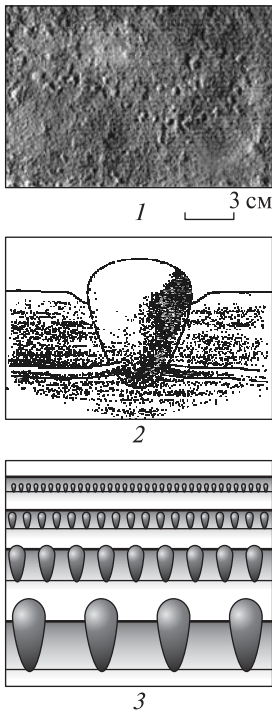


Рис. 6.3. Реконструкция докембрийского бентонита *Norodyskia* из отложений Западной Австралии (по Fedonkin, 2003):

1 — ископаемые остатки, 2 — реконструкция отдельного зооида, 3 — реконструкция роста колонии

бентонты. В отдельную жизненную форму следует выделить подвижных интрабионтов, питающихся грунтом. Их следует отнести к детритофагам-полифагам, поскольку пропуская через кишечник грунт целиком, они получают пищу в виде бактерий, водорослей, детрита. Проникновение в рыхлые грунты способствовало широкой радиации жизненных форм, обитающих в грунте, ведущих малоподвижный образ жизни и не прерывающих связи с придонной водой (рис. 6.2). Эти формы получают пищу за счет фильтрации. Некоторые из них используют морфологические адаптации (длинные сифоны у моллюсков), другие — фабрические, убежища, через которые прокачивается вода, из которой фильтруется взвесь (личинки хирономид, полихет). Наиболее характерной особенностью микроводорослей бентоса считается способность к опорному движению с помощью слизистых образований, а также гетерополярность клеток и колоний (Девяткин, 2003).

Важной экоморфной характеристикой бентических организмов является их размерно-массовый спектр (Курашов, 1994; Воробьева, 1999). Малые размеры организмов мейобентоса (0,3—1,0 мм) позволяют им существенно снизить энергетические траты при перемещении между частицами грунта. К определенным типам грунтов приурочены как популяции, так и целые биоценозы. Гранулометрический состав частиц определяет степень рыхлости, податливости субстрата при перемещении организмов бентоса. Накопление органического вещества в виде детрита (заиление) приводит не только к изменению механических свойств грунта, но и к изменению кислородного режима в бентали. При интенсивном потреблении органических веществ бактериями уменьшаются запасы кислорода и это приводит к тому, что благоприятный по механическим свойствам, богатый пищей биотоп может оказаться малоприспособленным для обитания по кислородному режиму. Донные грунты как биотоп использовались организмами на самых ранних этапах эволюции. В отложениях возрастом 1,4—1,5 млрд. лет обнаружена *Norodyskia*, рассматриваемая как древнейшее колониальное многоклеточное животное с тканевым уровнем организации (Fedonkin, 2003). Согласно реконструкции, зоиды были соединены общим столоном и почти вся колония находилась в донных отложениях (рис. 6.3), защитная роль которых для колонии очевидна. Такая экоморфа животных впоследствии не получила распространения в бентосе, однако распространена среди вегетативно размножающихся растений.

Дисперсный субстрат бентали имеет колоссальную активную поверхность частиц. Ю.П. Зайцев (2008) обращает внимание на то, что именно в таких системах происходят явления гетерогенного катализа. Следовательно, огромная

поверхность донных частиц не инертна, на ней происходят процессы адгезии различных веществ, концентрации микроорганизмов. С другой стороны, важную роль в формировании и трансформации грунтов играет биотический фактор. Интрабионты выполняют огромную работу по биотурбации, перемешиванию грунтов, во все геологические эпохи (Лапо, 1987, Закономерности..., 2004, Mermillon-Blondin, Rosenberg, 2006). В эстуарии Вислы основные биотурбаты, полихеты *Nereis diversicolor*, *Marenzelleria viridis* при постройке норок выносят на поверхность дна большое количество грунта — до 50 кг/м².

«Тысячи норок, пронизывающих каждый квадратный метр дна до глубины 15—40 см, превращают биотоп в трехмерный. Здесь накапливаются метаболиты животных, повышается степень обводненности осадка и возрастает, в связи с этим, мощность горизонта, в котором может происходить азробная фаза биогеохимических циклов, например, нитрификация. При существующей численности поверхность раздела вода—дно увеличивается на 2,26 м² за счет норок маренцеллерии и на 1,15 м² за счет норок nereиса на каждый метр дна» (Закономерности... 2004, с. 163—164).

Таксономический состав бентоса очень разнообразен (табл. 6.3). Основными группами зообентоса в континентальных водах являются олигохеты, личинки двукрылых, моллюски, ракообразные, в морских бассейнах — полихеты, моллюски, иглокожие, ракообразные.

Таблица 6.3. Таксономическое богатство бентоса в различных водоемах

Водоем	Число видов (НОТ*)	Группы организмов	Источник информации
Днепро-Бугский лиман	272	Зообентос	Мороз, 1993
Водохранилища Днепра	362	Зообентос	Плигин, 1989
Бассейн р. Днепр	>800	Зообентос	Романенко и др., 2003
Водоемы и водотоки северной Фенноскандии	608	Макрозообентос	Яковлев, 2005
Водохранилища верхней Волги	573	Микрофитобентос	Девяткин, 2003
Конинские озера (Средняя Польша)	79	Макрозообентос	Protasov et al., 1994
Каховское водохранилище	534	Микрофитобентос	Владимилова, 1978
Днепро-Бугский лиман	643	Микрофитобентос	Владимилова, 1978
Канал Сиверский Донец—Донбасс	110	Макрозообентос	Шевцова, 1991
Водоемы низовьев Днестра	71	Макрозообентос	Марковский, 1953
Ладожское озеро	180	Мейобентос	Курашов, 1994
Камское водохранилище	181	Макробентос	Истомина, 2006
Белое море (Кандалакшский залив)	300	Бентос песчаной литорали	Бурковский, 1992
Эстуарий р. Невы	233	Макробентос прибрежной зоны	Экосистема эстуария..., 2008
Тихий океан	>1700	Зообентос вне шельфа	Тихий..., 1969

* низший определяемый таксон

Видовое богатство зообентоса в континентальных водах насчитывает десятки—сотни видов, в морях — тысячи видов, состав водорослей микрофитобентоса насчитывает сотни видов. Число таксонов в озерах, на морском шельфе уменьшается с глубиной (Курашов, 1994; Воробьева, 1999; Яковлев, 2005). В верхней части водохранилищ, где условия более разнообразны, богатство видов больше. В верхней и средней части Киевского водохранилища отмечено 53—80 таксонов, в нижней — 27—50 (Pligin, 2009). Число видов в бентосе пресноводных объектов, оказавшихся под влиянием морских вод, снижается с увеличением солености (Экосистема эстуария..., 2008). Было показано, что общая соленость воды Вислинского эстуария слабо влияет на общее обилие бентоса, но определяет видовой состав и структуру сообществ. Подобное снижение таксономического богатства происходит, однако, до некоторых средних значений осолонения. В водоемах северо-западного Причерноморья видовое богатство снижалось до солености (по максимальным фиксированным значениям) 10 ‰, при солености 18—19 ‰ возрастало (Мороз, 1993). На взморье, где максимальная соленость достигает 18,9 ‰, из 53 обнаруженных видов 28 составляли полихеты и моллюски, а в русле Дуная (0,5 ‰) видов моллюсков и олигохет больше (62 вида из 120). Видовое богатство зообентоса снижается при закислении водоемов. В озерах с низкими значениями pH встречаются только личинки некоторых хирономид, олигохеты и моллюски *Pisidium* (Яковлев, 2005).

Размеры организмов бентоса колеблются в очень широких пределах. От микроорганизмов в 1 мкм до крупных водорослей, достигающих десятков метров. Малые размеры рассматриваются как необходимая эволюционная адаптация для выживания в таких динамичных биотопах, как морские пляжи (Зайцев, 2008). Как полагает И.В. Бурковский (1992), выделение в составе бентических сообществ группировок, различающихся по размеру (макробентос, мейобентос, микробентос) оправдано не только с методической точки зрения, но и отражает их пространственную и трофическую обособленность.

Организмы зообентоса в большинстве своем не являются строго облигатными в выборе пищевых объектов, однако можно выделить некоторые трофические группы с учетом способов добывания пищи и её характера. Таких групп в бентосе пресных вод выделяют от 4 до 7 (Яковлев, 2005) (табл. 6.4), однако, есть и более дробные классификации, где выделяют 12 трофических групп (Pavluk et al., 2000). Во всех классификациях выделяются хищники и фильтраторы, последние делятся на пассивных (напр. строящие сети личинки ручейников) и активных (моллюски). Для бентоса характерна группа грунтоедов (некоторые олигохеты), во всех классификациях выделяются собиратели, получающие пищу

с поверхности грунта (напр., личинки хирономид, некоторые полихеты). Важным показателем потребляемой пищи является её размер. Так, размельчители питаются фрагментами растений более 1 мм, собиратели имеют дело с объектами размером менее 1 мм (Wetzel, 2001). В морском бентосе существуют практически те же трофические группы (Соколова, 1969; Лосовская, 1982).

Биотопическое разнообразие способствует повышению разнообразия трофического. На литорали озер Фенноскандии присутствует не менее 4 трофических групп с почти равной представленностью по обилию — собиратели, размельчители, фильтраторы, хищники, с увеличением глубины снижается относительное обилие хищников, возрастает роль собирателей, грунтозаглатывателей (Яковлев, 2005).

В масштабах донного биотопа океана, соответственно распределению грунтов в крупных формах донного рельефа — абиссальных равнинах, донных поднятиях и горных образованиях — распределяются и трофические группы бентоса. На пологих аккумулятивных участках преобладают детритофаги, добывающие пищу из осадков, в условиях гидродинамической подвижности и слабого накопления осадков — сестонофаги, питающиеся взвесью (Соколова, 1976). Помимо пространственной зональной трофической структуры в бентосе существует вертикальная трофическая структура, определенная трофическая ярусность. Сестонофаги, облавливая придонный слой воды, перехватывают пищу собирателей с поверхности грунта, которые, в свою очередь, препятствуют накоплению органического вещества для илофагов в грунте (Соколова, 1976; Лосовская, 1982).

Таблица 6.4. Основные трофические группы бентических организмов континентальных вод (по Яковлев, 2005, с изменениями)

Трофические группы	Способ питания	Размер пищевых частиц	Организмы бентоса
Грунтозаглатыватели	Безвыборочное заглатывание грунта	<10 ³ мкм	Tubificidae Enchytraeidae
Собиратели-детритофаги, фитофаги-глодатели	Поедание детритно-бактериальной пленки, водорослей на поверхности грунта	<10 ³ мкм	Naididae Lemneidae Sphaeriidae
Фильтраторы, седиментаторы	Активная и пассивная фильтрация, седиментация детрита	<10 ³ мкм	Bivalvia Hydropsychidae Spongia
Размельчители	Размельчение и поедание крупных фрагментов растений	>10 ³ мкм	Isopoda Amphipoda
Хищники	Плотание животных, высасывание жидких тканей	>10 ³ мкм	Turbellaria Hyrudinea

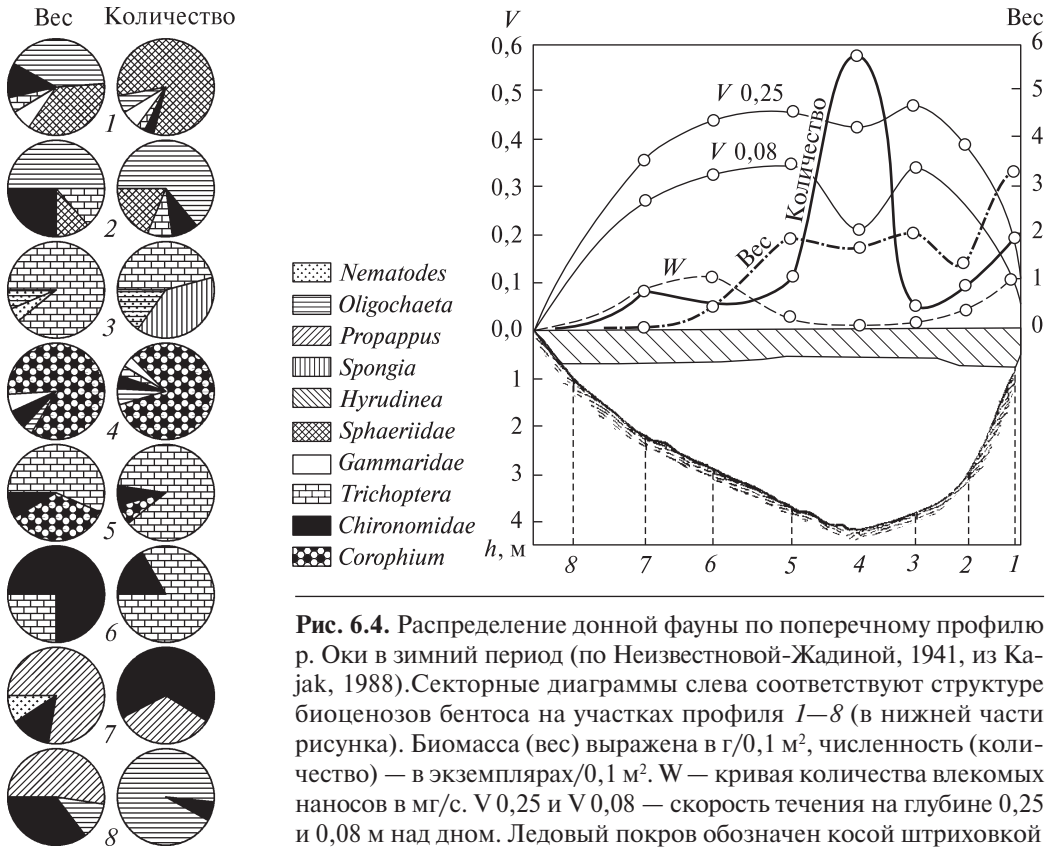


Рис. 6.4. Распределение донной фауны по поперечному профилю р. Оки в зимний период (по Неизвестной-Жадиной, 1941, из Каяк, 1988). Секторные диаграммы слева соответствуют структуре биоценозов бентоса на участках профиля 1—8 (в нижней части рисунка). Биомасса (вес) выражена в г/0,1 м², численность (количество) — в экзemplярах/0,1 м². W — кривая количества влекомых наносов в мг/с. V 0,25 и V 0,08 — скорость течения на глубине 0,25 и 0,08 м над дном. Ледовый покров обозначен косой штриховкой

В основе подхода к изучению пространственно-временной структуры бентоса лежит концепция соответствия состава и обилия организмов условиям обитания и формирования комплексов организмов, в которых могут быть выделены руководящие виды и характерные признаки (Броцкая, Зенкевич, 1939). Структура сообществ бентоса определяется характером биотопов и биотическими связями. Широко известна классификация бентических сообществ, предложенная В.И. Жадиным (1950), которая учитывает два важных фактора среды — характер грунта и гидродинамику. Например, лимнопелофильные (на илах при отсутствии течения) сообщества дифференцируются от реопсаммофильных (в текучих водах на песке). Далее в своей классификации Жадин предлагал выделение сообществ по доминирующим видам и формам. Смена доминирующих видов происходит клинально, однако изменение структуры сообществ может быть выявлено достаточно четко (Жадин, 1948; Каяк, 1988, рис. 6.4).

Анализ изменения структуры бентических сообществ в реках Карелии показал, что при возрастании поступления органического вещества, до уровня БПК₅ около 3,5 мгО₂ / дм³ происходило значительное снижение видового богатства, в основном за счет выпадения из сообщества стеноби-

онтных видов (Кухарев, 2006). Резкое снижение доли стенобионтов было заметно даже при малом количестве поступающего органического вещества в условиях умеренного течения (более 0,3 м/с). Даже незначительное возрастание содержания органического вещества в грунте приводит к увеличению и таксономического богатства, и обилия бентоса в литорали (Герд, 1949). Однако в оз. Неро, на 80 % заросшем высшими водными растениями, дно которого было покрыто жидкими сапропелями, содержание органического вещества в грунтах составляет 14–46 %, а здесь показатели обилия зообентоса не были связаны с характером грунта (Баканов и др., 2001).

Бентические сообщества обладают определенной целостностью не только благодаря единству биотопа. Соотношение численности макроформ, мейо- и микробентоса находится в системной взаимосвязи. Л.В. Воробьева (1999) полагает, что «в увеличении плотности поселений мейобентоса при резком снижении численности макрозообентосных форм выражается компенсационная роль мейобентоса в экосистемах» (с. 277). При снижении численности макробентоса плотность мейобентоса быстро возрастает (рис. 6.5).

Связь состава и структуры сообществ бентоса и характера биотопа неоднозначна. Анализ комплексов мейобентоса в прибрежной зоне Ладожского озера показал, что может быть выделено два биоценоза: *Nematoda + Oligochaeta + Chironomidae*, приуроченного к зонам с преобладанием фракций среднего песка, и *Tardigrada + Turbellaria + Harpacticoida*, связанной с фракцией тонкого песка (Курашов, 1994). Однако исследования влияния фракционного состава грунта на распределение организмов зообентоса в оз. Эри (Barton, 1988) позволили сделать вывод, что различия в составе и обилии бентоса проявляются только при большом

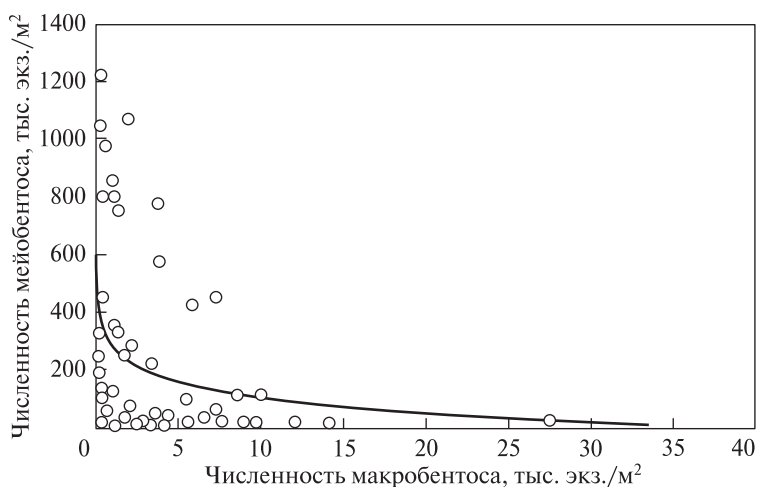


Рис. 6.5. Соотношение общей численности макро- и мейобентоса в северо-западной части Черного моря (по Воробьеве, 1999)

Таблица 6.5. Показатели численности (N, экз/м²) и биомассы (B, г/м²) зообентоса на различных глубинах оз. Имандра (по Яковлев, 2005)

Группа	Глубина 2—5 м		5—10 м		10—20 м		>20 м	
	N	B	N	B	N	B	N	B
Oligochaeta	62	0,08	83	0,09	103	0,52	97	0,23
<i>Pisidium</i>	0	0	21	0,14	18	0,03	33	0,01
<i>Monoporeia affinis</i>	0	0	230	0,32	94	0,19	188	0,33
Chironomidae	379	0,34	431	0,39	130	0,26	25	0,03
Прочие	33	0,07	39	0,03	37	0,7	25	0,01
Всего	474	0,49	804	0,97	382	1,7	368	0,61

Таблица 6.6. Видовое разнообразие зообентоса в ассоциациях высших водных растений в оз. Неро (по Баканов и др., 2001)

Ассоциация макрофитов	Разнообразие, бит/экз	Разнообразие, бит/г
Камыша озерного	1,46	0,51
Тростника обыкновенного	3,17	2,74
Урути колосистой	2,34	2,42
Кубышки желтой	2,15	1,69

шаге фракционного состава: крупные (камни, галька), средние (заиленный гравий, крупный песок), тонкие (заиленный песок, песчанистый ил).

Глубина как таковая не является фактором экологическим, однако она определяет многие особенности биотопов. С глубиной снижается освещенность дна, возрастает давление, снижается влияние волнового перемешивания. Так, в оз. Глубоком на глубине 10—20 м отмечалась наибольшая плотность пелофильных олигохет и личинок хирономид, циклопов, в то время как в зоне 4—8 м, где происходит переход от крупнофракционных грунтов мелководий в тонкодисперсные илы глубинной части, состав бентоса оказывается особенно бедным (Щербаков, 1967). С увеличением глубины условия становятся более стабильными. В то же время, по мере удаления от фотической зоны возрастает зависимость от поступления вырабатываемого там органического вещества и кислорода. Таксономическое богатство бентических сообществ с глубиной снижается. В больших озерах Кольского полуострова на глубине 10—20 м, где сохраняется постоянно низкая температура, остается лишь 33 % видов, выявленных в озерах в целом, еще глубже насчитывается не более 15 видов беспозвоночных (Яковлев, 2005). При этом показатели обилия с увеличением глубины не снижаются (табл. 6.5).

Важную роль в жизни бентоса литорали играет высшая водная растительность. В различных ассоциациях высших

водных растений разнообразие зообентоса значительно изменялось (табл. 6.6).

Вертикальная структура распределения организмов в толще грунта упорядочена, «этажи» заняты определенными видами и группировками, имеющими тот или иной трофический преферендум, уровень оксифильности. На литорали Белого моря прослежено вполне четкое распределение ряда видов макробентоса до глубины в грунт около 40 см (Бурковский, 1992). Брюхоногий моллюск *Hydrobia ulvae* (73 % всей популяции) обитает на поверхности грунта. Молодь двустворки *Mya arenaria* в основном (58 %) обитает в слое грунта 0,5—1,0 см, а взрослые особи (84 %) — в слое 5—20 см. Глубже всех проникают пескожилы *Arenicola marina* — до глубины 20—30 см (55 %), а некоторые особи встречаются на глубине 30—40 см. Существует определенная микрозональность условий и связанная с ней зональность распределения организмов.

«В канале пелоскопа на протяжении 2 мм по вертикали можно было установить в ярусном распределении 8 микрозон разного бактериального состава. Четкость первой (верхней) микрозоны фотосинтеза с преобладанием диатомей в природных условиях нарушается волнением. Вторую микрозону — окисления железа — составляют прикрепляющиеся формы железобактерий *Ochromium* и *Gallionella*; к ним снизу примыкает третья микрозона из хищной бактерии *Dusitobacter parax*, питающейся преимущественно железобактериями. С ней граничит расположенная ниже, четвертая по счету микрозона микроорганизмов, сходных с азотобактером, развивающаяся в иле в виде очень узкой (50—80 мк), плотно заселенной прослойки. Далее следует пятая микрозона из сапрофитных бактериоподобных нитчаток (*Phormidiopsis*, *Peloneta pseudovacuolata*, *Trichoneta*). Еще ниже расположена характерная шестая микрозона, в основном состоящая из нитей, колец и петель новой хищной бактерии *Suslobacter*. За ней следует четко выраженная седьмая микрозона *Lieskeella*, особи которой состоят из весьма своеобразных двух переплетающихся цепочек клеток. Нижняя граница определяется появлением в иловом растворе сульфидов. Эта восьмая микрозона характеризуется присутствием одноклеточной подвижной бактерии *Thiospira* и выпадением черного гидросернистого железа» (Перфильев, 1972, с. 11).

Как видно из примера с микроорганизмами в пелоскопе Перфильева, микростратификация может быть очень тонкой. Каждому из этих слоев как биотопу присущи свои особенности, причем организмы в большинстве своем жестко не привязаны к одному микробиотопу (Huettel et al., 1996). Глубоко в грунт проникают некоторые нитчатые бактерии (Schulz et al., 1996).

В стеклянном цилиндре можно смоделировать распределение микроорганизмов относительно кислородной зоны (колонка Виноградского (Atlas, 1997)). В поверхностном слое обитают аэробные и фотосинтезирующие микроорганизмы. В более глубоких слоях доминируют зеленые и пурпурные серобактерии. Облигатно анаэробные микроорганизмы обитают в самых нижних слоях колонки.

В верхнем 2 см слое осадков в Ладожском озере сосредоточено до 95 % всех организмов мейобентоса (Курашов, 1994).

До глубины 5 см проникают гарпактициды, глубже встречаются только нематоды, диапаузирующие циклопы и олигохеты. Ограничением для проникновения вглубь осадков является, очевидно, уплотнение грунта и недостаток кислорода.

Животные микробентоса, напр. инфузории, не раздвигают, не перемешивают частицы грунта, а обитают либо между ними, либо на поверхности. Организмы микробентоса не распространены равномерно в масштабах всего макробиотопа. На площади в 1000 м² беломорской литорали 4 исследованных вида инфузорий занимали совершенно различные микроместообитания (от 20 до 50 % общей площади). Более крупные скопления формируются под воздействием абиотических факторов, таких как состав грунта, Eh; мелкие в основном связаны с агрегированностью пищевых объектов (Бурковский, 1992).

Если в горизонтальном измерении однородные бентические группировки могут простираться на десятки и даже сотни километров, то толщина обитаемого слоя грунта обычно не превышает сантиметров и десятков сантиметров. Организмы бентоса обычно поднимаются над дном не более, чем на десятки сантиметров, хотя отдельные макрофиты могут возвышаться на метры и даже десятки метров. В пространственном распределении донных морских организмов выявлена фрактальность. Организмы распределены по дну пятнами, сгущения первичных пятен образуют пятна второго порядка и т.д. Общая неоднородность распределения (контрастность пятен) постоянна (Азовский, 2001).

Начало изучению показателей обилия в бентических сообществах было положено еще в конце XIX в. работами датского исследователя К. Петерсена (Petersen, 1914, цит. по Беляев, 1985). Исследования во многих районах океана и теоретически обоснованные экстраполяции позволили составить обобщенную карту биомассы зообентоса Мирового океана. В большей его части биомасса находится в пределах 0,1—1,0 г/м², при этом амплитуда изменения биомассы бентоса составляет не менее 7 порядков — от долей мг до десятков кг/м² (Зенкевич и др., 1971). В северных морях (Баренцево море) биомасса макрозообентоса на большей площади дна составляет от 25 до 300 г/м² с ее явным увеличением на глубинах 100—200 м. В районе Фарерских островов с преобладанием эпифауны отмечена биомасса 16 500 г/м² (доминировала *Modiola modiolus*), с биомассой инфауны — 1136 г/м² (Зенкевич, 1977). Показатели обилия в ряде бентических ценозов водоемов северо-западного Причерноморья различались во много раз (табл. 6.7).

Биомасса литорального зообентоса в малых озерах Фенноскандии изменяется в зависимости от трофности озер от десятых долей граммов до граммов: в ультраолиготрофных —

0,71 ± 0,12, в олиготрофных — 1,1 ± 0,14, в мезотрофных — 2,61 ± 0,65, в эвтрофных — 5,63 ± 3,64 г/м² (Яковлев, 2005). Чрезвычайно большая биомасса бентоса связана, как правило, с присутствием крупных организмов, в первую очередь моллюсков. В континентальных водах биомасса зообентоса составляла порядка килограммов на м² благодаря присутствию крупных Unionidae или агрегированных поселений Dreissenidae. Очень большая биомасса, около 50 кг/м², была отмечена нами в канале, отводящем подогретую воду одной из ТЭС в Польше, при массовом поселении *Sinanononta woodiana* (Protasov et al., 1994). В целом же биомасса зообентоса, в зависимости от характера грунтов, глубины, общей трофности водоема в сообществах без моллюсков, составляет от десятых долей граммов до граммов на м², присутствие моллюсков увеличивает эти показатели до сотен, реже до тысяч г/м².

Численность водорослей более чем в 50 ценозах Днепра и его водохранилищ была от 503 до 79 018 млн. кл./м², биомасса изменялась еще более существенно — от 0,019 до 59,13 г/м² (Владимирова, 1978, рис. 6.6). Однако в большинстве ценозов биомасса не превышала 20 г/м².

Анализ характера динамики биомассы зообентоса в различных водоемах (Алимов, 2000) позволил выделить несколько ее типов: с монотонным подъемом или спадом, с минимумом или максимумом в середине вегетационного сезона, со спадом в начале сезона и возрастанием в конце сезона. В умеренной зоне в большинстве озер максимум биомассы приходится на июль-август. В широтном отношении наибольшая вариабельность биомассы зообентоса отмечена на средних широтах (около 35—40°) с.ш.

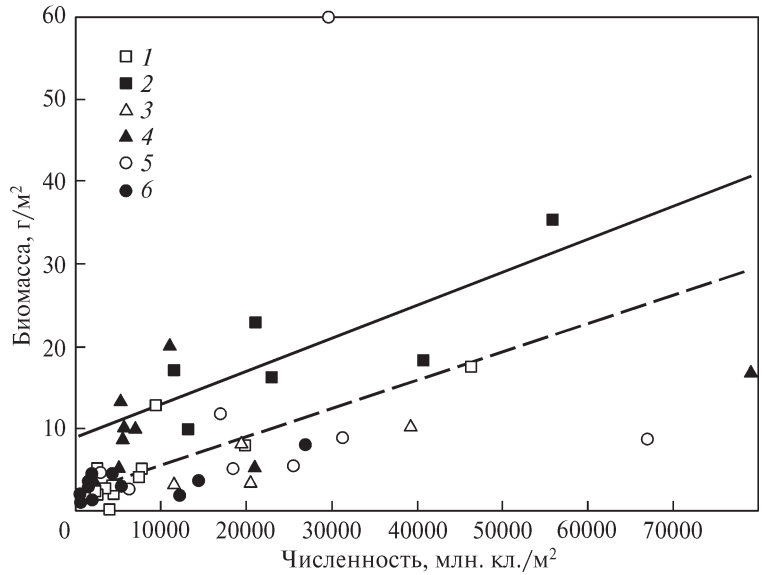
Пространственная агрегированность в горизонтальном и вертикальном измерениях может быть следствием воз-

Таблица 6.7. Показатели обилия в ряде бентических ценозов водоемов северо-западного Причерноморья

Биоценоз	Водоем	Численность (экз/м ²)	Биомасса (г/м ²)	Источник
<i>Dreissena polymorpha</i> + <i>Monodacna pontica</i>	Кучурганский лиман	2 185	437,2	Марковский, 1953
<i>Pontogammarus maeoticus</i>	Днестровский лиман	65 790	623,7	Там же
<i>Oligocharta</i> + <i>Hypania invalida</i>	р. Днестр, Днестровский лиман	1 920	3,8	» »
<i>Dreissena bugensis</i>	Нижний Днепр	38 328	3815,3	Мороз, 1993
<i>Chironomus plumosus</i> + <i>Potamotrix hammoniensis</i>	Днепро-Бугский лиман	7 091	7,8	Там же
<i>P. moldaviensis</i> + <i>Chironomus salinarius</i>	Днестровский лиман	8 130	10,9	» »

Рис. 6.6. Биомасса и численность микрофитобентоса в биоценозах Днепра и его водохранилищ, по данным (Владимирова, 1978):

1 — верхний Днепр, 2 — средний Днепр, 3 — нижний Днепр, 4 — Киевское водохранилище, 5 — Кременчугское водохранилище, 6 — Каховское водохранилище



действия как абиотических, так и биотических факторов (образования конгрегаций). Причинами образования последних являются преимущественно биотические предпосылки и факторы, которые могут играть очень важную роль в жизни многих водных сообществ, в том числе бентических. Рассматривая роль конгрегаций на примере морских литоральных подвижных донных животных, С.А. Милейковский (1967) выделяет несколько основных факторов, способствующих их образованию. Прежде всего, это групповая трофическая адаптация донных организмов. Плоские морские ежи (*Mellita sp.*, *Dendraster excentricus*), будучи сестонофагами, образуют многослойные скопления в местах с повышенным водообменом, способствуя созданию микротурбулентных зон и осаждению взвесей, что существенно улучшает трофические условия («эффект дифракционной решетки» по Милейковскому). Трофические скопления образуют и офиуры из родов *Ophiotrix*, *Ophiactis*, *Amphiura*. Жертвами рыб, морских звезд, ныряющих птиц в плотных скоплениях морских ежей и офиур становятся прежде всего особи, находящиеся на периферии скопления. Защитная роль скоплений подтверждается тем, что офиура *Ophiocomina nigra*, обладающая уникальной для иглокожих способностью выделять защитную слизь, никогда не образует скоплений.

Роль бентических сообществ в экосистемах своеобразна и значительна. Регенерация биогенов донными сообществами необходима для поддержания круговорота веществ в водных экосистемах, причем важную роль в этих процессах играет бактериобентос. В среднем траты на обмен у бактерий бентоса составляют более 20 % первичной продукции, превышая такую у животных бентоса в 4—8 раз (Алимов, 1987). Существен-

на и роль зообентоса в трансформации вещества и энергии. В литоральной части водоемов роль фитобентоса в первичной продукции в общем невелика. Например, в Сасыкском водохранилище его доля в общем фотосинтезе составляла около 1 % (Харченко и др., 1990). Здесь продукция зообентоса была около 5 % всей первичной продукции, в оз. Дривяты это соотношение составляло примерно 1 % (Винберг, 1970).

КОНТУРОБИОН. ПЕРИФИТОН

Термин «перифитон» был введен в гидробиологическую литературу А.Л. Бенингом в 1924 г., но он был не первым, кто обратил внимание на особенности этой группировки гидробионтов. В его монографии, посвященной результатам исследований «придонной жизни» Волги, данные о перифитоне (в понимании его А.Л. Бенингом) практически отсутствуют². Термин «перифитон» был предложен в монографии на русском языке (1924), в литературу на латинице термин «Periphyton», видимо, также был введен тем же автором (Behning, 1928).

Впервые исследования этой группировки начал А. Селиго (A. Seligo) в Германии. В 1905 г. он выделил из бентоса группировку микроорганизмов на твердых субстратах. В 1923 г. С.Н. Дуплаков начал планомерные исследования перифитона в оз. Глубоком и прудах (Дуплаков, 1933, редакционная статья). В 1897 г. на оз. Глубоком С.А. Зернов изучал перифитон на предметных стеклах на разных глубинах (Щербаков, 1967), однако никаких сведений о результатах этих исследований нам обнаружить не удалось. С.Н. Дуплаков (1933) в обзоре литературы по истории исследования перифитона об этих работах не упоминает, а приоритет разработки и применения метода «количественного учета перифитона на предметных стеклах» он отдает немецкому исследователю Е. Гентшелю (E. Hentschel), который в 1916 г. провел серию исследований в Гамбургском порту. Основанием для выделения А.Л. Бенингом группировки было то, что условия, формирующиеся на антропогенном субстрате, отличались от естественных.

«Перифитон — от греч. περίφω — приращивать кругом, обрастать. Я считаю необходимым выделить это сообщество из таковых придонной области в самостоятельную единицу. К перифитону я отношу те комплексы форм, которые живут на так или иначе введенных в реку человеком различного рода предметах» (Бенинг, 1924, с. 291).

Сообщества перифитона всегда обитают на плотном субстрате... на различных предметах, введенных в воду человеком, на макрофитах, камнях, корягах.

Дуплаков, 1933, с. 16

² В монографии С.Н. Дуплакова (1933) отмечается, что А.Л. Бенинг планировал подготовку обширной работы «К изучению перифитона Волги», однако нам такая работа не известна. Раздел «Перифитон Волги» (Das Periphyton der Wolga) включен в его монографию 1928 г. (Behning, 1928).

Термин «перифитон» этимологически был очень удачным, логично дополнял всю систему ЭГТ и поэтому был принят в гидробиологической терминологии на всех языках. А.Л. Бенинг выделяет сообщества перифитона «из придонной области», относя к местообитаниям перифитонтов бакены, буи, плоты, т.е. плавающие, не связанные изначально с дном водоема субстраты антропогенного характера. В то же время его исследования различных биоценозов на дне Волги давали возможность увидеть особенности некоторых из них, связанных с биотопом — твердым субстратом, независимо от его происхождения. Так, этот автор указывал на крайне своеобразные по составу и соотношению форм биоценозы волжских карш, коряг. Однако, исходя из своей концепции, он не смог сопоставить эти биоценозы с такими же на сваях и судах: то были деревья, подмытые течением реки, т.е. имели естественное происхождение.

Если количество воды, обитаемая часть гидросферы, поддается некоторой оценке, то этого нельзя сказать о твердых поверхностях, находящихся в соприкосновении с водной средой (не только в обитаемой гидросфере, но и в почве). На этих поверхностях развиваются биопленки (англ. — *biofilms*) (Андреюк и др., 2002; Beveridge et al., 1997; Pasmore, Costerton, 2003). Биотопический подход показывает, что «вся экология микроорганизмов — это деятельность микробов в жидкой воде» (Заварзин, 2003), поэтому и перифитон — экологическая группировка гидробионтов, и сообщества биопленки — должны рассматриваться в рамках единой концепции. Специалисты в области биокоррозии выдвигают концепцию ферросферы как глобального биотопа, где микроорганизмы соприкасаются с металлами, вызывая коррозию последних вследствие биологических процессов (Андреюк и др, 2002). Можно высказать сомнение, представляет ли этот биотоп действительно «сферу» в планетарном масштабе, но то, что он является одним из участков склеросферы, огромной поверхности твердых субстратов на планете (в гидросфере, в литосфере, в почве), населенных микроорганизмами на границе с водной средой (собственно гидросфера или почвенная влага), несомненно. Однако исследование этого процесса в целом — задача будущего. Гидробиология, в частности перифитология, имеет дело с биотопами и их населением собственно в гидросфере.

Многообразие терминов сопровождает эту экологическую группировку с самого начала её выделения и изучения. С.Н. Дуплаков (1933) приводит 4 термина, связанных с этой группировкой: бентос, нем. — *Afwuchs*, нем. — *Bewuchs* и перифитон. Первоначально Э. Геккель объединяет сообщества организмов, обитающих на рыхлом грунте, на камнях, корягах, т.е. твердых естественных субстратах, а также на растениях, одним понятием «бентос». В начале XX века А. Се-

лиго, Е. Гентшель и В. Уилер в эту группу биотопов включают и антропогенные субстраты, однако *Afwuchs*, *Bewuchs* (обрастание на любых твердых субстратах) включают в состав бентоса. Следовательно, А.Л. Бенинг сделал очень важный шаг не только в плане введения нового гидробиологического термина, но и обособил перифитон как самостоятельную экологическую группировку, т.е. существенно дополнил систему общегидробиологических представлений.

Анализ использования различных терминов до начала 1980-х годов показал (Протасов, 1994), что имеются определенные предпочтения в отношении того или иного термина специалистами разного профиля, в последующие годы картина мало изменилась. Имеются даже основания полагать, что терминология, связанная с этой ЭГГ, стала еще более пестрой. Так, С.Ф. Комулайнен (2004) насчитывает более 30 терминов, используемых «для обозначения прикрепленных сообществ». Русский термин «обрастание» соответствует термину «перифитон», однако у последнего, как и родственных ему названий ЭГГ, греческий корень, что делает его международным научным термином. За термином «обрастание» мы предлагаем (Протасов, 1994) закрепить права технического термина, здесь он ближе к английскому «*fouling*», хотя этимология последнего также вызывает некоторые сомнения в его правомочности, поскольку на русский он буквально переводится как «загрязнение». Организмы, составляющие обрастание, было предложено называть обрастателями (Тарасов, 1961). Анализ связи терминов показывает, что использование термина «биообрастание» (Раилкин, 1998, 2008) не вполне корректно, ибо требует соответствующего термина «биообрастатель», что приводит к совершенной тавтологии, поскольку производить действие — обрастать может только живой объект. Обрастание — явление биологическое.

«Для перифитона характерна во всех без исключения случаях жизнь на плотном субстрате. Сообщества бентоса в огромном большинстве случаев обитают на и в рыхлом субстрате (песчаный или илистый грунт). Эта особенность обуславливает определенные характерные черты отличия общего облика той и другой группы сообществ.

Между прочим, Бенинг, давая экологическую характеристику перифитона и бентоса совершенно не касается вопроса о том, чем же отличаются эти сообщества друг от друга?» (Дуплаков, 1933, с. 15).

Наиболее приемлемой является схема, уточняющая характер субстрата (Štamek-Hušek, 1946, цит. по Sladečková, 1962): эпилитон — на камне, эпиксилон — на древесине, эпифитон — на растениях, эпизоон — на покровах животных, эпихолон — на других субстратах. Основной характеристикой биотопа перифитонных организмов в отношении его механических свойств является твердый субстрат (Дуплаков, 1933; Зевина, 1972; Протасов, 1994, 2005а; Раилкин, 1998; Шара-

пова, 2007 и др.) Механическое, в том числе и биогенное, нарушение связи между частицам этого субстрата ведет к его разрушению. Частные особенности субстратов, их происхождения определяют и частные особенности биотических группировок. Наиболее важной характеристикой биотопов антропогенной перифитали являются специфические свойства субстрата, поскольку металл, бетон, стекло и другие искусственные материалы обладают многими, только им присущими, качествами. Также важны непредсказуемость их попадания в воду и срок пребывания в водной среде, т.е. время существования биотопа, специфическая локализация в водоеме (Бенинг, 1924; Резниченко и др., 1976; Резниченко, 1978; Звягинцев, 2005; *Marine fouling...*, 1952; Jenner et al., 1998 и др.). Поэтому правомерно выделение «обрастания» как специфической группировки на антропогенном субстрате в пределах перифитона.

Следует отметить, что существуют еще и уточняющие характеристики биотопов перифитона и перифитали в целом, которые используются в концепции специфичности группировки. Так, С.Н. Дуплаков (1933) подчеркивал, что биотопами перифитона являются только твердые субстраты *вне придонного слоя воды*. Такого же мнения придерживается И.А. Скальская (2002). В придонном слое воды действительно может наблюдаться дефицит кислорода или другие изменения среды, связанные с изменением условий обитания, однако, если они не влияют на характер самого субстрата, следует все-таки считать, что перифиталь как биотоп сохраняется. А значит существуют (или могут существовать) сообщества перифитона, хотя структура их может отличаться от сообществ других зон водоема. При подводных исследованиях мы неоднократно наблюдали отмирание донных поселений моллюска дрейссены на заиленном песчаном грунте, в то время как на выступающих над дном корягах моллюски были живыми практически до дна.

Особым типом субстратов являются биогенные субстраты. Это поверхность высших растений, твердые покровы животных, известковые скелеты кораллов, остатки организмов и т.п. Все они довольно специфичны, например, высшие растения являются довольно эфемерным субстратом, который после летней вегетации может полностью исчезать, приводя к изменению структуры перифитона во всем водоеме. Кроме того — активный с физиологической и биохимической точек зрения.

В перифитоне преобладают организмы, обитающие на поверхности субстрата (эписклерон), по сравнению с теми, что могут проникать внутрь него (интрасклерон). Это объясняется необходимостью наличия у последних специфических «инструментов» для проникновения внутрь твердо-

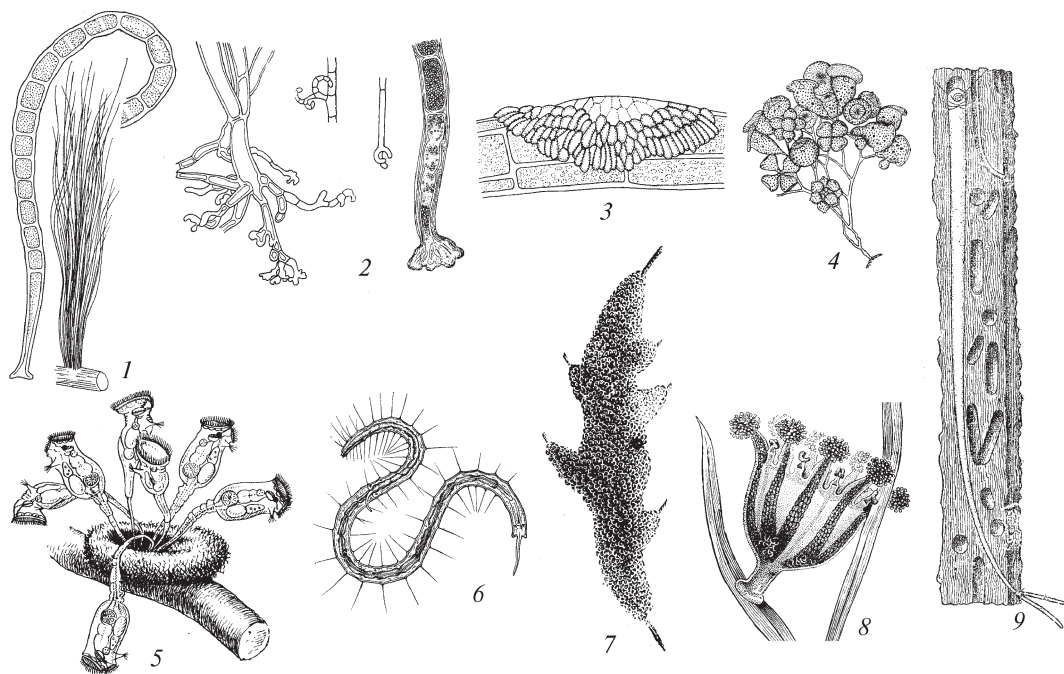


Рис. 6.7. Представители перифитона (по разным авторам):

1 — нитчатая водоросль *Cladophora aerea*; 2 — органы прикрепления *Cladophora*; 3 — колония *Pringshiemiella scutata* на растении; 4 — инфузории *Campanella umbellata*; 5 — группа коловраток *Ptigura tihaniensis*; 6 — малощетинковый червь *Stylaria lacustris*; 7 — мшанка *Plumatella fungosa*, 8 — сидячая сцифомедуза *Octomanus* sp.; 9 — моллюск-древоточец *Teredo navalis*

го субстрата, кроме того, это связано со значительными энергетическими затратами. Прикрепленные формы, поскольку не могут избегать неблагоприятных условий, способны длительное время находиться в криптическом состоянии. В период осушки перифитон в морской супраликторали представляет собой темную пленку, прикрепленную к поверхности камней. Криптические формы (в основном водоросли) возвращаются к активной жизни при помещении такой пленки в морскую воду, в эксперименте показано, что в высохшем состоянии организмы сохраняют жизнеспособность до 7 лет (Зайцев, 2008а).

Существуют различные способы проникновения в твердый субстрат — механические и химические. Первый используют сверлящие моллюски, минирующие личинки насекомых. Сверлящие моллюски играют существенную роль в биоэрозии коралловых рифов и представлены несколькими десятками видов двустворчатых и несколькими видами брюхоногих (Сорокин, 1990). Интрасклеронный образ жизни ведут моллюски-древоточцы *Teredinidae*. Некоторые личинки хирономид делают мины, ходы в тканях высших растений. Химические вещества для воздействия на субстрат исполь-

зуют сверлящие губки (Гаевская, 2009), некоторые водоросли (Сорокин, 1990). Субстрат используется интрасклеронтами преимущественно для защиты от внешнего воздействия.

Эписклеронты, то есть основная масса организмов перифитона, представлены экоморфами как планона, так и эфаптона, т.е. подвижными и прикрепленными организмами (рис. 6.7). Преобладание эфаптона в сообществах перифитона рассматривается как одна из характерных его черт: «главное отличие обрастания от других донных сообществ заключается в том, что основу его составляют прикрепленные организмы» (Зевина, 1972, с. 6). Отмечается, что в сообществах макроперифитона Черного моря подвижные формы не играют существенной роли, достигая значений биомассы 1–6 г/м², 5–38 % общей численности (Брайко, 1985). Именно обилие прикрепленных форм, их роль в формировании пространственной структуры и облика сообщества в целом позволяет делать заключения о значительной роли прикрепленных форм в морском перифитоне (Раилкин, 2008). Прикрепленные формы могут играть не только заметную роль в формировании пространственной структуры, но, возможно, и поддерживать определенную метаболическую замкнутость перифитонных сообществ (Wetzel, 1993, цит. по Макаревич 2000; Ким, 2009).

Однако, в пресных водах роль эфаптона может быть гораздо менее заметной. В континентальных водах в видовом богатстве явный перевес у подвижных форм. Так, в Рыбинском водохранилище из 99 отмеченных видов беспозвоночных (Скальская, 2002) только 13 — прикрепленные формы из губок, мшанок (условно эфаптонными — ценоэфаптон — можно считать гидр, некоторых личинок ручейников, хирономид). Из 65 видов, входящих в состав доминирующего комплекса в сообществах перифитона в водоемах Западной Сибири, только 10 (из губок и мшанок) — прикрепленные формы (Шарапова, 2007, 2008). В микроперифитоне, в частности среди цилиат, по обилию преобладают прикрепленные формы, по видовому богатству — подвижные. В перифитоне оз. Глубокого С.Н. Дуплаков (1933) отмечал 15 видов прикрепленных инфузорий и 57 вагильных.

Сообщества перифитона представляют собой пространственно сложную структуру эфаптона и планона, которые выполняют специфические для них функции. Многие прикрепленные формы становятся эдифицирующими в сообществах перифитона (Протасов, 1982), однако это отнюдь не является непременным атрибутом перифитона в целом. Имеет смысл согласиться с определением прикрепленных форм как «фоновых» (Звягинцев, 2005). Фоновыми они являются по их архитектонической роли и общему соотношению обилия, но не по таксономическому богатству. В об-

растании в различных акваториях Мирового океана, как указывает этот автор, подвижные формы составляют от 40 до 60 % от общего числа видов животных. Сравнение морского и континентальноводного перифитона показывает явное преобладание эфаптона в первом.

«Типично пресноводные сообщества обрастателей по своей природе эфемерны — они формируются в течение вегетационного периода из личинок губок, мшанок, олигохет, гидр и т.д., а осенью угасают. Весной процесс возобновляется. После вселения в пресные воды выходца из Каспия дрейссены полиморфной произошла структурная реорганизация сообществ беспозвоночных, связанных с твердым субстратом. Сообщества обрастателей из эфемерных превратились в консортивный типа биоценозы с высокой биомассой моллюсков и их комменсалов» (Скальская, 2002, с. 221).

Таксономическое богатство перифитона довольно велико. В перифитали встречаются представители всех отделов водорослей, большинства типов животных. Первая сводка таксономического богатства морского обрастания показала, что количество таксонов составляет около 2000 видов (Marine fouling, 1952). В отдельных акваториях и водоемах количество таксонов порядка десятков и сотен (табл. 6.8).

Видовое богатство зависит от локальных условий каждого водоема. В верхневолжских водохранилищах отмечено 139 видов зооперифитона, в частности в Ивановском — 57, в Горьковском — 85, в Рыбинском — 112 (Скальская и др., 2003). Подобное явление отмечается и для водохранилищ днепровского каскада (Шевченко, 2007). Если всего в 6 водохранилищах (период исследований 1988—2005 гг.) отмечено более 400 видов водорослей на антропогенных субстратах, то в Киевском — 320, Каневском — 198, Кременчугском — 202, Днепродзержинском — 142, Запорожском — 117, Каховском — 116. Доминирующий комплекс при этом включал 40 видов. Можно отметить, что таксономическое разнообразие (учитывает богатство видов в отделах и количество последних (Протасов, 2002) также снижается от верхнего Киевского вниз по течению: от 1,972 до 1,695 бит/таксон. В эпифитоне днепровских водохранилищ (Костикова, 1989) также отмечено снижение видового богатства вниз по течению Днепра: в Киевском водохранилище — 388, Кременчугском — 422, Днепродзержинском — 56, Запорожском — 88, Каховском — 124. Высокое богатство эпифитона в Кременчугском водохранилище связано с разнообразием и обилием зарослей макрофитов. Таксономическое разнообразие здесь также максимальное — 2,005 бит/таксон, минимальное — в Каховском — 1,204 бит/таксон.

Прикрепленные формы создают наибольшую биомассу в сообществах перифитона. На установках марикультуры гребешка в заливе Петра Великого, Японское море, за 15 месяцев мидии (*Mytilus edulis*) могут создавать поселения с биомассой 23—30 кг/м², за год — 35 кг/м², на якорных от-

Таблица 6.8. Таксономическое богатство перифитона в различных водоемах и акваториях

Акватория, водоем	Таксономические и/или размерные группы	Количество видов	Примечания	Источник
Мировой океан	Все организмы	Около 2000	Антропогенные субстраты	(Marine fouling, 1952; Морское обрастание, 1957)
Дальневосточные моря России	Макроформы водорослей и животных	432	Антропогенные субстраты	Звягинцев, 2005
Южно-Китайское море (вьетнамское побережье)	Макроформы водорослей и животных	259	Антропогенные субстраты	Звягинцев, 2005
Желтое, Восточно-Китайское, Южно-Китайское моря	Макроформы водорослей и животных	565	Антропогенные субстраты	Huang, Cai, 1984, цит. по Звягинцев, 2005
Баренцево море	Макроформы водорослей и животных	80	Западная часть моря, различные субстраты	Зевина, 1972
Азовское море	Водоросли	163	Район Бердянска и Мариуполя, различные субстраты	Парталы, 2003
Оз. Глубокое	Животные	62	То же	Дуплаков, 1933
	Водоросли	137	Высшие растения, экспериментальные субстраты	
Водоем-охладитель Чернобыльской АЭС	Беспозвоночные	202	То же	Протасов и др., 1991
	Водоросли	426	В доаварийный период, каменная отсыпка, бетон	
Водоем-охладитель Хмельницкой АЭС	Животные	121	То же	Собственные данные
	Макробеспозвоночные	95	Гидросооружения	
Рыбинское водохранилище, озера верхневолжского бассейна, озера Карелии, оз. Байкал	Гетеротрофные жгутиковые	109	Экспериментальные субстраты (предметные стекла)	Золотарев, Косолапова, 2005
Верхневолжские водохранилища	Беспозвоночные	139	Древесные субстраты, камни, макрофиты, экспериментальные субстраты (древесина, стекло)	Скальская, 2002
Реки Восточной Финноскандии	Водоросли	648	Камни, воздушно-водные и погруженные растения (8 видов)	Комулайнен, 2004

Акватория, водоем	Таксономические и/или размерные группы	Количество видов	Примечания	Источник
Ладожское оз.	Водоросли	Более 400	Высшие водные растения	Ладожское оз., 2002
Реки, озера, антропогенные водоемы Западной Сибири	Беспозвоночные	Более 300	Древесные субстраты, камень	Шарапова, 2007
Днепр и его водохранилища	Водоросли	669	Эпифитон высших водных растений	Костикова, 1989
Каскад Днепровских водохранилищ	Водоросли	431	Гидросооружения, камень, бетон	Шевченко, 2007

тяжках биомасса может превышать 50 кг/м² (Солдатова и др., 1985). Здесь же на гидросооружениях в сообществе *Crossostrea gigas* биомасса обрастания составляла в среднем 110 кг/м² при максимальной 215,8 кг/м² (доля устриц 91 %). Плотность моллюсков достигала 3232 экз/м² (Звягинцев, 2005). Наибольшая отмеченная биомасса сообществ перифитона в море (Южно-Китайское море, о. Там) составляет 337 кг/м². Доминирующими формами здесь являются крупные усонogie раки (Карпов и др., 2007).

В континентальных водах закономерность преобладания по биомассе прикрепленных форм сохраняется. В естественных водоемах и водотоках биомасса в сообществах с доминированием губок (*Spongilla lacustris*, *Ephydatia mulleri*, *Eunapius carteri*) по нашим данным может достигать 3180 г/м², максимальная биомасса мшанок рода *Plumatella* превышает 1000 г/м². В то же время в сообществах подвижных форм — личинок хирономид, олигохет максимальная биомасса составляет граммы и десятки граммов на кв. м (Шарапова, 2007). В водоемах антропогенного характера обилие организмов перифитона достигает значительных величин. Еще В.И. Жадин (1947) отмечал, что для дрейссены (*Dreissena polymorpha*), массового организма в перифитоне, именно в водохранилищах создаются наиболее благоприятные условия существования. В водотоках (бетонные дюкеры) канала Днепр-Донбасс отмечено одно из наибольших значений биомассы для поселения дрейссены (*D. polymorpha*) и перифитона — до 50 кг/м² (Ляшенко, Харченко, 1988). По нашим данным, в подводном канале Хмельницкой АЭС биомасса дрейссены достигала 37 кг/м². Значительной биомассы могут достигать и подвижные формы. Биомасса брюхоногих моллюсков (живородка *Viviparus viviparus*) в водоеме Змиевской ТЭС превышала 1 кг/м² (Васенко, 2000).

Локализация субстратов во многих случаях носит островной характер, поэтому для перифитона важен процесс заселения субстратов.

«Вполне закономерно, что пелагическое развитие является главным способом распространения видов, населяющих сообщества обрастания, и встречается примерно у 70 % донных беспозвоночных... пелагическое развитие — единственный способ личиночного развития, который обеспечивает биообрастание естественных и искусственных твердых тел в толще воды» (Раилкин, 1998, с. 45).

Исходя из этого, состав перифитона и планктона должен быть достаточно сходным, поскольку заселение субстрата может происходить только за счет пелагических организмов, пелагических стадий, однако такое сходство обычно невелико. Личиночные стадии перифитонных организмов находятся в планктоне не постоянно, хорошо выражена сезонность и периодичность их развития (Брайко, 1985). На экспериментальных субстратах, экспонированных в закрытой литорали оз. Волосо (Беларусь), флористическое сходство фитоперифитона по коэффициенту Жаккара с планктоном составляло 29,5, а в открытой литорали — 46,1, то есть сходство было невысоким (Сысова, 2005). Далеко не все водоросли планктона оседают на субстрат, а среди осевших существует определенная конкуренция, в результате которой активно заселяют субстрат лишь некоторые виды.

Одним из факторов изменения видового богатства и состава перифитона является гидротехническое строительство и судоходство. Именно перифитонные организмы могут в первую очередь переноситься на корпусах судов в их обрастании. Из 50 видов-вселенцев в Черном море полтора десятка связаны именно с обрастанием (Александров, 2008). Обнаруженный впервые в 1955 г. в Каспийском море *Balanus improvisus*, уже через три года стал массовым во всех акваториях, за исключением восточного побережья среднего Каспия, где судоходство ограничено. Была выявлена четкая закономерность увеличения количества вселенцев в районах с относительно высокой соленостью (обрастание в Каспии в районах с соленостью 8—14 ‰ на 90—99 % состоит из вселенцев (Зевина, 1972). В районах опреснения преобладала местная каспийская фауна.

Пространственная структура перифитона сложна и связана с распределением организмов на поверхности субстрата и в слое присубстратной воды. В значительно меньшей степени — внутри субстрата. Кроме того, поверхность различных подводных субстратов имеет собственную пространственную сложность. Пространственная структура перифитона может рассматриваться как плановая (на поверхности, «вид сверху»), объемная или трехмерная, с которой связана ярусность и стратификация поселений, и биотопическая, которая определяется характером пространствен-

ного взаиморасположения элементов биотопа — различных заселенных организмами перифитона поверхностей (Протасов, 1994). Общий облик поселений организмов и сообществ перифитона, в отличие о других группировок, можно изучить визуально, поскольку на субстрате они «на виду», поэтому многим поселениям перифитонтов были даны названия, связанные со зрительными ассоциациями. Так, П.П. Ширшов (1929) в перифитоне днепровских порогов выделял несколько типов именно по их габитусу: кустистые обрастания, налеты, слизистые, кожистые пленки (укр. — *осуги, шкоринки*).

«Есть две экологические стратегии для механической устойчивости донных сообществ, давно получивших название «войлок» (или «ворс» на начальной стадии) и «кожа». Войлок приобретает механическую устойчивость за счет переплетения противодействующих разрыву нитей в «ткань» (в текстильном смысле). «Кожя» представляет механизм формирования биопленки за счет гликокаликса — выделяемой микроорганизмами слизи» (Заварзин, 2003, с. 54).

Один из типов поселений прикрепленных моллюсков, характерный именно для перифитона, назван «щетками» (Протасов, Афанасьев, 1984). Широко применяется определение «пленки перифитона». Именно на основании общего облика сообществ перифитон определяют как «совокупность слизи и водорослей на речном дне» (Bigs, 2000). Возможность визуального контроля практически всего населения, взаимного расположения организмов позволяет использовать для перифитона приемы изучения рисунка ландшафта (Викторов, 1986). Мозаичность, более или менее выраженная неоднородность в поселениях перифитонных организмов, часто связана с развитием небольшого количества доминирующих форм. Выделение относительно однородных поселений, контуров дает возможность выявить особенности подводных микроландшафтов (рис. 6.8, 6.9).

Снижение освещенности с глубиной приводит к тому, что пояса прикрепленных водорослей достаточно хорошо выделяются именно вблизи поверхности (Зевина, 1972; Протасов, Синицына, 1996). На пространственное распределение организмов перифитона сильно влияют гидродинамические факторы. На корпусах судов выявлена отчетливая закономерность смещения наибольшей концентрации обрастания к корме при увеличении средней скорости судна.

Пространственная неоднородность сообществ перифитона определяется как биотопическими особенностями, так и биотическими факторами. Однородность биотопа способствует формированию однородной пространственной биотической структуры. В этом случае, при наличии организмов, способных создавать массовые поселения, могут формироваться обширные однородности в сообществах перифитона. На бетонной облицовке гидросооружений (каналы, пло-

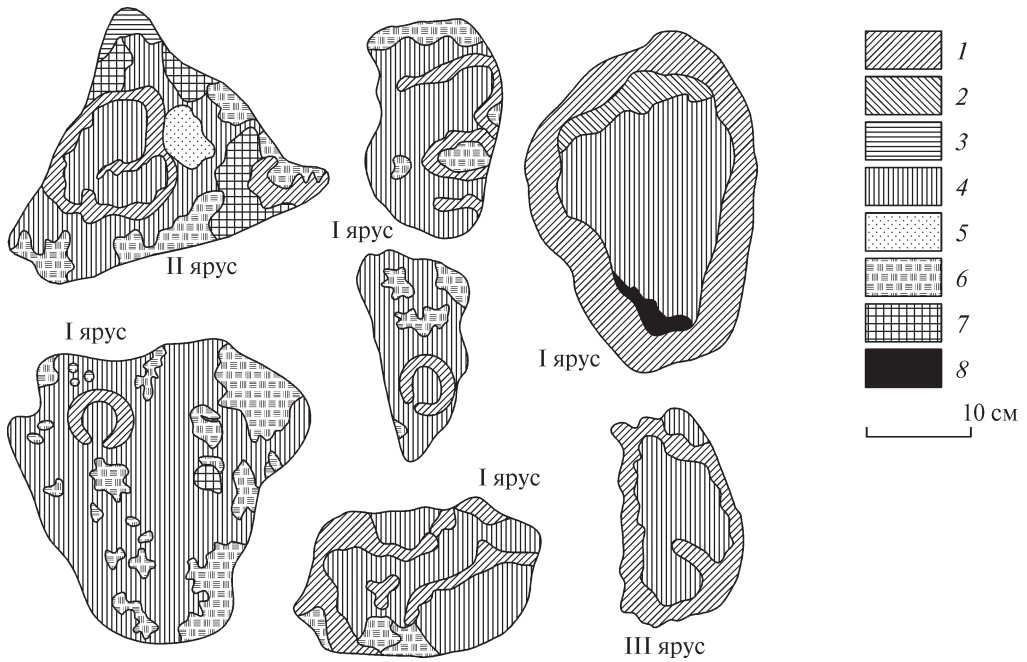


Рис. 6.8. Рисунок контуров перифитона на камнях из трех ярусов каменной отсыпки укрепления берега в водоеме Криворожской ГРЭС (по Протасов, 1994):

1 — контур дрейссены; 2 — корофид; 3 — лингбии; 4 — «пустой» контур; 5 — рыхлого грунта; 6 — губки; 7 — мшанки; 8 — кладофоры

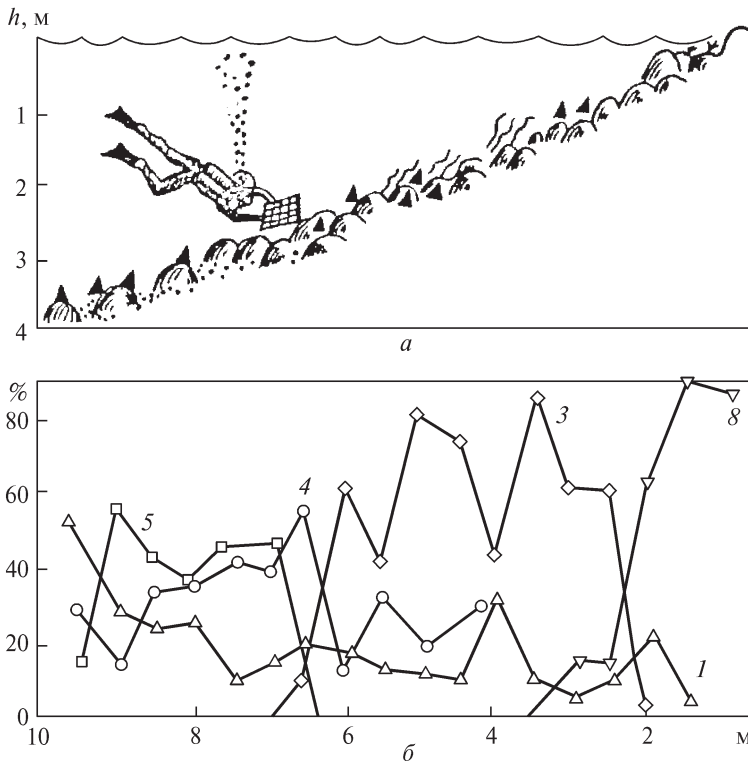


Рис. 6.9. Схема трансекты (по Протасов, 1994): *a* — треугольниками обозначена дрейссена, извилистыми линиями — нитчатые водоросли и относительная площадь (%) покрытия контуров; *б* — на трансекте в водоеме-охладителе Криворожской ГРЭС; цифрами 1—8 обозначены контуры, как на рис. 6.8

тины) отмечаются сплошные поселения дрейссены протяженностью от сотен метров до километров, вглубь по откосу канала они распространялись на метры—десятки метров. Однородность перифитона на большом протяжении вообще характерна для каналов (Кафтанникова, 1975; Шевцова, 1991). В охладителе Криворожской ТЭС на бетонной облицовке плотины нами отмечались обширные поселения корофиид — пояс шириной 12 м и протяженностью в несколько километров. Протяженность однородного пояса нитчатых водорослей в каналах может достигать километров (Оксиук, 1973). В естественных водотоках, где существует большая мозаичность биотопов перифитона, ей соответствует и мозаичность сообществ (Комулайнен, 2004; Naiman et al. 1988; Algal ecology..., 1996; Vigs, 2000).

Объемная структура формируется в направлении, перпендикулярном поверхности субстрата, за счет ярусности и стратификации. Первое связано с разными размерами организмов, прикрепленных к основному субстрату. Ярусность присуща самым различным сообществам перифитона.

«Фитоперифитон представляет собой структурированное сообщество, в котором в каждый ярус входят водоросли определенной морфологии. Базальный слой составляют бесстебельковые (*Ceratoneis* spp., *Cocconeis* spp., *Achnanthes* spp.); средний — длинностебельковые (*Gomphonema* spp.), а также живущие в слизистых трубочках (*Cymbella* spp.), верхний — цепочковидные колонии (*Diatoma* spp., *Fragilaria* spp., *Melosira* spp.)» (Комулайнен, 2004, с. 124—125).

Нами отмечалась ярусность в поселениях инфузорий на экспериментальных пластинах: *Vorticella* sp. занимали нижний ярус, а ветвистые колонии *Zoothamnion* sp. — следующий. Для фитоценоза перифитона восточного побережья Байкала характерно высокое доминирование одного вида водорослей, очень различных по своей морфологии. Водоросли *Dedymosphenia geminata* в виде небольших кустистых колоний размером 1—2 см покрывают твердый субстрат как войлок. Поселения *Ulotrix zonata* представляют собой скопления нитей, прикрепленных базальной клеткой. Талломы *Draparnaldioides pilosa* — сильно разветвленные кустики высотой до 15 см. У *Tetraspora cylindrica* var. *bulbosa* таллом прикреплен к субстрату тонкой ножкой. Эти водоросли образуют сложную структуру фитоценоза (Кравцова и др., 2007).

На гидроиде *Bougainvillea megas* в течение годового цикла было отмечено 80 видов водорослей и 36 видов беспозвоночных (Парталы, 2003). Гидроиды служат субстратом для водорослей в зимний и ранневесенний период, около половины всех видов животных встречаются круглогодично. Крабы *Rhithropanopeus harrisi* встречаются круглогодично, в летний период при биомассе гидроида около 4 кг/м² численность крабов достигала 2200 экз/м². На покровах краба, в свою очередь, формируется довольно сложный эпибиоз

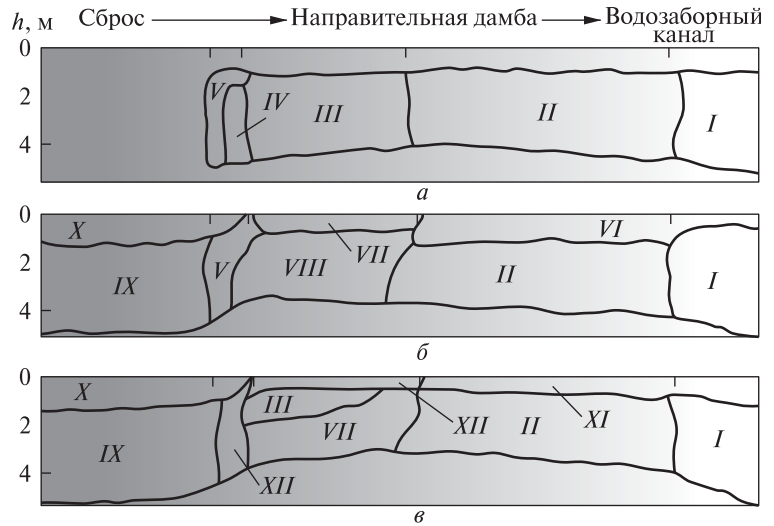


Рис. 6.10. Распределение сообществ перифитона по откосам отводящего подогретую воду канала, отсыпке дамб и откосам подводящего (водозаборного) канала в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС (по Протасов, 1994):

a — 1979 г.; *б* — 1980 г.; *в* — 1981 г. Сообщества: I — *Dreissena polymorpha*; II — *U. polymorpha*; III — *D. polymorpha* + *Pristina aequiseta* + *Dero obtusa*; IV — *D. polymorpha* + *Aeolosoma hemprichi*; V — *P. aequiseta*; VI — *D. polymorpha* + *Nais* sp.; VII — *Lyngbya* sp. + *D. polymorpha*; VIII — *D. polymorpha* + *Nematoda* + *Acanthocyclops americanus*; IX — *Plumatella emarginata* + *P. aequiseta*; X — *Lyngbya* sp. + *P. aequiseta*; XI — *Cladophora* sp. + *Nais* + *D. polymorpha*; XII — *Lyngbya* sp. + *A. americanus*; XIII — *P. emarginata* + *Chidorus sphaericus* + *Nais*; XIV — *P. emarginata* + *A. chemprichi* + *P. aequiseta*

второго порядка, состоящий из прикрепленных инфузорий, гидроидов, усонюгих раков, мшанок. Жесткие конкурентные отношения за субстрат приводят к образованию сложной пространственной структуры сообществ перифитона. В перифитоне более, чем в других экотопических группировках, пространственную структуру сообществ определяет биотический фактор. Многие сообщества перифитона имеют консортивную структуру (Протасов, 2004, 2006; Gai-pino et al., 2004). Один или несколько видов создают пространственно сложную среду для других организмов.

По наблюдениям Г.С. Карзинкина (1927), характер эпифитона зависит не только от растительного субстрата, но и характера зарослей, пространственно сложного биотопа. Увеличение плотности зарослей, как правило, отрицательно сказывается на развитии эпифитона. В Кременчугском водохранилище при проективном покрытии рогоза 5 %, общая биомасса 35 видов водорослей перифитона составляла 42 009 мг/г макрофитов, а при покрытии 80 % эти значения были, соответственно, 7 видов и 70 мг/г (Костикова, 1989).

Характер развития сообществ перифитона сильно зависит от ориентации поверхности субстрата (Морское обрастание..., 1957; Шевцова, 1991; Cover, Harrel, 1978). В опытах на прозрачных и непрозрачных стеклянных субстратах было показано, что, независимо от освещенности, нижние стороны субстратов более интенсивно заселялись личинка-

ми дрейссены, гидрами (Протасов, 1994). В пространственных сложных биотопах с развитой поверхностью, таких как заросли высших растений, каменистая литораль, некоторые технические сооружения, пространственная структура сообществ перифитона также усложняется, а обилие организмов в целом возрастает. В охладителе Чернобыльской АЭС, Криворожской ТЭС под 1 м² проективного покрытия на каменной отсыпке укрепления плотин и берегов, было до 10 м² обитаемого субстрата (Протасов, 1994; Протасов, Сеницына, 1996). Эффект увеличения активной поверхности используется при сооружении искусственных рифов (Хайлов и др. 1992; Александров, 2008).

Примером распределения перифитона в градиенте одного из важнейших факторов — температуры — может быть результат исследования распределения сообществ перифитона в водоеме-охладителе электростанции (Protasov, Afanasyev, 1986; Протасов, 1994). В охладителе Чернобыльской АЭС удалось проследить за изменением структуры и состава сообществ от сбросов подогретых вод до подводящего канала АЭС (рис. 6.10). По мере снижения температуры сообщества с доминированием мшанки сменяются здесь сообществами с доминированием дрейссены. После остановки работы АЭС в 2000 г. сообщества дрейссены распространились по всем биотопам твердых субстратов (Протасов, Силаева, 2005).

В речной системе сообщества перифитона сменяют друг друга в речном континууме (Комулайнен, 2004; Vannote et al. 1980), однако отдельные биотопические особенности определяют неоднородное распределение перифитона.

«Как правило, максимальное видовое богатство наблюдается на порогах, для которых характерно разнообразие местообитаний. Здесь же создаются условия для «сгущения жизни» и формирования максимальной для данной реки биомассы» (Комулайнен, 2004, с. 117).

Типизация и классификация сообществ перифитона может проводиться по различным критериям. Один из распространенных подходов — дифференциация по доминирующим видам, функциональным группам. Этот подход предполагает, что доминирование какого-то вида определяет характер трофических связей, пространственную структуру, и, в некотором смысле, состав всего сообщества. Другой подход базируется на габитуальных экоморфных или ценоэкоморфных подходах. Очевидно, что необходим синтез и комплексный подход. Одними из первых пытались классифицировать биоценозы перифитона Г.С. Карзинкин (1926) и С.Н. Дуплаков (1933). Последний выделил для перифитона оз. Глубокого три типа сообществ: перифитон чисто животного характера, животное-растительного (преобладают животные) и растительно-животного (преобладают растения).

Основным фактором, определяющим тот или иной тип, является освещенность. На глубине 4,5—5 м недостаток света не позволяет развиваться водорослям и, «благодаря отсутствию нитчаток, получают возможность интенсивного развития сидячие животные» (с. 111).

В качестве основного критерия выделения типов С.Н. Дуплаков выбрал соотношение автотрофных и гетеротрофных компонентов сообщества. К аналогичной схеме выделения типов сообществ перифитона пришла и Е. Печиньска (Pieczynska, 1970). Трофо-энергетический критерий, несомненно, один из важнейших, но не единственный. Так, А. Мейхе (Meiße, 1939) классифицировал перифитон озер как по принципу преобладания автотрофов и гетеротрофов, так и по составу: среди первых — нитчатые водоросли, диатомовые, мхи; среди вторых — дрейссена, губки, мшанки, простейшие, т. е. по доминирующим формам. На основании исследований зооперифитона Средней Волги И.А. Скальская (2002) выделила его структурно-таксономические типы. Для большинства природных местообитаний в волжских водохранилищах характерны хирономидно-дрейссенный в сочетании с бриозойно-спонгиевым типом. В условиях техногенного подогрева воды преобладали бриозойные сообщества. Участкам с большим содержанием взвесей в воде был свойствен наидидный тип сообществ (доминирование малощетинковых червей сем. Naididae). При значительном органическом загрязнении формировался нематодный тип.

Нами предложена трехуровневая (рис. 6. 11) система классификации перифитона (Протасов, 1994). По трофическому статусу может быть выделено 2 типа: автотрофные и гетеротрофные сообщества, а также их сочетание. Классы сообществ разделяются по ценоэкоморфному и экоморфному принципу. В биоценотическом градиенте их можно расположить в некий условный ряд, в котором они могут быть охарактеризованы по общим габитуальным характеристикам, обусловленным наличием (М-полюс) или отсутствием (Р-полюс) хорошо выраженных доминирующих экоморфных групп. На третьем уровне целесообразно применить таксономический критерий.

Роль перифитона в водоемах и для человека определяется его таксономическим и функциональным разнообразием, высокой активностью метаболических процессов, высокими показателями обилия. Значительная часть первичной продукции производится именно организмами перифитона: во многих озерах — до 40 %, а тем более в водотоках — до 70 % (Макаревич, 2005). В прибрежной зоне Черного моря на долю сообществ перифитона, обрастания приходится до 75 % первичной продукции и 90 % деструкции органического вещества (Александров, 2008). Жизнедеятельность организмов перифитона, биологические процессы на разделе

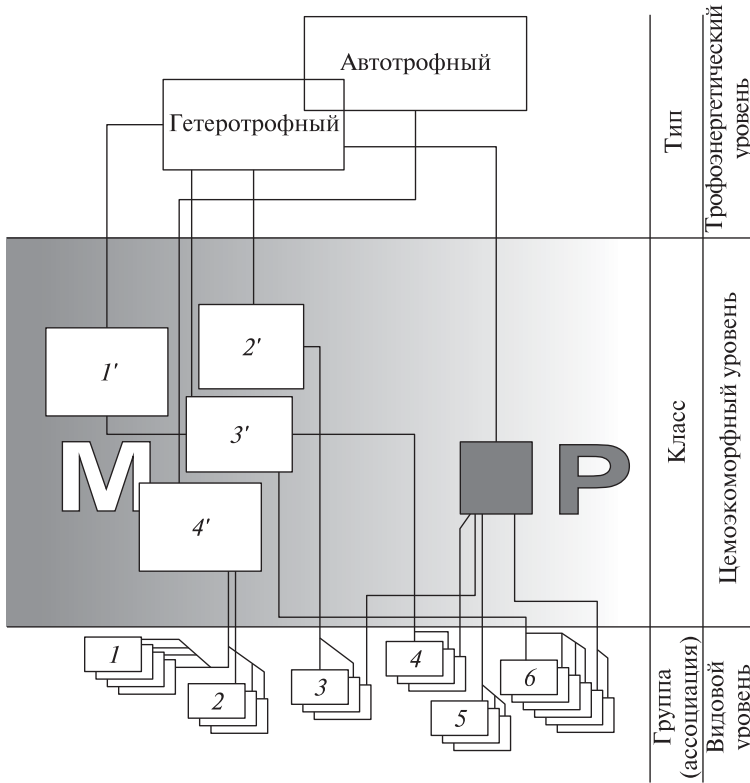


Рис. 6.11. Схема классификации сообществ перифитона (по Протасов, 1994):

трофоэнергетический уровень: гетеротрофные и автотрофные сообщества; ценоэкоморфный уровень в МР градиенте: 1' — сообщества с доминированием конгрегации тубулярных ценоэкоморф (ЦЭМ), 2' — раковиннесущих подвижных ЦЭМ, 3' — конгрегаций прикрепленных раковиннесущих ЦЭМ, 4' — конгрегации нитчатых ЦЭМ; видовой уровень: 1 — *Cladophora dophora* sp., 2 — *Lyngbya* sp., 3 — *Fagotia esperi* + *Theodoxus fluviatilis*, 4 — *Plumatella emarginata*, 5 — *Cricotopus silvestris*, 6 — *Dreissena polymorpha*

твёрдый субстрат—вода в значительной мере связаны с деятельностью человека: создается огромное количество новых благоприятных для развития гидробионтов биотопов, население которых в процессе жизнедеятельности изменяет их свойства. Эти изменения в основном идут вразрез с интересами человека. Биологические помехи, а также биологическое повреждение материалов и изделий при эксплуатации тех или иных объектов в гидросфере влекут за собой огромные убытки: более 50 млрд. долл. в год от обрастания морских судов и гидротехнических сооружений (Звягинцев, 2005). В то же время, создание новых активных поверхностей, заселяемых организмами перифитона, может быть очень действенным инструментом управления биологическими процессами в водоемах, в частности повышения их продуктивности, самоочищения (Хайлов и др. 1992; Протасов, 1994; Хайлов и др. 2005; Александров 2008). Сообщество перифитона, как макроформы, так и микроперифитон в тонких биопленках, используются для контроля загрязнения водоемов (Jones et al., 1969).

Во флоре и фауне наземного биотопа нет сообщества, параллельного планктону в водном биотопе.

Киселев, 1969, с. 7

ЭМФИБИОН. ПЕЛАГОС. ПЛАНКТОН

Термин «планктон» (греч. *πλανχτός* — блуждающий вокруг), был введен в 1887 г. немецким исследователем В. Гензеном (V. Hensen), однако исследования гидробионтов малых размеров, находящихся во взвешенном состоянии в толще воды, начались еще в первой половине XIX века (Киселев, 1969, 1987)³. Изначально основными признаками планктонных организмов были их малые размеры и неспособность сопротивляться действию водных масс. Группировкой планктона считалась любая совокупность организмов, пассивно переносимых течением. Пассивность эта, однако, весьма относительна. Как подчеркивал В.М. Рылов (1922), это скорее признак количественный, а не качественный и может рассматриваться с точки зрения оценки относительных размеров организмов и элементов среды. Э. Геккель отмечал, что и «мелкий рачок, так же как и крупная рыба могут переноситься течением, все зависит от соотношений размеров гидробионтов и силы течения» (1890, цит. по Киселев, 1969). Более существенным признаком организмов планктона является их положение в пространстве, в толще воды, вне связи с каким-либо субстратом.

«Под планктоном следует понимать совокупность организмов, ведущих свободноплавающий, взвешенный в водной массе образ жизни, независимо от субстрата как точки опоры; последней для планктёров служит только водная масса как таковая» (Рылов, 1922, с. 243).

Водная масса как единственная опора для организмов планктона используется благодаря адаптациям к сохранению взвешенного состояния. Это может достигаться двумя основными способами: балансом между гидростатическими силами погружения и выталкивания (нулевая плавучесть) и сопротивления погружению под действием гравитации (Перес, 1969; Алеев, 1986). Разделение пелагических организмов на две большие группы — пловцов, плотность тела которых выше плотности воды и которые находятся в толще воды благодаря активному движению, и парящих, плотность которых близка к плотности воды (Jacobs, 1935; цит. по Киселев, 1969, с. 196), весьма условно, поскольку организмы обеих групп в той или иной мере используют все возможные адаптации.

Одним из основных приспособлений организмов планктона, обуславливающим их взвешенное состояние в воде, является размер их тела. С уменьшением размеров возрастает отношение поверхности организма к его объему, таким образом, возрастает сопротивление трения при снижении объема и массы тела, поэтому подавляющая часть организмов планк-

³ Такое явление, как «цветение» воды, то есть массовое развитие организмов планктона в научной литературе описывалось еще в XVII в. (Киселев, 1987).

тона — мелкие и очень мелкие формы. Для увеличения сопротивления погружению у организмов планктона вырабатываются адаптации в виде «парашютных» систем (Алеев, 1986). У многих из них поверхность увеличивается за счет длинных выростов, нитей, колоколообразной формы тела (рис. 6.12). У некоторых организмов планктона (личинки угрей, некоторые гребневики) все тело или его часть представляют собой несущие плоскости, увеличивающие сопротивление погружению или обеспечивающие планирующее перемещение. Большое значение для сохранения положения в толще воды имеет их активное движение, иногда в сочетании с планированием. Эффективной пассивной адаптацией также является нейтральная плавучесть тела. Снижению общей плотности способствуют жировые или газовые включения. Наличие довольно тяжелого минерального скелета, как, например, у одноклеточных радиолярий, компенсируется развитой поверхностью с длинными выростами, углублениями.

«К нектону относят организмы высокоактивные, способные преодолевать силу течения и перемещаться в водной толще на далёкие расстояния, как, например, пелагические рыбы, некоторые водные млекопитающие (киты, дельфины, тюлени) и немногие крупные морские беспозвоночные. К планктону же причисляют лишь те организмы, которые обладают слабо выраженными локомоторными способностями и в силу этого лишены возможности преодолевать даже слабые течения и перемещаться в широких пределах. Разумеется, это разделение на нектон и планктон базируется исключительно на количественном признаке — на силе и активности движения — и поэтому носит довольно относительный, условный характер» (Рылов, 1922, с. 243).

Организмы планктона и нектона занимают один биотоп. Существенное дополнение в определение специфичности планктонного организма с точки зрения экоморфологии и выделения планктона было сделано Ю.Г. Алеевым (1972, 1976). К планктонным организмам (планктонтам, планктёрам) следует относить те, у которых «общая конструкция тела определяется комплексом приспособлений, функционально связанных с увеличением гидродинамического сопротивления и обеспечения возможности пассивного парения в толще воды с наименьшей затратой энергии» (1976, с.19). При малых размерах и относительно небольшой скорости перемещения, организмы планктона всегда находятся в ламинарном режиме обтекания их тела.

В целом, водная толща как среда обитания более однородна, чем перифиталь или бенталь. Жизнь в водной толще способствует менее широкой радиации форм по сравнению с жизнью на дне, на субстрате (Беклемишев, 1974). В водной толще, как правило, отсутствуют резкие градиенты. Основная характеристика пелагиали (эмфали) — ее трехмерность. Однако оси пространства экологически неравнозначны. Основные градиенты — освещенности, давления, температуры, плотности воды — существуют по вертикальной оси. По вер-

тикали направлена и сила тяжести. По горизонтальным осям происходит перемещение водных масс, связанных с течением, существуют градиенты, определяемые влиянием берега.

Особенностью пелагиали как биотопа является отсутствие убежищ. В связи с этим широкое распространение получили адаптации окраски, близкой к фону — серебристая, голубая. Тело многих планктонных организмов прозрачное. В афотической зоне большую роль играют различные органы свечения, выполняющие защитную и сигнальную функции (Виноградов, 1968).

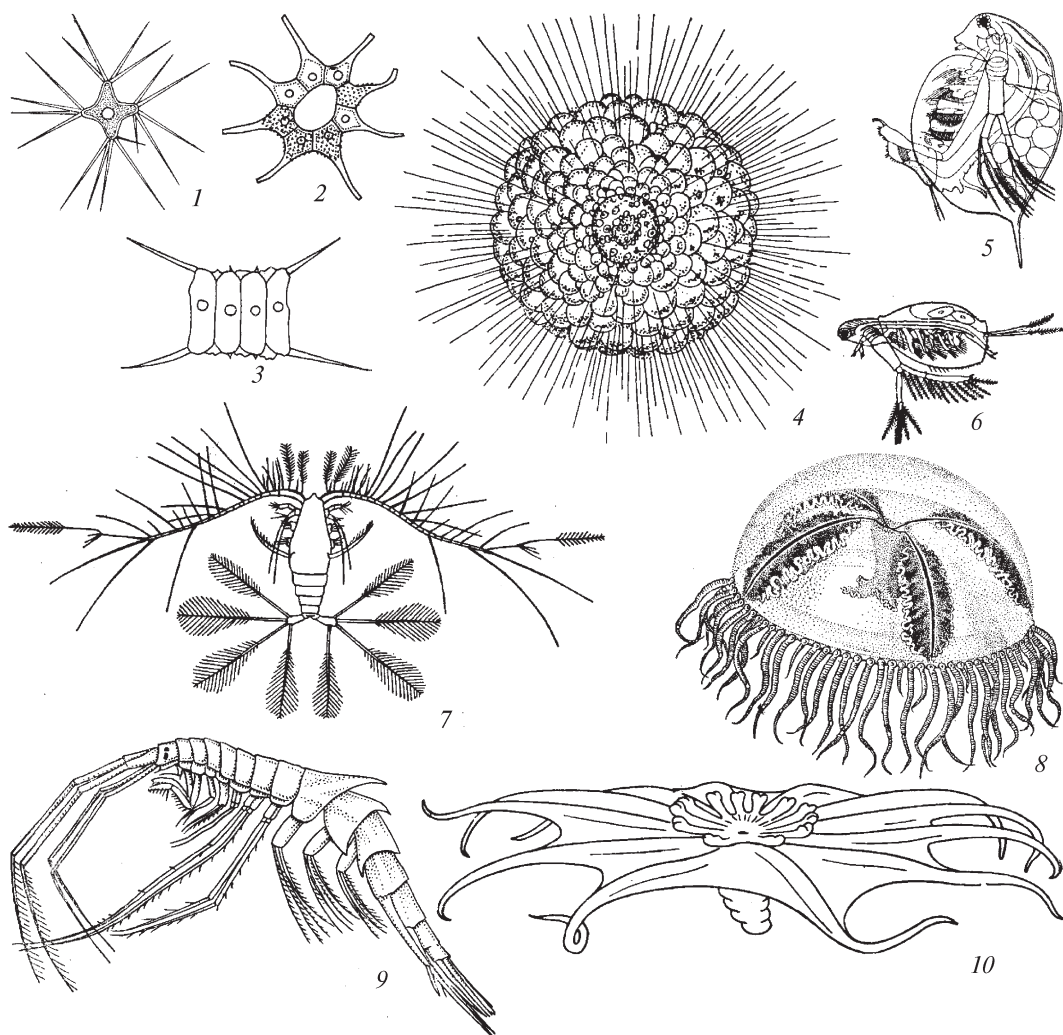


Рис. 6.12. Представители организмов планктона (по различным авторам):

1 — водоросли: *Polydriopsis spinulosa*; 2 — *Scenedesmus communis*; 3 — *Pediastrum simplex*; 4 — радиолярия *Talassiocola pelagica*; 5 — ветвистоусые ракообразные: *Daphnia magna*; 6 — *Diaphanosoma brachyurum*; 7 — веслоногий рак *Calocalanus parvo*; 8 — гидромедуза *Gonionemus vertens*; 9 — разноногий рак *Macrohectopus branickii*; 10 — голотурия *Pelagothuria ludwigi*

Основная масса организмов планктона относительно небольшого размера. Тем не менее, спектр размеров тела довольно широк, поскольку в состав планктона входят различные организмы — от вирусов и бактерий до рыб и крупных беспозвоночных. Наибольшее количество бактериофагов в оз. Байкал имеет размеры 30—80 нм (Дрюккер, Дутова, 2009). Некоторые же особи арктической медузы *Syanea* имеют колокол более 2 м в диаметре и щупальца более 20 м. Таким образом, диапазон размеров организмов планктона составляет 9 порядков!

Классификация организмов планктона по размерам была предложена еще в XIX — начале XX века (Киселев, 1969). Позднее эта система, устанавливающая 5—7 размерных классов, была несколько модифицирована (Парсонс и др., 1982; Перес, 1969):

Ультрананопланктон	Размер организмов <2 (5) мкм	Вирусы, бактерии, водоросли	Проходят сквозь плотный фильтр
Нанопланктон	2—20 (5—50) мкм	Водоросли, жгутиконосцы	
Микропланктон	20—200 (50—1000) мкм	Протисты, коловратки, водоросли, личинки	Большинство организмов планктона пресных вод
Мезопланктон	0,2—1,0 (1,0—5,0) мм	Крупные ветвистоусые ракообразные, нек. пелагические амфиподы оз. Байкал	Большинство организмов морского планктона
Макропланктон	>5 мм — до нескольких см	Медузы, сальпы, мизиды, рыбы	Морской макропланктон
Мегалопланктон	До нескольких метров	Крупные медузы, сифонофоры, туникаты	Морские организмы, видимые невооруженным глазом с борта судна

Масса крупных медуз достигает килограммов и десятков килограммов, масса планктонных ракообразных — порядка 10^{-2} — 10^{-3} мг. В водоемах разного типа размер и масса отдельных особей планктона может значительно различаться. Средняя масса особи представителей сетного зоопланктона в р. Днепр до его зарегулирования (1931—1938 гг.) составляла $0,002 \pm 0,0006$ мг (коловратки), $0,0228 \pm 0,0065$ (ветвистоусые), $0,0058 \pm 0,00075$ мг для веслоногих (Беспозвоночные..., 1989). После создания водохранилищ средняя масса особи возросла и составила для всего зоопланктона $0,208 \pm 0,0045$ мг, причем по мере создания водохранилищ средняя масса особи возрастала таким образом, что на начальных этапах была выше, чем впоследствии. Например, в Запорожском водохранилище в период 1934—1935 гг. она составляла 0,0574 мг, а в период с 1978 по 1984 гг. — 0,0209 мг; в Каховском в период с 1956 по 1959 гг. — 0,4435, а в 1981—1982 гг. составляла всего 0,0100 мг. В водоеме-охладителе Хмельницкой АЭС в зимний период средняя масса особи организмов зоопланктона составляла $0,0113 \pm 0,0017$ мг, в весенний — $0,0183 \pm 0,0023$ мг, летом —

$0,0215 \pm 0,0023$ мг, осенью — $0,0456 \pm 0,0049$ мг. При общей тенденции повышения средней массы особи к осени, в целом этот показатель изменяется незначительно. Общебиологическая закономерность связи размеров организмов с продолжительностью жизненных циклов и биологическим временем в целом (Шмидт-Ниельсен, 1987) определяет еще одну особенность планктона — динамичность экологических процессов, краткость онтогенеза планктонтов. Эта динамичность, в частности, определяет огромную продукцию фитопланктона в гидросфере при относительно малых значениях одномоментной биомассы.

В довольно однообразном биотопе — толще воды, диапазон экоморф и жизненных форм планктонтов достаточно широк. В планктоне выделяют 11 экоморф (Алеев, 1990), все они принадлежат к планоадсону и планофагону. Среди беспозвоночных пресноводного планктона, с учетом способов передвижения и питания, может быть выделено более 10 групп, представляющие собой различные жизненные формы (Чуйков, 1981). Кроме облигатно плавающих (*Daphnia*, *Moina*), есть формы, способные к временному прикреплению (*Sida*), переходу к жизни вблизи субстрата (*Macrocyclus*). Разнообразны и способы захвата пищи: у кладоцер — фильтрация и собирание; у коловраток — вертикация, всасывание, захват; у копепод — собирание, фильтрация и захват.

Разнообразие экоморф и жизненных форм планктона построено на двух типах адаптаций, определяющих общую конструкцию тела: характере и способе движения и способе получения пищи. Наиболее распространенными являются кимальный и копиальный движители, а фаготрофные планктонты получают пищу в основном за счет фильтрации и захвата отдельных пищевых объектов. Планктон неоднороден по составу, условиям обитания, обилию, другим характеристикам. Уже на самых первых этапах его изучения были предложены различные классификации. В конце XIX в. К. Апштейн различал три группы планктона: настоящий активно-лимнический, пассивно-лимнический и случайный. Организмы первой группы всю свою жизнь проводят в водной толще, представители второй — временные, в том числе обитающие на истинных планктонтах, третьей — случайные в открытой части озер, выносимые ветром, течением. Различные группы планктона можно выделить по большому числу признаков (Киселев, 1969):

- по качественному составу (бактерио-, фито-, зоопланктон);
- по количественному развитию, степени доминирования (однообразный, полимиктический — разнообразный);
- местообитанию или типу водоемов (озерный — лимнопланктон; прудовый — гелеопланктон; речной — потамо-

планктон; планктон микроводоемов, луж — тельматопланктон; родников — кренопланктон);

- по горизонтальному распределению (пелагический, литоральный; океанический, неритический);

- по вертикальному распределению (планктон эпилимниона, гипolimниона, поверхностный, интразональный, глубоководный);

- по периодичности (голопланктон; организмы, находящиеся в планктоне постоянно; меропланктон; временные планктонты, напр. личинки донных форм).

Таксономический состав планктона богат и зависит от различных факторов — типа и размера водоема, его географического расположения (табл. 6.9). В составе планктона

Таблица 6.9. Таксономическое богатство планктона в различных водоемах и акваториях

Водоем, акватория	Группа организмов	Количество видов и других таксонов	Примечание	Источник
оз. Байкал	Вирусы	5 семейств	—	Дрюккер, Дутова, 2009
р. Днепр	Коловратки	61	Река до зарегулирования	Беспозвоночные..., 1989
	Ветвистоусые	48		
	Веслоногие	20		
р. Припять	Зоопланктон в целом	91	В пределах Беларуси	Романенко и др. 2003
Водохранилища Днепра	Фитопланктон	1127		
Киевское водохранилище	Инфузории	115		Беспозвоночные..., 1989
Кременчугское водохранилище	Зоопланктон в целом	228		Беспозвоночные..., 1989
Красноярское водохранилище	Фитопланктон	240	1977—2006	Красноярское водохранилище..., 2008
	Зоопланктон	99	1977—2006	
Чудское оз. (Peipsi)	Зоопланктон в целом	290	—	Lake Peipsi, 2001
Ладожское оз.	Фитопланктон	380	Включая протейших	Ладожское..., 2002
	Зоопланктон в целом	378		
Охладитель Чернобыльской АЭС	Фитопланктон	337	1980—1984	Протасов и др., 1991
Водохранилища Волги	Фитопланктон	1695	1953—2000	Корнева, 2005
оз. Нарочь	Фитопланктон	316	1974—1980	Экологическая система..., 1985
Северо-западная часть Черного моря	Фитопланктон	627	1973—2003	Северо-западная..., 2006
	Зоопланктон	169	1967—2004	
Северо-западная Пацифика	Макрозоопланктон	34	В траловых ловах	Волвенко, 2009
Мировой океан	Фитопланктон	5000		

континентальных вод основное место из водорослей занимают зеленые, диатомовые, синезеленые (цианобактерии); беспозвоночных — коловратки, ветвистоусые и веслоногие ракообразные.

В отдельных водоемах, регионах богатство фитопланктона исчисляется сотнями, иногда более тысячи видов, зоопланктона — сотнями видов. Для планктонных ракообразных установлена общая закономерность возрастания богатства видов с увеличением размеров водоемов: при площади порядка 10^4 га количество видов достигает 30, при снижении площади на два порядка богатство ракообразных составляет около 15 видов. Наибольшее видовое богатство отмечается при средней глубине водоема около 10 м. Такая же унимодальная зависимость богатства видов отмечается и с прозрачностью воды: оно наибольшее при прозрачности около 5 м по диску Секки (Ivanova, 1987; Иванова, 2005).

Для волжских водохранилищ выявлены следующие закономерности формирования состава фитопланктона. Богатство видов тесно коррелирует с размерными показателями водохранилищ — наибольшее богатство в самых крупных (Рыбинском и Куйбышевском) с наибольшими площадями мелководий. Видовое богатство фитопланктона не связано с показателями первичной продукции. Несмотря на то, что все водохранилища объединены в единый каскад, в каждом из них складывается свой состав фитопланктона, то есть речные участки оказывают значительное влияние на дифференциацию состава планктона в водохранилищах. Кроме того, сказывается географическая зональность, поскольку волжский каскад, так же как и каскад водохранилищ на Днепре, расположен в разных климатических зонах (Корнева, 2005).

В морском планктоне основную часть составляют иные, чем в континентальных водах организмы, в том числе личинки многих донных животных (ларваторн). В океане состав планктона изменяется в различных широтных областях. В аркто-бореальной зоне самыми важными компонентами сообществ планктона являются диатомовые водоросли, растительные и хищные копеподы, эуфаузииды, крылоногие моллюски, кишечнополостные, щетинкочелюстные, гиперииды. В тропической зоне основную роль в фитопланктоне играют перидинеи, из гетеротрофов — протисты, копеподы, аппендикулярии, крылоногие моллюски, щетинкочелюстные, полихеты, гиперииды, креветки, кишечнополостные (Парин, Тимонин, 1985).

Показатели обилия планктона определяются относительно малыми размерами организмов. При значительной численности биомасса, в основном, невелика. Так, в планктоне Каховского водохранилища в летний период общая

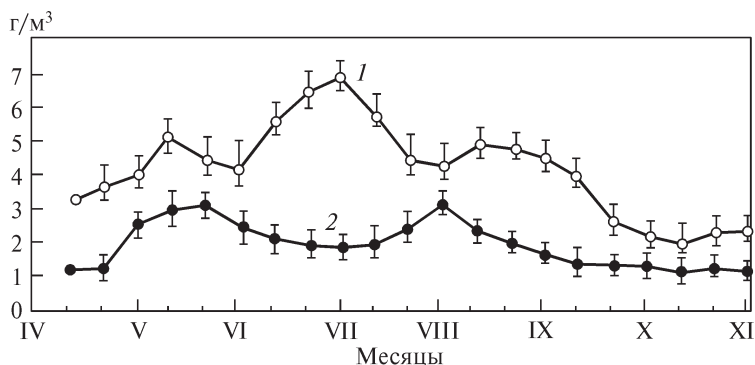


Рис. 6.13. Биомасса фитопланктона в поверхностном горизонте пелагиали (1) и мелководий (2) в Киевском водохранилище в 1978 г. (по Растительность..., 1989)

численность бактерий составляла от 4,6 до 11,8 млн. кл./см³, биомасса — от 5,5 до 8,9 г/м³. Если показатели обилия водорослей и беспозвоночных в водохранилищах подвержены значительным сезонным колебаниям, то для динамики бактериопланктона характерны довольно стабильные показатели. В Киевском водохранилище в августе соотношение биомассы водорослей, беспозвоночных и бактерий в планктоне было 3 : 1 : 1, в октябре 1,5 : 0,1 : 1, в мае 0,4 : 0,1 : 1 (Гак, 1975). В Кременчугском водохранилище в период интенсивного «цветения» биомасса бактериопланктона составляла 1,5 г/м³ в сухой массе. При отмирании водорослей и накоплении в сестоне детрита, относительное обилие бактерий резко возрастает и может составлять до 50 % общей массы сестона (Михайленко, 1999).

Средние за вегетационный сезон показатели биомассы фитопланктона волжских водохранилищ составляют от 0,6 до 6,3 г/м³ (Корнева, 2005). В днепровских водохранилищах (в отсутствие «цветения») биомасса фитопланктона также составляет порядка граммов на м³ (рис. 6.13).

Показатели обилия зоопланктона в континентальных водах также относительно невелики. В днепровских водохранилищах за многолетний период исследований средняя численность зоопланктона не превышала 330 тыс. экз/м³ (Каневское водохранилище), биомасса — 9,14 г/м³ в Днепродзержинском (Беспозвоночные..., 1989). В Красноярском водохранилище за 18-летний период исследований (9—27 годы существования водохранилища) средняя во водоему численность была не ниже 5000 экз/м³ и не поднималась выше 41 000 экз/м³ (Красноярское... 2008). Биомасса за период исследований здесь была не больше 0,7 г/м³. Наибольшие показатели биомассы для днепровских водохранилищ (1956—1986) были 6,1 г/м³ (Кременчугское) и 9,1 г/м³ (Днепродзержинское). В отдельные периоды численность беспозвоночных планктона может достигать очень больших величин, например, в Рыбинском водохранилище отмечали 1—3 млн. экз/м³, однако биомасса не была высо-

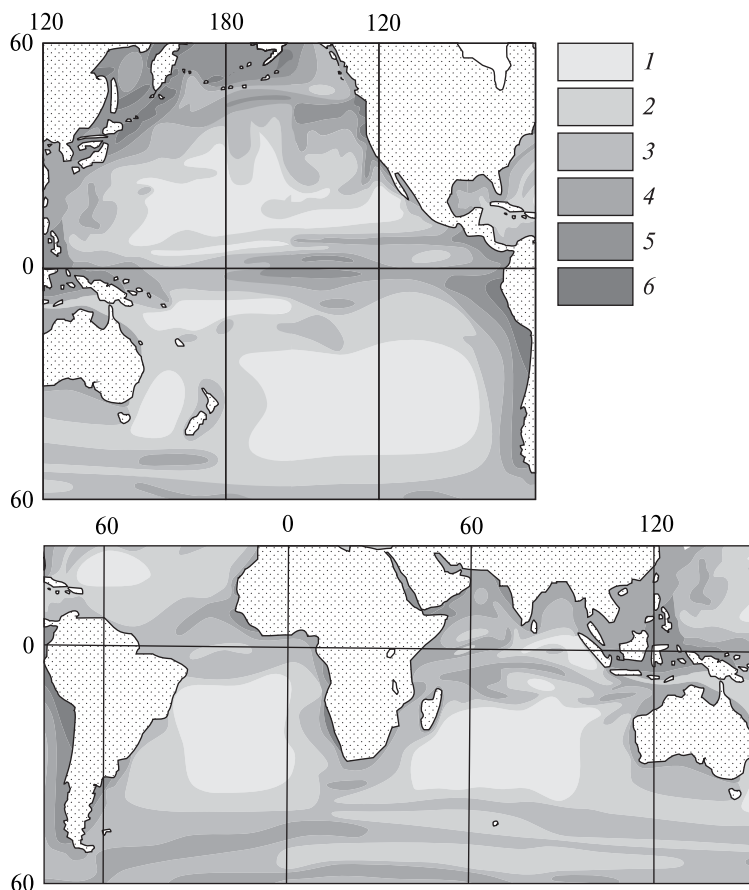


Рис. 6.14. Распределение биомассы поверхностного зоопланктона (мг/м³) в некоторых областях Мирового океана (по Богоров, 1974):

1 – <25; 2 – 25–50; 3 – 51–100; 4 – 101–200; 5 – >201–500; 6 – >500

кой: $0,85 \pm 0,3 \text{ г/м}^3$ (Ривьер, Столбунова, 2001, цит. по Красноярское..., 2008).

В целом невелика биомасса и морского, и океанического планктона. Районы с высокой биомассой зоопланктона, свыше $0,2 \text{ г/м}^3$, занимают мене четверти акватории Мирового океана (Богоров, 1974, рис. 6.14). Однако в некоторых случаях отмечены значительные показатели обилия и морского планктона. В период эвтрофикации (1970–1980-е годы) в северо-западной части Черного моря численность ночесветки *Noctiluca scintillans* достигала 3 млн. экз/м³ при биомассе в десятки кг/м³. Значительным также было обилие медуз *Aurelia aurita*; запас её составлял более 80 млн. т. Биомасса вселенца-гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Черном море достигала огромных величин, до 1 млрд. т (Зайцев, 2006; Северо-западная..., 2006). В конце 1960-х, начале 1970-х гг. в Черном море на 1 м³ можно было увидеть до 2–3 крупных медуз *Rhizostoma plumo* с диаметром колокола около 40 см (Zaitsev, Mamaev, 1997).

Массовое развитие водорослей планктона вызывает «цветение» воды. В днепровских водохранилищах отмечалось

«цветение» вольвоксовыми водорослями *Pandorina morum*, биомасса достигала 30 г/м³, диатомовыми (*Stephanodiscus hantzscii*, *Melosira granulata*), с биомассой 12 г/м³, динофитовыми (*Glenodinium quadridens*), биомасса — 69 г/м³. Но наиболее интенсивное «цветение» вызывают синезеленые водоросли родов *Anabena*, *Microcystis*, *Aphanizomenon*, *Oscillatoria*. Средняя биомасса синезеленых водорослей, напр. в Кременчугском водохранилище, в 1983 г. составляла 938 г/м³, запас превышал 1 млн. тонн. Особенно интенсивно «цветение» в первые годы существования водохранилища. В 1975 г. в Кременчугском водохранилище биомасса сестона, основную часть которого составляли синезеленые водоросли, достигала 28 кг/м³ (Растительность..., 1989).

Динамичность планктона проявляется и в довольно быстрой смене его таксономического состава. В континентальных водоемах умеренной зоны обычной является следующая схема сезонной смены: весной в фитопланктоне доминируют диатомовые, летом — синезеленые, частично — динофитовые, зеленые, золотистые водоросли. Осенью в доминанты опять выходят диатомовые водоросли. Смена состава фитопланктона определяется термическими изменениями, а также соотношением биогенных элементов (Щербаков, 1967).

Сообщества планктона динамичны как в пространственном, так и во временном аспектах. Определенные, более или менее закономерные поступательные или циклические изменения происходят в сообществах всех экологических группировок гидробионтов, однако пространственный и временной аспекты связаны для планктона особым образом. Помимо изменений обилия и состава (циклические изменения и сукцессии), происходят секвенции планктона или изменения, обусловленные переносом водных масс. Появление дрейфующей, перемещаемой течением популяции планктонных организмов является локальной секвенцией, а локальные изменения в определенной акватории в течение некоторого времени представляют собой сукцессию (Киселев, 1980). В силу подвижности водных масс и их населения бывает сложно различить, преобладают пространственные или временные факторы. Сообщества планктона обладают специфической пространственно-временной структурой. Под воздействием различных факторов в планктоне образуется определенная агрегированность, сгущения, которые отмечаются даже в малом масштабе.

«Наблюдения показали, что в общем планктонные организмы чаще бывают сгруппированы, или агрегированы, чем распределены случайно. Например, Кэсси (Cassie, 1959), изучая распределение планктона с интервалом 1 м показал, что распределение диатомеи *Coscinodiscus gigas* не случайно, а определенным образом агрегировано» (Парсонс и др., 1982, с. 27).

Основное влияние на периоды активной вегетации фитопланктона, а затем и развития зоопланктона как в море, так и в континентальных водах оказывает широтное расположение акватории, т.е. продолжительность светового дня, интенсивность освещения, температура. На Крайнем Севере в море вегетация длится 1—2 месяца, в центральных районах Карского моря — 3—4 месяца (июль—октябрь), в северной части Баренцева моря 4—5 месяцев, в южной части Берингова моря 6 месяцев, в умеренной части Атлантики 7—8 месяцев, в тропиках вегетация продолжается круглый год (Киселев, 1980). Биологические сезоны непосредственно зависят от гидрологических и климатических сезонов. Например, для морей высоких широт можно выделить несколько сезонов (табл. 6.10).

Таким образом, в морях высоких широт в течение короткого безледного периода происходит подъем и спад развития фито- и зоопланктона, кроме того, бентосные группировки активно пополняют зоопланктон своими личинками. К югу от высоких широт к тропикам картина сезонной динамики постепенно изменяется (рис. 6.15).

В северных акваториях большое значение для развития планктона в целом и фитопланктона в частности имеет ледовая обстановка. Под ледовым покровом развитие планктона минимально. Таяние льда способствует улучшению режима освещенности, однако и распреснению верхних слоев

Таблица 6.10. Характеристики сезонных изменений зоопланктона в северных морях (по Богоров, 1974)

Сезон	Стадии	Биомасса, мг/м ³	Состав
Биологическая зима	Раннезимняя	<50	Copepoda
	Поздnezимняя	100	Личинки Copepoda, в заметном количестве появляется фитопланктон
Биологическая весна	Ранневесенняя	>2000	«Цветение» моря водорослями, резкое преобладание биомассы фитопланктона над зоопланктоном (в 20—100 раз)
	Поздневесенняя	1000	Преобладание фитопланктона над зоопланктоном (в 5—10 раз), много личинок донных животных, много молоди копепод
Биологическое лето	Раннелетняя	500	Количество фито- и зоопланктона приблизительно равно, много личинок моллюсков и иглокожих
	Позднелетняя	200—500	Зоопланктон преобладает над фитопланктоном
Биологическая осень	—	100	Значительная убыль фитопланктона, личинки копепод последних стадий

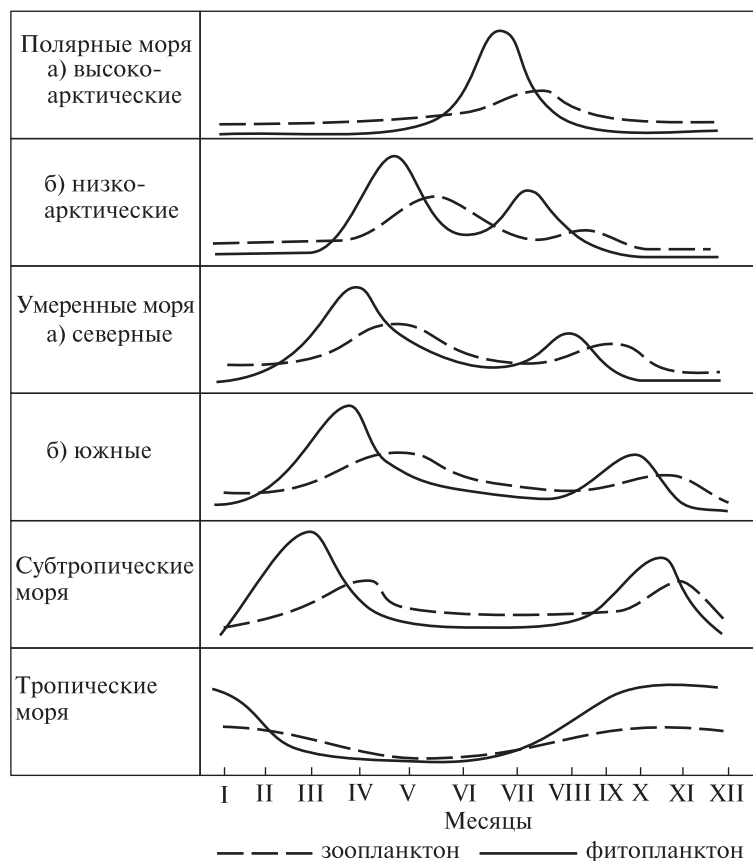


Рис. 6.15. Схема сезонных изменений обилия планктона в различных климатических зонах Мирового океана (по Богоров, 1974)

воды. Некоторые диатомовые являются арктическими эндемиками, лед, вероятно, служит им субстратом для прикрепления. К водорослям-криофилам относятся *Navicula transitans*, *N. gelida*, *N. glacialis*. Летние диатомовые бореального комплекса появляются только в конце вегетации планктона. В зоопланктоне высоких широт и под ледовым покровом происходят довольно значительные колебания численности. Низкие температуры оказывают влияние на продолжительность онтогенеза ракообразных. Цикл развития *Calanus glacialis* растянут на два года, *C. hyperboreus* — на три года.

Для более южных морей характерно большее разнообразие биологических сезонов. Так, в Черном море их можно выделить 4 в развитии фитопланктона (Морозова-Водяницкая, 1948). В весенний сезон (февраль—март) наблюдается цветение диатомовых, в летний сезон (июнь—сентябрь) на смену диатомовым в качестве доминантов приходят перидинеи. Летний фитопланктон беден. Осенний сезон (октябрь—ноябрь) характеризуется новой вспышкой развития диатомовых.

Для сезонных циклов планктона в море характерны следующие закономерности (Богоров, 1974; Киселев, 1980). Биологические сезоны на различных широтах приходятся на

разные календарные сроки и продолжительность их очень разная. Биологическое лето в тропиках длится 7 месяцев, в арктических морях — 1 месяц. От полярных вод к тропическим промежуток между пиками обилия увеличивается, при этом дополнительных пиков не возникает. В тропиках, при некоторой стабильности условий наблюдается более или менее выраженная сезонная цикличность. В морях высоких широт главным лимитирующим фактором является освещение, в морях умеренных и субтропических — температура, в неритической области тропических морей и в пелагиали более важное значение имеет наличие биогенных веществ. В более теплых водах сезонные изменения выражены гораздо слабее, чем в высоких широтах: в 2—4 раза и в 20—40 раз, соответственно. В неритическом планктоне сезонные колебания всегда выше, чем в планктоне океанических вод.

В озерах выделяется несколько типов динамики планктона (Hutchinson, 1967). Для северных озер (и некоторых олиготрофных малопродуктивных альпийских) характерен один пик численности фитопланктона, в умеренных широтах наблюдается тенденция к образованию двух пиков — весеннего и летнего. В некоторых водоемах умеренной зоны в условиях малоснежной зимы наблюдалось увеличение численности фитопланктона подо льдом. Планктон как группировка относительно мелких организмов с высокой скоростью размножения может очень быстро реагировать как на благоприятные условия в водоеме, так и на негативные, напр. обеднение ресурсов. Динамика биомассы фитопланктона может быть очень вариабельной. В трех озерах — Нарочь, Мясстро и Баторино — она изменялась за вегетационный сезон в 11—125 раз, в то время как в зоопланктоне всего в 2,5—4 раза (Алимов, 2000), причем вариабельность возрастала по мере повышения продуктивности водоемов.

В тропических водоемах в развитии фитопланктона также существует определенная периодичность. Для оз. Виктория (Talling, 1966, цит по Киселев, 1980) установлено два пика — в декабре—январе и в августе. Первый пик был вызван развитием в основном *Anabaena flos-aquae*, *Anabaenopsis tanganyikae*, второй — *Melosira nyasensis*. Однако общие колебания обилия фитопланктона в целом невелики (от 1,2 до 5,5 мг хлорофилла на м³), что характерно для тропических водоемов, в отличие от высокоширотных. В оз. Виктория, как и в тропических водоемах вообще, ограничение развития фитопланктона определяется не освещенностью и температурой, а прежде всего содержанием азота и железа.

На обилие и пространственное распределение планктона влияет множество факторов, как абиотических, так и биотических. Естественная концентрация фитопланктона наблюдается в фотической приповерхностной зоне. В оз. Глу-

боком «фитопланктон верхнего 3—4 м слоя воды составляет практически весь фитопланктон озера» (Щербаков, 1967, с. 170). Биомасса рачкового зоопланктона возрастает с увеличением температуры эпилимниона и снижается с увеличением прозрачности, наибольшая биомасса отмечена при нейтральных значениях рН (Ivanova, 1987).

Исследования глубинного распределения планктона в океане и пресных водах проводились с самого начала изучения планктона как самостоятельной группировки. Исследования, проведенные в экспедиции исследовательского судна «Челленджер» (1872—1876), показали, что организмы планктона обитают во всей толще океанических вод, до глубины, по крайней мере, в тысячу метров. Однако только в 1930-е годы были получены достоверные количественные данные о распределении мезо- и макропланктона в толще океанических вод (Leavitt, 1935, цит. по Виноградов, 1968). Было установлено, что основная масса океанического планктона сосредоточена в верхнем 500—800 м слое воды. Глубже количество организмов планктона снижается, но не равномерно, а образуя более или менее выраженные слои сгущения и разрежения с различными показателями численности и биомассы. Установлено, что в районах океана с большей биомассой планктона на поверхности, она также выше и в глубинных слоях.

Вертикальная структура планктона очень изменчива. В течение суток многие организмы морского планктона мигрируют более чем на 100 м. Вертикальные миграции зоопланктона влекут за собой миграции нектона. Следует учесть, что водные массы перемещаются не только по горизонтали, но и по вертикали. Было установлено (Богоров, 1974), что глубинная локализация отдельных копеподитных стадий *Calanus finmarchicus* в Баренцевом море в период полярного дня не изменяется. Также не изменяется глубина максимальной численности *Microcalanus pygmaeus* — 100—160 м. При этом вертикальные перемещения водных масс составляли десятки метров в сутки, поэтому сохранение своего положения в пространстве по глубине требовало от рачков немалых усилий, что равносильно «миграции на месте». Однако такая стабильно-динамичная картина, как полагает В.Г. Богоров, характерна именно для условий полярного дня без суточной смены освещенности. В осенний период, при периодической суточной освещенности организмы планктона в том же море активно мигрируют. По мнению К.В. Беклемишева (1969), вертикальная структура присуща всем пелагическим сообществам, за исключением самых мелководных, хотя «мелководность» весьма относительна и определяется не только физической глубиной, но и степенью и характером перемешивания, что связано уже с внешними воздействиями, в первую очередь с ветром.

Среди различных миграций планктона наиболее важны: региональные, суточные, сезонные, онтогенетические, связанные с размножением, питанием, защитой от врагов, обусловленные гидрологическими условиями (Виноградов, 1968; Киселев, 1980). На активное перемещение, выбор положения в пространстве в течение суток у планктонных кладоцер обратил внимание еще Ж. Кювье (1827, цит. по Виноградов, 1968). Вертикальные миграции самым существенным образом влияют на пространственное распределение планктона. Учитывая планетарный масштаб этих процессов в гидросфере, важнейшим является вопрос о роли постоянного перемещения огромных масс живого вещества, не имеющего аналогов нигде более в биосфере.

Онтогенетические миграции или перемещения организмов различных возрастных стадий на характерную для них глубину могут быть двух типов. В одном случае к поверхности для размножения поднимаются взрослые особи, в другом — мигрирует молодь. И в том и в другом случае личинки откармливаются в верхних, более богатых пищей, слоях воды. В северной Атлантике первый тип миграции характерен для *Calanus finmarchicus*, *C. helgolandicus*, в северной Пацифике — *C. glacialis*, *Eucalanus bungii*. Ко второму типу относится подавляющее число видов интерзонального и глубоководного планктона, напр., *C. cristatus*, *C. plumchrus*. Суточные миграции некоторых видов охватывают глубины до 700—900 м и они характерны для всех районов океанов. Скорость вертикальных перемещений эуфаузиид может достигать нескольких см/с (Виноградов, 1968).

Суточные вертикальные миграции планктона представляют собой особую, характерную только для пелагических группировок, форму динамики пространственно-временной структуры. В океане существует два типа суточной миграционной активности зоопланктона, в зависимости от смены освещенности. В высоких широтах летом положение зоопланктона в пространстве практически не изменяется, даже если для этого необходимо преодолевать противодействие перемещающихся водных масс. В условиях смены дня и ночи наблюдается хорошо выраженная миграционная активность: подъем зоопланктона в темное время суток и опускание днем (Богоров, 1974; Раймонт, 1988). Биологические преимущества, которые дают вертикальные миграции, компенсируют значительные затраты энергии. Поскольку значительная часть вертикальных мигрантов поднимается в верхние слои воды ночью, они меньше выедаются хищниками. Верхние слои воды богаче пищей, причем пищей более калорийной. Вертикальные миграции играют важную роль в распространении планктонных организмов.

«Поверхностные антарктические воды в слое 100—250 м движутся с запада на восток и с юга на север. Лежащие глубже воды — наоборот. Летом откармливающаяся часть популяций многих видов сосредоточена у поверхности и переносится на север. Осенью, опускаясь из поверхностных слоев, они попадают в теплые воды и вместе с ними переносятся обратно на юг. Таким образом обеспечивается сохранение популяций в антарктических водах» (Виноградов, 1968, с. 113).

Масштабы перемещения живого вещества при вертикальных миграциях очень значительны. Так, в Каспийском море в среднем под 1 м² только ракообразные одного вида (*Euritemora grimmii*) в течении суток перемещают 7 мг биомассы, или 7 т на 1 км² (Богоров, 1974). В масштабах всего Каспия это составляет 1—2 млн. тонн. Принимая во внимание данные о глубинном распределении и крупномасштабные оценки биомассы зоопланктона (Виноградов, 1968; Богоров, 1974) можно прийти к заключению, что только в тропической зоне Тихого океана в постоянных активных суточных миграциях находится около 500 млн. тонн живого вещества.

Существуют закономерности вертикального, глубинного распределения планктона. В высоких широтах в океане наибольшие показатели биомассы зоопланктона в верхних приповерхностных слоях воды наблюдаются в весенний период (600—700 мг/м³, северо-западная часть Тихого океана, до 100 м глубины), летом снижается до 250—300 мг/м³ на глубине 0—50 м), а зимой наибольшая биомасса зоопланктона — 100—120 мг/м³ отмечается на глубине 200—500 м (Виноградов, 1968). Концентрация зоопланктона в поверхностных слоях в весенний период связана с бурной сезонной вегетацией планктонных водорослей. По сезонам изменяется и интенсивность суточных миграций зоопланктона. В конце лета и осенью они достигают максимума, весной — минимума. В низких широтах, в тропической зоне в течение всего года сохраняются более или менее постоянная стратификация, интенсивность солнечной радиации, что определяет отсутствие резких колебаний обилия и скопления в приповерхностных слоях воды. Более того, сильная инсоляция днем приводит к тому, что максимум биомассы приходится на глубины 25—50 м и даже до 100 м. В приповерхностных слоях в тропической зоне Тихого океана биомасса достигает 100—250 мг/м³, а в слое 200—500 м снижается до 5—10 мг/м³ (Виноградов, 1968). В тропических районах наибольшее богатство всех групп морского планктона приурочено к глубинам 100—200 м, глубже число видов уменьшается. В субполярных районах поверхностный максимум выражен слабо, большая часть видов зоопланктона встречается на глубинах 500—1000 м, а некоторых групп — 1000—2000 м (Киселев, 1980). В континентальных водах глубинное распределение планктона в общих чертах сходно с морским.

«Рутнер (Ruttner, 1914) относит к самым выдающимся явлениям пресноводной биологии то, что установлен факт, что в более или менее глубоких водоемах планктон с глубиной распределяется неравномерно и уже в пределах немногих метров обнаруживается его заметная слоистость» (Киселев, 1980, с. 10).

Общая закономерность состоит в том, что верхний фотический слой является зоной продуцирования и эти «пастбища» планктонных водорослей привлекают фитофагов. Однако, все организмы довольно тонко делят пространство толщи воды. Так, в Нижнем Лунцком озере максимум численности *Staurastrum cingulum* был отмечен на глубине 10 м, *Asterionella formosa* — на глубине 32 м, *Polyartra major* — 5 м, *Filinia longisetta* — 30—32 м (Ruttner, 1962, цит. по Киселев, 1980). В то же время распределение бактериопланктона по глубине, в отличие от водорослей и беспозвоночных, достаточно равномерное, например в оз. Глубоком: $1,46 \cdot 10^5$ кл/см³ на поверхности, $1,44 \cdot 10^5$ на глубине 5 м, $1,34 \cdot 10^5$ кл/см³ в летний период (Щербаков, 1967).

В наиболее крупном масштабе неоднородность распределения планктона (усреднение значений для верхнего 100 м слоя позволяет рассматривать картину как двухмерную) связана с глобальными течениями и круговоротами в океане. Здесь можно выделить несколько характерных областей сгущения и разрежения живого вещества. Первое связано с неритическими областями, шельфовыми зонами, зонами прибрежных апвеллингов (рис. 6.14, 8.4). Материки в большей своей части как бы оконтурены зонами относительно высокой биомассы планктона (более 0,2 и 0,5 г/м³). Вторая область связана с подъемом глубинных масс в зонах дивергенций течений, например в приэкваториальных водах Атлантики, восточной части Тихого океана. Области разрежения (биомасса менее 0,025 г/м³) связаны, напротив, с опусканием поверхностных вод, в средних частях антициклональных круговоротов, конвергентных течений. Невелико обилие планктона в приполярных областях. Что касается оценки глобального распределения планктона в континентальных водах, то оно связано с закономерностями широтного распределения уровня первичной продукции, размерами водоемов, температурой эпилимниона (Киселев, 1980; Ivanova, 1987). Обилие планктона здесь возрастает от высоких широт к низким.

Подвижность воды приводит к существованию в пелагиали особой формы временных аспектов сообществ планктона, наряду с обычными фенологическими. Так, в Черном море планктон распределяется в соответствии с существующими круговоротами. Но эта картина не стабильная, а периодически повторяется при определенном стечении синоптических условий (Беклемишев, 1969). Это же харак-

терно и для крупных зон океана. Речь может идти о некоторой статистически более или менее вероятной структуре, изменяющейся в пространстве и во времени. Например, циклонические круговороты воды, которые образуются и перемещаются вдоль антарктического побережья и в которых происходит подъем глубинных вод, представляют собой зоны обеднения фитопланктоном в центральной части на фоне «цветения» воды диатомовыми на периферии круговоротов, куда оттесняется из центра богатая биогенами вода. Вместе с глубинными водами в центр круговоротов поднимается эуфаузиидный зоопланктон, скопления которого привлекают китов. Таким образом, формируется динамичное и в пространстве и во времени пелагическое сообщество, в основе структуры которого лежат процессы, происходящие в планктонных группировках. Антициклональные круговороты способствуют и переносу вещества с периферии внутрь круговорота, поэтому, как было показано для мелководных водоемов (Тимченко, 1990), здесь может образоваться сгущение фитопланктона.

Поверхностные и глубинные зоны представляют собой области единой системы пелагиали. Однако глубинные сообщества без автотрофов могут существовать лишь там, где сообщества фотической зоны имеют «несовершенную структуру» (Беклемишев, 1969), которая не позволяет полностью использовать первичную продукцию. Запаздывание развития консументов в фотической зоне обеспечивает их развитие в афотической. Целостность планктонных сообществ определяется как единством своеобразного биотопа — водной массы, так и значительным сходством экоморфных адаптаций планктонтов, сходством организации трофических связей. Планктонные сообщества в фотической зоне, которая не пересекает термоклин или пикноклин, метаболически хорошо обособлены. Здесь присутствуют одни из основных продуцентов гидросферы — планктонные водоросли с огромной, по причине малых размеров, адсотрофной поверхностью, фаготрофы с разнообразными трофическими адаптациями, а также редуценты — организмы бактериопланктона. Пожалуй, ни одна из экологических группировок гидробионтов не обладает такой метаболической «самодостаточностью», как планктон. Представления о целостности планктона опираются более на выяснение динамических закономерностей, чем на представления о «морфологичности» структуры (Винберг, 1986). В отличие от контурных группировок, где сильны прямые пространственно-топические связи, в планктоне определяющими являются связи метаболические. Например, рыбы-планктофаги не только влияют на показатели обилия планктона, потребляя его, но и выступают одним из основных факторов формирования

размерной и видовой структуры планктоценозов (Гиляров, 1987; Dodson, 1974).

Планктонные организмы, за счет разнообразного поведения и различных стратегий размножения, довольно тонко используют возможность снижения пресса хищников, мигрируя в различные зоны водоемов. Например, в Боденском озере два вида дафний занимают различные пространственные ниши. *Daphnia galeata* в течение лета и осени держится в эпилимнионе, где благоприятные трофические условия позволяют ей сохранять высокую численность даже при значительном прессе планктофагов (сиги и окуни). У *D. hyalina* другая стратегия — она совершает суточные вертикальные миграции, поднимаясь в эпилимнион только ночью, где выедание этих рачков в темное время суток значительно меньше. У первого вида значительно выше рождаемость как компенсация выедания, что нивелирует негативное биотическое влияние хищников (Stich, Lampert, 1984, цит. по Гиляров, 1987). Некоторые виды в период наибольшего пресса хищников образуют покоящиеся стадии, напр. *Diatomus sanguineus*. Малые размеры и слабая агрегированность являются одними из способов защиты от выедания фитопланктона и зоопланктона. Крупные организмы планктона являются довольно легкой и привлекательной добычей для рыб. Для крупных организмов пресс хищников является не только фактором снижения численности популяций, но даже их распространения в тех или иных водоемах. Крупные дафнии (*D. magna*, *D. pulex*), распространенные и обильные в небольших прудах, могут полностью отсутствовать в более крупных водоемах, где много рыбы. Прозрачное тело, суточные миграции, образование скоплений только в темное время суток, когда активность планктофагов снижается, представляют собой комплекс адаптаций против выедания хищниками. У планктофагов, как правило, отсутствует тонкая пищевая специализация вследствие значительного колебания численности планктона, преобладания различных его групп в те или иные сезоны, что приводит к колебаниям численности планктонных хищников. Например, *Leptodora* обильна в водоемах только в период высокой численности мирного зоопланктона (Гиляров, 1987). Метаболические связи в планктоне определяют не только трофические отношения типа хищник-жертва, но и отношения животных-пастбищников и фитопланктона, а также возобновления запасов биогенных веществ за счет экскреции зоопланктона.

«Сравнение потребления фитопланктона животными и обеспеченности водорослей регенерированным ракообразными фосфором показало, что в олиготрофных водоемах рацион зоопланктона в среднем за сезон близок к первичной продукции, основная часть которой синтезируется за счет выделения зоопланктоном биогенных элементов» (Гутельмахер, 1986, с. 129).

Установлено, что изменение обилия фитопланктона в заливе Наррагансетт (Атлантическое побережье США) связана с сезонной динамикой развития гребневика *Mnemiopsis leidyi*, хищника, косвенно влияющего на численность водорослей посредством выедания зоопланктона (Verity et al., 1982).

Роль планктона в гидросфере очень велика. Планктон в Мировом океане выполняет огромную работу биосферного масштаба (Богоров 1969). Вот только некоторые её аспекты. Фитопланктон потребляет в год около $4,0 \cdot 10^9$ т азота, $5,0 \times 10^8$ т фосфора, $1,2 \cdot 10^9$ т железа. Однако в океане в зоне фотосинтеза содержится только $3,6 \cdot 10^9$ т азота, $1,0 \cdot 10^8$ т фосфора, таким образом, процессы синтеза органических веществ не могли бы идти продолжительное время без биогенного круговорота веществ. Этот круговорот осуществляют автотрофы-продуценты, консументы и деструкторы из планктона. Жизнедеятельность планктона определяет и газовый состав вод океана. Фитопланктон выделяет $3,6 \cdot 10^{10}$ т свободного кислорода в год, служащего не только источником окислительных реакций при дыхании организмов, но и участвующего в геохимических процессах окисления геологических пород. За счет рассеяния и поглощения света организмами планктона уменьшается прозрачность воды и спектральный состав света под водой.

Большая часть обитаемого пространства в биосфере Земли — это толща океанских вод. Относительно небольшую, но очень важную часть гидросферы составляют также воды континентальных водоемов. Основная масса организмов здесь — это организмы планктона. Исходя из этого следует отметить, что организмы планктона и их сообщества играют важнейшую планетарную роль.

ЭМФИБИОН. ПЕЛАГОС. НЕКТОН

Термин «нектон» (от греч. νηκτός — плавающий) был предложен Э. Геккелем в 1890 г. В качестве основополагающего критерия он принял способность организмов нектона к активному движению, независимость от гидродинамического воздействия среды. Однако мальки рыб, жук-плавунец в небольшом водоеме активно передвигаются и вполне «свободны в выборе пути» (по выражению Геккеля), т.е. могут быть отнесены к нектону, в то же время рыбу размером менее 15 см в океанической пелагиали следует скорее отнести к планктону, поскольку она не может противостоять морскому течению (Парин, 1968). Объективным гидродинамическим критерием выделения нектона Ю.Г. Алеев (1976) предложил принять характер обтекания тела гидробионта, всегда турбулентный для нектонтов, поскольку число Рейнольдса

Нектонты имеют обтекаемую форму, плавают в режиме $Re > 2 \cdot 10^7$.

Константинов,
1986, с. 116

дса для них больше 10^3 , как правило, $Re > 10^5$. Таким образом, при выделения нектона следует учитывать типичные размеры и скорость перемещения в водной среде, поэтому определение минимального размера нектонтов (Константинов, 1986) в 2—3 см без учета скорости плавания некорректно. Нектон включает довольно ограниченное количество экоморф и жизненных форм. Так, у подавляющей части нектонтов всего два типа движителей — кимальный и сифон-эктоболический. Наиболее характерная форма тела — обтекаемая. Нектон представлен исключительно фаготрофами.

Нектон включает рыб, головоногих моллюсков, водных рептилий, китообразных. Временно нектон дополняют полуводные млекопитающие, птицы (рис 6.16).

Особенностью нектонтов является то, что их постоянная локализация в толще воды, в отличие от планктонтов, определяется не только, а иногда и не столько гидростатической плавучестью, сколько гидродинамическими характеристиками всей конструкции тела и отдельных органов (Никольский, 1974; Алеев, 1986).

Состав организмов нектона достаточно богат в таксономическом плане. Из 20 тыс. существующих видов рыб большую часть можно отнести к нектону, за исключением чисто донных, таких как камбала, некоторых роющих морских угрей и др. Видовое богатство в отдельных бассейнах относительно невелико. В Черном море обитает около 170 видов рыб, большая часть которых может быть отнесена к нектонтам, 4 вида водных млекопитающих (Zaitsev, Mamaev, 1997). Рыбное население 200-метрового поверхностного слоя вод океана небогато. Насчитывается около 30 видов хрящевых (Elasmobranchii) и около 120 видов костистых рыб (Teleostei). Ихтиофауна на глубине 200—1000 м гораздо разно-образнее, здесь обитает более 600 видов костистых рыб, хотя многих мелких рыб следует отнести скорее к макропланктону. От 1000 м и до максимальных глубин видовое богатство снижается, насчитывая немногим более 150 видов (Парин, 1979). Существенным элементом нектона пелагиали являются головоногие моллюски, большая часть которых также может быть отнесена к нектонным формам. При рассмотрении состава нектона с учетом не только пелагического, но и неритического, богатство его оказывается гораздо больше. Так, в северо-западной части Тихого океана отмечается 780 видов, из них рыб и круглоротых 672, головоногих — 71 вид (Волвенко, 2009). С коралловыми рифами связаны около 6000 видов костистых рыб (Сорокин, 1990), однако далеко не всех можно отнести к нектону. Прежде всего, для коралловых рыб характерны малые размеры, средний размер тела в популяциях близок к 5 см (1—10 см) (Smith, 1978, цит. по Сорокин, 1990). Эти

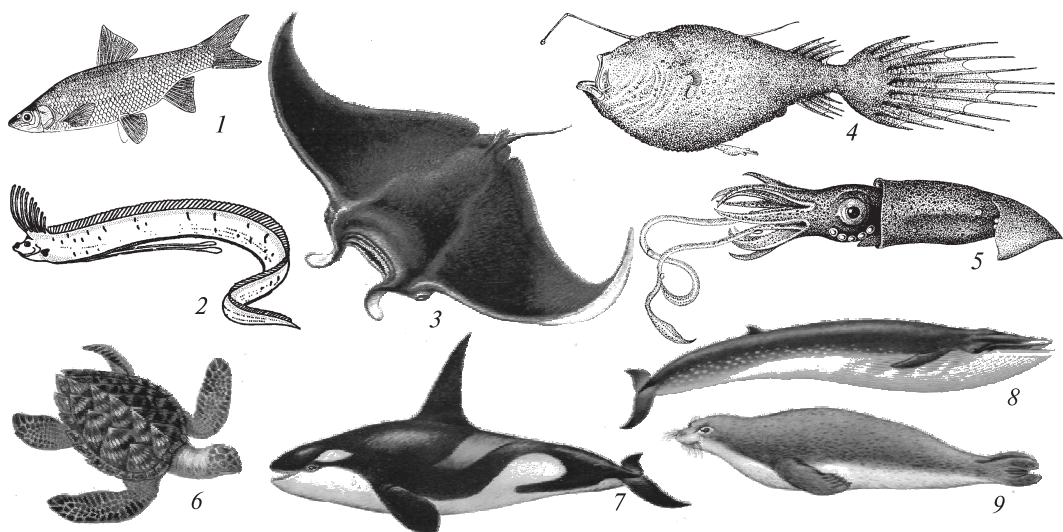


Рис. 6.16. Представители нектона (по Алеев, 1986 и др.):

1 — рыбы: подуст обыкновенный *Chondrostoma nasus*; 2 — сельдяной король *Regalecus glesne*; 3 — манта *Manta birostris*; 4 — морской черт *Ceratiias holboelli*; 5 — кальмар *Lycoteuthis diadema*; 6 — морская черепаха бисса *Eretmochelis imbricata*; 7 — зубатый кит касатка *Orcinus orca*; 8 — усатый кит финвал *Balaenoptera physalis*; 9 — тюлень-монах *Monachus monachus*

рыбы довольно медленно плавают и больше связаны с твердыми субстратами или бенталью, чем с толщей воды. Тем не менее, рыбы 6 семейств (атерины, сельди, полурылы и др.) могут быть отнесены к пелагическим планктофагам и 13 семейств (рифовые акулы, ковровые акулы, ставриды, большеглазые окуни, барракуды и др.) — к пелагическим хищникам (Сорокин, 1990).

В континентальных водах нектон представлен в основном рыбами и круглоротыми, за исключением некоторых водоемов и рек, где встречаются водные млекопитающие, а также некоторых тропических водоемов, где обитают рептилии и крупные хвостатые земноводные, которых можно отнести к нейстону условно. Богатство видов круглоротых и рыб в умеренной зоне в общем невелико. В водотоках и водоемах бассейна рек Припять и Днепр в пределах Беларуси отмечено 44 вида, в бассейне Днепра в пределах России — 53 вида, в водохранилищах Днепра — 61 вид (Романенко и др., 2003). Всего в водоемах бассейна Днепра насчитывается 84 вида круглоротых и рыб из 114, отмеченных в континентальных водах Украины (Мовчан, 2005). Большая их часть относится к нектону, ведет преимущественно пелагический образ жизни.

Подвижность является одной из важных черт нектона, поэтому миграции различного характера — нагульные, зимовальные, нерестовые, сезонные, суточные — занимают важное место в жизни нектонтов, в частности рыб (рис. 6.17).

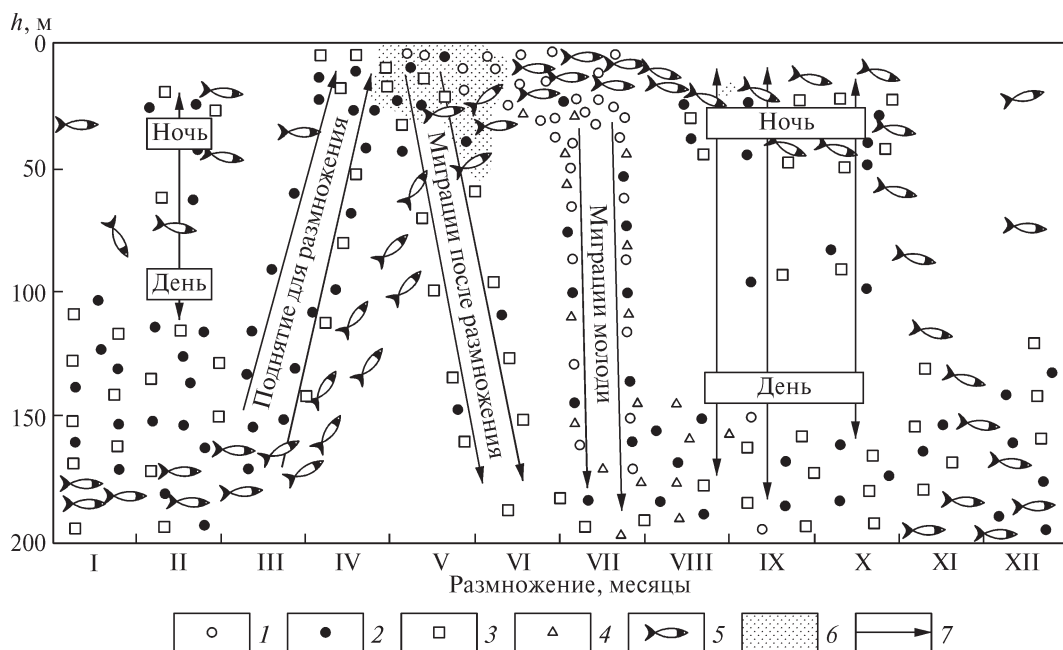


Рис. 6.17. Схема сезонных вертикальных миграций сельди и перемещения её пищевых объектов в Баренцевом море (по Мантейфелю и Марти, из Перес, 1969):

1—2 — взрослые и молодые *Calanus finmarchicus*; 3—4 — взрослые и молодые эуфаузиевые рачки *Thysanoessa*; 5 — сельдь; 6 — большие скопления фитопланктона; 7 — направление миграций

Китообразные совершают океанические миграции на тысячи километров, полупроходные рыбы совершают миграции анадромные — из моря и эстуариев в пресные воды — и катадромные, в обратном направлении. Разные возрастные группы популяции обитают и питаются в далеко отстоящих районах, разных типах водоемов. Во внутренних водах для молоди рыб характерны покатные миграции, вниз по течению. Их адаптивное значение в том, что, используя силу течений, мигрирующие рыбы могут распространяться по водоему, расширять трофические возможности популяции в целом (Павлов и др., 2005). Миграционная активность пелагических головоногих объясняет их широкое распространение, обширные видовые ареалы (Несис, 2004).

Большое значение имеют онтогенетические миграции. Так, размножение океанических тунцов, развитие личинок, мальков происходит в теплой эпипелагиали, взрослые особи обычно живут на глубине 100—200 м при температуре до 13 °С.

Определение обилия nektona в силу большой подвижности организмов весьма затруднено, однако значительная часть nektona представляет собой промысловые объекты, поэтому количественные показатели этой его части хорошо документированы. Количество вылавливаемой рыбы в мире превышает 80 млн. тонн (табл. 6.11).

По качественному составу уловов преимущественное значение в мировом промысле морских и проходных рыб принадлежало сельдевым, доля которых составляла от 21,1 до 32,2 %, но в отдельные периоды (вторая половина 1960-х—1970-е годы) на первое место выходили анчоусовые. Наиболее многочисленным промысловым видом с 60-х годов по настоящее время является перуанский анчоус (*Engraulis ringens*), запас которого в отдельные годы достигал 20 млн. т, а вылов — 13 млн. т. Учет реального обилия nekтона, в частности рыб в морских экосистемах, крайне затруднен. В верхней пелагиали биомасса nekтона составляет сотые доли г/м³. Значительного обилия достигают группировки рыб, по большей части принадлежащих к nekтону в прибрежье, особенно на коралловых рифах. Численность коралловых рыб может достигать 70—140 экз/м³, биомасса — до 1590 кг/га у береговых рифов и в лагунах (Сорокин, 1990).

Среди беспозвоночных nekтона наиболее важное промысловое значение имеют головоногие моллюски. В 2004 г. больше всего было выловлено перуанского кальмара (*Dosidicus gigas*) — 0,8 млн. т. На втором месте находится тихоокеанский кальмар (*Todarodes pacificus*) — до 0,45 млн. т (Болтачѐв, 2007). По оценкам К.Н. Несиса (1985), общая биомасса nekтонных кальмаров в Мировом океане достигает нескольких сотен миллионов тонн или 20 % общей биомассы nekтона, составляющей около 1 млрд. т (Богоров, 1974). Следует также учитывать, что вылов рыбы всегда гораздо ниже продукции популяций и не превышает примерно 1/3 от последней (Бульон, Винберг, 1981).

В озерах ихтиомасса возрастает от северных широт к южным. В Европе значения максимальной ихтиомассы на севере Кольского полуострова составляют 100 кг/га, на юге континента — до 800—1000 кг/га (Китаев, 2007). Например, в оз. Дривяты (Беларусь, средняя полоса Европы) для расчетов биотического баланса была установлена биомасса рыб в 250 кг/га (Винберг, 1970). Зависимость ихтиомассы от природной зональности сходна с таковой для зоопланктона и бентоса. Средняя ихтиомасса в водоемах зоны тайги Европы составляет 42,9 кг/га, в зоне смешанных лесов возрас-

Таблица 6.11. Объем и состав мирового рыболовства (млн. т) в 1980—2004 гг. (Болтачѐв, 2007)

Рыбы	1980	1996	2000	2004
Всего:	63,53	81,18	80,46	80,99
морские	55,50	73,51	71,87	71,56
проходные	1,83	1,75	1,76	1,56
пресноводные	6,20	5,92	6,83	7,87

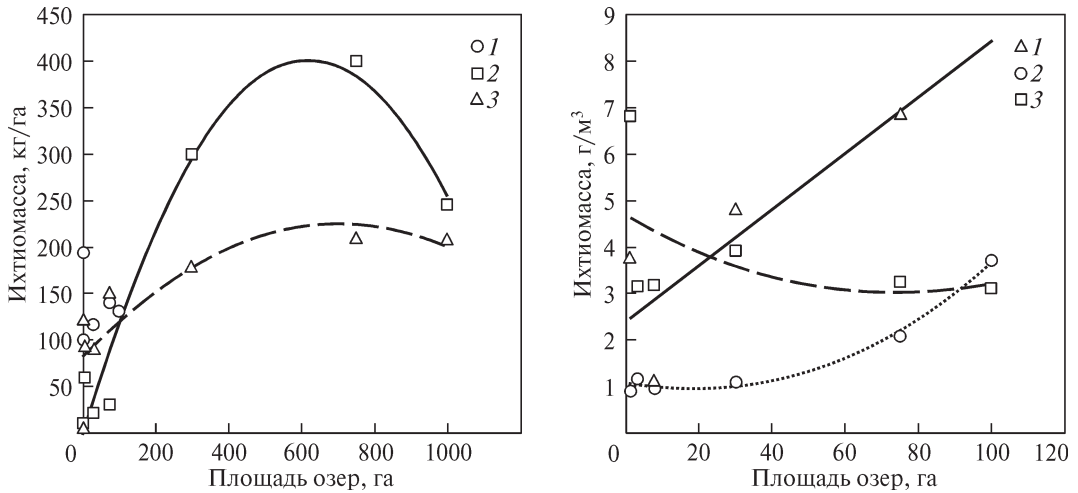


Рис. 6.18. Икhtiомасса (кг/га) в озерах разной площади:

1 — зона смешанных лесов Северной Америки, 2 — тайга и степи Северной Америки, 3 — субтропики Северной Америки (по Китаев, 2007)

Рис. 6.19. Икhtiомасса (г/м³) в озерах разной площади:

1 — зоны смешанных лесов Северной Америки, 2 — зоны тайги Европы, 3 — смешанных лесов Европы (по Китаев, 2007)

тает до 123,7 кг/га, степи — 294,1 кг/га (Китаев, 2007). Были сделаны попытки определить абсолютную численность рыб даже в таком значительном для таких задач по размеру водном объекте, как Азовское море. Была определена абсолютная численность хамсы, которая составила $8,5 \cdot 10^9$ экз. (Майский, 1967, цит. по Китаев, 2007). При объеме моря около 290 км³, средняя численность составляет 0,03 экз/м³ или 3 экз на 100 м² поверхности моря.

Площадь водоема является одним из определяющих факторов формирования всей экосистемы, поскольку через поверхность водоема поступает солнечная радиация. Результатом функционирования экосистем может быть принята величина ихтиомассы, то есть организмов самых верхних трофических уровней. В диапазоне площадей от относительно небольших озер до 10 и более км² зависимость значений ихтиомассы от площади носит унимодальный характер (рис. 6.18). Биомасса рыб, выраженная в г/м³ сопоставима с биомассой зоопланктона и имеет тенденцию к возрастанию при увеличении размеров водоемов (рис. 6.19).

Одна из важных форм биотических внутривидовых связей в нектоне — образование стай (Никольский, 1974; Мантейфель, 1980). Это поведенческая адаптация, важная во многих аспектах — трофическом, репродуктивном, защитном, миграционном. Стая (косяк рыб) состоит из особей, имеющих общее направление движения и, что важно, оди-

наковый ритм активности (Шерман, Пилипенко, 1999). Стая представляет собой временную группу особей обычно одного вида, находящихся в одной фазе жизненного цикла, активно поддерживающих взаимный контакт и проявляющих определенную организованность (Радаков, 1972). Стая — это динамическое упорядоченное скопление особей (рис. 6.20).

Стая является примером самоорганизующейся системы без центрального управления, в ней, как правило, отсутствует лидер. В случае локального раздражения по стае пробегает «волна возбуждения» (Мантейфель, 1980). Изменение направления движения стаи сельди происходит при изменении направления 30—40 % особей. При нападении хищников рыбы в стаях в 5—6 раз менее доступны, чем в одиночку (Радаков, 1972). Хотя стайное поведение существует и у других организмов, для организмов нектона оно имеет особое значение.

Пространственное распределение нектона связано с особенностями биотопов и биологией самих нектонтов. Так, в континентальных водоемах выделяется пять типов распределения рыб по экологическим зонам (табл. 6.12).

Рыбы первого типа уже на предличиночной стадии обитают в пелагиали водоемов, концентрируясь в озерной части водохранилищ.

Рыбы второго типа обитают в литорали, в прибрежной зоне, третьей — связаны с бенталью, независимо от её локализации в водоеме (пелагическая часть или литоральная).

Рыбы четвертой группы не держатся в одной зоне, весь вегетационный сезон они мигрируют между зонами. Представители пятой группы в течение сезона неоднократно выходят из своей зоны, однако явно придерживаются определенной.

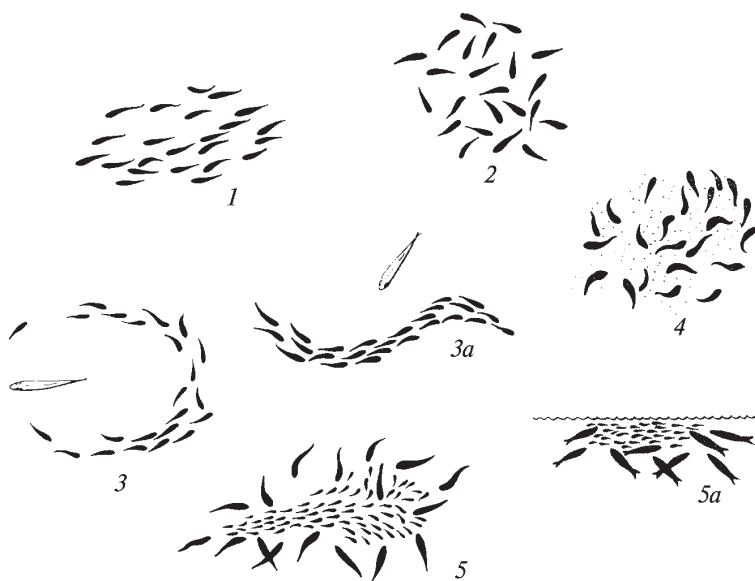


Рис. 6.20. Основные типы структуры стай пелагических рыб (по Радаков, 1972):

1 — ходовая; 2 — кругового обзора; 3 и 3a — оборонительная; 4 — при питании рыб-планктофагов; 5 — при питании пелагических хищников, вид сверху; 5a — то же, вид сбоку

Таблица 6.12. Типы распределения рыб по экологическим зонам водоемов (по Павлов и др., 2005)

Зона	Тип пространственно-топического распределения	Рыбы
I	Монозональный пелагический	Судак, снеток, килька, сельдь, пелядь, ряпушка, чехонь
II	Монозональный литоральный	Щука, красноперка, линь, карась, язь
III	Монозональный бентальный	Ерш, стерлядь, налим, сом,
IV	Полизональный постоянный	Окунь,укляя
V	Полизональный временный	Лещ, плотва, густера

Следует отметить, что обилие нектонтов во многих случаях зависит от их успешного размножения и прохождения ранних стадий онтогенеза в составе других экологических группировок. Организмы нектона входят, как правило, в состав высоких или высших трофических уровней, но их роль в энергетическом балансе экосистем формально невелика. Так, в оз. Дривяты продукция рыб составляла 0,6 % от суммарной первичной продукции (Винберг, 1970). В оз. Нарочь это же соотношение составило 0,3 %. Однако ихтиофауна и нектон в целом как компонент экосистем оказывает сильное влияние на ее видовую структуру и функционирование (Экологическая система..., 1985).

Таким образом, для нектона как экотопической группировки гидробионтов характерны относительно крупные размеры организмов, но в целом невысокая биомасса, за исключением стайных скоплений. Характерна подвижность, миграционная активность. Это группировка фаготрофных организмов, занимающая в основном самые высокие трофические уровни.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭГГ И СВЯЗИ МЕЖДУ НИМИ

Определение сходства или различия между экотопическими группировками гидробионтов является одним из важных вопросов гидробиологии. Для оценки и сравнения условий обитания организмов тех или иных ЭГГ достаточно полезным являются понятие и термин, предложенный И.А. Скальской с соавторами (2005), «перифитопотенциал», примененный для определения возможной степени развития перифитона. Под этим термином предлагается (для перифитона) понимать наличие различных твердых субстратов природного и/или антропогенного характера, достаточное количество пищи для фагобионтов, в частности в виде сестона. Пользуясь этим подходом, можно говорить о повышении «планктопотенциала» и «бентопотенциала» в речном континууме, повышении последнего при переходе от верхней прибойной литорали к нижней. Определенно можно говорить о значительном повышении «перифитопотенциала» в техногенных водоемах, при большом количестве техногенных твердых субстратов (табл. 6.13).

Таким образом, может быть проведена типизация водоемов и их зон по соотношению и преобладанию тех или иных ЭГГ. Например, для облицованных каналов характерна сукцессия и переход от «перифитонного» водотока, где преобладают твердые субстраты, к «бентосному», когда происходит накопление осадков на субстратах (Шевцова, 1991). Для техногенных водоемов очевидно значение оценки «перифитопотенциала», поскольку с ним непосредственно свя-

В отличие от бентоса, сообщества обрастания, как правило, имеют ярко выраженный «физиономический» облик...

Звягинцев, 2005, с. 69

... нейстон представляет собой скопление организмов, гораздо более плотное, чем планктон из водной толщи, сосредоточение ранних стадий развития водных беспозвоночных рыб

Зайцев, 2006, с. 38

Таблица 6.13. Некоторые факторы, влияющие на изменение потенциала ЭГГ

ЭГГ	Повышение	Снижение
Планктон	Большой объем воды, умеренное течение, хорошая подводная освещенность	Большая скорость течения, высокая мутность
Нектон	Большой объем воды	Снижение объема воды (размеров бассейна)
Перифитон	Большое количество твердых субстратов, течение, освобождающее их от седиментов, малая мутность	Заиление субстратов, негативное влияние дна*, токсичность субстрата
Бентос	Умеренное гидродинамическое воздействие, умеренное накопление оседающих взвесей	Низкое содержание кислорода, малое содержание органического вещества в грунте
Нейстон	Защищенность водоема от сильного ветрового воздействия	Течение, волновое воздействие, поверхностно-активные вещества

* Придонный слой и его влияние по Дуплакову (1933).

зана вероятность формирования биологических помех в водоснабжении в виде обрастания.

Таксономическое и экоморфное богатство контуробиона выше, чем эмфибиона. Однако в рамках контурбиона разнообразии биотопов бентали и перифитали значительно выше, чем нейстали. Нейсталь как биотоп довольно однообразна, в бентали и перифитали характер грунтов, твердых субстратов, их механические свойства, химический состав, генезис, механическая устойчивость чрезвычайно разнообразны.

Пространственная структура группировок различна. В значительной мере она является отражением биотопической неоднородности. Очень условно, по степени возрастания неоднородности, глобальные биотопы можно расположить в таком порядке: нейсталь — пелагиаль — бенталь — перифиталь. Для всех ЭГГ сложно выявить однотипные характеристики пространственной структуры. Для перифитона и бентоса ярусность — это взаимное расположение организмов, связанных с основным субстратом, когда одни из них находятся на субстрате, другие поднимаются над субстратом и над организмами первого яруса. Ярусность вполне определенно выявляется и в толще грунта (ярусное распределение интрамиелона). Стратификация — это взаимное расположение организмов, при котором для организмов первой страты (слоя) субстратом служит основной субстрат, а для организмов второй — собственно организмы первой страты. Очевидно, что стратификация в данном случае не может выглядеть как правильное «наслоение» одних организмов на другие, а скорее представляет собой некоторую схему пространственной структуры. Из всех ЭГГ перифитон занимает особое место в аспекте биотического детерминирования пространственной структуры. Седентарный образ жизни многих перифитонтов, твердые покровы, агрегированность, фабрическая деятельность, фильтрационный тип питания способствуют формированию пространственно сложных сообществ. Кроме того, некоторые перифитонты сами создают твердый субстрат сложной пространственной формы.

Экотопическим группировкам присуща определенная целостность, но когда речь идет и реальном разделении их в водоеме, трудно избежать определенной континуальности. Следует признать, что между планктоном и бентосом, нейстоном и планктоном нет и не может быть резких границ. «Ядра» этих группировок распределяются в соответствии с контурной биотопической схемой гидросферы. Они связаны непосредственно с разделами: нейстон—вода—атмосфера, бентос—вода—донные отложения, перифитон—вода—твердые субстраты. Далее — эти «ядра» окружены «облаком» организмов, в котором как дополнительный элемент присутствуют организмы внутренней области — эмфитон.

Немалую сложность представляет и выделение экологических группировок при различных видах топического взаимодействия организмов. Например, крупные моллюски, высшие растения на песчаном или заиленном дне относятся к бентосу. Однако водоросли на поверхности раковин моллюсков или эпизоон — это уже перифитон (Makarevich et al., 2008), так же как и эпифитон на высших водных растениях. Поселения моллюсков на дне представляют собой формирование зоогенной перифитали в бентали.

Сложность проведения четких границ между экотопическими группировками приводит к нечеткой терминологии. Так, термины и понятия, связанные с группировками беспозвоночных, обитающих в зарослях высших водных растений, очень разнообразны. Фитофильная фауна — широко распространенный, но неверный термин, поскольку фауна — понятие и термин, преокупированный биогеографией. Распространение получил термин «зоофитос» (Ляхнович, 1965; Зимбалевская, 1981; Беспозвоночные..., 1989). Термин представляется нам крайне неудачным как этимологически, так и в понятийном плане. Если понимать под ним животное (зоо-) население специфического биотопа, а именно зарослей растений (-фитос), то очевидно, что сюда должно попадать и население не только высших водных растений, но скоплений водорослей, в том числе нитчатых, харовых, морских трав, мхов и водорослей макрофитов, «зоо-» здесь выступает как меньшее по отношению к большему — биотопу (-фитос). Если же быть последовательным в гидробиологической терминологии, то растительное население зоогенного биотопа (например, упомянутые выше сообщества водорослей в поселениях моллюсков) представляет собой «фитозоос», так же как, например, и коралловые рифы. В рамках существующих представлений сообщества с границами, устанавливаемыми чаще исследователями, нежели природными факторами, так называемые фитофильные сообщества⁴ беспозвоночных могут быть выделены на разных уровнях. Спектр здесь очень широк: от сообществ перифитона на поверхности растений (эпифитона) до «большого» сообщества, границы и условия в которых определяются фитоценозом гидрофитов. Ключевой особенностью этого типа биоценозов является то, что растения (так же как и животные) могут выступать либо как биотоп, либо

⁴ Термины с частью слова — фильный (греч. φίλεω — любить), вошедшие в гидробиологию из классификации биоценозов В.И. Жадина (1950), не совсем удачны, поскольку отмечают некую «склонность», в то время как речь должна идти о реальном обитании. Следует говорить о зарослеобитающих (англ. — aquatic plant-dwelling) группировках.

как компонент биоценоза. Здесь нет ничего экологически уникального, то же мы видим в лесном сообществе, на коралловом рифе, устричной банке...

Какова связь структуры экологических группировок и структуры сообществ в водоемах? Еще С.А. Зернов (1949) связывал типизацию гидробиоценозов с экологическими группировками гидробионтов: биоценозы класса «Бентос» включают бентические организмы и жизнь их связана с бенталью; класс «Перифитон» — с твердыми субстратами; класс биоценозов «Нейстон», соответственно, — с нейсталью. Такой подход сохраняется до настоящего времени и это не дань традиции, а отражение гидробиологической реальности, определенной биотопической дифференциации, обособленности и внутренней целостности биотопов для той или иной экологической группировки гидробионтов. Не только каждый вид должен соответствовать биотопу и сообществу, но и каждое сообщество строится из вполне определенных жизненных форм, экоморф, поэтому, как правило, можно отграничить сообщества бентоса от сообществ планктона, хотя следует учитывать возможную гетеротопию отдельных стадий онтогенеза, а также в большей или меньшей степени размытость биотопических границ и биотических группировок (Clark 1981; Naiman et al., 1988).

Тем не менее, существуют экосистемы либо их значительные области, в которых относительно четкая схема связи ЭГГ и биоценоза нарушается, например, быстротоки (см. выше). С учетом этого можно предложить градиентную схему подхода к классификации биоценозов. На одном полюсе этого условного градиента биоценозы так сказать «ЭГГ-связанные», достаточно четко определяемые в рамках ЭГГ-структуры водоема (напр., биоценозы планктона в озере, бентические глубоководные сообщества океана), на другом полюсе — биоценозы смешанных биотопически экосистем, их областей или частей (например, биоценозы ритрали, прибойной литорали, некоторых техногенных гидроэкосистем). К этому полюсу градиента могут быть отнесены и многие сообщества зарослеобитающих («фитофильных») беспозвоночных. Градиентность биотопов и сообществ не отрицает возможности проведения определенных границ. Экологические группировки в водоемах тесно взаимосвязаны. Планктон и перифитон связаны тем, что некоторые планктические организмы являются расселительными стадиями организмов перифитона (а также и бентоса — контурных группировок).

«Обрастание возникает в основном из планктона, содержащего готовые к оседанию личинки и зародыши донных, преимущественно сидячих организмов» (Тарасов, 1961, с. 477).

В Черном море количество личинок контуробионтов (меропланктона) достигает больших величин: 91 800 экз/м³ для двустворчатых моллюсков, 10 700 экз/м³ для усонюгих раков, 4800 экз/м³ для полихет (Александров, 2008). Организмы планктона и нектона обитают в одном биотопе и уже поэтому разделить их довольно сложно. Размеры и способность к парению в тоще воды для первого и активное плавание для второго — весьма условные критерии (Рылов, 1922; Киселев, 1969). Использование числа Рейнольдса, связывающего размер организмов и характерную для них скорость передвижения в водной среде, представляется самым важным для экоморфологического разделения этих группировок (Алеев, 1972, 1976).

В нейстали происходят процессы, не встречающиеся в других биотопах. Речь идет о коренной и масштабной трансформации биотопа нейсталь, то есть раздела вода—атмосфера при образовании льда. Раздел вода—атмосфера исчезает и появляется новый раздел — вода—поверхность льда. Процесс этот занимает некоторое время, и в этот период в нейстали должна произойти биотическая перестройка. Таким образом, в определенных условиях, в период ледостава в водоемах исчезает целая экологическая группировка и связанные с ней сообщества.

Тесно взаимно связаны перифитон и бентос. Вопрос о специфичности субстратов для организмов перифитона, формирования сообществ перифитона обсуждался неоднократно (Дуплаков, 1933; Карзинкин, 1934; Протасов, 1994; Скальская и др., 2003 и др.). Жизненных форм инбентоса (интрамиелона) — большое количество, напротив, жизненных форм интрасклерона (сверлильщики, минёры) единицы. Особенности биотопа должны рассматриваться с учетом масштабного эффекта среды относительно организмов (Алеев, 1986). Частицы донных грунтов имеют большой диапазон размеров, что также можно сказать и о гидробионтах. При их определенных сочетаниях образуются типичные системы перифиталь—перифитон или бенталь—бентос. Между этими крайними точками есть множество переходов, т.е. существуют биотопический и биотический градиенты (рис. 6.21). Характер сообщества определяет соотношение размеров организма и субстрата.

Рыхлые грунты состоят из частиц, размер которых значительно меньше размеров относительно крупных организмов, поэтому песчаный грунт является рыхлым для макробеспозвоночных бентоса. Однако для микроорганизмов тот же грунт представляет собой совокупность довольно крупных объектов с обширной поверхностью, что дает, например, Ю.И. Сорокину (1990) возможность рассматривать обрастание песчинок, на поверхности которых складывается

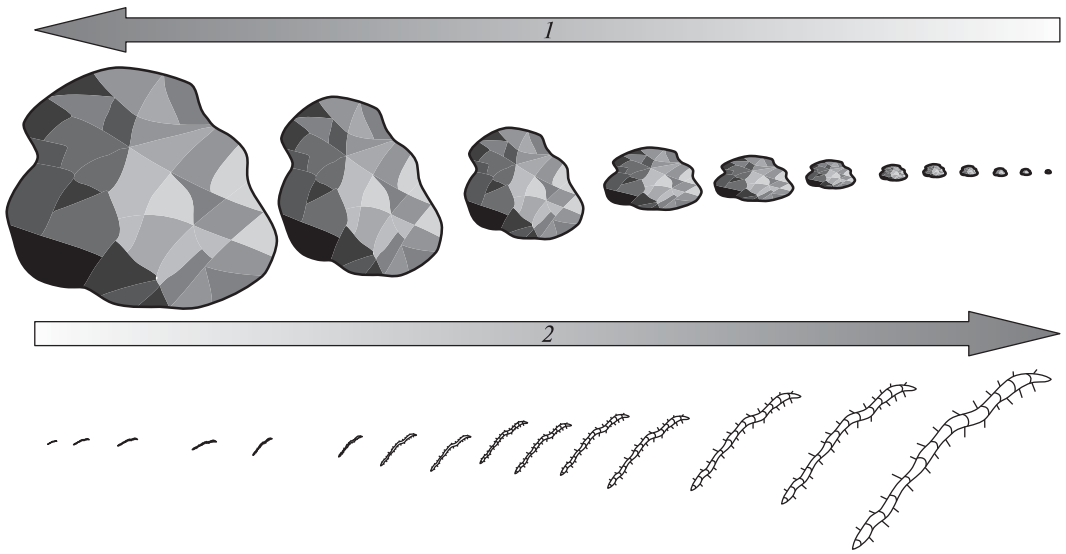


Рис. 6.21. Размерный градиент элементов биотопа и бионтов бентали и перифитали. Стрелками обозначены:

1 — увеличение размеров элементов биотопа; 2 — увеличение размеров организмов

своеобразный микробиоценоз, как «бентосное обрастание». Поверхность же скалы или корпуса судна существенно больше гидробионта и здесь нет сомнений в отнесении этих субстратов к перифитали.

Фактор пространственной разобщенности и особенности условий обитания определяют различия состава группировок перифитона и бентоса, не только таксономического, но и состава жизненных форм. Однако и в малой реке, где все биотопы расположены тесно, группировки бентоса и перифитона весьма своеобразны по составу. Так, в р. Латка (впадает в Рыбинское водохранилище, длина около 12 км) из 108 таксонов, отмеченных в перифитоне и бентосе, только 21 был общим, из числа наиболее обильных — 20 % или 17 таксонов (Скальская и др., 2008).

Рассматривая, по определению Г.А. Заварзина (2003), «физическую» организацию сообществ микроорганизмов, этот автор предлагает несколько неожиданное сравнение сообщества бактериальных и водорослево-бактериальных матов, образующихся как в перифитали, так и в бентали, с тканью, выдвигая идею «парагистологии» сообщества (с. 52). Это сравнение (во всяком случае, для сообществ перифитона) представляется далеко не поверхностным, поскольку скопления организмов являются специфически структурированными образованиями. Ткань как техническое понятие — это особым образом выполненное переплетение нитей с особой структурой взаимосвязей. Ткань в биологическом смысле — это система взаимосвязанных клеток близкого строения и функции. Ткань (во всех смыслах) приобретает совершенно новые свойства относительно её компонентов, благодаря специфической структуре. Цианобактериальный мат также представляет собой некое механическое образование с

определенной структурой, а также структурированную совокупность бактериальных клеток. Действительно, некоторые сложные сообщества и ЦЭМ перифитона и бентоса не только внешне напоминают ткань или кожу, но и по своей структуре являются не просто механическим скоплением случайных клеток микроорганизмов, а пространственным и функциональным макрообразованием с новыми свойствами.

Неоднозначны взаимосвязи планктона и нейстона, перифитона и нейстона. На поверхности водоемов находится большое количество различных плавающих предметов, перемещаемых ветром и течениями. Они могут образовывать скопления в некоторых районах океана благодаря движению воды в круговоротах. Их своеобразное положение в нейстале позволило Ю.П. Зайцеву (1970) рассматривать организмы, обитающие на плавнике, как нейстонные, с указанием на ряд некоторых временных обитателей — гипонейстонных ракообразных, некоторые личинок десятиногих раков. Существуют принципиальные различия между, например, моллюском янтиной (*Jantina*), находящейся на поверхности моря, благодаря созданному ею поплавку, и морскими уточками (*Lepas*), прикрепленными к различным предметам. Первый представляет собой специфическую ценоэкоморфу нейстона. Последние обитают на твердом субстрате, то есть в перифитале, её своеобразном варианте, и являются нейстальным перифитоном, находясь одновременно в двух глобальных биотопах, и представляя собой типичную ценоэкоморфу перифитона — ценоэфаптон. Рассматривая размерный ряд: мелкий плавник — крупный плавник — малое судно — океанский лайнер, мы все дальше уходим от «нейстального» перифитона и все больше имеем дело с собственно перифитоном на относительно небольшой глубине. Очевидно, что некоторые факторы среды, такие как интенсивное солнечное излучение, воздействие волн здесь, так же как и в нейстале, имеют важное значение, однако ключевым фактором является наличие устойчивого твердого субстрата.

Оценка разнообразия глобальных биотопов (табл. 6.14) показывает, что нейсталь — это биотоп с наименьшим разнообразием.

Экотопическая группировка гидробионтов по определению представляет собой биотическую совокупность живых организмов. Тем не менее, в интерпретации некоторых специалистов в состав группировок часто попадают элементы биотопа. Существует точка зрения, согласно которой термин «обрастание» не может считаться строгим, так как помимо живых компонентов в обрастание «включены и косные: детрит, продукты коррозии» (Раилкин, 1998). Такой подход, согласно которому в состав экологической группировки гидробионтов входят и элементы

биотопа, предлагался и другими авторами (Wetzel, 1983a Макаревич, 2000).

«Перифитон — сложное сообщество микробиоты (водоросли, бактерии, грибы, животные, неорганический и органический детрит), прикрепленное к субстрату» (Wetzel, 1983a с. 3).

Здесь нарушается принцип единства подхода к экологическим группировкам. Экологические группировки — специфические ассоциации гидробионтов, чисто биотическое образование. Планктон нельзя рассматривать как совокупность организмов и взвешенных неживых элементов. Понимание этого и привело к появлению специального термина «сестон», введенного Р. Кольквитцем (Kolkwitz, 1912, цит. по Киселев, 1969).

«Сестон является понятием весьма разнородным, включающем в себя как живые (биосестон), так и неживые компоненты, взвешенные в воде (абиосестон). Следовательно, планктон является частью сестона, вернее даже частью биосестона» (Киселев И.А., 1969, с. 9).

Не исключено, что для перифитали и даже бентали целесообразно введение новых терминов, аналогичных понятию «сестон» для пелагиали. Такой «сестон»-подход к исследованию перифитона позволяет выявить некоторые важные явления функционального плана. Так, для перифитона, который рассматривается как «единый структурный и функциональный блок экосистемы» установлено, что по мере его формирования и «старения» происходит увеличение зольности, то есть минеральной составляющей. Сходство между перифитоном и сестоном заканчивается, когда сукцессия в перифитоне идет дальше: появляются макроформы — растения и животные. Этого, конечно, не происходит в планктоне и поэтому сравнение системы перифитон + детрит и сестона представляется нам очень ограниченным.

Таблица 6.14. Оценка разнообразия (по индексу Шеннона, H' , бит /фактор), максимальное разнообразие (H'), выравненность условий (J') в глобальных биотопах

Факторы*	Условная оценка значения факторов (в %)			
	Нейсталь	Пелагиаль	Бенталь	Перифиталь
Свет	60	20	5	15
Давление	0	10	20	15
Температура	20	10	20	25
Гидродинамика	20	50	5	10
Кислород	0	10	35	5
Субстрат	0	0	15	40
H'	1,371	2,122	2,302	2,318
$H \max$	1,585	2,322	2,585	2,585
J'	0,865	0,914	0,890	0,897

* Каждому фактору дан (в %) условный показатель его значения от суммы всех факторов

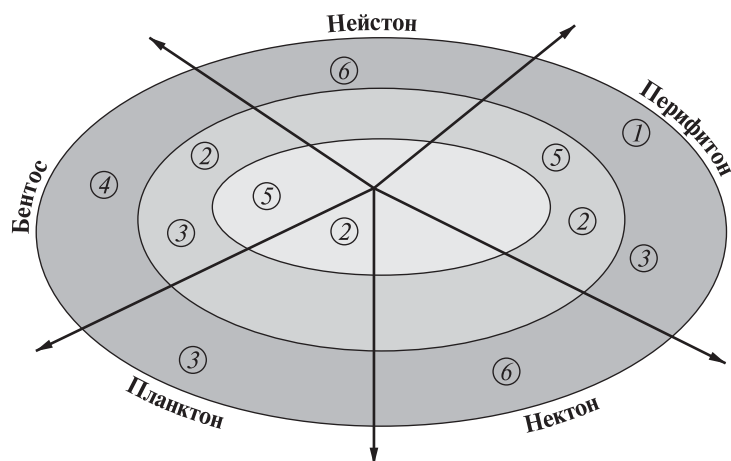


Рис. 6.22. Адаптационный градиент в экологических группировках гидробионтов (по Протасов, 2005). Концентрические круги представляют зоны адаптации в каждой группировке, повышение специализации которых увеличивается по направлению стрелок:

1 — мшанки (*Plumatella*); 2 — личинки насекомых (*Chironomidae*); 3 — прикрепленные моллюски (*Dreissena*, *Mytilus*); 4 — роющие моллюски (*Anodonta*, *Mya*); 5 — брюхоногие моллюски; 6 — кефаль (*Mugil*)

Выделение «истинных» и «случайных» представителей ЭГГ было предметом многих дискуссий (Киселев, 1969; Скальская, 2002; Скальская и др. 2005; Протасов, 2005). Не вызывает сомнения, что в каждой экотопической группировке имеются виды и формы, которые можно было бы называть характерными, «эмблемными» (англ. — *emblematic*). Приведем несколько характерных примеров:

Планктон	Дафния (<i>Daphnia</i>), церкопаг (<i>Cercopagis</i>)
Нектон	Лосось (<i>Salmo</i>), тунец (<i>Thunnus</i>)
Перифитон	Морской желудь (<i>Balanus</i>), мшанка (<i>Plumatella</i>)
Бентос	Беззубка (<i>Anodonta</i>), пескожил (<i>Arenicola</i>)
Нейстон	Парусник (<i>Verella</i>), водомерка (<i>Hydrometra</i>)

Однако в сообществах, связанных с любым глобальным биотопом, не только присутствуют формально, но и играют существенную роль многие организмы, имеющие более широкие адаптивные свойства. На примере различных организмов можно показать условность жесткого отнесения гидробионтов к той или иной экологической группировке. Организмы можно расположить в условном адаптационном градиенте (Протасов, 2005). Существуют формы, лучше приспособленные к обитанию, например в перифитали, однако достигающие высокого обилия и в бентали. Однако имеются организмы, строго приспособленные к той или иной среде, и следует отметить, что одни и те же виды на разных стадиях онтогенеза входят в различные экологические группировки (рис. 6.22). Так, у многих седентарных животных, т.е. адаптированных к жизни в перифитали и/или бентали, имеются типично планктонные личиночные стадии. Взрослые кефали — типичные представители нектона, в то

время как их икра и самые ранние стадии личинок обитают в нейстали. Абсолютно «универсальных», так же как и крайне узкоспециализированных форм в гидросфере, как и в биосфере в целом не существует, как было, очевидно, во все периоды её существования, поэтому вряд ли могут существовать сообщества, состоящие исключительно из «типичных представителей» той или иной ЭГГ.

Вопрос об облигатности или факультативности таксономического состава экологических группировок не может иметь однозначного ответа, здесь, как и во многих экологических явлениях, важен градиентный принцип. То, что экологические группировки гидробионтов не состоят только из строго адаптированных к определенным условиям видов отнюдь не является поводом для сомнений относительно реальности существования ЭГГ.

Можно предположить, что на ранней стадии эволюции были распространены главным образом формы, населяющие прибрежные районы на дне океана.

Раилкин, 2008, с. 236

ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУППИРОВОК (ЭГГ В ЭВОЛЮЦИОННОМ И ИСТОРИЧЕСКОМ ВРЕМЕНИ)

Эволюция биосферы — процесс многоплановый. В ходе эволюционного развития гидробиоты ее качественная дифференциация проходила одновременно в двух различных плоскостях. Во-первых, наблюдалось конвергентное становление экоморф, во-вторых, происходило формирование «топологических комплексов гидробионтов» (Алеев, 1990, с. 6). Экологические группировки гидробионтов (ЭГГ), также не оставались неизменными, поскольку постоянно менялся их состав и условия существования гидробионтов. Эволюция биологических систем абсолютна, ее принципы и механизмы относительно, разнообразны и характерны для каждого уровня.

К эпохе зарождения жизни в биосфере в океане существовали основные физиотопы (физическое пространство с определенными условиями, которое могло стать местообитанием) — водная толща, раздел вода—атмосфера, разделы дно—вода с разнодисперсными твердыми минеральными частицами, т.е. существовали контурные и внутренние физиотопы (маргиналь и эмфаль). В силу большей интенсивности физико-химических процессов в контурных условиях велика вероятность зарождения жизни именно на разделах фаз. Раилкин А.И. (1998) полагает, что именно водная поверхность и пена были местом существования первых группировок организмов, которые были гидробионтами. С этим трудно полностью согласиться, поскольку поверхность воды, эпинеицаль, где скапливается пена, подвергалась слишком жесткому воздействию солнечного излучения. Более вероятно развитие первичной жизни на разделах вода—

твердые субстраты, т.е. возникновение первичного перифитона и бентоса. Однако движением воды первичные организмы могли переноситься в ее толщу и к поверхности, образуя первичный планктон и меронейстон. Следовательно, в геологическом масштабе времени логично предположить одновременное возникновение большей части экологических группировок гидробионтов. Чем же отличались первичные экотопические группировки гидробионтов от современных? Вероятнее всего — размерами организмов, таксономическим, метаболическим разнообразием; числом специальных адаптаций к особенностям биотопов. Это и были главные направления эволюции ЭГГ.

«Если стоять на позициях абиогенеза, признания возникновения жизни из неживой материи, то весьма вероятно, что предбиологическая эволюция протекала наиболее интенсивно на границах раздела сред вода — атмосфера в поверхностной пленке и морской пене, а также на границе вода — твердые тела на мелководьях» (Раилкин, 2008, с. 235).

В основе существования и развития ЭГГ лежат процессы экоморфной конвергенции и ценотической дивергенции. Процессы конвергенции определяли сходство адаптаций к ограниченному набору условий среды в глобальных биотопах. Можно говорить об их эволюционной ёмкости. Очень специфичная по своим условиям нейсталь вряд ли когда-либо была населена большим количеством экоморф и жизненных форм, чем перифиталь или бенталь. Потребовалась длительная эволюция гидроэкосистем, изменения биотопов с одной стороны, и развитие адаптаций — с другой, чтобы этот биотоп стал интенсивно заселяться. Парадоксально, что здесь стали концентрироваться наиболее уязвимые жизненные стадии — икра, личинки, молодёжь гидробионтов. Также можно предположить, что и в бентали на ранних стадиях эволюции гидробиосферы, когда окислительные условия носили островной характер, определяемый локальным развитием цианобактериальных сообществ, а концентрация кислорода увеличивалась в районах скопления первичных фотоавтотрофов, не было предпосылок для интенсивного ее заселения различными формами. В увеличении эволюционной ёмкости этого биотопа важную роль играли живые организмы. Как полагает М.М Камшилов (1974), успех формообразования зависит в значительной мере от наличия в среде неосвоенного потенциала веществ, энергии, информации, наличия условий, характеризующихся постепенными изменениями абиотической среды.

Эволюцию ЭГГ можно рассматривать в нескольких аспектах. Во-первых, в течение длительного времени изменялся состав группировок, как таксономический, так и состав экоморф, ценоэкоморф и жизненных форм. В процессе эволю-

ции их системы усложнялись: возрастало количество элементов и связей между ними.

Развернутую концепцию становления одной из группировок — перифитона представил А.И. Раилкин (1998). Он выделяет 4 стадии эволюции перифитона. На первой — вся жизнь морского дна была представлена только обрастанием, поскольку единственным биотопом были различные минеральные твердые поверхности. Нам это представляется маловероятным, поскольку процессы выветривания, формирования осадков разного фракционного состава происходили еще задолго до биологической эволюции. Рыхлые грунты появились позже твердых субстратов, отмечает указанный автор, поэтому бентос как экологическая группировка — более молодое образование, чем перифитон: «бентосные организмы могли эволюционировать из подвижных форм обрастателей в результате адаптивной радиации последних в новую экологическую среду — мягкие грунты» (с. 181). Здесь автор считает нужным отметить, что «в это время детрит становится полноправным компонентом водной толщи» (с. 181). Это действительно важно подчеркнуть, поскольку уже появилось достаточное количество органического вещества, не полностью деструктированного организмами, а также новый масштабный субстрат для развития микроперифитона — поверхность частиц детрита. Третий этап эволюции перифитона обусловлен развитием крупных форм многоклеточных организмов, которые стали не только новым компонентом сообществ перифитона, но и субстратом для более мелких форм, то есть сформировалась биогенная перифиталь.

Четвертый этап, современный, характеризуется, с одной стороны, значительным преобладанием в гидросфере бентали над перифиталью, с другой — возрастанием роли антропогенных твердых субстратов. Таким образом, согласно концепции этого автора, перифитон эволюционно был «родоначальником» всех группировок⁵.

Изменение пространственной структуры перифитона как самую важную характеристику его эволюции рассматривает И.В. Довгаль (1998). Этот автор считает, что некоторые из прокариот «перешли к прикрепленному образу жизни, не требующему адаптаций к парению в толще воды» (с. 13), т.е. прикрепленные, живущие на субстрате формы, были производными от пелагических. Мелкие прокариоты оказались в пределах пограничного присубстратного слоя, где питательные вещества можно было получать только за счет молекулярной диффузии. Следующая стадия связана с

⁵ В более поздней работе (Раилкин, 2008) автор придерживается основных изложенных здесь положений.

появлением прокариотных или эукариотных форм, которые могли выйти за пределы пограничного слоя за счет стебельков, слизистых тяжей и т.п. Структура становится трехмерной и ярусной. Третий этап связан с появлением крупных метазойных форм, пространственная структура еще более усложняется, в сообществах выражена не только ярусность, но и стратификация.

Не рассматривая вопроса о происхождении нейстона, Ю.П. Зайцев (1974) указывает только на ряд адаптаций, которые должны были возникнуть у организмов (вероятно, представителей других группировок), чтобы они смогли заселить нейсталь: положительная плавучесть, защита от солнечного излучения, приспособления к отсутствию укрытий, волнению.

Не вызывает сомнения, что экологические группировки в континентальных водах, включая их отдельных представителей и целостные биоценозы, очень специфичные, со своими особенностями генезиса, объединены в общую систему экологических группировок, единую для всей гидросферы. Если принять гипотезу «солевых пульсаций» (Кауфман, 2005), согласно которой жизнь в прибрежноморских континентальных водоемах формировалась в условиях переменной солености и то, что «большинство форм, перешедших в пресные водоемы, рассматриваются как реликты, остатки фауны прибрежного морского водоема» (с. 230), то очевидна связь экологических группировок галосферы и континентальных вод.

В настоящее время отсутствуют непосредственные палеонтологические данные о последовательном формировании экологических группировок. На самых ранних этапах биотическая эволюция скорее всего происходила в гидросфере, где её глобальные биотопы — нейсталь, пелагиаль, бенталь и перифиталь — существовали и принципиально не отличались от современных. Уже в докембрии фауна была представлена донными, пелагическими и, вероятно, нейстонными организмами. Единственной ЭГГ, которая появилась позже остальных, очевидно был нектон, поскольку нектонты представлены в основном достаточно высокоорганизованными и крупными формами.

Экоморфогенез, формообразование более интенсивно происходили в контурных подсистемах. Жизнь в планктоне не дает такой возможности для прогрессивной эволюции, какие дает жизнь на дне (Беклемишев, 1974). Экологические группировки в геологическом и макроэволюционном времени появились и начали формироваться во взаимодействии и взаимном влиянии. Нет достаточных оснований полагать, что одни группировки как целостные системы были предшественниками других, однако в разных условиях, различных

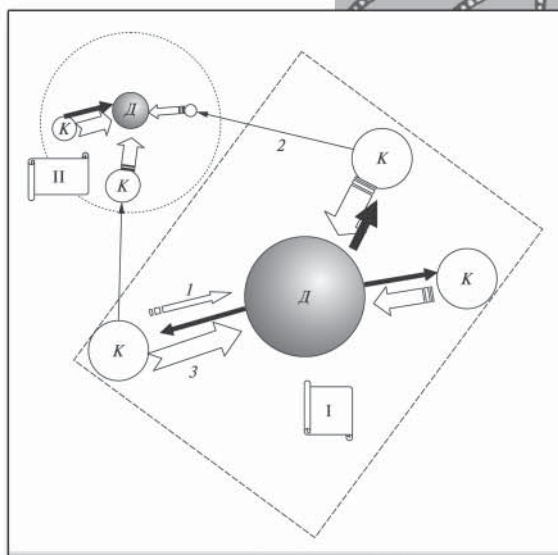
типах водоемов, в различные эпохи эволюции биосферы существовали условия для их совместного развития.

В современной гидросфере все глобальные биотопы так или иначе подвержены усиленному антропогенному влиянию. Однако наиболее существенные изменения происходят в перифитали за счет изменений в антропали: появляются качественно новые антропогенные субстраты, увеличивается общая площадь твердых поверхностей за счет гидросооружений, плавсредств и других конструкций, способствующих развитию перифитона.

Экотопические группировки гидробионтов представляют собой важный, характерный для гидросферы уровень биологического разнообразия биосферы. Их существование и состав отражают глобальную биотопическую структурированность гидросферы. Разнообразие и характер сгущений живого вещества в гидросфере во многом определяется характером ЭГГ.

Часть
7

Сообщества
гидробионтов



*Все организмы, входящие
в состав биоценоза, связаны
между собой не только общей им
способностью жить при данных
физико-химических условиях,
но и наличием соответствующей
биологической обстановки...*

Зернов, 1949, с. 50

Совокупность всех организмов в биосфере в целом, в том числе в обитаемой части гидросферы, образует некую целостность — живое вещество, геомериду. Организмы не могут существовать обособлено, поэтому образуют различные ассоциации, которые могут функционировать только при определенной их структуре, упорядоченности, существовании системных связей. Имеется две предпосылки образования и функционирования сообществ организмов. Первая состоит в том, что живое вещество должно быть определенным образом структурировано и только при этом условии может выполнять свои особые функции в биосфере. Вторая — в том, что любой организм нормально функционирует, существует только во взаимосвязи с другими организмами, как родственными себе, так и генетически далекими.

КОНЦЕПЦИЯ БИОЦЕНОЗА-СООБЩЕСТВА

По словам Ю. Одума (1975), концепция биотического сообщества важна потому, что подчеркивает факт, что различные организмы образуют организованную систему, а не разбросаны по Земле случайно как независимые существа. Биотическое сообщество — это совокупность живых организмов, обладающая определенной целостностью, поскольку является элементом живого покрова Земли, живого вещества биосферы, с более или менее выраженными границами (занимаемый биотоп, участок территории или акватории) и сохраняющая свою целостность за счет характерных связей между элементами определенной внутренней структуры.

Понятие сообщества организмов и сам термин «биоценоз» были предложены К. Мёбиусом (Möbius, 1877, цит. по Кашкаров, 1933; Кафанов, 2005) в работе, посвященной исследованию одного вида моллюсков (причем, судя по названию «Устрица и экономика устриц», в достаточно прикладном аспекте).

«Каждая устричная банка в определенной степени представляет собой сообщество живых существ, подборку видов и определенное количество индивидуумов, которые как раз на этом месте находят все условия для своего появления и жизни, т.е. соответствующую почву, достаточное питание, надлежащее содержание солей и подходящую, благоприятную для своего развития температуру.»

«Всякий живущий здесь вид представлен наибольшим количеством особей, которое может развиваться до взрослого состояния в окружающих его условиях, поскольку у всех видов число зрелых индивидуумов каждого периода размножения меньше, чем количество воспроизводимых зародышей. Этот остаток созревших зародышей есть тот определенный квантум жизни «Quantum Leben», который, как и вся жизнь, благодаря размножению, поддерживает себя.»

«Наука еще не имеет слова, которым могло бы быть обозначено такое сообщество живых существ, соответствующего средним жизненным условиям количества видов и индивидуумов, которые обуславливают друг друга и, благодаря размножению, длительно сохраняются в данной области. Я предлагаю название «Biocenosis» для такого сообщества (гр. — βίος — жизнь, κοινότης — иметь что либо общее)» (Möbius, 1877, цит. по Кафанов, 2005, с. 27—28).

Понятие о биоценозе сыграло важную роль в становлении системной концепции в экологии, сосредотачивая внимание исследователей на взаимодействиях между видами и возникающими вследствие этого целостными свойствами биологических сообществ.

*Федоров, Гильманов,
1980, с. 220*

Несмотря на то, что позднее понятия «биоценоз», «сообщество» использовались в широком смысле, следует отметить, что изначально Мёбиус имел дело с вполне конкретным гидробиологическим объектом, что в определенной степени наложило отпечаток на его представления о биоценозе вообще. Он рассматривал сообщество с хорошо выраженным доминантом, эффективным эдификатором условий всего биоценоза. Им были выделены основные свойства и характеристики сообществ. В первую очередь была отмечена связь со средой и зависимость от условий среды: состав («подбор видов») и количественная представленность («количество индивидуумов») соответствуют условиям существования, поскольку именно здесь «они находят все условия для своего появления и жизни». Биоценоз представляет собой систему, где происходит отбор, каждый вид представлен «тем наибольшим количеством особей», которое смогло дожить до зрелого возраста, поскольку количество зародышей было значительно большим, чем количество взрослых особей. Вследствие этого совокупность организмов биоценоза в данный момент — это «остаток от всех зародышей предыдущего периода размножения», этим подчеркивались динамические процессы в биоценозе, его историзм и роль отбора в происходящих изменениях. Равновесие структуры устанавливается в динамическом взаимодействии между организмами и средой. Постоянно изменяясь, обновляя состав, биоценоз обладает определенной стабильностью, сохраняет свои характеристики и свойства. Остаток особей, результат действия отбора, есть частица жизни, проявляющаяся в определенном количестве индивидов, сохраняющаяся благодаря размножению. Состав и величина этого «кванта жизни» определяются отношениями совокупности организмов со средой, её абиотическими и биотическими элементами. Изменения условий приводят к преобразованию всего биоценоза, а в качестве таких факторов может выступать деятельность человека или проникновение в биоценоз нового вида. В основе подхода К. Мёбиуса прежде всего лежали принципы соответствия состава сообществ среде обитания, пригодной для каждого вида, и принцип отбора, отсекающего «лишних», жизнедеятельность которых не поддерживалась ресурсами и условиями среды.

К. Мёбиус писал о сложной системе живых организмов, объединенных в одновидовые популяции (только они поддерживают механизм размножения), количественные характеристики которых определяют условия среды и взаимодействие между отдельными организмами и их популяциями. Совокупность организмов — это совершенно особая общность, поэтому она должна получить особое название и для этого вводится новый термин «биоценоз». Хотя в

некоторых работах о принципах строения и развития водных сообществ делается акцент на том, что в определении К. Мёбиуса «подчеркивается прежде всего биологическая связь и взаимообусловленность организмов сообщества» (Несис, 1977, с. 5), единственное подтверждение его подхода к биоценозу как в основном биотической системе взаимосвязей — это «квантум жизни» совокупность организмов, избежавших действия отбора. Термин «биоценоз» впоследствии был перенесен и на наземные «общины», сообщества (Dahl, 1908, 1921, цит. по Карзинкин, 1926). В русскоязычную гидробиологическую литературу термин и само понятие «биоценоз» было введено в 1913 г. С.А. Зерновым.

Первое в практике отечественной гидробиологии реальное применение концепции биоценоза в исследованиях целого морского бассейна, на материале изучения донного населения Черного моря (Зернов, 1913) имело, без преувеличения, революционное значение. Было сделано несколько очень важных выводов, которые знаменовали переход от изучения населения водоема, дифференцированного на таксономические группы и еще не очень определенные экотопические группировки гидробионтов (планктон и бентос), к выявлению и изучению сообществ гидробионтов. С.А. Зернов показал, что гидробионты распределяются не хаотически, а в виде определенных комбинаций, биоценозов, а биоценоз развивается в том или ином местообитании с определенными свойствами и характеристиками и возникает тогда, когда сформируется комплекс необходимых экологических (физико-химических и биологических) условий и кардинально изменяется при их изменении. Ученый выделил и изучил биоценоз скал, биоценоз песка, биоценоз ракушечника, биоценоз зарослей водных растений и другие.

«Население каждого биотопа состоит из ряда организмов разных жизненных форм, которые все вместе образуют биоценоз. Иначе можно сказать, что биоценоз есть термин для обозначения тех сообществ или комбинаций животных и растений, на которые распадается все население данного бассейна» (Зернов, 1949, с. 49).

Концепция биоценоза прочно вошла в свод основных положений гидробиологии, и хотя она много раз уточнялась, это не затронуло её сути. Так, проведя биоценотическое деление бентоса Азовского моря, В.П. Воробьев (1949) даёт определение биоценоза как комплекса видов, который: 1) занимает вполне определенный участок дна или акватории с определенными свойствами, т.е. биотоп, причем для биоценоза важны не только современные условия, но история изменения условий; 2) имеет сходные экологические требования, однако сосуществует только благодаря расхождению по отдельным экологическим нишам; 3) имеет определенную структуру и количественное соотношение

между отдельными популяциями, что и является предпосылкой устойчивости.

С гидробиологической точки зрения важно отметить, что материал, на основании которого были сделаны биоценологические экологические обобщения, совершенно определенным образом был связан с экотопическими группировками гидробионтов. Устрицы, хотя и встречаются на различных субстратах, в том числе рыхлых, т.е. в бентали, все же наибольшего развития достигают именно в перифитали, на твердых субстратах. Как писал С.Н. Дуплаков (1933), «целый ряд вопросов экологии, вопросов о связи среды и организма, взаимоотношениях организмов друг с другом легче и точнее можно разрешить при изучении перифитона, чем планктона или бентоса» (с. 17), поскольку исследователь может фиксировать не только состав, но и пространственную структуру, отношения между организмами сообществ. В сообществах перифитона, тем более с хорошо выраженным доминантом, совершенно очевидна тесная взаимосвязь между организмами различных жизненных форм.

Исследования же бентоса, впервые планомерно, с применением количественных орудий лова (дночерпатель), выполненные К. Петерсеном в начале XX века, привели к формулировке концепции о сообществах как «статистических единицах, регулярно повторяющихся группах совместно встречающихся видов, обозначаемых и называемых по бросающимся в глаза многочисленным и наиболее характерным видам» (Нессис, 1977, с. 5). Эти виды находятся вместе благодаря сходной реакции на совокупность условий в данном биотопе. Клиinally изменяющиеся условия определяют континуальность биоценозов. Такой подход к хронологической биоценологической структуре получил название континуализма.

«Для континуалиста (Раменский, 1910, 1938; Gleason, 1917, 1939) ценоз — это условно однородный отрезок континуума, взаимоотношения компонентов в котором не имеют значения; каждый вид — экологическая индивидуальность, по-своему реагирующая на изменения каждого экологического фактора и имеющая по отношению к нему свои показатели обилия» (Кафанов, 2005, с. 45).

Концепция сообществ как статистических единиц, континуально переходящих друг в друга, была обоснована экологическим принципом Раменского-Глисона, согласно которому «в природе нельзя найти двух видов, которые имели бы сходное распределение; каждый вид распределён в градиенте условий по-своему, в соответствии со своими характеристиками» (Уиттекер, 1980, с. 125). Такой подход привел к формированию парадигмы континуальной структуры сообществ и континуальности связей между ними (Миркин, 1986; Миркин и др., 2001), т.е. континуалистских подходов к хронологической структуре геомериды в целом (Кафанов, 2004, 2005).

Совершенно очевидно, что организмы, обитая совместно и взаимодействуя между собой, не только влияют друг на друга, но и воздействуют на среду обитания. Тому есть множество примеров. На основании свидетельств огромной роли организмов в модифицировании среды была сформулирована концепция видов-экосистемных инженеров (Jones et al., 1994; Gutierrez, Jones, 2008). Организмы не только занимают некоторое пространство, условия которого соответствуют их адаптационным возможностям, но и активно воздействуют на среду. Частью среды для каждого организма являются другие организмы, и между ними формируется система прямых и обратных связей. Биоценоз представляет собой систему с определенной внутренней регуляцией, независимую от условий среды, поскольку «стабильность сообществ организмов превосходит стабильность окружающей его среды» (Несис, 1977, с. 13)¹.

Рассматривая сообщество как систему с определенной структурой, следует предположить некоторые свойства, характерные для целостной структуры: ограничение в пространстве, историзм и динамику, реакцию на внешнее воздействие как определенной целостности. Сообщество лишено генеративных свойств, не воспроизводит себе подобных и поэтому не является «материалом» для эволюции путем отбора. Однако существует явление биоценотической конвергенции, когда в сходных условиях формируются сообщества с подобной структурой, сходным характером внутреннего метаболизма и связей с внешней средой и, возможно, с разным составом.

«Входящие в сообщество виды должны находиться в гармонии с факторами среды. ...в различных, иногда очень удаленных странах развиваются в сходных экологических условиях сходные сообщества, экологические викариаты, при совершенно ином систематическом составе» (Кашкаров, 1933, с. 119).

Сообщество изменяется соответственно условиям среды и в пределах экологических возможностей организмов, т.е. происходит некая гармонизация отношений, адаптация сообщества как целого. В адаптации организмов и сообществ имеются существенные различия. Адаптация организма есть процесс изменений, направленных на сохранение неизменности, совокупность приспособлений, ведущих к сохранению его целостности. Отбором могут быть «отвергнуты» весьма эффективные адаптации, если они нарушают необходимую преемственность, сильно отклоняются от

¹ Как альтернатива континуализму была предложена «индивидуалистская» или «организмистская» концепция Ф. Клементса. Аналогии с организмом допускались Ф. Клементсом (Clements, 1916, цит. по Кафанов, 2005) исключительно для акцентирования и иллюстрации целостных отношений в сообществе.

наследственной нормы. Организм детерминирован в рамках признаков своего вида, в то время как сообщество жестко не детерминировано. Последнему в его изменениях ничего не грозит, кроме как, в самом крайнем случае — создание элементов нового биома. Смерть организма предсказуема и безвозвратна, сообщество может циклически восстанавливаться и существовать очень долгое время (воспроизводимость «квантума жизни» Мёбиуса). В сообществах существуют механизмы установления структурно-функционального равновесия, например, в сообществе устанавливается динамическое равновесие между трофическими группами: развитие автотрофов и их продукция зависят от факторов внешней среды и потребления консументами, а обилие и продукция последних — от продукции автотрофов.

Один из принципов системологии гласит: подсистемы обладают определенной индивидуальностью и определенной независимостью (Реймерс, 1992). Независимость ответа различных популяций на действие факторов среды есть следствие экоморфного, экофизиологического разнообразия, а также предпосылка обособления экологических ниш, дифференциации способов разделения ресурсов, снижения конкуренции. Каждая концепция — индивидуалистская или континуума — в отдельности не может адекватно характеризовать сообщества, хотя бы в силу большого разнообразия последних. Нами была предложена концепция биоценотического градиента (Протасов, 1989, 1994, 2002). Предпосылкой её формулирования была оценка особенностей исследованных гидробиологических группировок. Изучая жизнь устричной банки, К. Мёбиус (Möbius), подчеркивая соответствие набора видов и их количественной представленности условиям среды, рассматривал сообщество с хорошо выраженным доминантом, определяющим характер сообщества. Работая с совершенно иными группировками, а именно с бентическими, где структурное и функциональное доминирование выражено слабо, К. Петерсен (Petersen) пришел к выводу, что сообщество построено не на сильном биотическом взаимодействии, а на индивидуальной реакции каждой популяции на воздействие среды.

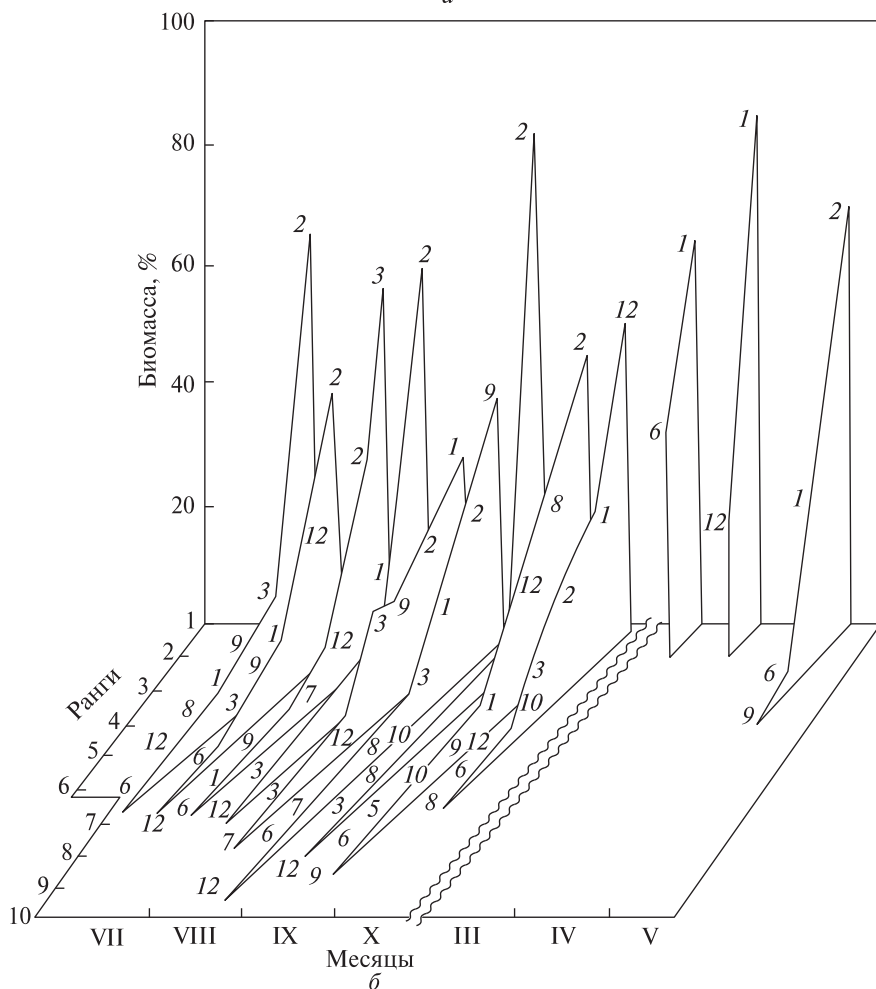
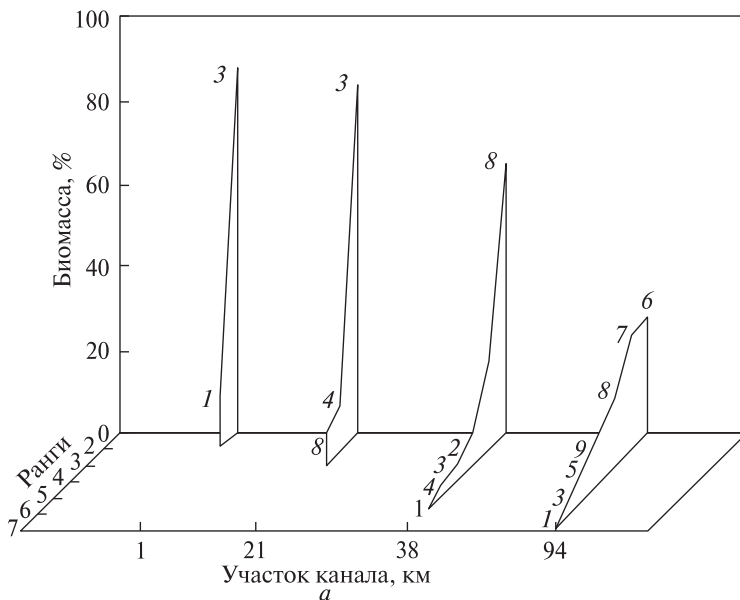
Принцип МР (Möbius-Petersen) — градиента призван примирить эти две концепции. Все сообщества можно расположить в непрерывном градиенте их структуры соответственно условной близости к одному или другому полюсу со следующими характеристиками:

М-полюс	Р-полюс
Доминирующая форма реально и существенно модифицирует среду, изменяет характер биотопа. Влияет на доступность	Доминант формальный, статистический, не оказывает существенного влияния на формирование биотических взаимосвязей,

ресурсов для других членов сообщества	не оказывает существенного воздействия на условия обитания других членов сообщества
Доминирующая форма определяет преобладание биотических связей	Структура сообщества в большей мере определяется абиотическими факторами
Стабильность всего сообщества определяется стабильностью ценопопуляции доминанта. Гибель этой ценопопуляции приводит к гибели сообщества	Смена доминанта не имеет существенных, тем более катастрофических последствий для сообщества, носит характер флуктуаций
Доминант, вероятнее — вид с продолжительным жизненным циклом, крупными размерами, образует колонии	Доминант, вероятнее — вид с коротким жизненным циклом, малыми размерами, с выраженной подвижностью
Доминирующие виды имеют малую резистентность к резким изменениям условий	Сообщество высокорезистентно и может быстро восстанавливаться после воздействия неблагоприятных факторов

Предложения о выделении полярных типов сообществ имели место и ранее. Разделить сообщества на «ценотипы» и «ценоклины» предложил А. Линдрот (Lindroth, 1973, цит. по Несис, 1977). Типичный пример ценоклина — сообщества мягких грунтов, т.е. сообщества без выраженного доминанта, в которых иногда невозможно провести пространственные границы. Ценотипы по Линдроту разделяются на абиогенные и биогенные. Первые связаны с резкими градиентами среды, определяющими границы сообществ. Вторые — с выраженными экологически активными доминантами. Очевидно, существуют и некоторые промежуточные варианты. Провести четкие границы между абиогенными и биогенными ценотипами практически возможно. Исследования поясного распределения сообществ макроперифитона на причальных сооружениях в Японском море позволили выделить несколько четко различающихся сообществ: от поверхности до глубины 0,9 м — сообщество с доминированием гидроидов с биомассой 900 г/м²; 0,9—1,3 м — сообщество мидии с биомассой 12,4 кг/м²; до глубины 8,4 м — сообщество устриц с биомассой до 215 кг/м² (Звягинцев, 2005). Совершенно очевидно, что в таком поясном распределении играют роль как изменение условий среды, так и биотические факторы (хотя сам автор этого исследования полагает, что «развитие сообществ обрастания находится главным образом под контролем абиотических факторов» (с. 69). Клинальность структуры всего сообщества обрастания в целом определяется факторами среды, а довольно четкая поясность — доминантами, т.е. биотически.

Разнообразие типов сообществ предполагает и существование некоторых крайних вариантов. Представленные в



- ◀ **Рис. 7.1.** Примеры рангового распределения обилия организмов в различных сообществах:
a — распределение основных групп беспозвоночных (% биомассы) в Каховском магистральном канале (по Шевцова, 1991): 1 — нематоды, 2 — полихеты, 3 — олигохеты, 4 — остракоды, 5 — мизиды, 6 — гаммариды, 7 — полужесткокрылые, 8 — личинки хирономид; *b* — ранжированное распределение биомассы (% беспозвоночных в перифитоне Каневского водохранилища в районе Трипольской ТЭС (по Протасов, 1994): 1 — олигохеты, 2 — личинки хирономид, 3 — гидры, 4 — *Urnatella*, 5 — *Plumatella*, 6 — нематоды, 7 — личинки ручейников, 8 — гаммариды, 9 — дрейссена, 10 — гастроподы, 11 — полипы *Craspedacusta*, 12 — прочие

виде ранговых кривых распределения обилия (рис. 7.1) сообщества могут быть разделены на так называемые «островерхие» с выраженным доминированием, и «плосковершинные» биоценозы.

К определению роли доминантов, однако, не следует подходить формально. Как нами было показано (Протасов, 1994), «островерхие» сообщества с доминированием прикрепленных двустворчатых моллюсков *Dreissena polymorpha* (их существует по крайней мере 6 типов) при формально одинаковой степени доминирования относятся к разным типам: консортивному с доминантом — эдификатором и переживающему неблагоприятные условия, здесь доминант формальный. Широкое распространение получили три модели распределения значимости видов: геометрических серий с резким преобладанием обилия одного вида и малым богатством видов, случайного распределения с высокой выравненностью и средним богатством видов и логнормальное распределение с большим богатством и относительно высоким доминированием (Уиттекер, 1980; Пианка, 1981; MacArthur, 1960).

В биоценологическом МР-градиенте должен проявляться принцип Олли, изначально предложенный для популяций (плотность популяции, группы организмов имеет некий оптимум, при котором выживаемость отдельных особей повышается, Одум, 1975). Этот принцип, очевидно, приложим к любым сгущениям живого вещества. При превышении оптимума возрастет конкуренция, при низкой плотности — снижается «взаимопомощь». В.И. Вернадский рассматривает биоценоз как один из типов сгущения живого вещества (1978), следовательно, должны существовать экологические механизмы регуляции плотности этих сгущений.

В определении сообщества Ю. Одум рассматривает его как совокупность *популяций*, но также обращает внимание, на то, что «облик сообществ определяется не только разнообразием видов» (читай: составом и количеством видовых популяций, А.П.):

«Различные варианты внутренней организации функционирующих сообществ организмов создают структурное разнообразие сообществ. К ним относятся:

- 1) характер стратификации (вертикальная ярусность);
- 2) характер зональности (горизонтальные подразделения);

-
- 3) характер активности (периодичность);
 - 4) характер пищевых связей (сетевая структура пищевых связей);
 - 5) характер размножения (связи потомков с родителями, клоны и т.п.);
 - 6) характер групповых отношений (стаи, стада);
 - 7) характер совместной деятельности (определяемый конкуренцией, антибиозом, мутуализмом и т.п.)» (Одум, 1975, с. 199).
-

Следовательно, сообщество представляет собой систему различных элементов, а не только видовых популяций. Характер хронологического облика во многом зависит от размеров организмов, поэтому размерные группы гидробионтов являются важными структурными элементами сообщества. От размеров организмов также зависит их метаболическая активность (Шмидт-Ниельсен, 1987). Организмы, принадлежащие к разным видам, в данном сообществе и в данных условиях представлены определенной экоморфой. Физиономический облик сообщества определяет не столько видовая популяция, сколько экоморфа. Так, прикрепленные организмы (экоморфы эфаптона) определяют облик всех наземных сообществ и значительной части водных. По характеру активности во времени также можно выделить некоторые элементы сообществ. Стабильность состава сообществ сильно различается. Например, сообщества зарослей литорали в дневное время значительно обогащаются организмами планктона из пелагической части (Семенченко, 2006). Существует некая группа более или менее постоянных мигрантов, присутствие или отсутствие которой может существенным образом влиять на структуру сообщества.

Трофическая структура, несомненно, является одним из важнейших показателей специфики сообщества. Энергетически оно может быть более замкнутым, включать автотрофных продуцентов и гетеротрофов, либо быть полностью гетеротрофным. Структура сообщества зависит от способа получения энергии извне — либо в виде солнечной или химической, либо в виде готового органического вещества. На наш взгляд не совсем оправдано положение о существовании больших, полночленных сообществ (биоценозов), в которых представлены все трофические уровни, и малых, в которых отсутствуют продуценты (Заика, 1967). Всегда может быть установлено сообщество больше большого и меньше малого, замкнутость которых всегда относительна.

Отдельными элементами сообщества выступают онтогенетические стадии, особенно, если присутствует гетероморфность — представленность различных онтогенетических стадий различными экоморфами. В бентических сообществах континентальных вод в значительной степени представлены именно отдельные онтогенетические стадии

(напр. личинки атмобиионтных насекомых), которые являются лишь частью популяции. Некорректно говорить о «популяционной конструкции» неритического планктона, в значительной мере состоящего из личинок донных животных, как и считать одновидовые таксоцены ларватона «популяциями». Сообщества состоят отнюдь не только из популяций, но скорее из ценопопуляций, таксоценов, экоморфных групп. Например, структура сообществ перифитона может рассматриваться как комбинация более 40 ценоэкоморф (Протасов, 1994), сообществ зоопланктона — 10 экоморфных групп с различным сочетанием способов перемещения и добывания пищи (Крылов, 2005).

Конгрегации организмов (их скопления биотической природы) играют большую роль в структуре сообществ. Такие группы организмов обладают характерными свойствами, здесь имеет место правило эмерджентности. Конгрегации организмов перифитона, такие как друзы прикрепленных двустворчатых моллюсков, могут рассматриваться как отдельные полимерные ценоэкоморфы (Протасов, 1994). Организмы вообще редко входят в сообщество вне своего консортивного окружения (Беклемишев, 1951). Модель сообщества, согласно которой «биотическое сообщество — это любая совокупность видовых популяций, населяющих определенный биотоп» (Одум, 1975) не предполагает разнокачественности популяций отдельных видов. Также она не предполагает и того, что некоторые популяции могут входить в сообщество только при условии их тесной взаимосвязи с другими, поскольку популяции входят в сообщества скорее определенными пулами, нежели по отдельности. Сообщество как специфическая биотическая целостность обладает только ему присущими характеристиками: трофической структурой, устойчивостью, разнообразием, скоростью фиксации вещества и потоков энергии, различиями в значимости отдельных популяций и других подсистем, структурой гильдий, стадиями сукцессии (Пианка, 1981).

Элементы сообществ многообразны, как и связи между ними. Именно связи делают сообщество системой с присущими ей свойствами. Можно говорить о двух основных способах типизации этих связей: «знаковой» системе, определяющей направленность и тип взаимодействия, и биоценотической системе В.Н. Беклемишева, устанавливающей качественные различия связей. Связи в биоценозах могут быть классифицированы по их направленности с определенным знаком: положительные (+), отрицательные (-) или индифферентные (0). Традиционно рассматривается 6 вариантов сочетаний (Одум, 1975; Пианка, 1981): конкуренция (- -), нейтрализм (00), облигатные положительные или мутуализм и необлигатные положительные или протоко-

операция (++)), хищничество, паразитизм (+-), односторонняя выгода при нейтрализме партнера или комменсализм (+0) и отрицательное воздействие при нейтральной реакции партнера (-0).

Конкуренции в системе связей в сообществе придается большое значение. В экологии в определенном смысле это следствие воззрений Ч. Дарвина.

«Борьба за существование неизбежно вытекает из быстрой прогрессии, в которой все органические существа стремятся размножиться.»

Отсюда, так как производится потомков больше, чем может выжить, то в каждом случае должна быть борьба или между особями того же вида, или между особями различных видов...» (Дарвин, 1907, с. 107).

Одной из важных составляющих отбора является конкурентная борьба. Не случайно концепция Г.Ф. Гаузе (1999) о борьбе за существование строится в первую очередь на исследовании конкурентных отношений.

«Мы можем рассмотреть здесь следующий принципиальный вопрос: будет ли один из видов вытеснять другой после того, как вся доступная им энергия микрোকосмоса будет уже захвачена и если да, то до конца ли, в этих условиях один вид вытеснит другой полностью или между ними установится некоторое равновесие?» (Гаузе, 1999, гл. V).

Исследования на экспериментальных популяциях простейших показали, что такое исключение одного вида другим действительно происходит — принцип конкурентного исключения Гаузе, согласно которому «два вида с одинаковыми экологическими потребностями не могут жить одновременно в одном и том же месте — один неизбежно вытеснит другой» (Пианка, 1981, с. 204). Строго говоря, этот принцип не имеет большой прогностической значимости, поскольку его следствие гласит: если близкие виды сосуществуют в одном местообитании, значит они в чем-то различны. Этот принцип был поставлен под сомнение Д. Хатчинсоном (Hutchinson, 1961) при описании так называемого «планктонного парадокса». Он обратил внимание на то, что в достаточно однородной среде сосуществует большое число видов водорослей, хотя все они нуждаются в одних и тех же питательных веществах и световой энергии. Сосуществование многих видов в одном местообитании свидетельствует о наличии не только определенных механизмов коадаптаций, но и положительного взаимовлияния, «взаимопомощи». Это позволяет рассматривать вопрос о существовании нескольких видов в одной экологической нише (Гиляров, 1981, 2002).

Различные элементы сообществ взаимодействуют между собой не хаотично. Идея упорядоченности взаимодействия и занятия каждым организмом и/или их совокупностями

определенного места в природе восходит еще к додарвиновской эпохе естественной истории (Гиляров, 2007). Конкуренция и представляет собой борьбу за сохранения своего места в общей конструкции сообщества. В связи с этим концепция экологической ниши стала одной из ключевых в экологии, хотя вокруг самого понятия и определений ведутся постоянные дискуссии (Одум, 1975; Пианка, 1981; Джиллер, 1988; Левченко, Старобогатов, 1990; Протасов, 2002).

Экологическая ниша — это место (в самых различных аспектах) популяции в сообществе (Джиллер, 1988). Понятие ниши связывают обычно с видовыми популяциями, однако по-видимому, нет ограничений для того, чтобы говорить о структурно-функциональном месте в сообществе и других элементов, например, экоморфных групп. Довольно широкое распространение получила концепция двух состояний видовой ниши, предложенная Г. Хатчинсоном (Одум, 1975). Фундаментальная ниша представляет собой наибольший абстрактный объем, в котором существование той или иной популяции не ограничено конкуренцией с другими видами и абиотическая среда приемлема для обитания. Реализованная ниша представляет собой часть фундаментальной ниши, охватывающей все многообразие оптимальных условий, в которых данный вид обитает (Джиллер, 1988; Левченко, Старобогатов, 1990).

Правомерность введения понятия фундаментальной ниши вызывает сомнение уже потому, что сформировать представления о ней для данного вида можно только на основе интегрального знания о реализованных нишах, т. е. об ответах реальных популяций на те или иные факторы среды. Простое суммирование информации (которая никогда не будет действительно полной), как нам представляется, нарушает принцип эмерджентности. Если говорить о фундаментальной нише, то не о видовой, а об экоморфной, поскольку общий характер условий определяет общую конструкцию тела, поведение, образ жизни, а экоморфа может быть представлена различными, таксономически очень далекими, видами.

Поскольку под фундаментальной нишей понимают все множество условий для того или иного вида, всегда можно найти некоторую область условий, удовлетворяющую требованиям какой-то популяции, которая могла бы здесь обитать. Такой подход породил идею существования незанятых ниш. Формально отвергая понятие «свободная», «незанятая» ниша, но по сути, модифицируя его, В.Ф. Левченко и Я.И. Старобогатов (1990) предложили концепцию лицензий, сравнивая их с незанятыми вакансиями в штатном расписании. Идея «лицензирования» популяций средой также представляется ограниченной, в значительной мере антропо-социальной. Потребности популяций могут существенно изме-

няться, кроме того, живые организмы активно влияют на условия обитания, поэтому не может существовать «лицензий» среды безотносительно их «получателей». Ниша не существует вне экологического единства популяции и среды, в силу чего следует согласиться с указанными авторами, что «понятия свободная, незанятая ниша лишены экологического смысла» (с. 625). Тем не менее, в природе бывают ситуации, когда некоторые ресурсы мало используются, что часто рассматривается как предпосылка возможной успешной интродукции видов-потребителей данного ресурса или её подтверждение (Карпинский, 2009, 2009а). Представляется, что в оценке «незанятости» ниши зачастую не учитывается фактор времени, не только в его экологическом масштабе, но и в геологическом.

Понятие экологической ниши как «гиперобъема» связано с идеей чрезвычайно большого числа ресурсов, факторов, связей в системе популяция—среда. Однако из всех осей гиперпространства ниш выделяют три основных — пространственную, временную и трофическую (Пианка, 1981). Конкурентные отношения чаще всего происходят по этим осям гиперпространства ниш.

Характер и объем ниши определяется не только конкурентными отношениями. Фундаментальное значение в формировании структуры сообществ имеют связи «отрицательно-положительные», то есть (+ -). Чаще всего их связывают с системой хищник—жертва, когда одни популяции существуют за счет других, полностью или частично потребляя другие организмы. Однако, хищничество — лишь один из аспектов таких отношений, в данном случае трофических. К такого рода отрицательным взаимодействиям относятся не только собственно хищничество, но и паразитизм, аллелопатию, т.е. любые отношения, при которых одна группа организмов использует другую как ресурс или объект угнетающего воздействия.

Необходимо отметить существенную в сообществах регуляторную роль хищников. Некоторые организмы, в первую очередь хищники, несмотря на своё формально невысокое обилие, играют важную роль в формировании всей структуры сообщества. Это легло в основу концепции ключевых видов (англ. — *key stone species concept*). Автором этой концепции (Pine, 1969, цит. по Davic, 2003) было отмечено, что эти виды, принадлежащие к высоким трофическим уровням, играют роль, непропорциональную своему обилию, выполняя функцию регулятора разнообразия в сообществе. Например, экспериментальное изъятие из сообщества хищной морской звезды *Pisaster ochraceus* приводит к резкому снижению разнообразия прикрепленных моллюсков за счет роста популяции с их высоким доминированием. Это при-

мер регулирования отношений в сообществе сверху вниз (англ. — *top down*), от верхних трофических уровней к нижним. Потенциальные доминанты в первую очередь становятся объектами питания немногочисленных хищников и таким образом сообщество продолжительное время сохраняет высокую выравненность и высокое разнообразие.

Обоюдоположительное (++) или положительное только для одного партнера (+0) взаимодействие также распространено в сообществах. Однако следует согласиться с Ю. Одумом, который отметил, что «распространение выдвинутого Дарвином представления о «выживании наиболее приспособленных» как важном механизме естественного отбора послужило причиной того, что внимание исследователей преимущественно сосредоточилось на различных проявлениях конкуренции в природе» (1975, с. 296). Для многих организмов само существование невозможно без тесных взаимосвязей с другими организмами, система которых могла сформироваться на основе первоначально менее тесных связей. Здесь можно выстроить цепочку отношений комменсализм—протокооперация—мутуализм. Примером подобного перехода адаптации может быть явление лоцмонирования (Алеев, 1986). Ставрида *Trachurus mediterraneus ponticus* может быть лоцманом, т.е. сопровождать крупных рыб, напр. осетровых. Лоцмонирующая ставрида держится вблизи тела крупной рыбы, находясь в зоне пограничного слоя, что снижает её энергетические затраты на перемещение. Рыба-лоцман (*Naucrates ductor*) постоянно находится вблизи тела крупных рыб. Следующий этап — контактный, у рыбы-прилипалы *Remora remora* уже имеется специальный орган прикрепления — присоска. Следующий этап — прирастание к подвижному живому объекту, иллюстрацией которого может быть пример постоянного прикрепления самцов к телу самок у рыб-удильщиков *Ceratias holbolli*.

Установление тесных мутуалистических отношений способствует выработке сложных поведенческих реакций, изменения морфологии гидробионтов. Некоторые виды рыб из губанов *Labroides* «организуют» в сообществах коралловых рифов настоящие «пункты санобработки» крупных рыб, очищая их покровы, жабры, ротовую полость от паразитов. Чистильщики имеют хорошо выраженную яркую сигнальную окраску. Эту окраску имитируют некоторые рыбы-собачки, которые используют статус неприкосновенности губанов и нападают на рыб, приплывающих на «санобработку» (Шеппард, 1987).

Взаимосвязи и взаимодействие в сообществах сложны, В.Н. Беклемишев (1951) обосновал необходимость формирования целого раздела экологии — симфизиологии, предметом которого должны были стать «все процессы взаимо-

действия между отдельными организмами или биоценозами, и между ними и средой, ведущие к поддержанию живого покрова Земли» (с. 3). Прямые и косвенные симфизиологические или биоценотические связи (по Беклемишеву) представляют собой систему отношений между организмами и/или популяциями, которые изменяют условия обитания (топические связи), доступность и характер пищи (трофические), перемещение в пространстве (форические), создание убежищ и различных построек (фабрические).

Выявление отдельных связей усложняется их взаимодействием. Так, после вселения дрейссены в оз. Онтарио численность брюхоногих моллюсков в бентосе и перифитоне возросла в 4—10 раз (Strayer, 1999). Это объясняется тем, что дрейссена создает дополнительный сложный субстрат (прямая топическая связь), её фекалии и псевдофекалии обогащают трофические ресурсы (прямая трофическая связь). Фильтрационная деятельность этих двустворчатых моллюсков способствовала увеличению прозрачности воды и более интенсивному вегетированию донных водорослей — пищи многих гастропод (косвенная трофическая связь). Однако моллюски-вселенцы отрицательно повлияли на аборигенных двустворок, в основном при непосредственном поселении дрейссены на раковинах последних (топическая связь), не только оказывая механическое воздействие, но конкурируя за пищу (трофическая связь).

В водных сообществах также важны взаимосвязи, основанные на химическом взаимодействии, чему способствует медиаторная функция воды как универсального растворителя. В планктонных сообществах существует тесное взаимодействие, основанное на химических факторах (Задеревев, 2002). Примером взаимосвязи зоопланктона и фитопланктона может быть образование колоний у нескольких видов водоросли *Scenedesmus* под влиянием продуктов жизнедеятельности *Daphnia*, что существенно снижает выедание водорослей ракообразными. Внутри- и межпопуляционные отношения в ассоциациях животных и растений также в значительной мере регулируются химическим взаимодействием. В популяциях кладоцер накопление метаболитов приводило к снижению доли самок. В ответ на экспериментальное увеличение плотности популяции дафний существенно изменялась масса тела, размер кладки, масса яиц, но таким образом, что генеративный рост популяции в целом оставался неизменным. Химическое взаимодействие играет значительную роль в отношениях хищник—жертва. Суточные миграции ракообразных регулируются в том числе и накоплением в светлое время суток метаболитов хищников, которые охотятся в приповерхностной зоне. Продукты жизнедеятельности хищных *Chaoborus* влияют на по-

вышение агрегированности *Daphnia*, что снижает их выедание. Экспериментально показано, что алкалоиды кувшинки желтой препятствуют прикреплению молоди дрейссены к субстрату и образованию друз (Сакевич, Усенко, 2008). Система химической коммуникации организмов предположительно осуществляется сигналами двух типов: продуктами обмена веществ, создавая некий химический фон, и феромонами или же специальными веществами строгой специализации (Шварц и др., 1976).

Необходимость выделения групп, различных по своей ценотической значимости, возникла давно. В середине XIX в. различали две группы — организующие виды и случайные (Logenz, 1858, цит. по Работнов, 1978). Две основные группы ценотипов — эдификаторов (созидателей, строителей сообщества) и ассектаторов или соучастников в построении сообществ различал В.Н. Сукачев (1928, цит. по Работнов, 1978). Для фитоценозов Т.А. Работновым (1978) была разработана система ценотипов. Он рассматривал последние как «типы стратегии жизни», определяемые совокупностью адаптаций, обеспечивающих виду возможность обитать совместно с другими и занимать определенное место в сообществах. Если ценотипы определяют биотические связи, то виды-экосистемные инженеры (Jones et al., 1994, 1997) воздействуют не только на биотические связи, но и на среду обитания.

«Экосистемные инженеры — это организмы, которые прямо или опосредованно изменяют (англ. — modulate) доступность ресурсов для других видов за счет физических изменений биотических и абиотических факторов» (Jones et al., 1994, с. 373).

Можно условно выделить несколько типов элементов сообществ по мере возрастания их ценотической роли: рядовые — доминанты — эдификаторы — экосистемные инженеры. Вопрос о роли отдельных популяций в сообществах может быть сведен к трем концепциям — избыточности и насыщения, линейности или непрерывности, поливариантности. Первая из них постулирует некоторое конечное число элементов сообщества для поддержания его нормального функционирования и избыточности сверх этого. Вторая — напротив, утверждает, что все элементы важны, сколько бы их ни было. (Ее еще называют гипотезой «заклепок», сравнивая с заклепками на корпусе самолета, каждая из которых играет свою роль в надежности всего летательного аппарата. Можно также вспомнить чеховского героя, откручивавшего «лишние» гайки). Третья гипотеза отвергает какую либо связь между числом элементов и интенсивностью процессов в сообществе вообще — связь эта непредсказуема. Рассматривая экспериментальные данные в подтверждении последней концепции, А.М. Гиляров (1996) отмечает роль отдельных видовых популяций, но не указы-

вает на роль различных экоморф, хотя их значение может быть определяющим. Концепция доминирования, основанная только на оценке продуктивности, биомассы популяций недостаточна, поскольку кроме трофических, важную роль в сообществах играют и другие связи, в первую очередь топические. Преобладание одной из популяций по биомассе, продуктивности предполагает некую «победу» в конкурентной борьбе (знаковые отношения (+ -). Однако доминанты, особенно седентарные экоморфы, могут создавать целый комплекс условий для развития других популяций (отношения ++ или +0). Каждая популяция занимает определенное место в сообществе как в соответствии с результатом конкурентных отношений, так и в силу действия положительных взаимосвязей.

Биоценотические отношения не могут строиться только и исключительно на основе отсекающего малоприспособленных и вытеснения неконкурентоспособных. Существование различных организмов предполагает наличие механизмов коадаптации, как в пассивной «буферной», смягчающей конкуренцию форме, так и в форме более или менее активного симбиоза. Идея обособленности ниш базируется на представлениях и существенных различиях между видами, их занимающих. Однако, есть основания считать, что «естественный отбор может работать не только на увеличение различий между экологическими нишами, но и на возрастание их сходства» (Гиляров, 2002, с. 73). Во всяком случае, «микроэволюционный успех» каждого вида в сообществе, который выражается в выживании и отрождении потомства, зависит не только от конкурентных, но и от симбиотических (в широком смысле) отношений. Сообщества, построенные только на антагонистических отношениях, существовать не могут. Это убедительно показано на примере сообществ микроорганизмов (Заварзин, 2006).

Существует несколько так называемых целлюлярных моделей или моделей ячеек, в которых важная роль отводится не конкурентным отношениям, а стохастическим процессам, поскольку ячеистая структура сообществ может заполняться и случайным образом (лотерейные модели, модели основателя сообщества). Согласно лотерейной модели, система всего сообщества может оставаться стабильной, в то время как в разных участках, «ячейках» происходит постоянная непредсказуемая замена одних видов другими (Гиляров, 2002). Помимо конкурентных отношений, важнейшими в формировании структуры сообществ К. Таунсенд (Townsend, 1989) считает выедание и хищничество, внешние нарушения, мозаичность среды.

КОНСОРЦИИ И КОНСОРТИВНЫЕ ОТНОШЕНИЯ

Рассмотрение одного только комплекса биоценологических (симфизиологических) связей не является предпосылкой введения понятия «консорция», и только частный случай, а именно поселение одних организмов *на* или *в* теле других, привело В.Н. Беклемишева (1951) к заключению, что каждый организм обычно входит в состав биоценоза в тесной взаимосвязи с целой группой сопутствующих видов. Он определяет, что топическая связь между двумя видовыми популяциями, входящими в состав одного биоценоза, «заключается в том, что отдельные особи одного из партнеров или вся его популяция в целом видоизменяет физические или химические условия среды в сторону, благоприятную или неблагоприятную для другого партнера» (с. 5). Независимо от В.Н. Беклемишева к понятию консорции пришел Л.Г. Раменский.

«Анализируя биоценозы в аспекте обмена веществ, мы легко приходим к выводу, что помимо синузиев и общеизвестных цепей питания целесообразно выделить также сочетания разнородных организмов, тесно связанных друг с другом в их жизнедеятельности известной общностью их судьбы.

...без выделения и изучения консорций наше знание биоценозов не будет полным и законченным» (Раменский, 1952, с. 186—187).

По мнению Б.А. Быкова (1973), Раменский подчеркивал, что группы тесно связанных организмов формируются при длительном «консорциогенезе», длительном процессе коадаптации. Дальнейшее развитие понятия консортивности и консорции (Работнов, 1969, 1973, 1974, 1978; Быков, 1973; Воронов, 1974; Харченко, Протасов, 1981; Мальцев, 1987; Голубец, 2000; Протасов, 2006) не изменило сути первоначальной концепции². Консорция представляет собой систему тесных взаимосвязей между центральным видом и консортами. Детерминант определяет основные виды взаимодействия и пространственные границы консорции. Консорция должна рассматриваться как система с эмерджентными свойствами. Организм-детерминант, как и сопутствующие виды, входят в систему биоценологических связей в сообществе в составе консорции. Модель консорции можно распространить и на ценоз, в котором есть ярко выраженный доминант-эдификатор. Таким образом, можно говорить о сообществах консортивного типа. В качестве примера консорции приводят такие сообщества, как мидиевая банка (Несис, 1977). Представить существование организма «стерильного», не связанного с некоторым числом

...каждый организм обычно входит в состав биоценоза не сам по себе, а в составе какого-либо консорция.

Беклемишев, 1951, с. 7

² Концепция консорции в понимании Беклемишева и Раменского не нашла широкого распространения в западной экологической литературе (Голубец, 2000).

консортов трудно, однако следует все же полагать, что консортивность не облигатна абсолютно. Определенные ценопопуляции могут входить в сообщество как бы самостоятельно, что и предполагают (для всех популяций) классические модели сообществ (Одум, 1975). Консорция — система биотическая, поэтому вряд ли целесообразно считать её минимальной или элементарной экосистемой (Голубец, 2000). Структура консорции, её общий характер определяют не столько видовые признаки детерминанта, сколько его экоморфа или, точнее, в биоценозе — ценоэкоморфа.

В водоемах Европы и Северной Америки два вида дрейссен (*D. polymorpha*, *D. bugensis*) образуют сложные пространственные поселения не только на инертных субстратах, но и на раковинах живых крупных унионид, а сами униониды как основной детерминант могут принадлежать к различным видам и родам (Харченко, Зорина-Сахарова, 2000; Lewandowski, 1976; Hunter, Bailey, 1992). Важна не видовая принадлежность, а характер ценоэкоморфы, в данном случае — подвижная бентическая раковинонесущая форма и друза прикрепленных раковинонесущих форм. Последняя представляет собой сложный микробитоп для различных более мелких подвижных и прикрепленных форм.

Такая консорция может рассматриваться как двухуровневая: дрейссена образует друзы самостоятельно и без унионид, однако детерминант первого порядка обеспечивает подвижность всей консорции (форическая связь). Моллюск-носитель друзы дрейссены с ее населением (связаны топически), избегая осушения литорали водохранилищ, перемещает все поселение в безопасную зону. В то же время основная трофическая роль принадлежит именно дрейссене — ее ассимиляция почти вдвое выше, чем унионид (Харченко, Зорина-Сахарова, 2000). Сложные пространственные поселения прикрепленных организмов, таких как друзы дрейссен, представляют собой привлекательные местообитания для других организмов (олигохеты, личинки насекомых, брюхоногие моллюски и др.).

Для оз. Лукомского показано (Дрейссена., 1994), что при возрастании численности моллюсков в друзе до 80 экз. богатство консортов возрастало, а затем стабилизировалось. Биомасса консортов была на порядок выше биомассы бентоса на окружающем друзу грунте (порядка сотен и десятков г/м², соответственно).

«Агрегация может усиливать конкуренцию между особями за корм или жизненное пространство, однако это неблагоприятное следствие агрегации более чем уравновешивается тем, что она способствует выживанию группы в целом. У особей, объединенных в группу, по сравнению с одиночными нередко наблюдается снижение смертности в неблагоприятные периоды... поскольку группа способна изменять микроклимат или микросреду в благоприятном для себя направлении» (Одум, 1975, с. 268—269).

Обнаружена тесная положительная корреляция между биомассой дрейссены в друзах и численностью некоторых видов олигохет (Дрейссена., 1994).

Это положение, известное в экологии как принцип Олли, предполагает существование некоторой оптимальной плотности организмов, а также механизмов её регуляции. Принцип Олли можно распространить не только на одно-видовые популяции, но и на консорции. Обилие консортов не может превышать ёмкости консортивной среды. Степень облигатности консортивных связей может быть различной. Тесные симбиотические отношения могут кардинально изменять общую конструкцию экоморфы. Такова, к примеру, консорция нескольких бактерий-эндосимбионтов малощетинкового червя *Olavius algarvensis*, обитающего в верхнем слое донных отложений в Средиземном море (Woyke et al, 2006, цит. по Гиляров, 2007).

В консорцию входят организмы различных размеров, которые сами могут стать центрами консорций. Голубец М.А. (2000) прямо отмечает, что «каждая большая (в первую очередь автотрофная) консорция есть система меньших, ядрами которых являются консорты» (с. 49). Консортивные структуры распространены не только в сообществах бентоса и перифитона, где организмы сравнительно крупные, но и в планктоне. Распространенной формой эндобионтной консорции является сожительство планктонных инфузорий и зеленой водоросли *Chlorella vulgaris*. Разнообразны по составу эпибионтные консорции ракообразных и прикрепленных инфузорий и коловраток (Николаев, 1987). Колониальная инфузория *Ophrydium versatile* в оз. Нарочь образует колонии диаметром от несколько десятков мм до 10 см. В теле инфузорий присутствуют только зеленые водоросли *Ch. vulgaris*, однако между клетками в слизи обнаружено около 100 видов других водорослей: в центре колонии — диатомовые, далее от центра — сине-зеленые, на поверхности — снова диатомовые, но уже других видов (Михеева, Макаревич, 1985). Эта консорция также рассматривается как двухуровневая: детерминантом является инфузория, ближайшим симбионтным консортом — хлорелла, консортами второго уровня — другие водоросли, обитающие в слизи. В ирландских озерах в колониях этой же инфузории, помимо эндобиотической водоросли *Ch. vulgaris*, обнаружено 25 видов диатомовых, 2 вида зеленых и 3 вида синезеленых водорослей (Eaton, Carr, 1980). По данным Е.М. Парталы (2003), в сообществах перифитона Азовского моря на домиках балануса (центр консорции), отмечено более 100 видов водорослей и животных, из которых с центральным видом связаны: 41 — прямой топической связью, 40 — косвенными топическими, 1 — прямой тро-

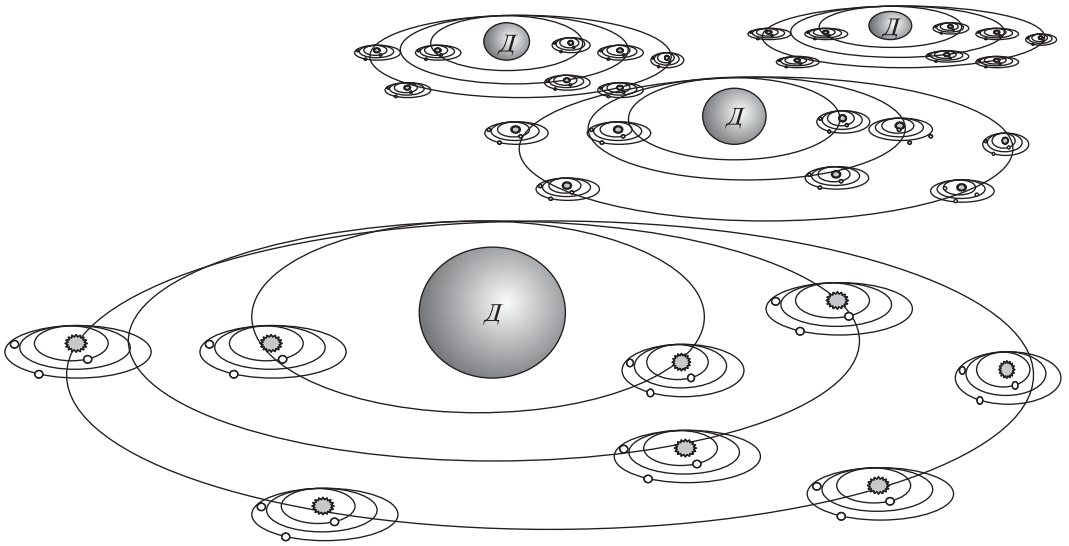


Рис. 7.2. Планетарная модель консорциев. Д — детерминант консорции (пояснения в тексте)

фической, 21 — косвенной трофической и 1 — прямой формической связью.

Высшие водные растения изменяют условия среды и делают их пригодными для обитания организмов перифитона там, где в их отсутствие это было бы невозможно, например, в водоемах с заиленной литоралью. В горных тропических потоках и водопадах растения из семейства *Rodostemaceae* образуют своеобразную консорцию в условиях каменистого дна и скорости течения 1–2 м/сек. (Odinetz et al., 1998). Благодаря присутствию этих растений формируется довольно богатое сообщество, в которое входят насекомые из 31 семейства 9 отрядов.

Большое значение в понимании самой концепции консорции и её принципиальной структуры имеет визуализация, адекватная графическая схема. Классической считается графическая модель консорции и консортивных связей В.В. Мазинга (1966), представляющая собой концентрическую структуру и гипотетическую систему связей между членами консорции. Графическую модель консорции целесообразно разделить на две подмодели (рис. 7.2, 7.3). Первая, её условно можно назвать «планетарной», демонстрирует основные положения концепции относительно взаимного расположения и влияния членов консорции и отношения между консорциями. Крупные детерминанты, обладая большей «силой притяжения», могут удерживать вокруг себя большие системы «планет»-консортов, «орбиты» которых могут располагаться ближе или дальше от детерминанта. У консортов могут быть системы спутников, а последние могут становиться центрами консорций низшего порядка. Однако, при всей многоступенчатости, роль основного детерминан-

та выражена в наибольшей степени. Таких «планетарных систем» может быть множество. Они создают «галактику» — сообщество. Некоторые «орбиты» могут пересекаться, т.е. консорты могут входить одновременно в разные консорции. Космические аналогии и параллели, безусловно, касаются только самых общих характеристик системы, условные «орбиты» консортов совсем не аналогичны действительным орбитам, т.е. траекториям движения планет.

Вторая подмодель необходима для того, чтобы показать направленность, характер и силу связей. Она показывает очень важный момент, а именно — сгущение связей, возрастание их силы и разнообразия в пределах консорции по сравнению со связями межконсортивными. Консорция всегда является сгущением биоценологических связей.

Каждая особь в составе консорции не может иметь всего состава консортов, отмеченных в популяциях данного вида, и возникает вопрос о полночленности консорции (Работнов, 1973). Этот вопрос важен в связи с возрастанием числа инвазий чужеродных видов. Есть все основания полагать, что в давно существующих природных биоценозах консорции «туземно-полночленны» (Работнов, 1973), однако вряд ли можно предположить, что обычно ограниченное число особей, для которых инвазия первична, могут перенести в новые биоценозы консорцию, характерную для вида, в полном составе. Вопрос об успехе инвазии в

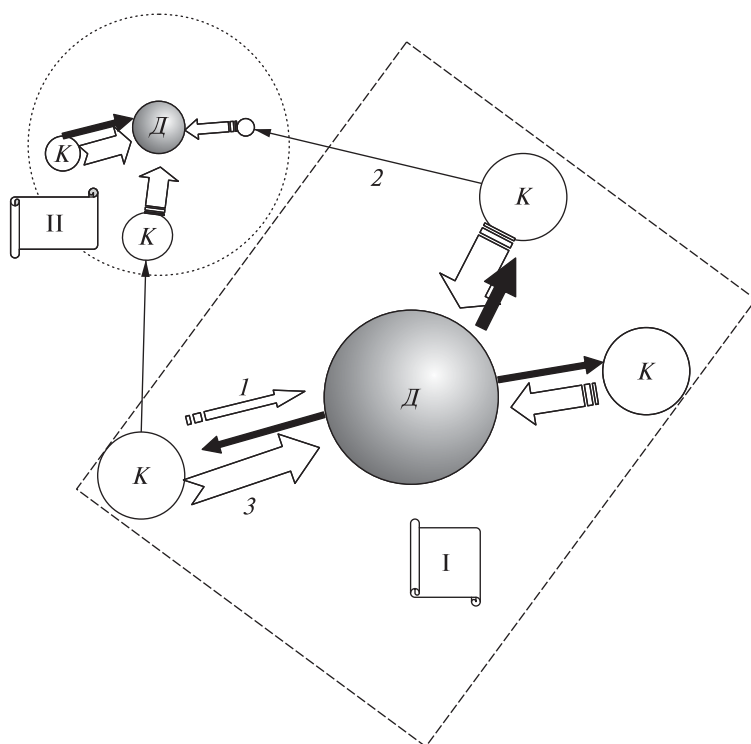


Рис. 7.3. Графическая модель связей в консорциях I (обведена прямоугольником) и II (обведена кругом). Д — детерминанты консорций, К — консорты; 1, 2, 3 — различные типы связей; размер стрелок условно передает силу связей

связи с «полночленностью» переносимых консорциев изучен недостаточно.

Основными предпосылками образования и существования индивидуальных и ценогических консорциев являются, с одной стороны, способность эдифицирующей формы или вида изменять условия среды, а с другой — способность консорциев адаптироваться, находить благоприятные условия для обитания в области влияния эдификатора. На примере веслоногих ракообразных (Марченков, 2001) было показано, что эдифицирующая форма может предоставлять вполне определенное и довольно ограниченное количество основных типов микробиотопов. В данном случае, в индивидуальной консорции — это поверхность тела, узкие трубчатые и соединенные с внешней средой полости, относительно замкнутые полости и мезобионтное существование, когда часть тела симбионта находится в теле, а часть во внешней среде.

Консортивная система — это система взаимосвязей между организмами, в которой достаточно «строго» распределены функции и возможности. Консорты пользуются предоставляемым биогенным биотопом, а детерминант, в свою очередь, определенным образом улучшает среду обитания консорциев (табл. 7.1).

Относительно пространственных границ консорции, вполне можно согласиться с М.А. Голубцом (2000), что ее границы определяются границами объема, занятого детерминантом с ближайшими неподвижными и/или подвижными консортами. Этот объем рассматривается как «ближайшее жизненное пространство» (Хайлов и др., 2005), куда входит объем самих детерминанта и консорциев и объем водной среды, заключенный между частями тела или колонии, организмами конгрегации. Но, по мнению Б.Г. Александрова (2008), в ближайшее жизненное пространство следует включать весь объем «в пределах контура его структурных элементов плюс объем воды, активно вовлекаемый в процесс жизнедеятельности» (с. 266). И все-таки пространством консорции, очевидно, следует считать именно пространство контура элементов (пространство статическое); пространство, облавливаемое фильтраторами (пространство динамическое), следует считать функционально доступным пространством ценоза.

Центральным видом консорции могут быть как автотрофные, так и гетеротрофные организмы (Харченко, Протасов, 1981; Мальцев, 1987). Трофические отношения, безусловно, являются одними из важнейших в сообществах, однако в водных сообществах (в значительно большей мере, чем в наземных) распространены не только пастбищные, но и детритные цепи питания. Первичный источник пита-

ния может быть вообще не связан с жизнедеятельностью центрального вида.

В концентральной схеме консорции консорты различаются лишь по степени функционально-энергетической удаленности от детерминанта. Более сложную и дифференцированную схему классификации консортов предлагает В.И. Мальцев (1987). Согласно этой типизации, консорты связаны непосредственно с особью детерминанта. Супраконсорты связаны с ценопопуляцией детерминанта. Третью группу составляет так называемые «посетители». На примере консорций с детерминантами в виде высших водных растений (манник, телорез) автор проводит разделение: личинки хирономид отнесены к собственно консортам; к супраконсортам — пиявки, брюхоногие моллюски; к «посетителям» — рыбы. По нашему мнению, система биоценоtiche-

Таблица 7.1. Характер кондиционирования среды в консорции (Харченко, Протасов, 1981; Протасов, 2006, с дополнениями)

Тип связи	Характер кондиционирования среды
Топические	<p><i>А. Детерминант как «биотоп»</i> Предоставление для поселения поверхности тела, колонии. Предоставление внутренней среды*. Образование полостей, ходов, промежутков между частями тела или организмами в колониях и конгрегациях. Предоставление поверхности тела для поселений седентарных организмов-консортов, которые, в свою очередь, усложняют пространственную структуру для подвижных форм</p> <p><i>Б. Детерминант — модификатор среды</i> Изменение режима турбулентности и других гидродинамических условий. Изменение кислородного режима и других химических характеристик среды. Затенение, изменение режима освещенности. Изменение термических условий. Изменение геометрии, структуры основного субстрата, накопление детрита, фекалий, пеллет, псевдофекалий, отторгаемых покровов и посмертных остатков</p>
Трофические	<p>Непосредственное потребление некоторых частей тела. Потребление выделений, отторгаемых частей тела. Влияние на степень доступности внешних источников пищи. Трансформация пищевых объектов, увеличение доступности пищи. Накопление трансформированной пищи (фекалий, псевдофекалий, детрита). Накопление отмерших организмов, отторгаемых частей тела, отмирающих тканей, используемых как пища</p>
Фабрические	<p>Создание убежищ за счет биологического материала детерминанта и членов консорции</p>
Форические	<p>Перемещение, способствующее расселению консортов. Перемещение, способствующее избеганию негативных факторов и условий. Перемещение, улучшающее трофические условия консортов. Перемещение, обеспечивающее реализацию жизненных циклов</p>

* Здесь, по-видимому, следует сделать оговорку, что консорциогенез представляет собой область «нормальной» экологии, система паразит—хозяин, очевидно, имеет свои особенности, представляет собой «патологический» вариант консорции.

ских связей В.Н. Беклемишева (1951) остается наилучшей основой определения структуры консорций. Выделение супраконсортов, консортов n -го порядка, представителей различных концентров не может быть однозначным. Организмы могут объединяться прямыми трофическими, но косвенными топическими связями, т.е. при разных критериях оценки степень их близости к детерминанту различна. Например, в сообществах с доминированием дрейссены, одним из наиболее часто встречаемых видов является пиявка *Eryobdella octoculata* (Протасов, 1994), которая не связана с детерминантом трофически, однако топические условия, создаваемые дрейссеной в ее пространственно сложных поселениях, определяют благоприятные трофические условия для пиявки, поскольку формируют благоприятные топические (прямые связи) для пищевых объектов хищника. Следовательно, эту пиявку следует отнести к близким консортам, а не супраконсортам.

Консорция и концепция живого вещества В.И. Вернадского. Разнообразное по характеру, свойствам живое вещество биосферы распределено далеко не равномерно. Существуют его сгущения и разрежения и консорции являются элементарными ценотическими сгущениями живого вещества. Именно на консортивном уровне происходят первичные явления глобальной средообразующей деятельности живого вещества. Любые исследования водных сообществ необходимо проводить с учетом возможной роли консорций, хотя о средообразующей роли гидробионтов, факторах консорциогенеза пока известно очень мало.

Явление консортивности в экотопических группировках гидробионтов и биомах проявляется в различной степени. Безусловным лидерами являются биогермовый и гидротермальный биомы. Доминирующие в них формы не только детерминируют существование эндосимбиотической консорции, определяющей трофические связи, но и создают условия для существования богатых эктоконсорций.

Консорция должна рассматриваться как система с определенными эмерджентными свойствами. Можно предположить, что эволюция в таких консорциях, как коралловый полип и зооксантеллы, вестиметиферы и серобактерии происходила не только на уровне отдельных популяций, но и целостной системы. Вероятно, отбор может идти на уровне целостных консорций. Общность судьбы организмов определяется именно коэволюцией, а определенная устойчивость состава консорций свидетельствует о существовании механизмов их воспроизведения.

ЗНАЧИМОСТЬ ВИДОВ В СООБЩЕСТВАХ. КОНЦЕПЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ СТРАТЕГИЙ

Одним из основных положений дарвиновской теории эволюции является положение о заложенной в каждой популяции способности к неограниченному росту и постоянно действующих в окружающей среде механизмах ограничения этого роста. «Уменьшите преponу, смягчите истребление, хотя бы в самых малых размерах, и численность вида почти моментально возрастет почти до любых размеров», — писал Ч. Дарвин (1907, с. 109). В то же время он указывал, что характер приспособления тех или иных видов в достижении максимальной численности различны: «буревестник несет всего одно яйцо и однако полагают, что это самая многочисленная птица на земле» (там же). Многие виды исключительно плодовиты, но обилие их популяций может быть невелико.

Как писал Л.Г. Работнов (1978), еще в XIX веке исследователи растительных сообществ отмечали не только различную количественную представленность тех или иных видов, но и их ценоотическую значимость, различную способность к изменению среды. Это применимо не только к растительным сообществам. В изучении структуры сообществ широкое распространение получила концепция доминирования, указывающая на некоторую, характерную для каждого сообщества, последовательность значимости видов (Баканов, 2005).

Одним из первых попытался дифференцировать организмы по самым общим признакам их участия в жизни сообществ Дж. Маклеод (MacLeod, 1884, цит. по Миркин и др., 2001). Он разделил растения на «капиталистов» и «пролетариев». Организмы с «капиталистической» жизненной стратегией основную часть энергии тратят на соматическую продукцию, обеспечивающую накопление запасов питательных веществ, относительно продолжительные жизненные циклы, биоценоотический «успех» за счет стабильного существования. Но при этом они не устойчивы к сильному внешнему воздействию. Жизненная стратегия «пролетариев», наоборот, строится на высокой скорости размножения и способности быстро заполнять свободное пространство. Популяции довольно легко восстанавливаются после сильного внешнего воздействия. Заметим, что любая классификация значимости видов не определяет того, что какая-то стратегия лучше, нет всеобщего понятия «успеха». Успехом популяции может считаться её выживание и появление новых генераций.

В середине 1930-х годов Л.Г. Раменский предложил триангулярную классификацию ценобиотических типов, в которой были выделены виоленты, эксплеренты и пациенты.

Растения (и другие организмы) с различными требованиями к среде произрастают вместе в некоторых средних условиях как бы в порядке компромисса, конкурируя между собой, используя и дополняя друг друга.

Раменский, 1935, с. 37

Необходимость выделения ценобиотипов состояла в том, что «от проблемы к чему и в какой мере приспособлены организмы и ценозы следует отличать вопрос о том *как и какими способами* (выделение наше, А.П.) они приспособлены» (Раменский, 1935, с. 37). Предлагая фитоценологическую классификацию, Л.Г. Раменский, тем не менее, воспользовался сравнениями из животного мира. Виолентов (лат. *violentia* — склонность к насилию) он сравнивал со львами, эксплерентов (лат. *explere* — наполнять, заполнять) — с шакалами, пациентов (лат. *patientia* — терпение) — с верблюдами. Эти сравнения сразу делают понятным характер стратегии. Виоленты, «силовики» по Раменскому, завоевывают место в ценозе за счет жизненной силы, высокой конкурентоспособности. Пациенты, напротив, в условиях со скудными ресурсами либо в условиях сильного воздействия виолентов поддерживают существование популяций за счет различных адаптаций, позволяющих им переживать неблагоприятные условия (многими исследованиями показано, что это не «любители» скудных условий, а те, кто может такие условия переносить (Работнов, 1978)). Эксплеренты, благодаря способности к интенсивному размножению, быстро захватывают освобождающиеся пространства, осваивают ресурсы. Таким образом, была предложена система жизненных стратегий, т.е. общего характера приспособлений к условиям обитания. Вслед за Т.А. Работновым (1978) необходимо подчеркнуть, что ценобиотипы или жизненные стратегии имеют динамическое содержание. Одни и те же виды в разных условиях, в разных сообществах могут придерживаться разной стратегии. При этом та или иная стратегия требует различных адаптаций, которые могут проявляться скорее на экоморфном уровне или уровне жизненных форм, а не быть строго видоспецифичными. Например, виолентность разных видов деревьев определяется именно тем, что они все принадлежат к древесной экоморфе.

Таким образом, Л.Г. Раменский ввел понятие ценобиотипов (или жизненных стратегий) прежде всего исходя из отношений в сообществе, ставя во главу угла вопрос о том как именно складывается этот «компромисс сосуществования».

Через 40 лет после Л.Г. Раменского, не зная о его работах, практически такие же три стратегии предложил Дж. Грайм (Grime, 1974, 1979). Организмы с разными типами стратегий были названы конкурентами, стресс-толерантами и рудералами (лат. *ruderalis* — сорный). Под стрессом он понимал нехватку ресурсов или действие сил, ограничивающих возможность их получения, воздействие неоптимальных физических условий; под нарушениями — неселективное выедание, физические нарушения за счет биотических (напр. вытаптывание) или абиотических факторов. Выделение жиз-

ненных стратегий определяет сочетание условий обитания организмов: слабый стресс (большое количество ресурсов) и слабые нарушения благоприятны для конкурентоспособных, *Competitors*; такое же количество ресурсов, слабый стресс, но сильные нарушения — для рудералов, *Ruderals*; сильный стресс и слабые нарушения — для устойчивых к стрессу, *Stress-tolerants*.

На процесс отбора в формировании жизненных стратегий обратили внимание Р. Макартур и Е. Уилсон (MacArthur, Wilson, 1967). Любая популяция при достаточном количестве ресурсов может расти экспоненциально, численность её будет стремительно возрастать до тех пор, пока не появится преграда, о которой говорил Ч. Дарвин. Далее возможны следующие варианты: если ресурс исчерпан, обилие популяции резко снижается (динамика численности такой популяции описывается пилообразной кривой). Рост популяции останавливается по достижении равновесного состояния с ресурсами. Для описания такого S-образного роста популяции можно использовать так называемое логистическое уравнение, впервые предложенное как модель роста народонаселения в 1838 г. бельгийским математиком П.-Ф. Ферхюльстом (Verhülst 1838, цит. по (Гиляров, 1990):

$$\frac{dN}{dt} = r_{\max} N \left(\frac{K - N}{K} \right),$$

где N — численность популяции, r — константа экспоненциального роста, K — численность, предельная для данных условий среды.

Таким образом, если $N = K$, то $r = 0$, при достижении численности, предельной для данных условий среды, рост прекращается. Эти параметры логистического уравнения и стали символами двух стратегий, вернее — двух полюсов условного градиента стратегий. K -стратегия связана с отбором, направленным на повышение выживаемости, активное, но сбалансированное потребление ресурсов в условиях стабильной численности, при сильном воздействии конкуренции; r -стратегия определяется отбором, направленным прежде всего на повышение скорости роста популяции в начальный период увеличения ее численности. Сформировались представления, что r -отбор — это отбор, направленный на высокую плодовитость, быстрое достижение половой зрелости, короткий жизненный цикл, способность к быстрому распространению в новые местообитания, относительно малые размеры особей, а также способность к переживанию неблагоприятных условий в криптическом состоянии. K -отбор — это отбор на конкурентоспособность, повышение защищенности от биотических факторов, возрастание вероятности выживания каждого потомка, на

развитие более совершенных внутрипопуляционных механизмов регуляции численности (Гиляров, 1990). К-*r*-градиент сравнивают с «капиталистами» и пролетариями» Маклеода (Миркин и др., 2001). Все 3 концепции довольно хорошо совпали: К-стратеги, конкуренты Грайма, капиталисты Маклеода, виоленты Раменского; *r*-стратеги, рудералы, пролетарии; эксплеренты, стресс-толеранты, пациенты — составляют три группы — С/К, R/г и S-стратегий, соответственно (Ильяш и др., 2003).

Однако трудно согласиться, что высокая плодовитость может сама по себе определять конечный успех популяции и вида. Выживание как многочисленных, так и малочисленных потомков определяется факторами абиотической среды и биотическим взаимодействием, механизмами адаптации и наличием ресурсов для дальнейшего развития. В связи с этим жизненная стратегия вряд ли может базироваться на одной, хотя и важной характеристике — скорости размножения — высокой у *r*-стратегов и низкой у К-стратегов (Одум, 1975).

Само понятие стратегии (греч. *στρατηγία* — наука об искусном, ведущем к успеху, ведении войны) предполагает многоплановость и значительное разнообразие адаптационных механизмов и возможностей. Стратегии можно характеризовать по достаточно большому количеству параметров и признаков (табл. 7.2).

Важно подчеркнуть, что выигрывая в одном, популяция проигрывает в другом. Нельзя **одновременно** быть и верблюдом, и львом, и шакалом. Увеличение виолентных свойств неизбежно приводит к снижению пациентности и наоборот. Жизненная стратегия — это совокупность биологических возможностей, проявляющихся в определенных условиях.

Можно рассмотреть жизненные стратегии в двух основных координатах условий среды: градиенте доступного ресурса и градиенте степени нарушения среды обитания (рис. 7.4, *a*), в каждом из которых можно выделить минимум по две области (по принципу «много — мало»). Всего таких областей образуется четыре (рис. 7.4, *b*). В области *a* значительны нарушения и скудны ресурсы. Примером таких местообитаний могут быть открытые пляжи морских побережий или крупных озер, граничащая с океаном зона флота коралловых рифов, морская нейсталь. Сильные и мало-предсказуемые по периодичности нарушения вызывают здесь гидродинамические процессы, также определяющие отсутствие аккумуляции органических веществ, т.е. общую бедность ресурсов. Условия в целом можно рассматривать как экстремальные.

В области *β* нарушения также значительны, однако много ресурсов. В некоторых случаях именно нарушения и внеш-

Таблица 7.2. Сравнительная характеристика условий обитания и жизненных стратегий (по Гиляров, 1990; Миркин и др., 2001; Халаман, 2008, с дополнениями)

Характеристика, признак	С/К	S	R/г	Е
Общая характеристика используемых ресурсов	Богатые	Бедные	Богатые	Крайне бедные
Общая характеристика степени нарушения среды обитания популяций	Низкая	Низкая	Высокая	Очень высокая
Плодовитость	Низкая	Высокая / низкая	Высокая	Низкая
Половое созревание	Позднее	Позднее	Раннее	Раннее
Скорость индивидуального роста	Малая	Малая	Высокая	Малая
Жизненные циклы	Длинные	Длинные	Короткие	Короткие
Размеры (относительно других членов сообщества)	Крупные (доминант)	Средние, мелкие	Мелкие	Мелкие
Сопrotивляемость стрессам, нарушению среды	Слабая	Сильная	Слабая	Сильная
Тип реагирования на стресс, внешнее воздействие	Морфологический	Физиолого-биохимический	Морфологический, физиологический	Физиологический, поведенческий
Переход в криптические состояния	Нет	Нет	Есть	Есть
Собственная подвижность, форезия (мобильность в пространстве)	Отсутствует / слабо выражена	Слабо выражена	Выражена	Выражена
Образование конгрегаций	Редко (на суше) часто (в гидросреде)	Редко (на суше) часто (в гидросреде)	Часто	Редко
Эврибионтность	Низкая	Высокая	Высокая	Высокая
Вероятность занятия в сообществе места и роли эдификатора	Очень высокая	Средняя / низкая	Низкая	Равна 0

нее воздействие определяют появление новых ресурсов. Примером таких условий могут быть твердые ювенильные поверхности в эвтрофных водоемах. Незанятый субстрат является важным ресурсом для организмов, образующих обрастание в море или пресных водоемах. Субстрат появляется в водоеме как следствие каких-либо малопредсказуемых процессов, может иметь антропогенный характер, быть временно внесенным в воду.

В области γ низкий уровень нарушений и богатые ресурсы. Эта область наиболее благоприятна для жизни. Но сразу можно предположить, что эти условия привлекательны для многих, а значит здесь могут возникнуть напряженные конкурентные отношения. Такие условия могут скла-

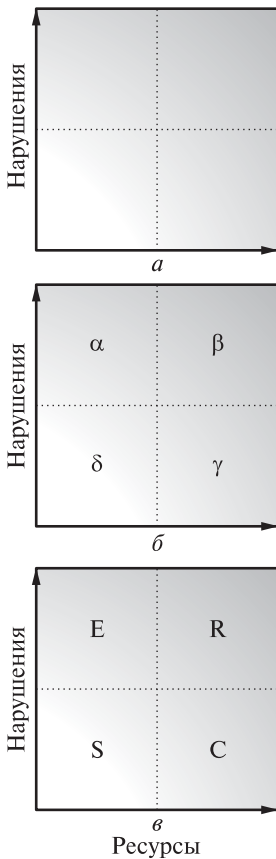


Рис. 7.4. Жизненные стратегии в градиенте условий среды обитания (по-яснения в тексте)

дываться в закрытой от волнового воздействия литорали, в мезотрофных зонах глубоководной морской бентали. В этой области должен существовать некоторый баланс богатства ресурсов и нарушений, поскольку без динамичности среды накопление чрезмерного количества вещества может привести к ухудшению условий. И наконец область δ , в которой слабы нарушения и скудны ресурсы. Таковы условия в бентали олиготрофных участков океана, в гипolimнионе озера.

Указанные комплексы условий будут способствовать отбору определенных жизненных стратегий (рис. 7.4, в). Эксплеренты (R, r-стратеги) занимают область условий β . Так, новые субстраты в воде заселяются многочисленными мелкими, быстро размножающимися организмами перифитона. Часто именно эксплеренты своей жизнедеятельностью подготавливают условия для существования виолентов. В условиях стабильных, богатых ресурсами (область γ), благодаря своей конкурентоспособности преимущество получают виоленты (K-стратеги).

Область условий δ занята пациентами (S-стратегии). Стратегия пациентности отнюдь не предполагает отказа от возможности воспользоваться случайным возрастанием обилия ресурсов. Так, останки животных, попадающих на дно океана, подвергаются быстрой деструкции. В эксперименте 50 кг рыбы на дне Тихого океана было «скелетезировано» менее чем за 3 недели при участии огромного (по меркам абиссальных сообществ) скопления животных (Smith, Demopoulos, 2003).

Область условий α по существующей триангулярной классификации жизненных стратегий не имеет своего «хозяина». Ресурсы здесь скудны, поэтому эту область могли бы занять пациенты, однако условия здесь для них слишком неустойчивы. Частые и непредсказуемые нарушения могли бы использовать рудералы, однако здесь слишком бедны ресурсы. Целесообразно ввести новую категорию — стратегию типа E, обозначив её как стратегию экстремалов. Как видно из таблицы 7.1, по некоторым характеристикам экстремалы ближе всего к пациентам, что и понятно в силу обитания в условиях с бедными ресурсами. С другой стороны, имеется сходство с эксплерентами, так как действует отбор нестабильной среды. Существует точка зрения, что сочетание сильного стресса и сильных нарушений, т.е. минимальных ресурсов в сочетании со слишком значительными нарушениями, несовместимо с выживанием любой популяции (Ильяш и др., 2003). Однако, если рассматривать два фактора — ресурс и нарушение в определенном градиенте (рис. 1, а, б), диапазон ресурсов для экстремалов такой же, как и для пациентов, а диапазон нарушений — как для эксплерентов. Следовательно, дело не в уровне нарушений или количестве ресурсов, а в их специфическом сочетании.

Показательный пример экстремальных условий и формирования специфических сообществ экстремалов приводит Ю.П. Зайцев (2008а). В очень широких масштабах, повсеместно, на всех морских побережьях образуются группировки прикрепленных организмов на скалах, омываемых морской водой в зоне заплеска. В период осушки перифитон здесь представляет собой сухую темную пленку. Она состоит в основном из водорослей, которые на воздухе пребывают в криптическом состоянии. Переход в криптическое состояние представляет собой одну из возможных адаптаций к экстремальным условиям.

Жизненная стратегия — характеристика прежде всего ценотическая, поскольку в разных условиях у одного вида могут быть разные стратегии. На примере нескольких видов беломорского обрастания была проведена (Халаман, 2008) количественная оценка соотношения разных типов стратегий. Такая оценка трех стратегий по 5-балльной шкале и 9 признакам показала, что мидии (*Mytilus edulis*) имели следующий «портрет» жизненной стратегии: $C_5S_3R_3$, асцидии *Styela rustica* — $C_9S_1R_1$, из чего можно сделать вывод, что второй вид гораздо больший виолент. На первый взгляд это довольно неожиданно, поскольку имеются данные, что именно мидии являются наиболее вероятным ценозообразователем в сообществах прибрежного морского макроперифитона (Брайко, Долгопольская, 1974; Ошурков, 1985). Однако оказалось, что в условиях Белого моря мидия остается доминантом в сообществе только в довольно нестабильных условиях (например, при периодическом распреснении), а при постоянной солености и достаточной стабильности других факторов доминирует асцидия (Халаман, 2005; 2008), т.е. последняя более успешна в сообществе именно в условиях, характерных для виолентов.

Виолентность часто трактуется в прямом смысле слова, причем с негативным оттенком (Миркин и др., 2001). Однако виолентные виды не только «захватывают», «вытесняют», но и создают дополнительные местообитания для многих других организмов. Они часто становятся центрами богатых консорциев, причем не только индивидуальных, но формируют сообщества консортивного типа (Протасов, 2006).

Исследования сообществ перифитона (Протасов, 1994; Скальская, 2002) показали, что существуют значительные различия в сообществах в зонах естественных температур и в зонах, подверженных влиянию подогретых сбросов тепловых и атомных электростанций. В первой группе биотопов доминантом и эдификатором сообществ выступала дрейссена (*Dreissena polymorpha*), во второй — мшанки из рода *Plumatella*. Подвижные формы были представлены личинками хирономид и других насекомых, олигохетами, нематодами, ракообразными.

Дрейссена обладает хорошо выраженными виолентными свойствами: это довольно крупный долгоживущий моллюск, создающий мощные конгрегации в виде щеток или друз, однако имеет и эксплерентные свойства — высокую плодовитость, пелагическую личинку, позволяющую занимать различные субстраты вдали от родительских поселений. Пациентные, а тем более экстремальные свойства выражены довольно слабо, хотя, закрыв раковину, моллюски могут долго переносить неблагоприятные условия, напр., снижение содержания кислорода, кратковременное обсыхание. Мшанки также обладают определенной виолентностью, создают на субстрате довольно большие, толщиной в несколько сантиметров колонии, могущие служить микробиотопом для подвижных форм, обладают эффективным седиментационным аппаратом. Эксплерентная стратегия определяется продуцированием большого количества плавающих вегетативных почек — статобластов, у которых выражена и экстремальная стратегия, поскольку оболочка позволяет им переносить самые неблагоприятные условия. Относительно быстрый рост колоний мшанок также определяется эксплерентной стратегией, причем в данном случае — в экстремальных условиях (высокая скорость течения, аномально высокие — до 38 °С — температуры).

Оценка жизненных стратегий доминантов исследованных сообществ перифитона по трехбалльной шкале, проведенная экспертным путем — для дрейссены выглядит как $C_3R_2S_1E_0$, для мшанки — $C_2R_2S_2E_1$ и позволяет видеть, что возрастание роли одной стратегии происходит за счет снижения роли других.

Гидробионты получают дополнительную возможность разнообразить жизненные стратегии за счет гетеротопии, которую можно рассматривать как еще одну адаптацию жизненной стратегии. Целые экотопические группировки (перифитон в первую очередь) в формировании сообществ зависят от поступления на субстрат пелагических личинок, спор, молодых, активно перемещающихся особей. Около 70 % видов морских организмов, обитающих в бентали и перифитали, имеют пелагические стадии онтогенеза (Thorson, 1950).

В сообществах планктона существуют свои особенности проявления жизненных стратегий. В эксперименте (Федоров, Ильяш, 1991) было показано, что одни микроводоросли, выделяя при высоких концентрациях метаболиты, подавляющие рост других популяций водорослей, проявляют ярко выраженную виолентность, другие устойчивы к токсичным метаболитам, и медленно увеличивая свою плотность, проявляют хорошо выраженную стратегию пациентов.

Эффективность той или иной стратегии можно рассматривать в разных аспектах, однако первый уровень оценки ее

эффективности — это сам факт присутствия популяции в сообществе. Поэтому вряд ли можно согласиться с тем, что «виды, никогда не достигающие высокого обилия — это неудачники в борьбе за существование, у которых нет четко выраженных признаков ни одной из стратегий» (Василевич, 1987, с. 373). Какое бы место ни занимала та или иная популяция в сообществе, в ней заложен потенциал значительного роста, только препоны развития различны. Присутствие популяции в сообществе — это успех ее стратегии.

Каждому типу сообществ соответствует своя комбинация жизненных стратегий их видовых популяций, экоморфных групп. Говоря о виолентных сообществах, мы имеем ввиду структуру с хорошо выраженным доминантом-эдификатором или сообщество консортивного типа, М-типа. Это, мидиевая или устричная банка, заросшая высшими водными растениями литораль. Сообщества пациентные — это сообщества с невысокими показателями обилия, если формально доминант и имеется, он не играет эдифицирующей роли. Примером могут служить сообщества глубоководного бентоса. В сообществе рудералов могут быть хорошо выраженные доминанты, однако отличительная черта сообществ — высокая динамичность, они быстро образуются и быстро исчезают. Примером могут служить сукцессионные стадии перифитона на чистых, незанятых субстратах, начальные стадии формирования сообществ бентоса в водохранилищах. В сообществах экстремалов низкое разнообразие, очень малые показатели обилия.

Нельзя обойти вопрос жизненных стратегий и при рассмотрении сукцессионных процессов. Если выстроить ряд от азойного пространства до сформировавшегося сообщества, то в процессе сукцессии можно проследить последовательную смену основных жизненных стратегий. Первыми поселенцами могут быть только экстремалы, далее вероятнее всего поселение и развитие эксплерентов, которых сменяют виоленты, или пациенты, в зависимости от обилия ресурсов.

Если считать, что каждая популяция обладает собственной стратегией, одним из вариантов сочетаний 4-х типов, то α -разнообразие стратегий (их богатство) должно быть равно количеству популяций. Полагать так нас заставляет концепция экологической ниши, поскольку значительная часть характеристики ниши — это и есть характеристика жизненной стратегии.

Вопрос о жизненных стратегиях может рассматриваться в различных аспектах. Наиболее важен ценотический аспект, в связи с выяснением не только значимости популяции или экоморфной группы в сообществе, но и возможностью установить путь, каким та или иная популяция завоевывает свое место в экосистеме.

Всякий результат,
к которому приводит
причина,
повторяющаяся
так часто, что самый
множитель
представляется нам
столь же
неопределенным, как
дикарю число волос
на его голове, наш ум
в состоянии постигнуть
только как результат
некоторого медленного
процесса.

Дарвин, 1983, с. 281

ИЗМЕНЕНИЕ СООБЩЕСТВ В ЭКОЛОГИЧЕСКОМ ВРЕМЕНИ. СУКЦЕССИИ

Любая биологическая система имеет пространственные границы и временные. Последнее выражается в последовательности и продолжительности биологических процессов во взаимосвязи с изменениями условий среды. Время одномерно, однонаправленно и необратимо. Разнообразие биологических процессов во времени и их связи с процессами, происходящими в среде, обуславливает относительность биологического и экологического времени, что выражается в разной скорости процессов в отдельных системах. В целом, это еще одна составляющая биотического разнообразия в биосфере. Существует два типа изменений биотических сообществ во времени: циклические и поступательные. Первые во многом определяются повторяемостью природных явлений — сменой времен года, сезонов, суток и т.п. Необратимости времени не противоречит и то, что в природе существует множество циклических процессов, ибо поступательность процессов во времени абсолютна, а цикличность — относительна. Существует дробная система классификации изменений ценозов во времени, применяемая для растительности. В качестве основных различают три класса динамики ценозов: нарушения, сукцессия и эволюция (Миркин и др., 2001).

Поступательное изменение экосистем, называемое экологической сукцессией³, имеет несколько ключевых характеристик: упорядоченность, направленность, предсказуемость, возрастание биотического контроля над условиями среды, терминальность (Одум, 1975; Маргалеф, 1992). Основы учения об экологической сукцессии были заложены Ф. Клементсом (Clements, 1916, цит. по Одум, 1975) и одним из основных положений было то, что сукцессия есть процесс терминальный, сообщество приходит ряд сукцессионных стадий к заключительной фазе — климаксу, равносному, достаточно устойчивому состоянию в условиях данного местообитания. В дальнейшем это положение было существенным образом дополнено Г. Найколсом и А. Тэнсли в концепции поликлимакса (Миркин и др., 2001) и Р. Уиттекером в теории мозаичного климакса (Реймерс, 1992). Согласно последней, в природе существует некая мозаика климаксовых экосистем в соответствии с особенностями локальных условий (Уиттекер, 1980). Мера сходства в этом спектре мозаики достаточно условна, поэтому степень мозаичности либо континуальности климаксовых сообществ имеет клинальную природу, постепенность переходов.

³ Понятие сукцессии в целом связано с необратимым развитием. Например, Г.А.Заварзин (2003, 2007) пишет о биосферной биогеохимической сукцессии в эволюционном времени.

«Экологические сукцессии наблюдаются всюду вокруг нас: в лабораторных культурах, ... в обрастающих новых поверхностях, погруженных в воду, подобных корпусу кораблей» (Маргалев, 1992, с. 161).

Существует положение о том, что экосистемы сохраняют свою биоценотическую целостность на разных этапах развития при смене видов (Зимбалева, 1981). Биоценоз, «неповторим аналогично особи и аналогично ей претерпевает возрастные изменения» (с. 159), характер происходящих изменений присущ ему как целому.

Нет однозначного мнения, является ли сукцессия атрибутом жизни сообщества или экосистемы, то есть затрагивает только биотическую часть экосистем или в сукцессионных процессах участвует и косное вещество. Ю. Одум считает, что это развитие экосистем, по Р. Риклефсу (1979), Р. Уиттекеру (1980), И.А. Шилову (2000) сукцессия — процесс глубоко биоценотический. Очевидно, что разные по структуре системы должны по-разному изменяться во времени. Можно считать, что сукцессия — это континуально-дискретный процесс последовательной смены сообществ в определенных условиях, который приводит к относительно устойчивому состоянию экосистемы. Вряд ли вообще можно абсолютно разделять процессы ценотические и экосистемные, и Г.А. Заварзиным верно отмечено, что «при сукцессии наблюдается не только последовательная смена видов и их ассоциаций, но и изменение косной составляющей экосистемы» (2007а, с. 335). Смена сообществ представляет собой видимую часть процесса глубоких изменений во всей экосистеме. Факторы сукцессионных изменений могут быть различными, однако преобладающие процессы, особенно в предклимаксовом и климаксовом состоянии, имеют биотическую природу. Из 24 важнейших характеристик экологической сукцессии, приводимых Ю.Одумом (1975), только два аспекта касаются неорганического биогенного вещества, остальные — энергетики, структуры, функционирования собственно сообществ. Сукцессия может рассматриваться как процесс самоорганизации сообщества. Во времени «сохраняются такие структурные системы, которые в наибольшей мере способны влиять на будущее состояние ценой наименьших энергетических затрат» (Виноградов, Шушкина, 1983, с. 633). Хотя представить регулирование «будущих состояний» достаточно трудно, сукцессия происходит в целостной системе и все последовательные стадии взаимосвязаны.

Циклические и поступательные изменения в сообществах имеют широкий пространственно-временной спектр и могут связываться между собой различными способами. Принцип последовательной смены сообществ во времени справедлив как для экосистемы большого водохранилища,

так и для обрастания поверхности корпуса судна, экспериментального субстрата. Под сменой сообществ обычно понимают значительную его перестройку, прежде всего связанную со сменой доминирующих видов и форм. Внутри циклических процессов, например годовых циклов, происходят малые сукцессии, такие как колонизация организмами перифитона появляющейся весной высшей водной растительности и развитие эпифитных сообществ. Именно поступательный необратимый характер малых сукцессий делает каждый новый цикл своеобразным, отличным от предыдущих.

Существует, однако, другая точка зрения на поступательные и циклические процессы в экосистемах, фактически отвергающая концепцию сукцессии как процесса поступательного и терминального (Левченко, Старобогатов, 1990). Согласно этой теории, любая терминальная стадия рано или поздно заканчивается и сукцессия из поступательного процесса превращается в циклический. Процессы с очень длительными климаксовыми стадиями рассматриваются как «заторможенные» сукцессионные субциклические процессы. Необратимый же, поступательный процесс рассматривается как эволюционный. Однако представляется, что эволюцией экосистем могут быть названы не любые поступательные процессы, происходящие в них, а только приводящие к изменению ключевых характеристик: типа метаболизма, экоморфной структуры, основных биоценологических связей и т.п. Кроме того, даже самые крупные перестройки в пределах одной экосистемы вряд ли можно назвать эволюцией, аналогично тому, как в видовой эволюции участвуют популяции, а не отдельные особи. Другими словами, эволюция экосистем — это процесс, приводящий к формированию новых типов экосистем, в свою очередь формирующих новые биомы. Таковы были изменения в гидроэкосистемах в архее, когда островки циано-бактериальных матов с зонами кислородного метаболизма были пионерами в эволюции экосистем кислородной биосферы. Понятие эволюции экосистем как любого поступательного изменения лишено смысла еще и потому, что существенные изменения в экосистеме приводят к образованию новой экосистемы. Сама по себе «смерть» одной экосистемы и формирование на её месте другой не может рассматриваться как эволюционный акт.

Очень важный аспект развития, а именно преемственность, не столько вытеснение старого новым в процессе сукцессий, сколько накопление и взаимопроникновение элементов и явлений, отмечен Г.А. Заварзиным:

«Однонаправленная эволюция или сукцессия — историческая последовательность — обусловлены не столько заменой компонентов, сколько их наложением на ранее имевшиеся системы. Процесс саморазвития аддитивен» (Заварзин, 1999, с. 26).

Этот принцип является важным, если не основополагающим при рассмотрении временных изменений любого масштаба — от сезонной сукцессии до эволюции биосферы. При всем разнообразии сообществ и экосистем, характера и скорости процессов в них, для каждого типа сообществ существует определенная специфика экологического времени и характера как циклических, так и поступательных процессов.

Если скорость экологических процессов измерять временными интервалами от одного существенного изменения до другого, то очевидно, что в пелагиали крупные перестройки в сообществах, связанные с суточными миграциями организмов, происходят во много раз чаще, чем в глубоководной океанической бентали. Экосистемы коралловых рифов кажутся довольно стабильными во времени, однако и здесь имеют место внешние катастрофические нарушения, после которых начинаются сукцессии восстановления (Сорокин, 1990). Одной из характеристик гидротермальных экосистем является их относительная недолговечность, возникновение новых гидротерм и формирование новых сообществ неизбежно связано с сукцессионными процессами (Биология гидротермальных..., 2002). Прибрежные шельфовые экосистемы, пространственно чрезвычайно разнообразны, различного характера и типов процессов во времени. В высоких широтах сильнее, чем в тропиках выражены циклические сезонные явления. Антропогенные биотопы часто представляют собой биотопы временные, подвижные, что накладывает отпечаток на сукцессионные процессы их сообществ.

Сукцессию можно рассматривать не только с точки зрения смены сообществ, но и в плане изменения соотношения продукционных и деструкционных процессов. Для климатических экосистем характерна сбалансированность продукции и деструкции (Одум, 1975). Однако в пелагических экосистемах океана происходит последовательная смена источников биогенных элементов (Виноградов, Шушкина, 1983). Часть первичной продукции образуется за счет непосредственного выноса биогенных элементов в эвфотическую зону из глубинных слоев, эта доля уменьшается от 80—90 % в молодых сообществах в районе апвеллингов до 4—5 % в «зрелых» сообществах океанических зон. Для количественной оценки сукцессионной стадии предложен индекс зрелости сообществ:

$$\Theta = \lg \Sigma R/P_p,$$

где ΣR — суммарная деструкция всеми организмами сообщества, P_p — чистая первичная продукция.

Начальная стадия сукцессии океанических сообществ — это период создания условий для их дальнейшего развития.

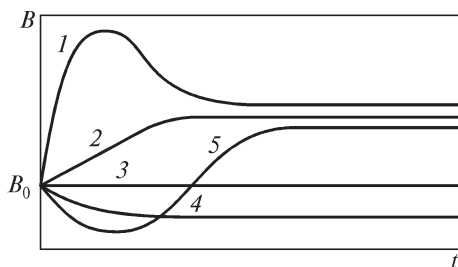
Молодое сообщество — это сообщество в период «цветения» водорослей. Продукция резко преобладает над деструкцией. Показатель Θ составляет около $-0,5$ (от $-0,7$ до $-0,2$). В равновесном сообществе происходит смена продукционной фазы на деструкционную. Продукция и деструкция уравниваются. Индекс зрелости близок к 0 (от $-0,2$ до $+0,2$). В развитом сообществе биомасса и продукция фитопланктона продолжает снижаться, высока продукция бактериопланктона. Возрастает биомасса зоопланктона. Индекс зрелости составляет от 0,2 до 1, т.е. деструкция в 10 раз превышает продукцию. В зрелых сообществах⁴ показатель Θ достигает 1—2, трофические цепи максимально длинные. В деградирующих сообществах биомасса очень мала, как и продукция. Сообщество обедняется и качественно, и количественно. Получив некоторое количество биогенов в зоне апвеллинга, сообщество даёт вспышку продукции и затем постепенно угасает, перемещаясь с водными массами из неритической зоны в океаническую.

В природе мы наблюдаем преимущественно терминальные состояния и именно они определяют облик сообществ разных типов. Однако возможность появления новых биотопов позволяет проследить этапы их заселения и дальнейшего развития сообществ. Так, наблюдения при создании новых водохранилищ позволили установить довольно закономерную последовательность смены сообществ в бентосе и перифитоне (Мордухай-Болтовской, 1955, 1961; Скальская, 2005). При создании водохранилища условия обитания гидробионтов сильно изменяются: увеличивается объем водоема, снижается скорость течения, возрастает волновое перемешивание, появляются ветровые течения и сейши, снижается мутность, происходит накопление седиментов на дне, в том числе и аллохтонной органики, идет переработка органических веществ на затопленных территориях, уровень режим больше зависит от технических, а не природных факторов. Вслед за изменениями условий происходят изменения биотической части экосистемы.

Обзор данных по динамике процессов в бентосе крупных волжских водохранилищ позволили сделать обобщения, которые легли в основу классической, однако несколько упрощенной модели сукцессии (Мордухай-Болтовской, 1955, 1961):

⁴ Авторы называют их «близкими к климаксным», однако при такой высокой относительной деструкции сообщество живет практически на «старых запасах» и угасание процессов неизбежно. Климаксными (если вообще можно говорить о климаксе в общепринятом смысле подвижных, динамичных, крайне слабо выраженных пространственно океанических сообществ можно назвать, малопродуктивные сообщества гигантских антициклональных круговоротов океана.

Рис. 7.5. Типы динамики биомассы зообентоса при сукцессии водохранилищ (по Скальская и др., 2005)



1. Формирование бентоса в крупных равнинных водохранилищах происходит за 3—5 лет. Только в прибрежье оно задерживается из-за медленного развития растительности.

2. Первая стадия — разрушение реофильных ценозов. Оно происходит довольно быстро, в течение одного года, на следующее лето начинается массовое развитие гетеротопных насекомых — личинок хирономид, в основном мотыля *Chironomus plumosus*.

3. Через год ценозы хирономид сменяются сообществами гомотопных организмов — олигохет, моллюсков. На третий—четвертый год начинается стадия постоянных ценозов. Общее обилие снижается.

4. Первоначальное заселение водохранилищ за счет биостока в ходе его заполнения практически не оставляет следов.

5. Характер затопленных наземных угодий почти не имеет значения ни для заселения хирономидами, ни далее — олигохетами. Существенно лишь наличие древесных остатков для организмов перифитона.

Эти заключения были сделаны на основе исследований нескольких средневожских водохранилищ. Однако при рассмотрении более обширного материала было предложено гораздо больше моделей сукцессии бентических сообществ (Скальская и др., 2005). Первый тип (рис. 7.5) имеет хорошо выраженную стадию вспышки развития личинок хирономид, т.е. соответствует модели Мордухай-Болтовского. В Каунасском водохранилище биомасса личинок хирономид на этой стадии достигала 600 г/м². В Волгоградском водохранилище на первом году существования мотыль развивался слабо и повышение биомассы происходило за счет развития бокоплавов. Второй тип формирования бентоса связан с плавным и постепенным увеличением биомассы, такие процессы наблюдались в Воткинском, Дубоссарском, Фархадском водохранилищах. Третий тип иллюстрирует практически несущественные изменения, например, если водохранилищем становится водоем озерного типа. Четвертый тип — снижение биомассы, был характерен для Иркутского водохранилища. Однако снижение затем может смениться повышением, что произошло в Братском водохранилище (пятый тип). В соответствии с тем или иным типом

начального развития более поздняя квазистационарная стадия формируется при разном уровне биомассы.

В Рыбинском водохранилище (заполнение происходило в 1941—1947 гг.) первичное эвтрофирование продолжалось до 1955—1956 гг., период низкой продуктивности отмечен с середины 1950-х годов до начала 1960-х, вторичное эвтрофирование — уже в начале 70-х годов (Лазарева, 2005).

В планктоне в первые годы создания днепровских водохранилищ наблюдались вспышки численности личинок дрейссены, хотя формирование её крупных поселений в бентосе происходило в более поздний период (Плигин, 1989).

В формировании перифитона Рыбинского водохранилища выделено 3 этапа (Скальская, 2002). Первый период при доминировании личинок хирономид *Glyptotendipes* (до 98 % общей биомассы) продолжался до середины 1950-х годов. Биомасса достигала 70 г/м². Второй период был связан с доминированием *Dreissena polymorpha*. Этот период продолжался около 25 лет. Период максимума развития популяции дрейссены пришелся на 1981 год, т.е. через 13 лет после освоения ею всех плесов водохранилища. Биомасса достигала 3,8 кг/м². Третий период связан с развитием полимиксных ценозов, в доминирующий комплекс которых входят дрейссена, мшанки, губки, личинки хирономид, олигохеты.

Сукцессии сообществ перифитона в волжских водохранилищах проходили иначе, чем бентоса. В частности, в Рыбинском водохранилище были затоплены большие массивы леса, которые представляли собой благоприятный биотоп для поселений организмов перифитона. Бенталь в водохранилищах постепенно приобретает характер, типичный для этого типа водоемов, а именно происходит перераспределение донных отложений, аккумуляция оседающей взвеси. Перифиталь разнообразна и богата в начале существования водохранилища, это затопленная наземная растительность — от кустарников до больших деревьев. Впоследствии происходит её разрушение и заиление твердых субстратов, «бентизация» биотопов. В этой связи интересным представляется одно наблюдение, сделанное нами на оз. Гославском (система Конинских озер, средняя Польша). Использование этого озера в качестве охладителя электростанции привело к повышению уровня воды. Остатки прибрежной высшей водной растительности (стебли тростника) в связи с этим оказались на глубине около 1,5 м в 200—250 м от берега и за несколько лет они, безусловно, подверглись бы деструкции, если бы не оказались защищенными плотными друзами дрейссены. Эти друзы над поверхностью илов мы обнаружили при подводном наблюдении. Таким образом, биотический фактор способствовал увеличению продолжительности существования перифитали.

В водохранилищах происходят сукцессионные изменения и в фитопланктоне. На начальных этапах основу сообществ составляют синезеленые водоросли. Обилие их достигает уровня цветения, причем это явление может наблюдаться буквально в первый год наполнения водохранилища, как это было в Киевском, где биомасса синезеленых водорослей в пик цветения достигала 600 г/м^3 (Гидробиологический режим..., 1967). Площадь, занятая зонами цветения (биомасса более 20 г/м^3) постепенно снижается по мере развития экосистем водохранилищ. В днепровских водохранилищах в 1960-х годах они занимали 50–95 %, в 1970–80-х — 4–15 %, в 1990-х — 3–16 %. Сократились относительно начальных стадий становления водохранилищ запасы синезеленых водорослей: в Киевском водохранилище в 3–17 раз, Кременчугском — в 2,5–6,6 раза, в Каховском — в 11–14 раз, причем именно за счет снижения обилия синезеленых водорослей (Щербак, 1998).

Изменения в бактериопланктоне отражают общий характер продукционно-деструкционных процессов в водохранилищах. Начальная стадия формирования экосистемы водохранилища характеризуется бурным развитием бактериопланктона вследствие активной деструкции органических веществ в водоеме при затоплении. В первый год существования Кременчугского водохранилища численность сапротрофных бактерий достигала $32\,000 \text{ кл/см}^3$ (Михайленко, 1999). Максимальное же развитие бактериопланктона приходилось на третий год функционирования водохранилищ, в том же водохранилище численность бактериопланктона достигала 10 млн кл./см^3 .

Большие возможности изучения динамических процессов в водных сообществах открывают экспериментальные методы, использование микро- и мезокосмов, экспериментальных субстратов. Исследования сообществ перифитона с помощью методов экспериментальных субстратов (ЭС) позволило достаточно подробно исследовать процессы сукцессии (Дуплаков, 1933; Брайко, 1985; Протасов, 1994; Парталы, 2003; Шарапова, 2007; Artificial..., 1982). Более того, если рассматривать сообщества обрастания на антропогенных субстратах как «всегда как бы возникающие заново» (Брайко, 1985; Брайко, Долгопольская, 1974), кратковременные сукцессионные процессы являются характерными для перифитона, более, чем для других группировок (Ottens, Willemse, 1988).

Первые фазы формирования биотической группировки на субстрате связаны с адгезией микроорганизмов на твердой поверхности (Звягинцев, 1973). Однако микроорганизмы контактируют не только непосредственно с твердым субстратом, но и с различными адсорбированными ве-

ществами, в том числе и органической природы. Еще Зобелл (ZoBell, 1933, цит. по Звягинцев, 1973; Раилкин, 1998) показал, что процесс бактериальной адгезии происходит как в минимум, в два этапа. Первый этап связан с непрочным или временным прикреплением, на втором формируются более прочные связи микроорганизмов с субстратом. Процесс заселения поверхности микроорганизмами активен лишь частично, «установлено, что многие подвижные культуры микроорганизмов не могут противодействовать своим движением силе адгезии» (Звягинцев, 1973, с. 2) и в то же время имеются данные о важной роли локомоторного аппарата микроорганизмов в заселении субстрата (Раилкин, 1998). Поселения микроорганизмов, так называемые бактериальные пленки, формируются быстро — в течение нескольких часов или даже меньше. Достаточно быстро поселяются также диатомовые водоросли (Горбенко, 1977) и становятся субстратом, на которых оседают различные расселительные формы беспозвоночных (личинки, геммулы, статобласты и др.).

Как отмечает В.Д. Брайко (1985), в Черном море основу сообществ макроперифитона на антропогенных субстратах создают седентарные формы — усоногие раки, гидроиды, туннелки, двустворчатые моллюски. В разные периоды тот или иной вид становится доминантом и определяет общий габитус сообщества и его пространственную структуру, т.е. происходит смена сообществ, сукцессия. Следует отметить, что мидиевая стадия сукцессии перифитонных сообществ наступает во второй половине лета, независимо от того, когда начинается экспозиция ЭС — в феврале или в начале июня. Только при очень короткой экспозиции ЭС, с конца июня до сентября в сообществе «не успевает» сформироваться структура с доминированием мидий (Брайко, Долгопольская, 1974). Таким образом, конечная стадия сукцессионного процесса определяется не столько процессами, происходящими в сообществе перифитона, сколько поступлением потенциальных поселенцев извне, в данном случае личинок мидии.

В Белом море (Кандалакшский залив) на первых стадиях формируется несколько вариантов сообществ, в зависимости от времени года, локальных особенностей биотопа: сообщество водорослей или гидроидов, сообщество мшанок и седентарных мелких полихет (*Spirorbis*), сообщество баланусов. Далее образуются и могут существовать в течение нескольких лет сообщества, в которых доминируют мидии (*Mytilus edulis*), хиателлы (*Hiatella arctica*), асцидии, губки. В верхних слоях воды сукцессия завершалась в течение 17—40 месяцев (Ошурков, 1985). Другими видами, которые могут занимать лидирующее положение, быть эдификаторами и длительное время формировать относительно устойчивые

климаксовые сообщества, являются асцидии *Styela rustica* или двустворчатый моллюск *Hyatella arctica* (Халаман, 2005).

Совершенно иные «фигуранты» сукцессионного процесса в Азовском море (Турпаева, 1977). В мае наблюдается совместное заселение субстратов личинками гидроидных полипов *Perigonimus megas* и усоногих раков *Balanus improvisus*. Через месяц первый покрывает весь субстрат и приподнятым над субстратом, ветвящимся столоном перекрывает поселения баланусов. Далее заметным элементом этого олигомикстного сообщества становятся сидячие инфузории, их поселение на гидроидах имеет сложную стратифицированную пространственную структуру. В июне в сообществе появляется хищный голожаберный моллюск *Tenellia adspersa*, который питается в основном гидроидами и сувойками. Затем начинает развиваться мшанка *Boverbankia imbricata*, которая поселяется не только на субстрате, но и на столонах гидроида. В июле начинают оседать личинки краба *Rhitropenopeus harrissii*, что способствует снижению пресса хищника тенеллии на гидроида, колонии которого к осени опять становятся доминирующими. Процесс сукцессии в целом определяется последовательностью поступления личинок из планктона и это значит, что процессы сукцессии в перифитоне во многом зависят от сукцессии в планктоне.

В связи с периодичностью появления личинок перифитонтов в планктоне, а затем их оседания, развитие сообществ перифитона также носит сезонный характер. Личинки разных видов оседают при разной температуре, определяя очередность появления и развития разных видов в составе перифитонных сообществ и обуславливая сукцессию (Зевина, 1972; Турпаева, 1977).

В континентальных водах лишь у некоторых организмов перифитона и бентоса имеются облигатно пелагические расселительные стадии. Тем не менее, заселение незанятых субстратов происходит именно из толщи воды, за счет активного дрейфа, перемещения. Многие формы на ранних стадиях развития довольно подвижны, активно перемещаются в воде, напр., личинки хирономид, ручейников.

Если в сообществах морского перифитона чаще всего выделяются сукцессионные серии сообществ, в которых хорошо выражено доминирование и эдифицирующая роль отдельных видов и форм, то в пресных водах исследователи часто выделяют две стадии, смену которых нельзя назвать собственно сукцессией — стадию качественных изменений и стадию количественной динамики обилия (Дуплаков, 1933; Скальская, 2002; Шарапова, 2007).

При рассмотрении процесса сукцессии особо отмечается, что она в первую очередь определяется обусловленностью последующих стадий, жизнедеятельностью организ-

мов предыдущей стадии (Морское обрастание..., 1957; Раилкин, 1998). Однако это только одна из моделей сукцессий, хотя существует множество примеров, показывающих ее широкое распространение в природе (Одум, 1975; Уиттекер, 1980; Farrel, 1991). Известны модели сукцессии, основанные на взаимодействии между членами сообщества или между ними и вселенцами (Миркин и др., 2001; Connel, Slatyer, 1977). Согласно первой, организмы сообщества своей жизнедеятельностью подготавливают условия для последующей стадии сукцессии. Так, формирование бактериально-водорослевой пленки на субстрате часто рассматривается как необходимое условие заселения субстрата макроформами и формирования сообществ макроперифитона (Раилкин, 1998). Согласно второй модели, более поздние поселенцы довольно хорошо приспосабливаются к малому количеству наличных ресурсов при их распределении между уже имеющимися популяциями.

Согласно третьей модели, более поздние стадии сукцессии определяются более медленным развитием организмов по сравнению с доминирующими на ранних стадиях сукцессии. Они способны завоевывать лидирующее положение постепенно, медленно, определяя следующую стадию сукцессии. Может быть предложена также четвертая модель агрессивности, когда более поздние поселенцы активно захватывают жизненное пространство и пищу. Вторжение многих организмов развивается именно по такому «сценарию», например, вселение гребневика *Mnemiopsis leidy* в Черное море существенным образом изменило всю трофическую структуру пелагической подсистемы (Северо-западная..., 2006).

Можно предположить разные механизмы сукцессии, связанные со степенью и характером взаимодействия. Популяция одного вида или нескольких видов близких жизненных форм становятся доминирующими, сменяя предыдущего доминанта, и такая смена приводит к смене всего облика сообщества. Распространенность представления именно о таком механизме сукцессии отражается и в её определении: «Сукцессия — это результат взаимодействия организмов в сообществе, приводящий к замещению одних доминирующих видов другими» (Брайко, 1985, с. 51, курсив наш, А.П.).

Для сообществ гидробионтов, в частности перифитона, сейчас можно говорить о нескольких моделях сукцессионного процесса. Две основные стадии в сукцессионном процессе морского обрастания выделяет А.И. Раилкин (1998) — стадии микро- и макрообрастания, в пределах которых происходит развитие сообществ «по типу экологической сукцессии» (с. 34). Таким образом, сукцессии рассматриваются как неоднородный процесс. Несомненно, размеры поселенцев имеют большое значение, однако конечная ве-

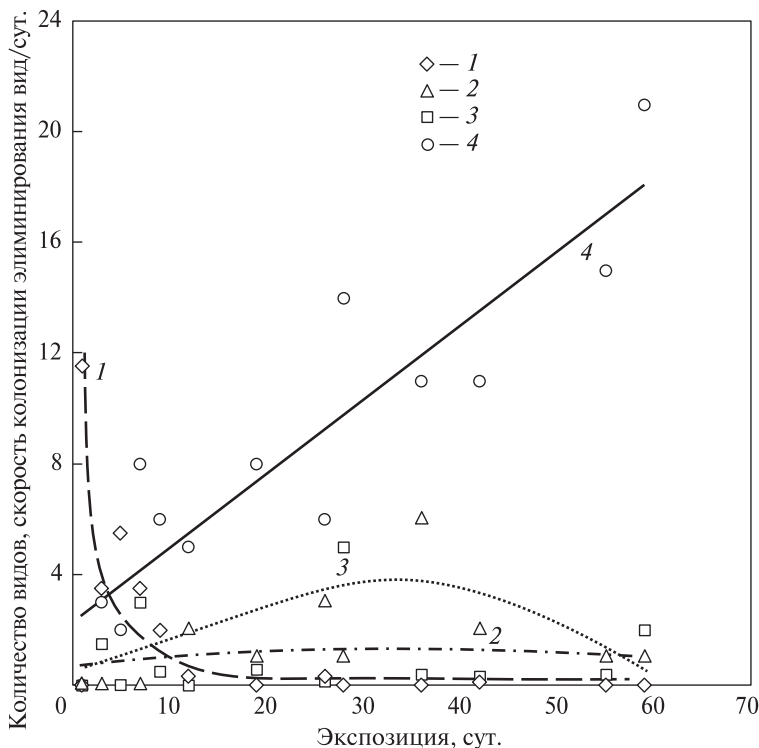
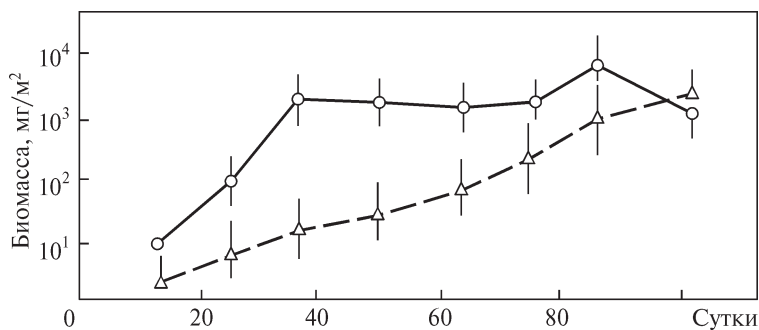


Рис. 7.6. Скорость колонизации (1), элиминации (2), число возвратившихся видов перифитона (3), число видов элиминированных в данной экспозиции, но отмеченных при любой другой экспозиции ранее (4). Рассчитано по данным Дуплакова (1933, табл. 2)

личина бактериально-водорослевой пленки (порядка 10-1000 мкм) вполне сопоставима с размерами личиночных стадий макроформ. Последние постоянно присутствуют и в сообществах, где доминируют макроформы, следовательно, выделение двух стадий по размерному принципу носит скорее методический характер, нежели принципиально важный экологический.

Модель сукцессии сообществ перифитона из двух стадий — изменений качественных и количественных, была предложена С.Н. Дуплаковым (1933). Он отмечает, что в условиях оз. Глубокого уже на 10—12 сутки на экспериментальных субстратах встречались практически все виды, характерные для данного сообщества. Однако он не отметил, что многие виды затем элиминируются, т.е. процесс весьма условно можно разбить на 2 фазы. Следует скорее говорить о некотором равновесии процессов заселения и элиминации (рис. 7.6). Пересечение кривых скоростей колонизации и элиминации приходится на 10—12 сутки, что говорит об установлении равновесия. Важно отметить, что количество видов, зафиксированных всего один раз, составляет 45 % всего списка видов во всех экспозициях субстратов. Процесс высоко динамичен и можно говорить только о некотором равновесном состоянии, а не о четко различимых статичных фазах сукцессии. Тем не менее, состав организмов, образующих ядро сообщества, в котором и происходят ко-

Рис. 7.7. Динамика изменения биомассы беспозвоночных на экспериментальных субстратах в зоне подогрева (сплошная линия) и в зоне естественных температур (пунктир)



личественные изменения, остается довольно стабильным в течение всего летнего периода.

Одна из наиболее распространенных — модель замещения, когда на смену одним доминирующим видам или жизненным формам приходят другие, изменяя облик сообщества таким образом, что сукцессионный процесс выражается в габитуальной смене сукцессионных серий. С.Н. Дуплаков (1933) отмечал последовательную смену поселений прикрепленных протистов нитчатыми водорослями, после отмирания которых на субстрате снова доминировали простейшие.

Несколько (не обязательно всегда последовательных) стадий выделяет в сукцессии сообществ обрастания в Белом море В.В. Халаман (2005, 2008): стадия формирования бактериальной пленки, стадия сообществ короткоживущих организмов, стадия сообществ долгоживущих организмов. Последние могут поселяться непосредственно на свободных поверхностях, т.е. облигатной последовательности группировок нет, процесс сукцессии представляет собой не цепочку, а сеть возможных состояний.

В основе одной из моделей сукцессии в перифитоне (Скальская, 2002) лежит концепция взаимосвязи жизненных циклов гидробионтов и факторов среды. Само существование жизненных циклов определяется биологической природой, а их проявление — факторами среды. Поскольку циклы различны, но запускаются сходными факторами (в основном температурой), создается последовательность развития популяций. В целом, такая модель вполне адекватна сезонным сукцессиям. Автор сравнивает процесс сезонных сукцессий с колесом, а «маршрут» колеса со спиралью.

Состав организмов в данном биотопе определяет «набор» жизненных циклов и специфику сукцессии в разных условиях. Наши исследования в районе Трипольской ГРЭС (Каневское водохранилище) на двух точках с разным термическим режимом показали, что сукцессионный процесс сообществ перифитона протекает очень по-разному. В конце июня—начале июля в зоне естественных температур уже на 12-е сутки экспозиции численность одного вида — *D. ро-*

lymorpha составляла более 70 %, по биомассе доминировали личинки хирономид. Далее биомасса дрейссены возрастала и уже к 63-м суткам экспозиции составляла около 95 % от общей биомассы. Именно рост её ценопопуляции определял быстрый рост биомассы всего сообщества (рис. 7.7). Каждые 25—40 суток биомасса увеличивалась на порядок. Средняя скорость нарастания биомассы за первые 12 суток составила $0,01 \text{ г/м}^2 \cdot \text{сут}$, а в период между 86 и 102 сутками экспозиции на отдельных экспериментальных субстратах достигала $18,9 \text{ г/м}^2 \cdot \text{сут}$.

В то же время в зоне высоких температур (до $30 \text{ }^\circ\text{C}$), где на 36-е сутки экспозиции доминантом становилась мшанка *Plumatella emarginata*, увеличение биомассы происходило очень интенсивно в первый период и почти прекращалось через 36 суток. Средняя скорость накопления биомассы за первые 12 суток составила $0,089 \text{ г/м}^2 \cdot \text{сут}$, в последующие 12 суток — $0,52$, в следующие — $19,68 \text{ г/м}^2 \cdot \text{сут}$.

В летний период видовое богатство достигало максимума в зоне естественных температур уже на 24-е сутки экспозиции, в зоне подогрева — на 36-е. При этом видовое разнообразие (по численности) резко возрастало на первых этапах заселения субстратов и формирования сообществ, а затем снижалось (рис. 7.8), причем более интенсивно в зоне подогрева. Очень сходная картина в летний период описана И.А. Скальской (2002) для Горьковского водохранилища в районе Костромской ГРЭС.

В динамических процессах, происходящих в сообществах перифитона в искусственных водотоках, выделяют две стадии, которые могут циклически повторяться: стадию накопления и стадию рассеивания (Кафтанникова, 1975). Такая модель определенно связана с особенностями жизненных циклов доминантов — микроводорослей, макроводорослей, губок или мшанок. В этих сообществах происходит интенсивное накопление биомассы, затем, при отмирании — рассеивание. В каналах процесс накопления биомассы и рассеивания часто наблюдался именно как периодический

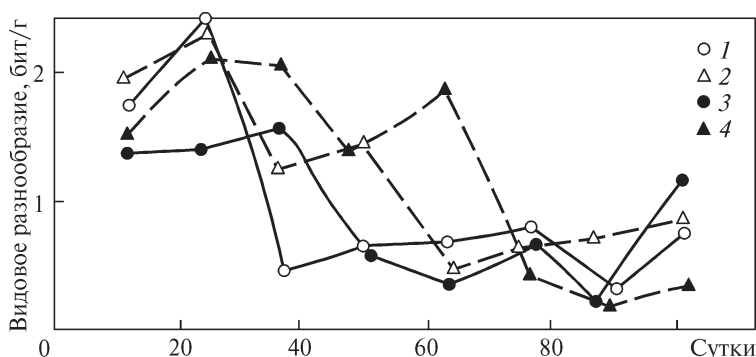


Рис. 7.8. Изменение видового разнообразия (бит/г) в сообществах перифитона на экспериментальных субстратах в зоне естественных температур (1, 2 сплошная линия) и в зоне подогрева (3, 4 пунктир)

процесс образования водорослевых пленок и их отрыв от субстрата. В каналах юга Украины длительность таких циклов составляет около 10 суток.

Развитие сообщества, при котором его структура не усложняется, а упрощается, рассматривается как деградиционная сукцессия (Тихоненков и др., 2008). В условиях небольшого объема и разовом внесении корма (культура бактерий) в сообществе гетеротрофных жгутиконосцев сначала резко увеличивалось обилие, видовое богатство и разнообразие. Затем, по мере исчерпания пищевых ресурсов, происходило естественное угнетение всего сообщества, однако следует отметить, что в ходе количественных изменений происходит смена сериальных стадий. В первой присутствовали все трофические группы: бактерио-детритофаги седиментаторы, бактерио-детритофаги собиратели, полифаги, хищники. В конце сукцессии оставались только бактерио-детритофаги собиратели.

Сукцессии в сообществах перифитона и бентоса определяются процессами формирования условий в биотопах. Например облицованные щебнем, бетоном откосы каналов постепенно заиливаются, и биотопы организмов перифитона сменяются биотопами бентоса. В канале Сиверский Донец—Донбасс на 5—6 году эксплуатации выделялись две группировки — литореофильные (на щебеночных откосах) и пелореофильные (на заиленном дне), причем первые явно доминировали, поскольку площадь откосов была больше, чем дна. На 10-м году эксплуатации они утратили доминирующее положение, и в прибрежных участках все большую роль стали играть высшие водные растения со своей фитофильной фауной (Шевцова, 1991). Здесь во времени происходит то же, что и в пространстве при переходе от лотических условий к лентическим, например, в водохранилище.

В сообществах разных зон биоценотического М-Р градиента сукцессионные процессы происходят по-разному. Четко очерченные сукцессионные серии, как правило, представляют собой сообщества М-типа с хорошо выраженным доминантом, который и определяет характер и само название сообщества. Примером может служить сукцессия сообществ перифитона в Черном море (Брайко, 1985). В данном случае, при выпадении из него доминирующего вида и замещении его другим наблюдается довольно сильная перестройка всего сообщества (один из признаков М-сообществ).

Сукцессия в сообществах без выраженного доминанта (Р-типа) должна идти иначе, если вообще здесь можно говорить о классической сукцессии. В этой связи положение, которое постулирует Л.Н. Зимбалева (1981, с. 159): «Биоценотическим совокупностям присуще развитие во времени, выраженное через последовательные стадии экологиче-

ской сукцессии», кажется, по меньшей мере, неоднозначным. Можно выделить два крайних варианта: на относительно дискретной основе, когда одни хорошо определяемые сообщества сменяют другие, и континуальные изменения, когда сообщество через определенный период времени значительно отличается от ранее существовавшего, однако провести сколь-нибудь четкой границы между ними во времени невозможно, смена сообществ происходит постепенно. В терминах биоценологического градиента в первом случае наблюдается последовательная смена сообществ М-типа, во втором — сложно определить, происходит ли смена одних сообществ Р-типа другими, либо это модификации одного и того же сообщества.

Процесс сукцессии может быть прерван различными внешними воздействиями, либо сообщество может быть вообще разрушено. После этого происходят так называемые восстановительные сукцессии, причем обилие организмов может быть даже большим, чем до нарушений. Возможно, это связано с освобождением пространства и «стимулирующими их развитие веществами, освобождающимися при частичном разрушении микроорганизмов в этих сообществах» (Раилкин, 1998, с. 38). Этот автор установил явление «самосборки» сообществ перифитона. Смытые в воду с субстрата микроорганизмы (бактерии, водоросли, протисты) уже через 12—24 часа образуют сообщество, сходное по структуре с ранее существовавшим, причем в миниатюре повторяется вся последовательность его формирования.

В заключение обобщим представления о сукцессии, выделив наиболее важные:

- любые новые местообитания рано или поздно заселяются организмами, что определяется давлением жизни;
- абиотические процессы могут сыграть некоторую аттрактивную и «подготовительную» роль для начала биотической сукцессии;
- мелкие многочисленные подвижные формы первыми колонизируют новые местообитания;
- одной из наиболее распространенных моделей сукцессии есть подготовка сообществами условий для последующих поселенцев;
- существование более или менее стабильных сукцессионных стадий, серий, состояний сообществ предполагает дискретно-континуальную природу их изменений во времени;
- дискретно-континуальный процесс сукцессии — одно из свойств жизни сообществ: неизвестны случаи естественного развития непосредственно сообщества терминального характера, которое бы потом не изменялось продолжительное время;
- модель Ю. Одума (1975) с обязательным увеличением в процессе сукцессии биотического воздействия не всегда реа-

лизуется. Если в сукцессии сообщество Р-типа сохраняет свой статус, то преобладает абиотическое воздействие, если сообщество Р-типа переходит в сообщество М-типа, то роль биотического фактора действительно возрастает;

- экологическое время специфично для каждого типа экосистем, а также характерно для каждой экотопической группировки гидробионтов;

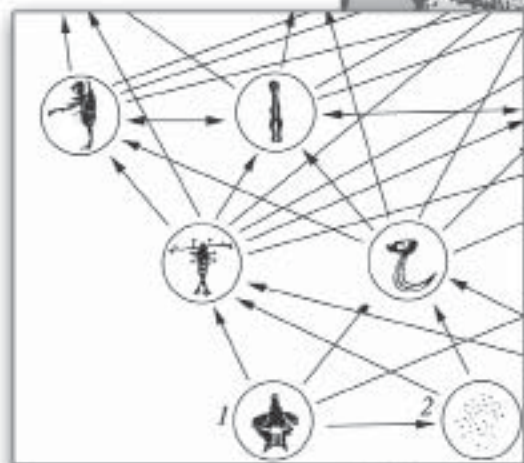
- «классическая» сукцессия есть процесс взаимодействия, конкуренции, смены в первую очередь доминантов. Субсообщество недоминантных видов реагирует достаточно самостоятельно, медленно или быстро и не всегда одинаково с течением процессов на уровне доминантов;

- внешние, чаще всего абиотические, явления могут прерывать процесс сукцессии или терминальную стадию, запуская новые сукцессионные процессы.

Занимая некоторое пространство, изменяясь определенным образом во времени, сообщество как система живых организмов находится в постоянной взаимосвязи со средой, образуя с ней биокосную систему, в жизни которой проявляются основные процессы, происходящие в биосфере.

Часть
8

Экосистема,
биогидроценоз,
гидробиом



*Хотя организмы могут
интересовать нас в первую
очередь, важно то, что
мы не можем отделить
их от окружающей среды,
с которой они образуют одну
физическую систему.*

Tansley, 1935, с. 284

Концепцию экосистемы предложил А. Тэнсли (Tansley, 1935), хотя, как указывает А.И. Кафанов (2005), еще в 1927 г. К. Фредерикс предложил понятие «холоцен», под которым он понимал совокупность «местных факторов как биотической, так и абиотической природы». Идея единства организма и среды, их взаимосвязи является в экологии центральной. Организмы взаимодействуют между собой, они и их ассоциации находятся в постоянной связи со средой, вне которой их существование невозможно. Существование любой системы поддерживается за счет внешних источников энергии, находящихся вне системы. Для биотических систем имеет значение и то, что «среда» — это также место, куда могут удаляться отходы биологических процессов. А. Тэнсли изначально отметил одну из важнейших характеристик экосистем как «...являющихся, с точки зрения экологии, основными природными единицами на лике Земли» (англ. — *on the face of the Earth*), цит. по (Кафанов, 2005, с. 81—83), вкладывая в понятие экосистемы функционально-хронологический смысл. В дальнейшем наметилась тенденция смещения в понятии экосистемы центра тяжести в сторону ее функционального содержания.

«Любое единство, включающее все организмы (т.е. сообщество) на данном участке, взаимодействующие с физической средой таким образом, что поток энергии создает четко определенную трофическую структуру, видовое разнообразие и круговорот веществ... представляет собой экосистему» (Одум, 1975, с. 17).

По Ю. Одуму, в структуру экосистем входят следующие биотические и абиотические элементы:

- неорганические вещества (C, N, CO₂, H₂O), включаемые в круговороты;
- органические соединения, связывающие биотические и абиотические составляющие;
- климат (температура и др., физические факторы);
- продуценты или автотрофные организмы, способные создавать органическое вещество из простых неорганических веществ;
- макроконсументы или фаготрофы, гетеротрофные организмы, главным образом животные;
- микроконсументы, сапротрофы или осмотрофы, гетеротрофные организмы, разрушающие мертвое вещество и высвобождающие неорганические вещества, пригодные для использования продуцентами.

Экосистема обладает свойствами, которые, по мнению М. Страшкрабы (Straškraba, 1996), можно объединить в основные экосистемные принципы (англ. — *basic ecosystems principles*): экосистема накапливает энергию и вещество, запасает информацию, является диссипативной системой, ей присущ рост, дифференциация; экосистемы суть открытые системы со многими прямыми и обратными связями, они ограничены (англ. — *constrained*), способны к поддержанию

гомеостаза, к адаптации и самоорганизации, они когерентны, т.е. взаимосвязаны, согласованы, как внутри себя, так и с другими системами.

Совершенно определенно Ю. Одум утверждает: «Экосистема есть основная *функциональная единица* экологии, поскольку она включает и организмы, и абиотическую среду» (1975, с. 17). Это вполне согласуется с положением Р. Линдемана (Lindeman, 1942) о том, что экосистема — это система физико-химико-биологических процессов, «протекающих в пределах некоторой пространственно-временной единицы любого ранга» (цит. по Гиляров, 1990). Согласно приведенной концепции, пространственный аспект экосистемы совершенно теряет смысл. На основании анализа многочисленных источников А.И. Кафанов (2005) приходит к заключению, что «для экосистемы в ее современном понимании критерии территориальности действительно неприменимы» (с. 85), однако необходимость синтетического представления об экосистеме очевидна. Экосистема должна рассматриваться в двух взаимосвязанных аспектах: хорологическом как естественная часть, единица Лика Земли или биосферы, и как ее функциональная единица. Любая хорологическая категория должна прежде всего характеризоваться определенными границами и единством процессов внутри этих границ. В понятийном смысле такому подходу более соответствует понятие «биогеоценоз». В трактовке В.Н. Сукачева биогеоценоз — это «всякий конкретный участок земной поверхности, в котором сохраняется определенная система взаимодействий живой и мертвой природы» (Сукачев, 1961, цит. по Кафанов, 2005). Понятие «биогеоценоз» вполне совпадает с понятием экосистемы А. Тэнсли. В термине биогеоценоз частица «гео», обозначает Гео = Земля, а не употребляется смысле «наземный». Тем не менее, относительно достаточной точности терминологии велась длительная полемика (Шкарбатов, 1975; Цееб, 1976).

«Можно предложить такое определение биогидроценоза: это участок акватории с однородными на известном протяжении условиями среды, живая часть которых, именуемая биоценозом, состоит из животных, растительных организмов и микроорганизмов, составляющих внутреннее противоречивое единство и находящееся в постоянном движении, развитии и взаимодействии друг с другом и неживыми компонентами, в результате которого происходит определенный тип обмена веществ и превращения вещества и энергии» (Цееб, 1976, с. 104).

Очевидно, что замена приставки «гео» на «гидро» по сути ничего не меняет, поскольку биогеоценоз относится к любым участкам поверхности Земли, будь то суша или водная среда, водный объект. Так, В.Г. Богоров (1974) не видит никаких ограничений применения понятия биогеоценоз для пелагиали океана, а также использует понятие пелагического ландшафта, границы которого в океане довольно раз-

мыты. Безразмерность, ахорологичность экосистемы может быть принята скорее в объяснительном плане. Внемасштабное подобие экосистем должно иметь определенные ограничения. Если рассматривать пенёк в лесу как пример экосистемы (Одум, 1975), то действительно можно выявить последовательность формирования детритных цепей питания, процесс разложения органического вещества. Однако наши знания о лесном биогеоценозе на основании изучения этого объекта будут крайне скудными и ограниченными. Более того, сходные процессы биогенного разрушения древесины происходят в тундровой, лесной, степной экосистемах, но это не дает нам возможности объединить их по данному частному признаку.

Анализ современных представлений о биогеоценозе приводит А.И. Кафанова (2005) к мысли, что в определении биогеоценоза необходимо подчеркнуть следующее: биогеоценоз есть категория биохорологическая, он «считается элементарной биохорологической структурной единицей биосферы» (с. 86), биогеоценоз представляет собой внутренне противоречивое и динамическое единство, которое изменяется во времени; связь между компонентами биогеоценоза строится на обмене веществом и энергией между ними и окружающей средой.

Взгляд на экосистему не только как на функциональную, но и хорологическую единицу фактически отождествляет ее с биогеоценозом. Алимов А.Ф. (2000) отмечает, что «...экосистема может быть представлена как биоразнообразие видов плюс взаимосвязь потоков вещества, энергии и информации» (с. 8). Под биоразнообразием видов здесь, очевидно, понимается вся биотическая компонента экосистемы, которая должна обладать необходимой структурой, в частности, определенными составом и количественным соотношением организмов. Принимая во внимание принцип «всюдности жизни» В.И. Вернадского, можно полагать, что «окружающая среда» для экосистем — это, как правило, соседние экосистемы. Как подметил К.В. Беклемишев (1969) для пелагических экосистем, они, подобно океаническим водам, заключенным в чаше океана, заключены в «чашу» из придонных и неритических сообществ.

Определить границы водного биогеоценоза довольно трудно. На суше, по В.Н. Сукачеву (1967), границы биогеоценоза определяются границами фитоценоза. Это не формальный признак, поскольку, с одной стороны, он характеризует распределение основных автотрофов в экосистеме, а с другой — однородная растительность создает однородные условия среды (Миркин и др., 2001). Если на суше выделить биогеоценозы в пространстве довольно просто, поскольку критерии выделения сходны для всех экосистем —

примат фитоценоза, сходство общей «конструкции» энергетических взаимосвязей, однотипность трофических цепей, берущих начало от фотосинтезирующей деятельности наземных, преимущественно сосудистых растений, то в водных экосистемах все гораздо сложнее. Определяется это двумя особенностями гидросферы — выраженной трехмерностью хронологической структуры и наличием более одного источника энергии. Океан, а тем более малый водоем на суше, обитаем на всех глубинах. Изменение условий освещенности, температуры по вертикали определяет изменение биотической структуры. Средняя глубина океана около 4 км, зона распространения световой энергии солнца около 200 м, следовательно, многие зоны гидросферы должны получать энергию либо в виде готового органического вещества из фотической зоны, либо использовать другие источники энергии.

Исходя из этого, имеются основания для выделения полночленных и неполночленных экосистем (Миркин, 1986). К первым относятся экосистемы, зависящие только от внешнего, первичного источника энергии, за счет которой первичнопродукенты (в наземных фитоценозах — исключительно фотоавтотрофы) создают органическое вещество. Для таких экосистем характерна некоторая замкнутость круговорота веществ. Однако разделение на полночленные и неполночленные экосистемы достаточно условно. Экосистема может обладать определенной внутренней структурой, быть неоднородной. Различные варианты сходных экосистем имеют различную структуру и соотношение элементов внутри функциональных блоков. Так, доля водорослей фитопланктона, перифитона и макрофитов в первичной продукции водотоков и водоемов различна (табл. 8.1).

Таким образом, в «полночленных» биогеоценозах, где присутствуют фотоавтотрофы, есть несколько вариантов распределения доли производства первичной продукции в разных подсистемах (пелагической или донной). В гидросфе-

Таблица 8.1. Доля (%) продукции макрофитов водорослей фитопланктона и перифитона в первичной продукции водоемов и водотоков (по Алимов, 2000)

Водоем, водоток	Средняя глубина водоема, м	Макрофиты	Перифитон	Планктон
р. Рут-Сиринг, США	—	0	100	0
р. Темза, Англия	—	2	8	90
оз. Марион, Канада	2,4	27	61	12
оз. Миколайское, Польша	11	12	6	82
оз. Нарочь, Беларусь	11	38	32	31
оз. Красное, Россия	7	12	8	80
оз. Пяярви, Финляндия	14	18	5	77

Таблица 8.2. Величина первичной продукции в водоемах (по Алимов, 2000)

Водоем	Продукция гO ₂ /м ² × сут
Арктические озера	0,007—0,28
Озера Большеземельской тундры	0,35—3,85
Озера Латгалии и Беларуси	0,28—9,8
Африканские озера	1,2—12,4

ре в целом основная роль в производстве первичной продукции принадлежит микроадсотрофам, а среди них — фотоавтотрофам. Существует общая закономерность изменения общего уровня первичной продукции в водоемах, а именно ее возрастание от высоких широт к низким (табл. 8.2).

Продукция в водоемах возрастает от высоких широт до тропиков (10—15° с. ш.), а затем несколько снижается к экватору. Сходная закономерность изменения первичной продукции наблюдается и в океане (Field et al., 1998). Произведенное первичное органическое вещество в экосистеме подвергается разложению с высвобождением энергии, эквивалентной потребленной всеми организмами на обменные процессы. Продукция экосистемы рассматривается (Алимов, 1987)¹ как разность суммарной первичной продукции и деструкции, т.е. затрат на обмен всеми гидробионтами в экосистеме:

$$P_c = P_{pc} - R_c,$$

где P_c — продукция экосистемы, P_{pc} — первичная продукция всех автотрофов, R_c — затраты на обмен всех организмов.

Экосистемы взаимосвязаны, поэтому целесообразно ввести понятие импорта и экспорта органического вещества и заключенной в нем энергии. Если исходить из баланса в экосистеме, то неиспользованное органическое вещество может рассматриваться как экспортируемое (потребляемое в других экосистемах) или депонируемое:

$$P_c = (P_{pc} + I - R_c - E - D),$$

где I — импортируемое органическое вещество, E — экспортируемые органические вещества, D — депонируемое органическое вещество.

В любых экосистемах количество импортируемого органического вещества не равно нулю, а в лотических оно может составлять основную часть потребляемого вещества (Богатов, 1994). Глубоководные термальные экосистемы, метаболизм которых основан на хемосинтезе, некоторую

¹ Речь идет об интегральной продукции сообщества в экосистеме.

долю органического вещества получают и из зон фотосинтеза (Биология гидротермальных..., 2002). Глубоководные океанические донные экосистемы, где отсутствуют первичнопродукторы, полностью зависят от импортируемого органического вещества из экосистем фотической зоны.

Фундаментальным свойством экосистемы является организация потоков энергии (Одум, 1975; Алимов, 2000; Winberg, 1972; Wetzel, 1990). В целом, процесс определяется балансом прихода энергии извне (солнечная энергия, энергия химических соединений, в том числе аллохтонного органического вещества), расхода на производство продукции внутри экосистемы и рассеивания энергии при метаболизме. Балансовый подход предполагает структурирование биотической части экосистемы с выделением крупных трофоэнергетических блоков. Составление биотического баланса и наполнение качественной схемы взаимодействия между отдельными блоками экосистем количественными данными чрезвычайно сложная задача, тем не менее, это было сделано для целого ряда водных экосистем (Алимов, 1987, 2000; Winberg, 1972). Для анализа биотического баланса оз. Дривяты (Беларусь) выделено 11 таких блоков (табл.8.3.)

Общая для всех исследованных первичнопродукторов оз. Дривяты валовая продукция за вегетационный сезон составила 5945,3 кДж/м², суммарная продукция — от бактериопланктона до хищных рыб — 2577,0, а их деструкция —

Таблица 8.3. Биотический баланс оз. Дривяты (по Винберг, 1970)

№	Группа	В	Р	Р
	Первичнопродукторы			
1	фитопланктон	230,3	5024,2	1256,0
2	макрофиты	334,9	418,7	83,7
3	перифитон	29,3	502,4	125,6
	Всего	594,5	5945,3	1465,4
	Деструкторы			
4	бактериопланктон	30,1	1850,6	1850,6
5	зоопланктон фильтраторы	27,6	502,4	753,6
6	зоопланктон хищники	14,4	129,8	190,5
7	бентос нехищный	8,8	27,2	63,2
8	крупные моллюски	62,8	18,8	44,0
9	хищники	2,8	10,5	24,3
10	рыбы мирные	79,5	31,4	125,6
11	рыбы хищные	20,9	6,3	14,7
	Всего	247,1	2577,0	3066,5

Примечание: В — средняя биомасса за вегетационный сезон, кДж/м², Р — продукция, кДж/м² · сезон, R — деструкция, кДж/м² · сезон

3066,5, т.е. ассимиляция, равная сумме продукции и деструкции (5643,4 кДж/м²), практически равна валовой продукции. То, что баланс «сходится», свидетельствует о достаточно полном исследовании всех блоков экосистемы. В данном озере отсутствует приток и сток, поэтому нет необходимости учитывать энергию аллохтонного органического вещества.

Иначе сформированы потоки энергии в Сасыкском водохранилище, в которое был превращен один из причерноморских лиманов, где, кроме двух небольших впадающих рек, пополнение воды происходило из р. Дунай, а также брали воду для орошения. В целом, годовой коэффициент водообмена составлял 1,5—2,5 (Сасыкское..., 1990). Поступление солнечной энергии составляет $380 \cdot 10^{12}$ кДж/год. Доля от общего количества этой энергии, утилизированной в результате процессов фотосинтеза, составляет около 1,6 %. Общее количество аллохтонного органического вещества составляет $1,1 \cdot 10^{12}$ кДж/год, это более 20 % валовой первичной продукции. Оценка роли отдельных компонентов биотического баланса показывает, что основной поток энергии связан с бактериопланктоном и бактериобентосом. Таким образом, для всей экосистемы наиболее важными оказываются не пастбищные, а детритные цепи питания. Сравнивая биотический баланс озера и водохранилища с высоким водообменом, можно увидеть, что роль импортируемого органического вещества в последнем существенно возрастает, изменяя всю «конструкцию» экосистемы.

Высшим трофическим уровнем, как правило, являются популяции рыб. Оценка роли рыбы в энергетическом балансе демонстрирует довольно низкую эффективность экосистем. Как было показано Л.М. Суценой (1961), продукция рыб в прудах, где велики затраты на различные мелиоративные мероприятия, не превышает 0,5—4 % от величины валовой первичной продукции планктона. В естественных водоемах рыбопродуктивность (рассматриваемая в виде вылова рыбы) еще ниже: 0,01—0,02 % от первичной продукции в Мировом океане, 0,1—0,3 % в озерах, водохранилищах, в прудах — 0,5—2,0 % (Бульон, Винберг, 1981). В энергетическом балансе водоемов недостаточно учитывается роль околородных млекопитающих и птиц, хотя она может быть значительной. Например, продукция уток в исландском оз. Миватн за год составляет около 1,2 % продукции зоопланктона. В некоторых африканских озерах водные птицы потребляют 0,75 % продукции зообентоса и зоопланктона (Алимов, 2000).

В морских экосистемах имеются свои особенности потоков энергии. В Черном море можно выделить две экосистемы, принципиально различающиеся по абиотической составляющей: оксибионтную и аноксибионтную. Иссле-

дования основных элементов биотического баланса оксибионтной экосистемы позволяют сделать следующие обобщения (Грезе, 1979):

- первичная продукция планктона ($1,02 \cdot 10^8$ т беззольного сухого вещества в год) направляется по двум главным потокам: а) поедается планктонными фитофагами и б) переходит в детрит и РОВ. Их соотношение 1,32:1;
- вторичная продукция фитофагов планктона потребляется в основном хищным зоопланктоном, за год хищники получают за счет мирного планктона около $5 \cdot 10^6$ т сухого вещества;
- количество пищи для каждого уровня превышает его продукцию примерно на порядок. Суммарная чистая продукция оценивается в $1,12 \cdot 10^8$, продукция фитофагов — $11,5 \times 10^6$, хищников — $1,4 \cdot 10^6$ т сухого вещества в год;
- продукция бактерий составляет $3,14 \cdot 10^7$ т сухого вещества в год. В качестве субстрата для них выступает $7,54 \times 10^7$ детрита, $2,25 \cdot 10^7$ т РОВ.

Балансовый подход применим и к целостной системе океана (Виноградов, 1990), поскольку отдельные экосистемы связаны потоками вещества и энергии. На основании спутникового зондирования и математического моделирования была проведена оценка чистой первичной продукции (англ. — *net primary production*) для биосферы в целом (Field et al., 1998). Вернее сказать, для «поверхностной» части биосферы, поскольку не учитывался хемосинтез на глубине, в том числе в гидротермальных зонах.

Можно видеть определенные закономерности пространственно-временного распределения продукции биосферы. Если на суше с апреля по сентябрь (условное лето в северном полушарии) продукция существенно выше, чем во второй половине года (лето в южном полушарии), то для океана эта закономерность выражена гораздо слабее. В широтном аспекте на суше вместе с океаном выделяется пик в тропико-экваториальной области, меньший пик в области 30—60° с.ш. и еще меньший — в области 30° ю.ш. (рис. 8.1). Для океана практически отсутствует широтное резкое увеличение продукции от 60° с.ш. до 40° ю.ш., при небольшом пике в последней зоне.

Значения показателей биотического баланса тех или иных экосистем необходимо уточнять, однако имеющиеся данные уже позволяют выявить основные закономерности функционирования гидроэкосистем. Одним из фундаментальных обобщений является расчет коэффициента K_2 (доля потока энергии в экосистеме, используемая для образования ее продукции, отношение продукции к ассимиляции) для водных экосистем (Алимов, 1987). Показано, что для экосистем K_2 вдвое ниже, чем для сообществ планктонных

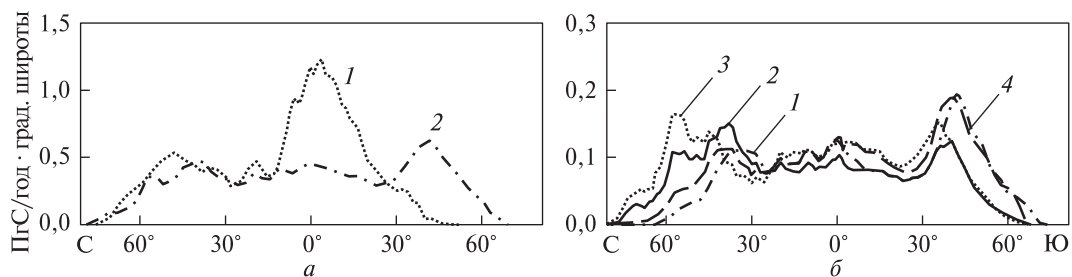


Рис. 8.1. Широтное распределение первичной продукции (ПгС/год · градус широты) на суше и в океане (по Field et al., 1998):

a — на поверхности суши (1) и в океане (2); *б* — в океане: январь—март (1), апрель—июнь (2), июль—сентябрь (3), октябрь—декабрь (4); Пг = $1 \cdot 10^{15}$ (Сезонная информация доступна как карты в www.sciencemag.org/feature/data/982246.shl)

и донных животных, и в 4 раза ниже, чем для популяций. Следовательно, по мере усложнения систем возрастает доля энергии, расходуемой на процессы обмена, относительно таковой, заключенной в биомассе. Для дифференциации и для объединения сходных экосистем, то есть их классификации, необходимы критерии, расположенные иерархически. Наиболее общими являются характер среды, источник и способ получения энергии, образования первичной продукции (табл. 8.4).

По общему характеру среды, абиотических компонентов, все экосистемы можно разделить на эпигейные (наземные или атмобионтные) и водные, локализованные в гидросфере. В последней по условиям обитания вполне четко различаются экосистемы океаносферы и экосистемы водных объектов поверхностного стока. Для океана в целом характерны однородные условия на больших пространствах и наоборот, условия водоемов и водотоков суши характеризуются дискретностью и разнообразием. По источникам поступления энергии экосистемы можно разделить на три группы: первая — где основными первичнопродукентами являются фотоавтотрофы; вторая — где основными автотрофами являются хемосинтетики и третья, где не производится автохтонное органическое вещество, а энергия в виде аллохтонного вещества поступает из других экосистем. Экосистемы с единственным источником энергии в гидросфере практически отсутствуют, поэтому подобное деление основано на преобладающем источнике энергии.

Сочетание указанных признаков позволяет выделить несколько типов водных экосистем. Самые большие по пространственным масштабам — пелагические экосистемы океана. Они объединены единым планетарным биотопом — водной массой океана. Этот биотоп неоднороден по температурным, химическим показателям и разделен на фотиче-

скую и афотическую зоны. Однако различные зоны связаны потоками органического и неорганического вещества, а также потоками живого вещества, вертикально мигрирующими и переносимыми течениями гидробионтами. Для шельфовых экосистем ключевой особенностью является наличие двух границ — с континентами, сушей и океанической областью. В некоторых районах шельфа сток с материков влияет на весь комплекс условий. В отдельный тип

Таблица 8.4. Дифференциация типов водных экосистем на основе их локализации и основного источника энергии

Общий характер среды		Локализация		
		Наземная среда, аэробийонтные условия	А	Поверхность материков, островов
Гидросфера		Б	Океаносфера	
		В	Водоемы поверхностного стока	
Источник энергии		<i>a</i>	Солнечное излучение	
		<i>б</i>	Неорганические химические соединения	
		<i>в</i>	Органическое вещество	
Локализация и особенности условий		г	Водная толща океана вне приконтинентальных вод	
		д	Дно океана вне фотической зоны	
		е	Зоны восстановительных условий	
		ж	Шельфовая зона	
		з	Биогенные биотопы	
		и	Объекты поверхностного стока со значительным водообменом	
		к	Объекты поверхностного стока с незначительным водообменом	
Типы водных экосистем				
Ба	Баг	Пелагические	Биотические и топические особенности Включает фотическую, олигофотическую и дисфотическую области Пограничные области между материками и океаном Биогенный биотоп, созданный организмами, трофосимбиотические отношения	
	Баж	Шельфовые		
	Баз	Рифовые		
Бб	Ббе	Гидротермальные	Преобладание восстановительных условий, трофосимбиотические отношения на основе хемосинтеза	
Бв	Бвд	Донные глубоководные	Отсутствие первичнопродуцентов, зависимость от импортированного органического вещества	
Ва В (a + в)	Вак	Лентические	Замедленный водообмен, накопление веществ	
	Вай	Лотические	Значительный водообмен, транзитный перенос веществ	

следует выделить рифовые экосистемы. Несмотря на то, что многие из них располагаются в прибрежье (барьерные рифы), две характерные особенности этих экосистем заставляют обособить их от других. Первая — биотопогенная деятельность организмов: биотопическая основа всей экосистемы есть продукт жизнедеятельности герматипных кораллов и некоторых других организмов. Вторая — существенная роль симбиотрофии с фотосинтетиками в системе биотических отношений и потоков энергии, хотя в настоящее время поступает все больше данных о значительных масштабах глубоководных рифовых сообществ. В современной гидросфере преобладают окислительные условия и населена она преимущественно оксибионтами, однако есть области, где преобладают восстановительные условия, а первичнопродукентами являются хемосинтетики. Это резко отделяет экосистемы такого типа от всех остальных и наиболее ярко выражены такие признаки в гидротермальных глубоководных экосистемах. Помимо локальных гидротерм, существуют диффузные донные выбросы (сипы) метана, соединений серы и в этих зонах присутствуют сиповые экосистемы. В глубоководных донных экосистемах (за пределами шельфа) первичнопродукенты отсутствуют. Энергетической основой их существования является органическое вещество, поступающее из зон фотосинтеза.

Экосистемы части гидросферы, связанной с поверхностным стоком, очень разнообразны, однако ключевым фактором в таких экосистемах является водообмен. При малом водообмене преобладают процессы аккумуляции, внутренние циклические процессы трансформации вещества. Основной источник энергии — солнечное излучение, автохтонная органика фотосинтетиков является основой трофических цепей. В лотических экосистемах преобладают процессы транзитного переноса вещества автохтонного и аллохтонного характера, много вещества может поступать из наземных экосистем.

Кроме естественных, существовавших и существующих вне сферы воздействия человека, все большее место в биосфере занимают антропогенные экосистемы. Естественные и технозависимые или техногенные водные экосистемы различны. Сукцессионное развитие экосистем техногенных и природных водоемов происходит далеко не одинаково, эти процессы сильно отличаются, что обусловлено рядом специфических особенностей техногенных водоемов. Основными из таких особенностей являются относительно короткое время существования и зависимость от технических факторов, редко достигаемое состояние климакса (Безносков, Суздалева, 2005). Антропогенное воздействие на жизнь биосферы, в частности на водные экосистемы, довольно велико и

постоянно возрастает. Такое воздействие можно разделить на три типа: бытовое в результате деятельности человеческой популяции (сброс сточных вод, рекреация, транспорт и т.п.); производство и добыча продуктов питания в водоемах; функционирование промышленных предприятий, энергетических станций. Если раньше воздействие человека выражалось в изменении факторов существования организмов, т.е. изменении косных элементов экосистем, то сейчас антропогенное влияние все сильнее распространяется непосредственно на биотическую часть экосистемы. Это интродукция новых видов и содействия вселению инвазивных видов, введение в сообщества генетически модифицированных организмов.

Элементами экосистем становятся технические объекты. На этой основе была предложена концепция техно-экологической системы (Протасов и др., 1991; Протасов и др., 1993; Protasov et al., 2009), под которой подразумевается совокупность биотопов природного и техно-антропогенного характера, их биотического населения, объединенных системой прямых и обратных связей, изменяющихся в пространстве и времени. Вряд ли можно согласиться с тем, что техногенные экосистемы принципиально отличаются от естественных, хотя особенности, безусловно, существуют. Так, в пространственном аспекте они лишены определенной «биотопической логики». Если в естественных водоемах литораль сменяется сублиторалью, а затем профундалью со всеми характерными условиями и факторами среды, то в техногенных смена биотопов определяется техническими потребностями. Границы между биотопами резкие, изменение условий среды слабо предсказуемо. Во временном аспекте нарушены естественные сукцессионные процессы. Техноэкосистема не достигает климакса, процессы относительной устойчивости сменяются периодами резких изменений условий и перестроек в сообществах. В биотическом аспекте — в техноэкосистемах складываются условия, неприемлемые для многих аборигенных видов организмов, и в то же время появляются условия, в которых могут обитать виды-вселенцы. Особенно часто это происходит при техногенной термофикации. Расширение масштабов техноэкосистем в гидросфере, как и в биосфере в целом, неизбежно. Фундаментальные знания о структуре и функционировании экосистем различного характера помогут ослабить негативные аспекты этого процесса, а также разработать подходы к управлению техноэкосистемами.

Типизация экосистем наводит на мысль о существовании разнообразных совокупностей экосистем с более или менее сходными свойствами.

БИОМЫ В ГИДРОСФЕРЕ

В основе районирования земной поверхности лежит понятие географического ландшафта. По Л.С. Бергу (1947), географический ландшафт — это совокупность особенностей рельефа, климата, вод, почвенного и растительного покрова, животного мира, результатов деятельности человека, «...которые сливаются в гармоническое целое, типически повторяющееся на протяжении данной зоны Земли» (с. 5).

Каждому ландшафту, так же как и биогеоценозу, присущ свой облик. Еще в 1807 г. А. Гумбольдт отмечал (цит. по Кафанов, 2004а): «Как отдельным органическим существам присуща своя физиономия, так существует и физиономия природы, принадлежащая исключительно одному климату» (с. 491), т.е. в сходных условиях формируются физиономически сходные сообщества. На суше это прежде всего определяется сходством облика растительности. По Гумбольдту, физиономию природы определяют около 20 жизненных форм растений (Кафанов, 2004а). Такую закономерность можно определить как принцип сходного распространения близких жизненных форм или закон соответствия жизненных форм условиям среды А. Гумбольдта. Кроме того, существует сходство функциональных характеристик экосистем, на что указывает Г.А. Заварзин (1994, с. 8): «...ландшафт может быть описан не только физиономически, в стиле А. Гумбольдта, но и химически, по доминированию определенных химических процессов». Идея соответствия состава организмов условиям их обитания не нова. В конце XVIII века Ж.-Л. Бюффон сформулировал общий закон географического распределения организмов, согласно которому географические регионы, разделенные барьерами, населены различными видами животных и растений.

Эколого-биогеографические явления имеют двойственную природу. С одной стороны, различные районы Земли населены различными видами организмов, что создает огромное разнообразие структуры Геомериды, живого покрова Земли, с другой — в сходных условиях, при различном видовом составе, но близком составе жизненных форм образуется довольно ограниченное число физиономически близких группировок, сужая ее ландшафтно-экосистемное разнообразие.

Ландшафт рассматривался Л.С. Бергом как «географический индивид» или «особь». Продолжая эту аналогию с индивидами можно поставить вопрос: что представляет собой «популяция» таких «особей»? Аналогия весьма поверхностная, однако можно полагать, что в состав такой «популяции» будут входить ландшафты, обладающие определенной индивидуальностью, т.е. в целом — разнообразные, но в то же время довольно однообразные, сходные, по-

Гидроэкосистемы не есть просто «мокрая версия» хорошо изученных наземных биомов и биогеоценозов.

Узунов, Ковачев, 2002, с. 239

скольку вошли в состав «популяции». Далее, совокупность таких популяций занимает некий ландшафтный «ареал» — по аналогии с видовым ареалом. Ландшафтные «ареалы» так же как видовые, могут быть дизъюнктивными, т.е. разорванными, островными. Ландшафт следует рассматривать в широком эколого-географическом смысле, не как исключительно наземное явление. Пелагические морские ландшафты представляют собой закономерные сочетания экосистем, так же как прибрежные и другие (Богоров, 1974). Взгляд на ландшафт геоцентричен, на экосистему — биоцентричен. Экосистема функционирует при динамическом взаимодействии потоков вещества, энергии и информации. Ландшафт изменяется, трансформируется во многом за счет биотических процессов.

В соответствии с принципами зональности распределения живых организмов по поверхности Земли (Старобогатов, 1970; Вальтер, 1975; Кафанов, 2004), «ареалы» сходных ландшафтов структурированы и имеют вполне определенное, четкое распространение. На континентах в них довольно хорошо выражена широтная зональность. Основателем учения о географических ландшафтных зонах является В.В. Докучаев (1846—1903)².

«Установив в своих работах над почвами Европейской России тесную зависимость почв от климата, рельефа, растительного и животного мира, Докучаев в 1898 и 1899 годах распространил учение о зональности на весь земной шар и притом не только на почвенный покров, но и на всю природу, включая сюда и человека. Он различает в северном полушарии пять главных естественно-исторических зон или поясов:

- бореальную или тундровую зону;
- таежную или лесную зону;
- черноземную зону;
- зону сухих субтропических стран.

Те же зоны в обратном порядке одевают и южное полушарие» (Берг, 1947, с. 15).

Принцип зонального соответствия условий в том или ином регионе и его биоты обобщен в понятии биома. Как всякое обобщающее понятие, биом получил различные трактовки и интерпретации.

«Главный тип сообщества любого континента, выделяемый по физиономическим признакам, — это и есть биом или формация (биом подразумевает участие и растений, и животных, формация — только растений). ...Сходные листопадные леса умеренного континентального климата распространены в Северной Америке, Европе и Восточной Азии» (Уиттекер, 1980, с. 148).

Лишь в немногих определениях биомов подчеркиваются различия наземных и водных биомов (Старобогатов,

² А.И. Кафанов и В.А. Кудряшов полагают, что приоритет В.В. Докучаева в определении зональности преувеличен (www.biogeographers.dvo.ru).

2007). Так, Р. Линкольн с соавторами (Lincoln et al., 1984, с. 33) дает следующее определение: «Биом: биогеографический регион или формация, наибольшее региональное сообщество, характеризующееся различными жизненными формами и основными главными видами растений (наземные биомы) или животных (морские)».

Существуют и весьма суженные представления о биоме. В работе Л.А. Зенкевича (1947) мы находим термин «биом», обозначающий животное и растительное население вместе и служащий для определения «биомических комплексов», установленных на основе количественного распределения гидробионтов. К понятию биома прибегают тогда, когда необходим общий взгляд на совокупность группировок различных живых организмов или биоценозов. Так, В.И. Жадин (1950) рассматривал биом как «сложный биоценоз» или совокупность связанных биоценозов в водоёмах: «биом представляет собой исторически сложившееся население водоёма, состоящее из биоценозов, связанных между собой общностью места обитания» (с. 62, курсив наш, А.П.). Приведенные современные определения биома существенно отличаются от исходного, предложенного Ф. Клементсом (Clements, 1916, цит. по Жирков, 2010): наименьшее сообщество, «англ. — *plant-animal formation, the basic community unit*». Различия не столько в масштабах — «наименьшее сообщество» и «биогеографический регион или формация» — сколько в составе: *биотическое сообщество* у Ф. Клементса и *экосистема*, совокупность экосистем, включающая не только биотическое сообщество, но и среду обитания. Сейчас сложно указать пути и причины такой трансформации³, вероятно, для совокупности однотипных экосистем следовало бы предложить и ввести новый термин.

На наш взгляд, наиболее емкое (в рамках современных представлений о данной категории) определение биома принадлежит Ю. Одуму (1975), хотя оно касается только биомов суши: «Региональный климат, взаимодействуя с региональной биотой и субстратом, образуют крупные, легко выделяемые единицы сообществ, называемые биомами. Для каждого биома характерна определенная жизненная форма климатической климаксной растительности». Здесь подчеркивается основное в понятии биома: неразрывная связь биотических и абиотических составляющих ландшафта, наличие характерных жизненных форм и определенная историчность. Было бы неверно полагать, что биом состоит из полностью идентичных экосистем, напротив существует не-

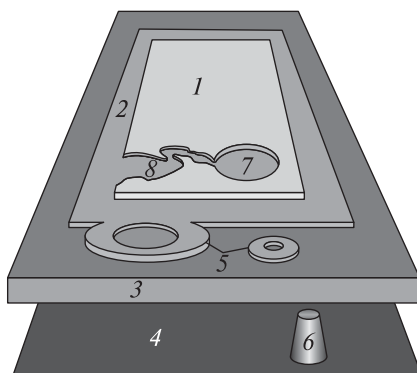
³ И.А. Жирков (2010) полагает, что это произошло вследствие использования понятия и термина в рамках концептуальных положений континуализма.

кая мозаика биогеоценозов (Викторов, 1986; Федоров, Гильманов, 1980). Использование концепции биома, т.е. обобщенного взгляда на распределение ландшафтов-экосистем с определенным усреднением их качеств и свойств, позволяет более системно подходить к районированию биосферы в целом. Именно такой подход используется в глобальных характеристиках биосферных явлений. Он позволяет делать важные экологические обобщения, подобные следующему: «Тундра — это в сущности влажный арктический злаковник» (Одум, 1975, с. 491). Не вызывает сомнения, что разнообразие биогеоценозов в тундре очень велико, однако при определенном уровне обобщения разнообразие экосистем биома равно нулю.

Биом не всегда имеет четко установленные пространственные границы, однако является не меньшей биогеографической реальностью, чем видовой ареал. В экологическом смысле биом представляет собой систему экосистем, элементарных ландшафтов. Именно систему, а не простую их сумму, поэтому обладает определенными эмерджентными свойствами, в настоящее время недостаточно изученными и обобщенными. Эмерджентность не позволяет считать биом просто некоей большой экосистемой или «супер-экосистемой» в смысле простого суммирования малых. Биом должен рассматриваться как один из уровней организации биосферы. Редкое и несистематическое использование понятия биома в гидробиологии выглядит парадоксом при рассмотрении биосферных процессов в их единстве, поскольку понятие биома в биогеографии и экологии суши используется постоянно. Наиболее близки к системному обобщенному взгляду на гидробиом болгарские исследователи Й. Узунов и С. Ковачев (2002). Рассматривая вопрос о биомах гидросферы, они выделяют так называемые «типичные экосистемы»: морские (открытый океан, континентальный шельф, зоны апвеллингов, эстуарии) и пресноводные (лентические или стоячие воды, лотические или текучие воды, заболоченные территории). Коралловые рифы и мангровая растительность — наиболее типичные признаки, характеризующие биом тропической литорали (Кафанов, Кудряшов, 2000). Учитывая основные условия существования биоты и характеристики экосистем, можно предложить обобщенную формулу биома. Для наземных биомов формула может выглядеть следующим образом: климатические условия (температура, влажность) + характер почв + ключевые жизненные формы (экоморфы) организмов + трофическая структура (источники энергии, основные трофические связи) + хорологические характеристики (характер границ, ярусность, стратификация, мозаичность) или в краткой форме — КУ + П + ЖФ + Тр + Х.

Рис. 8.2. Структура биосферы (схема биомов суши и гидросферы):

1 — биомы суши, 2 — прибрежно-шельфовый биом океана, 3 — пелагический океанический биом, 4 — батимально-абиссальный донный биом, 5 — биогермовый биом, 6 — гидротермально-сиповый биом, 7 — лимнобиом, 8 — реобиом



Для гидробиомов важны иные, чем для биомов суши характеристики среды, здесь гораздо разнообразнее источники энергии. Формула гидробиома выглядит следующим образом: термические условия + динамика водных масс (интенсивность водообмена, скорость и характер течений) + соотношение окислительных и восстановительных условий + субстрат + ключевые жизненные формы биоты (экоморфы, ценоэкоморфы) + трофическая структура (источники энергии, ключевые трофические связи) + хорология (границы, ярусность, стратификация, мозаичность) или $T + D + OV + C + ЖФ + Tr + X$. Исходя из этой формулы можно представить основные характеристики гидробиомов (табл. 8.5).

В чем состоит необходимость применения самого понятия «биом» в гидробиологии? Биом — это функционально-физиономический тип экосистем, крупная экологическая совокупность и в то же время это крупный элемент биосферы, имеющий свои пространственные характеристики и более или менее выраженные границы. Концепция биома является одной из ключевых в рассмотрении вопросов построения иерархической структуры биосферных связей. Можно выделить семь гидробиомов: пелагический океанический, прибрежно-шельфовый, биогермовый, батимально-абиссальный, гидротермально-сиповый, лимнобиом, реобиом. Гидробиомы в совокупности с континентальными биомами и создают собственно живую часть современной биосферы (рис. 8.2).

Гидробиом — категория не только географическая, но и гидробиологическая. Если рассматривать гидробиологию как науку о закономерностях существования определенным образом структурированного живого вещества в гидросфере, то гидробиом выступает как самая крупная структурно-функциональная единица деления гидросферы с ее населением.

Таблица 8.5. Основные характеристики гидробиомов

Биом	Условия среды			Субстрат	Основные жизненные		
	Температура	Водообмен	Течение		Прокариоты	Растения	
Пелагический океанический	Значительная часть глубинных водных масс термически стабильна. В поверхностных слоях выражена широтная зональность температур, нарушаемая течениями	Очень замедленный	Поверхностные, глубинные, вихревые и циркулярные течения, глобальный «конвейер» течений	Водная среда как опора	Взвешенные в воде микроформы	Взвешенные в воде микроформы	
Прибрежно-шельфовый биом океана	Выражена широтная зональность, нарушаемая течениями и апвеллингами	От слабого до интенсивного	Прибрежные течения, апвеллинги, даунвеллинги	Рыхлый и твердый субстрат разной дисперсности, водная среда как опора	Взвешенные в воде микроформы, микроорганизмы на субстрате	Взвешенные в воде микроформы, микро и макроформы на субстрате	
Биогермовый	Высокая, стабильная	Значительный	Прибрежные течения (для окаймляющих рифов)	Зоогенные и фитогенные карбонатные постройки	Взвешенные в воде микроформы, микроорганизмы на субстрате	Хлорофильные симбиотрофы, прикрепленные микро и макроформы	
Батиально-абиссальный	Низкие и стабильные температуры	Замедленный	Слабое	Донные отложения, илы, твердые минеральные породы	Бактериальные пленки на субстрате	Отсутствуют	
Гидротермально-сиповый (Биом восстановительных условий)	Температура флюида до сотен °С. Значительные градиенты температуры	От малого до сильного	Слабое и умеренное	Сульфидные твердые постройки, илы	Симбиоты, бактериальные агрегации, маты, взвешенные в воде микроформы	Отсутствуют	
Лимнобиом	От замерзающих до тропических водоемов. Широтная зональность выражена	Замедленный	Слабые течения, ветровые, сейши	Водная среда как опора. Донные субстраты разной дисперсности и природы, включая высшие растения	Взвешенные в воде микроформы. Микроформы на различных субстратах	Взвешенные в воде микроформы, макрофиты	
Реобиом	От замерзающих до тропических водотоков. Широтная зональность выражена	Очень высокий	От слабого до сильного, всегда хорошо выражено	Донные субстраты различного качества, водная среда как опора	Микро- и макроформы на различных субстратах Взвешенные в воде микроформы	Седентарные микроформы. Макрофиты	

формы		Трофические характеристики		Хорологическая характеристика	
Животные	Первично-продуценты	Основные трофические связи	Границы, распространение	Ярусность, пространственная сложность	
Взвешенные в воде микроформы, подвижные макроформы, активные пловцы	Микроскопические и субмикроскопические. Хлорофильные фотоавтотрофы	Фотоавтотрофы — первичные фаготрофы (фотическая область). Детрит— детритофаги (афотическая область)	Весь Мировой океан, широтная зональность выражена, особенно в поверхностных слоях	Выражена глубинная стратификация, разномасштабная гетерогенность, определяемая динамикой водных масс	
Взвешенные в воде микроформы. Плавающие макроформы. Прикрепленные и подвижные формы на различных субстратах	Микроскопические и субмикроскопические плавающие хлорофильные фотоавтотрофы. Хлорофильные седентарные макроформы	Разнообразные пастбищные и детритные цепи питания	Океанические и морские прибрежья, шельфовые зоны	Глубинная стратификация, зональность, связанная с приливными явлениями. Выражена топическая мозаичность. Пространственная сложность высокая и очень высокая	
Седентарные симбиотрофы, хищники, фильтраторы	Симбиотрофы, прикрепленные хлорофильные фотоавтотрофы	Симбиотрофия. Пастбищные цепи питания	Циркумтропическое	Пространственная сложность очень высокая	
Закапывающиеся в грунт, седентарные	Отсутствуют	Детритные цепи питания	Донная глубинная область Мирового океана	Сложность очень малая	
Седентарные и подвижные симбиотрофы	Симбиотрофные и свободноживущие серобактерии	Симбиотрофия, хемоавтотрофы-гетеротрофы	Рифтовые зоны, донные высачивания, островной характер распространения	Высокая сложность в зоне гидротермальных излияний, выражены концентрические структуры	
Взвешенные в воде, активно подвижные и седентарные мезо- и макроформы	Фотоавтотрофы, взвешенные в воде, прикрепленные микроформы, макрофиты	Пастбищные и детритные трофические цепи	Понижения рельефа суши, в которых накапливается вода поверхностного стока	Глубинная стратификация хорошо выражена. Континуальное снижение сложности от прибрежных зон к профундали	
Седентарные, закапывающиеся микро- и макроформы	Седентарные микроформы, макрофиты	Пастбищные и детритные трофические цепи	Понижения рельефа, по которому происходит поверхностный сток	Глубинная стратификация выражена слабо. Изменение сложности по длине водотоков, от берегов к середине потока	

Рассмотренная во всей полноте, морская пелагическая экосистема наверняка представляет собой самую большую экосистему на Земле.
Verity et al., 2002, с. 207

ПЕЛАГИЧЕСКИЙ БИОМ ОКЕАНА И МОРЕЙ

Пелагический биом океана представляет собой самую крупную субъединицу биосферы и занимает подавляющую часть всей населенной живыми организмами гидросферы. Площадь океана без шельфовой зоны составляет 335,9 млн. км², объем — 1367,8 млн. км³. Кроме того, это самый большой в вертикальном измерении биотоп: средняя глубина Мирового океана составляет 4000 м, в то время как средняя высота, например, Евразийского континента 900 м. Колоссальные размеры и определяют глобальную роль биома во всей биосфере.

Постепенное широтное изменение поступающей солнечной энергии, а также значительная подвижность водных масс океана создают предпосылки для постепенного и сглаженного перехода основных характеристик условий жизни в океане. Но, как отмечал М.Е. Виноградов (1979), несмотря на то, что количество солнечной энергии, падающей на поверхность океана, изменяется постепенно, картина распределения жизни меняется не столь монотонно, что приводит к возникновению широтной и другой биологической зональности, определенной биономической дискретности. Именно такой подход к пространственной структуре сообществ пелагиали с учетом их дискретно-континуальной природы позволил К.В. Беклемишеву (1969) разработать схему распределения биоценологических комплексов в пелагиали океанов (рис. 8.3).

Во всех (кроме Ледовитого) океанах хорошо выражены субтропические круговороты с центральными структурами вод в их пределах. В эту схему включено несколько крупных пелагических сообществ. Пространственно они образованы глобальной гидродинамической структурой океанов, представляющей собой, по выражению М.Е. Виноградова, интерференцию двух основных типов зональности в океане — широтной и межматериковой.

«Прототип океанского комплекса сообществ включает пару холодных ледово-неритических сообществ, пару умеренно-холодноводных субполярных сообществ и две пары сообществ в круговоротах тропиков (тропических и субтропических). Между сообществами смежных круговоротов находятся вторичные сообщества экотон» (Беклемишев, 1969, с. 75).

Схема К.В. Беклемишева больше соответствует расположению основных океанических комплексов в Тихом океане, меньше — ситуации в Атлантике и еще менее пригодна для Индийского океана. Тем не менее, во всех трех океанах наблюдается основное: выделение антициклональных циркуляций по обе стороны экватора и промежуточных комплексов между ними. Циркумантарктический комплекс присутствует во всех трех океанах.

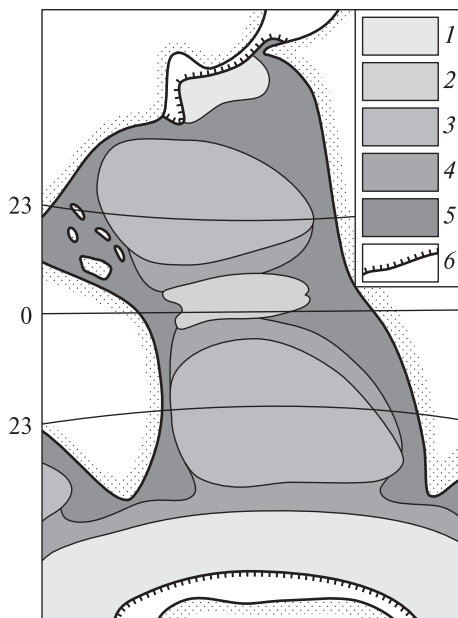
Учитывая большую сложность системы течений в Мировом океане, было бы неверно слишком упрощать биотопическую, а вслед за ней и биологическую структуру пелагиали. В ней существует большое количество иерархически соподчиненных биотопических образований в виде взаимодействующих, но и в то же время обособленных, со своей внутренней структурой, водных масс, течений, круговоротов. Распределение биотопов в пелагиали, добавим — как и в других биомах, является не чисто случайным и мозаичным, а архитектурным, иерархичным с закономерными связями (Беклемишев, 1969; Виноградов, 1979). Архитектоничность возрастает вместе с размерами биотопов. В океане существует множество разномасштабных круговоротов, самыми устойчивыми из которых являются круговороты диаметром около 1000 км. Соответственно, наиболее устойчивыми экосистемами можно считать экосистемы этих круговоротов.

Выделение биоценозов пелагиали характерного масштаба имеет биотопические основания. Распределение энергии по специфическим потокам движения воды имеет 3 пика: первый соответствует масштабам порядка 10 м и связан с передачей энергии при волнении. Второй объединяет масштабы движения водных масс от 5 до 50 км, совпадая с приливами и другими инерционными колебаниями. Третий пик находится в области 1000 км и связан с глобальными различиями в теплоснабжении отдельных участков океана и воздействием крупных барических систем (Мошенко, 2006).

Биотопические особенности биомов выражены в картине ландшафтов. Сложно перенести представления о ланд-

Рис. 8.3. Прототип океанического комплексного пелагического сообщества в полном объеме присутствует в Тихом и Атлантическом океанах (по Беклемишев, 1969). Сообщества:

1 — умеренно-холодно-водные, субполярные; 2 — тепловодные тропические (эвтрофная зона); 3 — тепловодные субтропические (олиготрофная зона); 4 — промежуточные; 5 — дальне-неритические; 6 — холодноводные ледово-неритические



шафте суши или же морского дна в пелагиаль, где единственной средой обитания гидробионтов является водная масса. Любой ландшафт насыщен различными элементами, имеет граничные области между относительно однородными частями. Пелагиаль воспринимается органами чувств человека (наблюдателя, исследователя) как достаточно однородная среда и только инструментальные методы позволяют уловить ее неоднородность.

Водные массы океанов не являются хаотическим смешением вод со случайным населением. Стабильность, скорее повторяемость условий обитания организмов создает предпосылки существования устойчивых сообществ. Некоторых из них можно охарактеризовать таким образом: в южном холодноводном или высокоантарктическом сообществе, общем для всех трех океанов, в составе фитоценоза присутствуют в основном холодноводные неритические виды диатомовых водорослей и хорошо выражена смена состава в разные сезоны года. Для зооценоза характерно отсутствие личинок донных животных. Трофические циклы сбалансированы слабо, велики сезонные колебания численности видов. Тепловодные сообщества тропических круговоротов имеются в экваториальных зонах всех трех океанов. Тропические сообщества стратифицированы, для них характерно снижение продуктивности с востока на запад в связи с постепенным заглублением слоя скачка плотности. С увеличением продуктивности снижается трофическая сбалансированность, возникают резкие колебания численности (Беклемишев, 1969).

Общий состав населения пелагиали океанов составляет тысячи видов. Так, в Тихом океане насчитывается более 1200 видов водорослей планктона. Оценка богатства биоты океана составляет около 275 000 видов (Касьянов, 2002). Если учесть, что за пределами неритических зон океана обитает не более 20 % видов, причем меньшая их часть обитает в пелагиали, а большая связана с дном, то общее видовое богатство пелагического биома можно оценить в несколько десятков тысяч видов. Однако при этом надо учитывать, что личиночные стадии многих донных форм находятся в планктоне. В замкнутом Средиземном море в пелагической флоре и фауне находятся все основные группы океанического планктона, но в связи с тем, что в пелагиали часто встречаются личинки донных животных или нектобентические формы, собственно пелагический планктон имеет черты прибрежно-пелагического. Всего в этом море отмечено более 2100 видов организмов, обитающих в пелагиали (Пелагиаль..., 1989).

Автотрофный блок экосистем биома представлен в основном микроскопическими и субмикроскопическими во-

дорослями, среди которых преобладают перидинеи и диатомовые. Только в некоторых регионах, напр. в Саргассовом море в субтропической северной Атлантике, этот блок представлен макрофитами — бурыми водорослями *Sargassum fluitans*, *S. natans*. Таким образом, автотрофы здесь мелкие планктонные и крупные планкто-нейстонные водоросли. Некоторую роль играют также симбионтные водоросли, обитающие в теле некоторых кишечнорастворимых плейстона.

Освещенность в компенсационной точке, где продукция и деструкция уравниваются, составляет около 1 % от поверхностного освещения. Эта глубина в Тихом океане, например, обычно находится в пределах 80–140 м. Именно в этой зоне происходит активный фотосинтез большинства водорослей планктона. Таким образом, развитие фитопланктона и его продуктивность зависят от соотношения мощности слоя перемешивания и фотического слоя. Массовое развитие водорослей происходит при толщине фотического слоя не менее 1/5 — 1/10 слоя перемешивания (Тихий..., 1967). Применение методов биолуминесценции позволило установить сложную вертикальную структуру пелагических экосистем в разных трофических зонах океана (Гительзон и др., 1992). Для олиготрофных районов характерна нестратифицированная, мало различающаяся по глубине люминесценция. В прибрежных продуктивных районах максимальная интенсивность биолуминесценции наблюдается у поверхности. В эвтрофных районах максимум находится на глубине в десятки метров. В мезотрофных районах часто встречается два максимума — на глубине 20—50 и 60—100 м.

Существование различных широтных комплексов свидетельствует об определенной замкнутости, обособленности макротрофических зон океана. Состав фитопланктона может служить индикатором происхождения и перемещения водных масс. В Тихом океане, хорошо выражено широтное распределение флористических комплексов (Тихий..., 1967). Выделяют несколько типичных зон водорослей планктона: арктическо-бореальную, тропическую, антарктическую. Распределение фитопланктона с учетом его обилия в океанах симметрично относительно экватора. Наибольшая плотность популяций в Тихом океане наблюдается в зоне от Берингова моря до 30—40° с. ш., на юге — от приантарктических вод до 50—60° ю. ш. Кроме широтного снижения численности, характерно уменьшение количества фитопланктона от неритической прибрежной зоны к океанической. В районе Камчатки в прибрежной зоне биомасса достигает весной 1,5 г/м³, а в океанической — 0,025 г/м³. Увеличение обилия фитопланктона отмечается также в приэкваториальных водах.

Основная масса фитопланктона сосредоточена в океане, обычно в верхнем 50-метровом слое, практически не-

зависимо от зон океана. В субтропической и тропической зонах максимум количества фитопланктона чаще всего отмечается у поверхности. На глубинах 75—100 м и больше максимум встречается редко. Вертикальное распределение фитопланктона определяется не только подводной освещенностью, но и характером, интенсивностью перемешивания водных масс, распределением биогенных веществ. Такие водоросли, как *Planktoniella soli*, *Gossleriella tropica* обитают при концентрациях фосфатов не ниже 8 мгР/м³. В центрально-океанических водных массах, где такие концентрации наблюдаются на глубинах более 50 или 100 м, эти диатомовые населяют довольно глубокие слои — 50—100 или 50—200 м. В экваториальных водах, где концентрация фосфатов во всем слое 0—200 м выше указанного порога, они заселяют всю толщу фотического слоя. Для глубинного распределения планктона и фитопланктона в частности важно распределение плотностных границ, поскольку они отмечают мощность и характеристики перемешиваемого слоя. Так, в субантарктическом районе термоклин с апреля по сентябрь находится на глубине около 50 м, к осени опускается и разрушается. В высоких широтах лимитирующим фактором для развития фитопланктона в зимний период является низкая освещенность. В экваториальном и субтропическом регионах освещенность не является лимитирующей, развитие водорослей ограничено присутствием биогенов. Границей распространения водорослей является плотностной максимум, пикноклин, который находится на глубине около 100—200 м. Это слой перемешивания, в котором циркуляция водных масс происходит вместе с организмами планктона.

Количественное развитие и продукция зоопланктона определяется первичной продукцией фитопланктона, поэтому глобальная картина распределения зоопланктона совпадает с распределением первичнопродукторов. Во временном аспекте следует учитывать эффект запаздывания развития пиков численности зоопланктона относительно пиков численности фитопланктона. Этот период задержки может составлять от 1—2 месяцев в высоких широтах до нескольких дней в районах тропических апвеллингов (Виноградов, Шушкина, 1985). При перемещении воды течениями происходит пространственный сдвиг и максимумы развития фито- и зоопланктона могут смещаться на десятки миль. Для холодноводных районов характерно высокое доминирование в зоопланктоне фитофагов и грубых фильтраторов — эврифагов. В весенне-летний период они могут составлять до 80—90 % общей биомассы. В северных районах — это веслоногие ракообразные *Calanus hyperboreus*, *C. glacialis*, *C. finmarchicus*. В высоких южных широтах — *C. propinquus*, *Calanoides acutus*. В субтропических и тропических

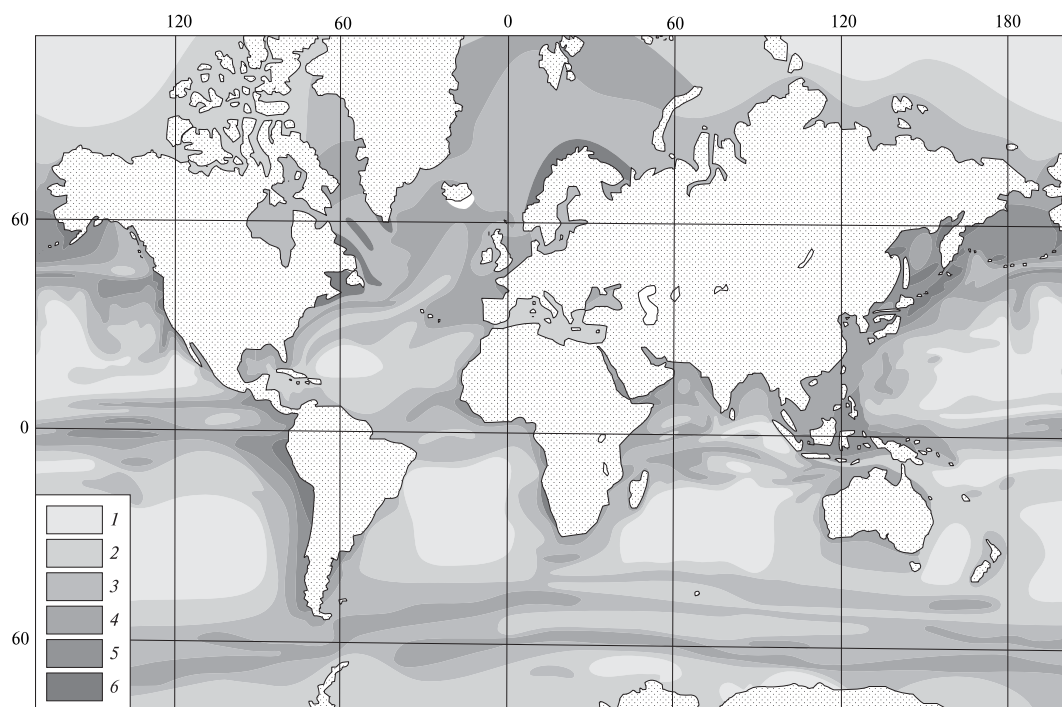


Рис. 8.4. Распределение биомассы ($\text{мг}/\text{м}^3$) зоопланктона в верхнем 100-м слое океана (Бого-ров и др., 1969, по Виноградов, Шушкина, 1985):

1 — <25 ; 2 — 25—50; 3 — 50—100; 4 — 100—200; 5 — 200—500; 6 — >500

районах сообщества планктона смешанные, выраженные доминанты отсутствуют.

Интенсивность продукционных процессов зоопланктона зависит от широты и условий района океана (Виноградов, Шушкина, 1985). В умеренно холодных сообществах, где по биомассе доминирует один-два вида ракообразных с одногодичным циклом развития, максимальная летняя биомасса сопоставима с годовой продукцией. В олиготрофных районах, где основная масса планктона — это эпипелагические виды с коротким жизненным циклом около 2—4 недель, наблюдаемая биомасса на порядок меньше годовой продукции. В холодных олиготрофных водах Центрального арктического бассейна наоборот, циклы развития составляют не один год, продукция за вегетационный сезон (июнь—ноябрь) ниже наличной биомассы. Обилие зоопланктона в разных зонах Мирового океана сильно различается, однако существует усредненная картина распределения биомассы планктона (рис. 8.4). В центральном Арктическом бассейне даже летом биомасса не превышает $30\text{--}60 \text{ мг}/\text{м}^3$. В арктическо-бореальных районах биомасса зоопланктона возрастает до $200\text{--}500 \text{ мг}/\text{м}^3$. В районах, находящихся под влиянием теплых течений (Норвежское море), биомасса может

достигать 1 г/м^3 . В умеренно холодноводных районах Тихого океана, окраинных морях биомасса также высока и может достигать $2\text{—}3\text{ г/м}^3$. Основная масса планктона здесь — это калянусы *C. cristatus*, *Eucalanus bungii*. Наиболее высокие концентрации зоопланктона связаны с полярным фронтом. В субтропической и тропической зонах в экосистемах центральных круговоротов биомасса зоопланктона низка, всего $20\text{—}25\text{ мг/м}^3$, однако годовая продукция здесь намного превышает наблюдаемую биомассу.

В экваториальных районах, особенно в восточных частях океанов, благодаря апвеллингу и фронтальным зонам, где выше первичная продукция, биомасса зоопланктона значительно больше, чем в тропических круговоротах. Она может превышать $50\text{—}100\text{ мг/м}^3$, возрастая в районах фронтов до 200 мг/м^3 . В восточных районах океанов, в зонах фронтов биомасса может достигать $10\text{—}20\text{ г/м}^3$ (Виноградов, Шушкина, 1985). В высоких южных широтах в летние месяцы происходит постепенное перемещение поднявшегося в поверхностные слои планктона с севера на юг. Зона с максимальной биомассой планктона $100\text{—}200\text{ мг/м}^3$ представляет собой узкую полосу, которая движется с севера на юг. Только в некоторых районах (море Скотия, вблизи антарктической дивергенции) биомасса может резко возрастать за счет концентрации криля *Euphausia superba* и достигать гигантских для планктона величин — до 25 кг/м^3 . Районы концентрации криля могут занимать до 15 % антарктических вод.

Таким образом, в Мировом океане наибольшая биомасса и продукция имеет место в бореальных и высокоширотных южных акваториях. В тропических водах это зоны, граничащие с прибрежными апвеллингами, экваториальные океанические апвеллинги, зоны фронтов.

Относительно замкнутые бассейны могут быть высокопродуктивными или, наоборот, обедненными. Пелагиаль Средиземного моря скорее можно отнести ко вторым. Показатели обилия зоопланктона в ней относительно невелики и резко снижаются глубже 200 м (табл. 8.6).

Рыбное население эпипелагиали океанов (верхний перемешанный слой толщиной от десятков метров до 200 м) особым богатством не отличается. Около 30 видов хрящевых и около 120 видов костистых рыб можно отнести к группе постоянно обитающих здесь (Парин, 1979). Мезопела-

Таблица 8.6. Показатели обилия зоопланктона в Средиземном море (по Пелагиаль..., 1989)

Глубина, м	0—50	50—100	100—200	200—300	300—500
Численность, экз/м ³	2217	1341	723	339	122
Биомасса, мг/м ³	50,0	26,0	15,4	5,0	2,5

гическая ихтиофауна на глубине 200—700—1000 м гораздо богаче. Здесь обитает более 600 видов костистых рыб, представленных в основном мелкими формами, которые можно причислить к макропланктону. Для этой зоны характерен «мезопелагиальный эндемизм» на уровне таких крупных таксонов, как семейства, что свидетельствует о значительной эволюционной древности группы. В батипелагиали (от 1000 м до максимальных глубин) видовое богатство снижается, насчитывая немногим более 150 видов.

Существенным элементом нектона и макропланктона пелагиали являются головоногие моллюски. Их обилие определяется обилием фитопланктона и зоопланктона, поскольку все они хищники и являются консументами высокого порядка, скорее всего не ниже четвертого. Непосредственная оценка обилия головоногих, особенно кальмаров, задача довольно трудная по причине их подвижности. По данным К.Н. Несиса (1985), общая биомасса нектонных кальмаров в Мировом океане достигает нескольких сотен миллионов тонн или 20 % общей биомассы нектона, составляющей около 1 млрд. тонн.

Рыбам, как и многим другим обитателям пелагиали, свойственны онтогенетические миграции. Например, размножение океанических тунцов, развитие личинок и мальков происходит в теплой эпипелагиали, а взрослые особи живут обычно на глубине 100—200 м при температуре до 13 °С. Некоторые особо активные рыбы совершают длительные трофические миграции, например меч-рыба (*Xiphias gladius*) была отмечена на глубине до 600 м от поверхности.

В пелагиали довольно четко прослеживается слоистое распределения ее населения, в частности рыб. В верхних горизонтах образуются скопления биомассой до 80 мг/м³, в верхней области мезопелагиали — до 10—20 мг, в нижней части мезопелагиали их биомасса составляет 10 мг/м³ (Парин, 1979). В умеренных и высоких широтах наибольшая биомасса рыб приходится на приповерхностные слои, в тропиках — на более глубокие зоны — 100—200 м.

В пелагический биом входит не только население толщи воды, собственно пелагос, но также гипо-, эпинеuston и плейстон. Приповерхностный слой воды, раздел вода—атмосфера являются специфическим биотопом обитания икры и личинок многих видов рыб, донных беспозвоночных, вегетируют некоторые водоросли. Организмы гипонейстона — мелкие, субмикроскопические и микроскопические формы. В некоторых участках Средиземного моря при изучении гипонейстона в первых 10 см толщи воды были отмечены специфические виды ракообразных *Anomalocera patersoni*, *Labilocera wollastoni*, *Pontella mediterranea* (Cham-palbert, 1971, цит. по Пелагиаль..., 1989).

Эпинеистон и плейстон представлены крупными формами животных. Число видов плейстонных и сопутствующих плейстону форм в океане достигает 100, в основном это кишечнополостные из родов *Physalia*, *Verella*. Границы распространения организмов плейстона размыты под воздействием течений и ветров, однако их основная масса концентрируется именно в средней части океана, контакт с берегом был бы для них губителен. Так, в Тихом океане, между полосой западных ветров вдоль субтропического пояса высокого атмосферного давления концентрируются стаи *Physalia*. Зона ее распространения охватывает центральные районы северного субтропического антициклонического круговорота течений, вдоль линии северной субтропической конвергенции. Эта зона распространения *Physalia* примерно совпадает с зоной распространения правоплывущей *Verella*. Некоторый парадокс в распространении организмов плейстона в океане, основная часть из которых хищники, заключается в том, что под воздействием физических факторов наибольшие их скопления образуются в наименее продуктивных зонах океана. В Тихом океане, например, наибольшие скопления велеллы и физалий находятся между 50 и 20° с.ш. и 10—40° ю.ш. Их стаи могут простираться на много миль. В некоторых районах численность *Physalia* и *Verella* может достигать 1—2 экз/м² поверхности океана. Биомасса плейстона в местах скопления организмов бывает до 1 г/м² (Савилов, 1969), хотя в целом в пелагиали океанов она гораздо меньше.

Важным фактором, поддерживающим высокое обилие кишечнополостных плейстона, является симбиотрофия. В теле хондрофор присутствуют зооксантеллы, первичная продукция которых в определенной мере компенсирует недостаток фагобионтного питания. Продукция этих зооксантелл может использоваться не только в нейстали, но и в толще вод, когда онтогенетические стадии плейстонных кишечнополостных в ходе цикла развития погружаются довольно глубоко, до сотен метров.

В пелагиали океана существует еще один своеобразный биотоп — нейстальная перифиталь, плавник естественный и антропогенный (Синицын, Резниченко, 1981). По данным О.Г. Резниченко, по состоянию на 1975 г. площадь субстрата плавника в Мировом океане составляла 3500 км². К началу XXI века она предположительно возросла не менее чем в 2 раза. Основную часть плавника составляют нефтяные агрегаты, а также различные плавающие предметы антропогенного характера. На этих субстратах обитают различные организмы — гидроидные полипы, плоские черви, мшанки, седентарные многощетинковые черви, усоногие раки, бокоплавцы.

Разнообразие условий, слоистость водных масс определяет неоднородное распределение организмов по вертикали.

Распределение фотоавтотрофных организмов определяется мощностью фотического слоя и глубиной нахождения пикноклина. Соответственно, в зоне обитания первичнопродукторов концентрация органического вещества наибольшая, именно поэтому бактерии в водной толще распределены таким образом, что максимум приходится на зону температурного скачка. Так, в Ледовитом океане максимальная численность микроорганизмов (десятки тысяч клеток на дм^3) была отмечена на глубинах около 150—200 м (Крисс, 1959).

В целом, картина вертикального распределения зоопланктона во всех океанах сходная (Виноградов, 1968), снижаясь от величин биомассы порядка 10—100 мг/м^3 в поверхностных слоях, приблизительно на порядок с каждой 1000 м глубины. Животные планктона способны к довольно значительным вертикальным перемещениям. При этом складывается своеобразная структура перемещения и взаимосвязи живого вещества (Раймонт, 1983), представляющая собой серию циклических перемещений (рис. 8.5).

Вертикальные миграции существенно влияют на структуру сообществ пелагиали. Образуется своеобразная пространственно-временная структура, характерная именно для пелагического биома⁴. При удалении от берегов плотность населения в целом снижается и здесь, на небольшой глубине в светлое время суток видовое разнообразие сообществ мало, а выравненность велика. На глубине или вблизи поверхности ночью видовое разнообразие максимально, а выравненность и общее обилие — на среднем уровне (Волвенко, 2009).

В Мировом океане распространены различные поднятия дна, удаленные от материкового шельфа: банки, подводные горы, пики, гайоты, подводные горные цепи и т.п. Исследования, проведенные в Атлантическом и Индийском океанах на таких поднятиях, вершины которых находились на глубинах от 9 до 1100 м, позволили установить основные особенности распределения гидробионтов в этих районах (Биоокеанографическая структура... 1985). Поднятия дна влияют на структуру и динамику водных масс, что особенно сильно заметно при наличии течений. В районах глубоководных поднятий и банок средней глубины термоклин заглубляется со стороны натекающего потока и приподнимается за ними. В распределении бактериопланктона характерно его скопление в зоне вокруг поднятия, на мелководных поднятиях. Над самими поднятиями, как правило, отмечались минимальные показатели обилия бактериопланктона.

⁴ Нечто подобное, только в гораздо меньших масштабах происходит и в лимнобиоме, что связано с особенностями пространственно-временной организации планктона и нектона в целом.

Над вершинами банок обилие фитопланктона довольно низкое, в то время как за банкой, до десятков миль по течению, на глубине 50 м обилие возрастало на 1/3 относительно среднего по району. Исследования распределения макропланктона в районе банки Дейвис (юго-западная Атлантика) выявили скопления макропланктона вокруг поднятия.

«Над вершиной в уловах сети содержались преимущественно личинки донных ракообразных и моллюсков. Близость вершины этой горы к поверхности (около 100 м) создавала в этом районе своеобразный «остров», сходный по составу макропланктона с мелководьем континентального шельфа» (Биоокеанографическая структура..., 1975, с. 167).

Сгущение планктона объясняется и тем, что поднятия создают преграды вертикальным миграциям. В районах мелководных возвышений с поверхностными течениями, не сопровождаемыми устойчивыми вихревыми образованиями, концентрация макропланктона определяется площадью поднятия, играющего роль «ловушки». Мигрирующий в ночное время к поверхности зоопланктон сносится течением в область поднятия, где в дневное время не может мигрировать в глубину и скапливается над поднятием. В свою очередь, это является причиной скопления здесь зоопланктофагов, в том числе донных и пелагических рыб.

Основные выводы о распределении показателей первичной продукции пелагиали Мирового океана, полученные на основании материалов работ 1950—60-х годов (Кобленц-Мишке, 1965; Раймонт, 1983) подтверждаются и только уточняются в деталях на основе современных космических и информационных технологий (Falkowski et al., 1998; Field et al., 1998). Зоны с продукцией около $100 \text{ гС/м}^2 \cdot \text{год}$ в пелагиали являются внешним окаймлением обширных центральных (от 50 до $100 \text{ гС/м}^2 \cdot \text{год}$) районов, где продукция несколько выше таковой в наземных пустынях (до $50 \text{ гС/м}^2 \cdot \text{год}$).

Характерным свойством пелагического биома океана является подвижность в пространстве и развитие (пульсация) во времени. Продукция зоопланктона зависит от продукции фотоавтотрофов, однако эта связь не бывает прямой. На нее сильно влияет степень сукцессионной стадии или «зрелость» сообщества как в пространственном, так и во временном аспекте (Виноградов, Шушкина, 1985). Подвижность биотопа, его непостоянство в пространстве и времени, изменение температуры, освещенности, содержания биогенов влияет на развитие популяций и биоценозов. В областях с выраженными сезонными изменениями условий и сезонными циклами, благодаря зимней конвекции поверхностные слои обогащаются биогенными веществами из глубинных слоев. В сочетании с увеличением солнечной радиации, а также образованием устойчивого пикноклина и стратификацией над ним, это приводит к сильному

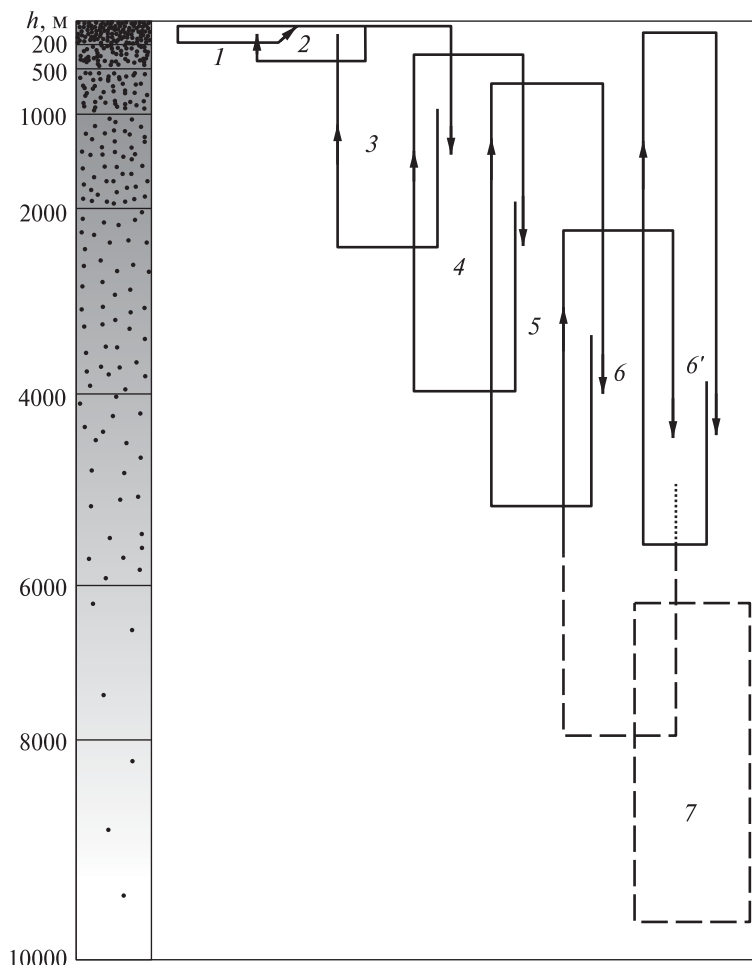


Рис. 8.5. Схема вертикальных миграций зоопланктона в пелагиали океана (Vinogradov, 1962, по Раймонт, 1983). Плотность точек в левой части рисунка характеризует изменение обилия планктона с глубиной:

1 — миграции обитающих на поверхности видов; 2 — миграции в поверхностном и промежуточном слоях; 3 — миграции в поверхностном и промежуточном слоях и верхней части глубинного слоя; 4 — миграции в промежуточном и частично в глубинном слое; 5 — миграции целиком в глубинном слое; 6 — нерегулярные миграции некоторых видов во всей водной толще; 6' — нерегулярные миграции некоторых видов во всей водной толще; 7 — распространение ультраабиссальных видов

развитию фитопланктона. При этом, не собственно фитопланктон, а преимущественно образовавшийся после его отмирания детрит и развивающийся на взвешенном и растворенном органическом веществе бактериальный и протозойный планктон являются трофической основой развития зоопланктона. Максимум развития мирного планктона наступает через 1—3 месяца после максимума развития фитопланктона (Виноградов, 1979).

В тропических регионах, где колебания температуры невелики, обогащение трофогенного слоя происходит в зонах квазистационарного подъема вод (апвеллинги, районы дивергенций, влияния островов). В этих зонах пелагические сообщества находятся на ранних стадиях сукцессии, здесь наблюдается значительное развитие фитопланктона, пище-

вые цепи короткие, продуктивность высокая. Далее, с перемещением вод происходит в принципе то же, что и в умеренной зоне — развитие зоопланктона, возрастание значения детритных цепей питания, снижение продуктивности, постепенное затухание жизненных процессов. Тропическим пелагическим сообществам для достижения состояния зрелого сообщества (Виноградов, 1979; Шушкина, Лебедева, 1985) необходимо 1—2 месяца. За это время водные массы с населяющими их сообществами могут переместиться на многие сотни миль. Соотношение продукции и деструкции в пространстве изменяется весьма значительно (табл. 8.7).

Происходят тесно связанные процессы: значительное превышение продукции сменяется превалированием деструкции, доля биомассы фитопланктона закономерно снижается, доля бактерий в общей биомассе растворенного и взвешенного органического вещества увеличивается, сначала возрастает, а затем снижается доля хищного зоопланктона.

Трофические сети в пелагиали включают сравнительно небольшое число звеньев (Парин, Тимонин, 1985; Levinsen, Nielsen, 2002). В высоких широтах в начале пищевых цепей находятся диатомовые водоросли. Их основные потребители — копеподы, зуфаузииды, птероподы. В свою очередь, их потребляют хищные копеподы, хетогнаты. Зоопланктоном питаются рыбы, усатые киты. На рыб охотятся хищные рыбы и кальмары (рис. 8.6). В настоящее время становится очевидной значительная роль пелагических цилиат и гетеротрофных жгутиковых (Levinsen, Nielsen, 2002). Именно эти организмы служат основной пищей науплиусам и мелким копеподам. В бореальных водах с коротким вегетационным периодом велика роль именно быстро размножающихся простейших. В антарктических водах значительную

Таблица 8.7. Относительные величины характеристик пелагических сообществ в разных зонах Тихого океана (по Шушкина, Лебедева, 1985, в пространственном сопоставлении с Falkowski et al., 1998)

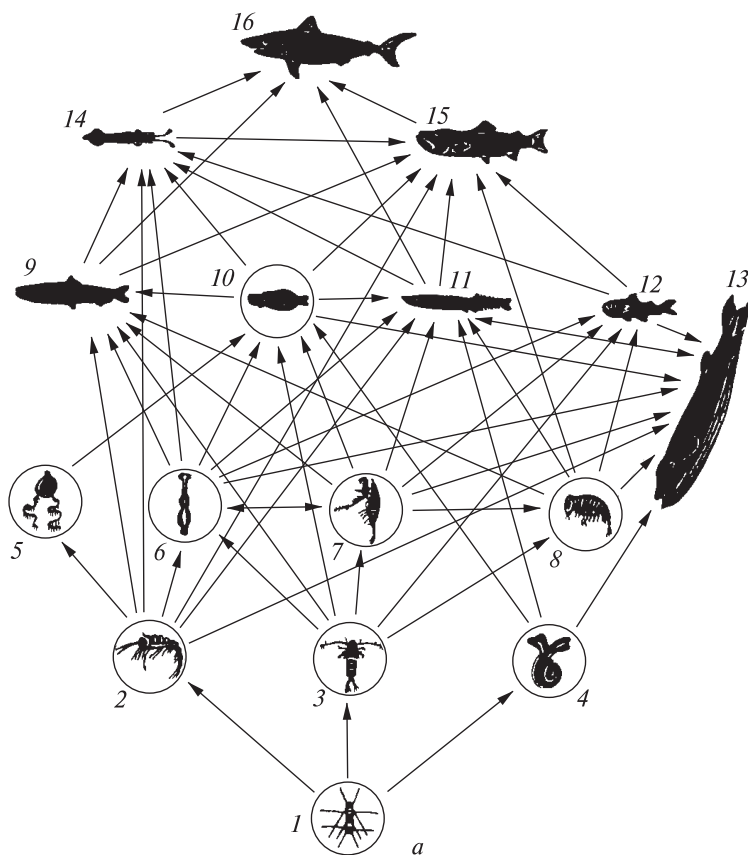
Тип вод	Отношение продукции к деструкции	Отношение биомассы фитопланктона к биомассе общей	Отношение биомассы бактерий к биомассе общей	Отношение биомассы мирного зоопланктона к биомассе хищного
Гипертрофные (северный шельф Перу)	4,2	0,62	0,20	0,1
Эвтрофные (экваториальные воды, около 500 миль от материка)	1,1	0,28	0,23	0,6
Мезотрофные (экваториальные воды, около 1000 миль от материка)	0,3	0,18	0,32	0,41

роль в пищевых цепях играют млекопитающие — усатые и зубатые киты. Число трофических уровней в высоких широтах редко превышает 4—5. В тропических областях, с увеличением видового богатства и общей сложности экосистем, возрастает и сложность трофических сетей (рис. 8.6). Помимо пастбищных пищевых цепей большое значение приобретают детритные, их роль возрастает к центральным частям океанических круговоротов. Число трофических уровней также возрастает и может достигать 7. В целом, большая часть пелагических обитателей тяготеет к полифагии. Разные части популяций, возрастные группы могут входить в различные трофические группы и уровни. Например, хищные копеподы могут поедать икру рыб и таким образом происходит инверсия трофических цепочек.

Кроме видового состава, большое значение в формировании пищевых связей, особенно на низких уровнях, играет размерный состав популяций. Как правило, в зоне повышенной трофности развиваются крупноклеточные диатомовые водоросли, а в дистрофных водах — мелкие динофлагелляты. Агрегаты бактерий, мелкий фитопланктон, жгутиковых потребляют организмы микрозоопланктона (инфузории, науплиусы копепод). В зонах апвеллингов формируются молодые сообщества с преобладанием фитофагов, по мере их созревания, происходящего и в пространстве, и во времени, возрастает роль детритофагов и хищников.

В окраинных и средиземных морях как бы в миниатюре повторяется биологическая структура океана. Некоторые окраинные моря полностью лежат на шельфе, напр. Баренцево, их экосистемы входят в прибрежно-шельфовый биом. Другие моря, напр., окраинное Японское или Средиземное, имеют свои шельфовую и глубоководную зоны. Очевидно, что с уменьшением морского бассейна прибрежные и донные экосистемы оказывают все большее влияние на пелагические, все больше теряют свою специфику.

Градиенты и континуумы пелагического биома. В поверхностных слоях океана формируются системы круговоротов. Интересны данные по изменению видового разнообразия (по индексу Шеннона) в Южно-Атлантическом круговороте (Биопродукционная..., 1984). В слое 0—100 м в центральной части показатель разнообразия (по численности) составлял $4,15 \pm 0,10$ бит/экз., а в окружающих течениях $3,45 \pm 0,31$ бит/экз. В слое 100—500 м, соответственно, $4,52 \pm 0,14$ и $3,31 \pm 0,16$ бит/экз. Разнообразие в центральной части круговорота возрастает вследствие большей выравненности обилия. Показатели обилия в центральной части круговорота ниже, чем в периферийных течениях. Так, биомасса зоопланктона в центральной части 27 мг/м^3 (в слое 0—100 м), составляя 38 % от биомассы зоопланктона Бенгуэльского те-



чения, 37 % Южно-Пассатного, 43 % Фолклендского и была почти равна биомассе в течениях Западных Ветров и Бразильском.

В больших зонах океана существует определенный градиент изменения разнообразия пелагических сообществ. В северо-западной части Тихого океана разнообразие увеличивается от материка к центральной части океана. Эта тенденция совпадает с убыванием продуктивности (Волвенко, 2009). Довольно четко просматривается радиально-симметричная пространственная структура «большой» пелагической экосистемы. Модель биологической структуры океана (Богоров, Зенкевич, 1966) вполне может быть дополнена трендами разнообразия пелагических сообществ, обратно пропорционально связанных с показателями продуктивности.

В основе пространственной структуры пелагического биома океана лежат циклические структуры. Именно поэтому К.В. Беклемишев (1969) принимает вихревые структуры как определяющие биотопический облик пелагиали. В основе таких структур лежит радиальная симметрия. Картина биологической структуры океана (Богоров, 1959; Богоров, Зенкевич, 1966) также имеет элементы радиальной симметрии. Течения можно рассматривать и как самостоя-

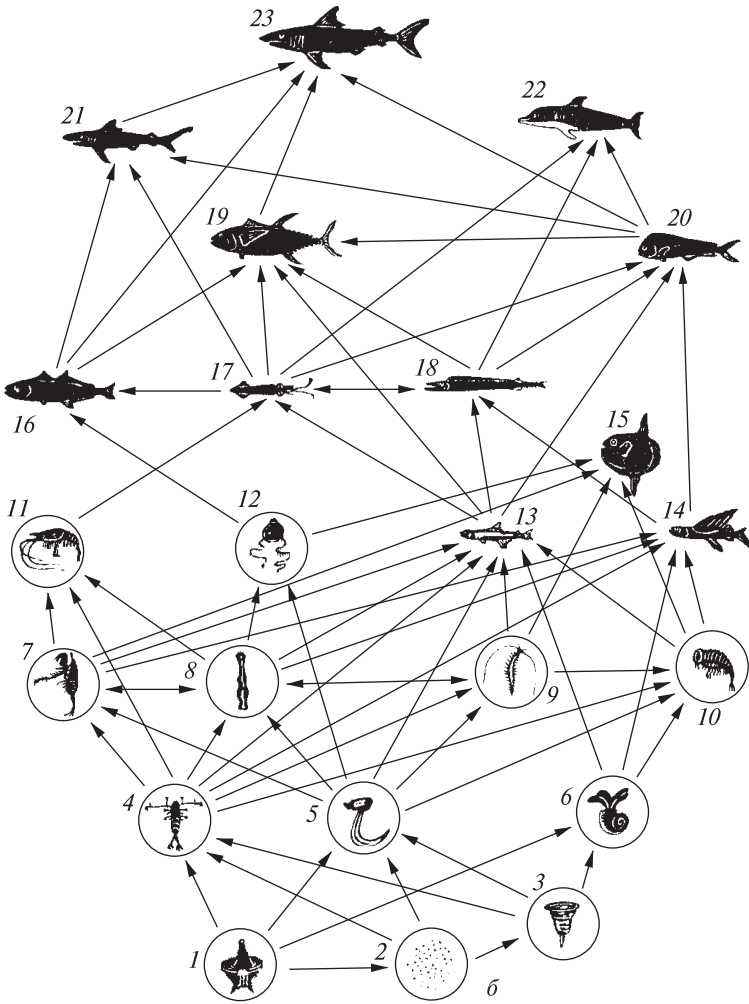


Рис. 8.6. Схема основных трофических связей в пелагиали океана (по Парин, Тимонин, 1985):

a — схема основных пищевых связей в океанических сообществах арктическо-бореальной области: 1 — фитопланктон (преимущественно диатомовые); 2 — эвфаузииды (преимущественно растительноядные); 3 — растительноядные копеподы; 4 — крылоногие моллюски; 5 — кишечнополостные; 6 — шетинкочелюстные; 7 — хищные копеподы; 8 — гиперииды; 9 — сельдь; 10 — молодь рыбы; 11 — сайра; 12 — миктофиды (светящиеся анчоусы); 13 — усатые киты; 14 — кальмары; 15 — лосось; 16 — сельдевая акула; *б* — схема основных пищевых связей в сообществах тропической области: 1 — фитопланктон (преимущественно перидиней), 2 — бактерии; 3 — простейшие; 4 — растительноядные копеподы; 5 — аппендикулярии; 6 — крылоногие моллюски; 7 — хищные копеподы; 8 — шетинкочелюстные; 9 — полихеты; 10 — гиперииды; 11 — креветки; 12 — кишечнополостные; 13 — миктофиды; 14 — летучие рыбы; 15 — рыба-луна; 16 — кублицепс; 17 — кальмары; 18 — змеиная макрель; 19 — тунцы; 20 — корифены; 21 — акулы средних размеров; 22 — дельфины; 23 — крупные акулы

тельные образования с билатеральной симметрией, и как отдельные элементы вихревых макроструктур. Приэкваториальное перемещение вод от районов апвеллингов западных берегов континентов также двусторонне симметричны. Таким образом, биотопические структуры с радиальной и билатеральной симметрией в пелагиали взаимосвязаны.

В вертикальном измерении основной чертой структуры биотопов и экосистем пелагиали является ее квазидискрет-

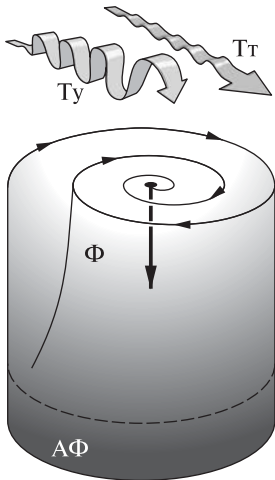


Рис. 8.7. Пространственно-временная организация океанических пелагических экосистем:

Ту — временное измерение для умеренных зон, колебательные процессы сильно выражены; Тт — временное измерение для тропических зон, колебательные процессы не выражены; Ф — фотическая продукционная зона; АФ — афотическая деструкционная зона, стрелками показаны направления перемещения водных масс (антициклональный круговорот)

ность и квазистационарность, пульсирующий характер количественных показателей, как абиотических так и биотических. Это образует вертикальную слоистую структуру сообществ пелагиали. Две основные зоны — фотическая (Ф) продукционно-деструкционная и афотическая (АФ) деструкционная — разделены внутренними глубинными «фронтами», напр. скачком плотности пикноклином (рис. 8.7). Эти зоны также имеют слоистую структуру. Что касается временного измерения (Т), сезонные изменения сильно зависят от географического положения и широты местности района. В высоких широтах изменения структуры биотопа и сообществ существенно больше, чем в приэкваториальных.

Таким образом, в пелагических экосистемах существуют три основных типа континуумов: радиальный континуум разномасштабных круговоротов, континуум течений и вертикально-глубинный континуум. Для всего пелагического биома океана характерна взаимосвязь, более или менее выраженный континуум экосистем в силу единства Мирового океана.

Континентальный шельф представляет собой особую среду. Во многих отношениях он принадлежит и суше, и морю. Шельф с удивительной щедростью обеспечивает существование всякого рода живых организмов от бактерий до млекопитающих.

Куллини, 1981 (с. 7)

ПРИБРЕЖНО-ШЕЛЬФОВЫЙ БИОМ

Континентальный шельф занимает всего 7,4 % площади Мирового океана или 26,7 млн. км². Самые обширные шельфовые зоны в Северном Ледовитом и Атлантическом океанах — 53 % всей площади шельфа Мирового океана (Гершанович, Елизаров, 1979). Экосистемы этой зоны чрезвычайно разнообразны, сменяя друг друга, они тянутся вдоль берегов океанов и некоторых внутренних морей на сотни тысяч километров. Факт концентрации жизни в прибрежной зоне моря широко известен, В.И. Вернадский (1978) совершенно справедливо особо выделял прибрежные сгущения жизни. По некоторым оценкам до 20 % всех популяций морских организмов сконцентрировано в 25 км прибрежной зоне, средняя же ширина шельфа составляет 78 км, варьируя в разных участках от 0 до 1500 км (Hall, 2002).

Геологически шельф принадлежит материкам, в нем распространяется характерный для материковых плит гранитный слой, в то время как в структуре океанского дна он

отсутствует (Богданов и др., 1978). Эта связь объясняет некоторое сходство характера геоморфологии прибрежных материковых зон и шельфа. Если взглянуть на карту Америки, то видно как Скалистые горы, а южнее Кордильеры подступают к самому берегу Тихого океана на западе материка, в то время как восточный берег низменный и относительно пологий. Эти различия отражаются и в прибрежных зонах.

«Дно, скрытое под поверхностью Тихого океана столь же разнообразно и эффектно, как и суша. Расположенные на прибрежной части западного континентального шельфа холмы и равнины, утесы и рифы, пространства, усеянные скальными породами и песком, образуют мелководное морское ложе, совершенно не похожее на огромную песчаную равнину, которая простирается почти не прерываясь, от Новой Англии до Техаса на востоке. Вдоль тихоокеанского побережья многочисленные подводные каньоны врезаются в прибрежную окраину континента» (Куллини, 1981, с. 153).

Скалистые участки и эффектные каньоны составляют меньшую часть всей границы шельфа и континентов. Около 75 % этой зоны, свободной ото льдов, занимают песчаные, песчано-илистые или песчано-каменистые отмели (Brown, McLachlan, 2002). С суши поступает сконцентрированный в реках или диффузный поверхностный сток, который приносит различные растворенные и взвешенные вещества из мест, расположенных далеко от берега моря. Таким образом, прибрежная часть морей и океанов оказывается под влиянием водосборного бассейна рек, а это около 60 % всей поверхности суши (Hall, 2002).

Жизненные циклы неритических организмов своеобразны и отражают особенности условий в прибрежно-шельфовой зоне. Экосистемы этого биома в своей абиотической части занимают единый биотоп — водную массу — прибрежье — дно шельфовой зоны. Значительная часть биоты здесь использует в жизненных циклах различные биотопы. Можно выделить несколько типов таких циклов (Беклемишев, 1969). Донные животные с пелагической личинкой очень распространены, 75 % и более численности животных в неритическом планктоне могут составлять именно эти личиночные стадии. Распространены планктонные водоросли с донной стадией развития в виде спор. Многие гидробионты имеют донные и планктонные стадии, например медузы, планулы которых обязательно должны оседать на дно для дальнейшего развития.

Своеобразие шельфа как глобального биотопа и состоит в значительной постоянной трансформации гидродинамических процессов в континентальной зоне океан—берег. Для каждого динамического процесса в пределах шельфа можно выделить две области: относительно глубоководную, в которой контактная зона океан—берег не оказывает существенного влияния на характер процессов, и мелководную, где

такое влияние имеет ключевое значение (Мощенко, 2006). Граница резкого ухудшения сортировки осадков на океаническом шельфе, служащая показателем снижения гидродинамического влияния, отмечается на глубине около 60 м, во внутренних морях — 20—25 м. Такая граница совпадает с глубиной в 10—12 высот больших штормовых волн. Кроме гидродинамического фактора, ключевым в выделении шельфового биома является гидрооптический: подводная освещенность в океане допускает протекание процессов фотосинтеза до глубин 150—200 м, что близко к глубине границ шельфа.

Характер донных грунтов определяет не только гидродинамическое воздействие, но и широтные, климатические условия (табл. 8.8). Мелкие илистые фракции относительно менее распространены в высоких широтах.

Шельфовые экосистемы — одни из самых богатых сообществ океана. Большая часть видов морских гидробионтов обитает именно в прибрежной части, по некоторым оценкам до 80 % (Касьянов, 2002). Исследование даже сравнительно небольшого участка шельфа внутреннего Черного моря показывает значительное таксономическое богатство (табл. 8.9), что, следует отметить, ненамного меньше богатства, указанного для всего Черного моря (Zaitsev, Mamaev, 1997).

В Черном море зачислительная часть биоты сосредоточена в шельфовых экосистемах, поскольку глубже 200 м находится сероводородная зона (экосистемы восстановительных условий).

Пространственное биотопическое глубинное вертикальное деление шельфового биома достаточно сложно. Основные типы зональности океана непосредственно относятся к шельфовому биому. Это широтная физико-географическая зональность, вертикальная зональность и циркумконтинентальная зональность (Гершанович, Елизаров, 1979). Первый тип определяется основными пространственными градиентами биома — вдоль береговой линии, по направлению от берега и по глубине.

Таблица 8.8. Соотношение площади грунтов на континентальном шельфе на глубинах менее 65 м (по Hall, 2002)

Грунт	Относительная площадь %	Особенности, связанные с широтой
Ил	37	Во влажных тропиках возрастает до 50 %, снижается до 10 % в высоких широтах
Песок	47	Возрастает в неэкваториальной тропической зоне до 60 %
Скалы, камни, гравий	6	Более обычны в высоких широтах. До 10 % на 30°, до 50 % на 70°
Прочие	10	—

«Физико-географическая зональность океана наиболее многообразна в его поверхностных слоях, усложняясь вблизи континентальных побережий. С глубиной количество зон становится меньше, морская среда делается более однородной» (Гершанович, Елизаров, 1979, с. 28).

В мелководных зонах более сложные разнообразные условия среды и более богатые качественно и количественно сообщества организмов. Сложные гидрологические условия (волновой процесс и приливы), опресняющее влияние и поступление твердых частиц с материковым стоком, воздействие льдов, нестабильность термического режима, антропогенное влияние — все это делает мелководные прибрежные зоны весьма разнообразными по условиям обитания. Подавляющая часть прибрежных мелководий шельфа испытывает влияние приливных явлений. Именно уровни максимума и минимума (сизигийные приливы-отливы) считаются границами литоральной зоны (Зернов, 1949; Океанология..., 1977). Принципы и общая схема деления литоральной зоны были предложены Л. Вайаном в конце XIX века.

«Установленный Вайаном принцип состоит в том, что верхний и нижний отделы литорали отделяются от среднего отдела примерно по средним уровням квадратных полных и малых вод, тогда как общая ширина литоральной зоны определяется положением сизигийных уровней малых и полных вод. Соответствие биологических схем зональности литорали физическому принципу Вайана верно только в первом приближении» (Жизнь и среда..., 1989, с. 128—129).

В литорали происходит последовательная смена группировок соответственно изменению условий. Например, смена биотических группировок на пологой песчано-илистой литорали Белого моря выглядит следующим образом (Бурковский, 1992). Самое верхнее положение занимает соленый марш, ассоциация покрытосеменных растений *Triglochia*, *Carex*, *Aster*. В лужах после отлива обитают различные мелкие беспозвоночные, мальки рыб. Ниже расположен пояс илисто-песчаного грунта, здесь произрастают *Salicornia*, *Ruppia*, уже не образующие плотных дерновин. Из беспозвоночных доминируют моллюски *Hydrobia*, *Macoma*. Пояс средней и нижней литорали представлен песками различной крупности. Здесь встречается редкая поросль *Ruppia maritima*, фауна

Таблица 8.9. Состав биоты Северо-западной части Черного моря (по Северо-западная..., 2006)

Таксоны, таксономические группы	Число видов	Таксоны, таксономические группы	Число видов
Водные грибы	76	Мейозообентос	255
Водоросли фитопланктона	663	Макрозообентос	428
Водоросли макрофитобентоса	278	Паразиты гидробионтов	207
Инфузории планктона	180	Рыбы	137
Мезо- и макрозоопланктон	246	Китообразные	3

очень разнообразна: роющие моллюски, полихеты и олигохеты. В зоне ниже обычного прилива на песчаных грунтах произрастает *Zostera marina*, а основу животной ассоциации составляют ползающие по поверхности грунта и седентарные гидробии, литторина, гаммариды. Илистые грунты еще более глубокого пояса лишены крупных автотрофов, основу сообщества составляют моллюски, полихеты и нематоды.

Биономическая система деления населения литорали должна учитывать не только расположение седентарных форм, но и характерное поведение подвижных, как это сделано в классификации литоральных экологических комплексов (Мокиевский, 1969). К пойкилолиторальному комплексу организмов относятся те, активность которых связана со всеми фазами затопления. Фазы осушения-затопления они переживают в пассивном состоянии или в убежищах, оставаясь в том же биотопе. К гомойолиторальному комплексу относятся организмы, избегающие либо осушения, либо затопления. К меролиторальному комплексу относятся морские, а к адлиторальному — наземные организмы морского происхождения, связанные с литоралью только в период размножения. К первому относятся некоторые мизиды, изоподы, а ко второму — некоторые тропические крабы. Симметричным относительно уреза воды экологическим аналогом последних выступают морские черепахи.

Основное значение для распределения организмов и формирования характерных биоценозов имеет не только и не столько расположение относительно уровней минимума и максимума приливов, сколько соотношение времени пребывания организмов под водой и на воздухе (Голиков, Бабков, 1985). На примере литорали Белого моря показано, что в супралиторали и верхней каменистой литорали резко преобладают брюхоногие моллюски *Littorina rubis*, на уровне 50 % обеспеченности, т.е. в среднем равного пребывания в воде и на воздухе доминируют усоногие *Balanus balanoides*, на уровне 60 % «водности» появляются отдельные кустики *Fucus vesiculosus* и особи *Mytilus edulis*. Количество видов литоральных животных начинает резко возрастать именно при 50 % «водности». Складывается следующая схема вертикальной зональности: супралитораль представляет собой зону временного увлажнения волнами и брызгами, чаще всего здесь нет постоянного самостоятельного биоценоза. Водная обеспеченность верхнего горизонта литорали составляет 50—60 % и всегда характеризуется развитыми самостоятельными биоценозами, которые простираются до уровня более 95 % обеспеченности. Следует подчеркнуть, что зональность определяется не только приливными явлениями, но и интенсивностью гидродинамических волновых процессов и перемешивания. Все это определяет ха-

рактерное для различных участков литорали поясное и пятнистое распределение биотических группировок. В верхней сублиторали произрастают различные водоросли и морские травы, фауна сублиторали разнообразна, ее богатство достигает порядка сотен тысяч видов (Океанология, 1977).

Зональность в шельфовом биоме зависит от экологической зональности океана, определяется не только приливыми явлениями, но и другими основными экологическими факторами, такими как подводная освещенность, гидродинамика вод, поэтому принципиально сходна с зональностью вблизи океанических островов во внутренних морях, континентальных водоемах. В литорали, особенно скалистой, с наиболее устойчивым субстратом, хорошо выражена вертикальная (глубинная) зональность. Может образовываться несколько поясов с четко определенным доминантом, хотя основные абиотические факторы (освещенность, температура, гидродинамическое воздействие) изменяются достаточно плавно (Кусакин, 1977). В зоне верхней литорали факторы среды подвержены значительным колебаниям — температура, соленость, временное осушения при отливах, поэтому организмы с наибольшим диапазоном толерантности населяют самые мелководные участки литорали. Однако только толерантностью отдельных видов нельзя объяснить особенности зонального распределения популяций. Ставшая в экологии классической модель пространственного распределения двух видов усоногих раков (Одум, 1975) не может объяснить всего спектра взаимодействия, однако позволяет сделать вывод о разной роли абиотических факторов и биотического взаимодействия в тех или иных зонах литорали.

*«Распространение более крупного вида (*Balanus*) ограничено нижней частью приливной зоны, поскольку он не способен выносить длительного высыхания, тогда как мелкий вид (*Chthamalus*) вытеснялся из нижних участков в результате конкуренции с более крупным видом и хищниками, которые более активны ниже уровня прилива. Физическое стрессовое воздействие (обсыхание) служит главным регулирующим фактором в верхней части зоны, а ниже такими факторами были конкуренция и хищничество» (Одум, 1975, с. 291—292).*

Биотические факторы, влияющие на пространственную структуру литоральных сообществ, различны, однако основными являются конкуренция, хищничество и пастьба. Состав и пространственная структура разнообразнее там, где активны хищники первого и второго порядков. Экспериментальное удаление из сообщества морских звезд привело к расширению пояса мидий на 1—2 м, при этом моллюски вытеснили более 25 видов водорослей и беспозвоночных (Paine, 1974, цит. по Кусакин, 1977). Оседание личинок многих седентарных форм вблизи поселений своего вида способствует поддержанию характерной для того или иного местообитания пространственной структуры сообществ.

Моделью вертикальной зональности в литорали может быть структура сообществ обрастания различных подводных сооружений. На опорах нефтяных платформ в Северном море в пределах шельфа, удаленных от берега на 200 км на глубине до 10 м формировались сообщества водорослей с доминированием бурых *Laminaria*, *Alaria*, из животных присутствовали единичные экземпляры мидий, гидроидов, глубже, до 70 м, сообщества обрастания состояли из различных видов мшанок, на глубине более 70 м доминировали трубчатые полихеты *Filograna implexa* и глубоководные усоногие раки *Chirona hameri* (Fortheath, 1982, цит. по Звягинцев, 2005). Изучение зональности на литорали, оценка данных по характеру обрастания судов и гидросооружений позволили сделать прогноз стратифицированного по глубине развития сообществ на опорах платформ на шельфе о. Сахалин, который также можно рассматривать в качестве модели глубинной стратификации (табл. 8.10).

Обрастание цепей и буёв по причине плавучести последних постоянно локализовано на одной глубине, независимо от приливов. Тем не менее, в различных акваториях наблюдалась смена сообществ обрастания, обилия организмов (Звягинцев, 2005). В заливе Петра Великого на цепях буёв биомасса организмов возрастала с глубиной, достигая максимума — 65 кг/м — на глубине 11—12 м. В верхней части цепей, на глубине 2—3 м доминировали устрицы *Crossostrea gigas*. На глубине 6—7 м доминирующим видом становится *Crenomytilus grayanus*. Здесь проходит нижняя граница распространения устриц. Глубже доминантным становятся усоногие раки *Balanus rostratus*. На естественных

Таблица 8.10. Состав и обилие сообществ обрастания на разных глубинных горизонтах на шельфе о. Сахалин (Звягинцев, 2005)

Глубина, м	Доминанты	Биомасса, кг/м ²
0—1	Водоросли <i>Enteromorpha prolifera</i> , <i>Ectocarpus confervoides</i> , усоногие <i>Chthamalus dalli</i> , <i>Semibalanus cariosus</i>	10
1—10	Водоросли <i>Laminaria</i> , <i>Alaria</i> , усоногие <i>Balanus crenatus</i> , двустворчатые <i>Mytilus trossulus</i>	7
10—15	Водоросли <i>Laminaria</i> , <i>Alaria</i> , усоногие <i>Balanus rostratus</i> , двустворчатые моллюски <i>Pododesmus macroschisma</i> , <i>Mytilus trossulus</i>	20—50 и более
15—25	Водоросли <i>Laminaria</i> , <i>Alaria</i> , усоногие <i>Balanus rostratus</i> , двустворчатые моллюски <i>Pododesmus macroschisma</i> , асцидии, гуки	5—6
25—50	Двустворчатые моллюски <i>Pododesmus macroschisma</i> , усоногие <i>Chirona evermani</i> , мшанки, гидроиды, красные литотамниевые водоросли	10
50—200	Усоногие <i>Chirona evermani</i>	10—20 и более

субстратах в этом заливе устричные банки распространены на тех же глубинах.

Гидросооружения как аналоги малых островов биотопически и биономически могут рассматриваться как псевдолиторальная зона. Необходимо отметить, что на малых шельфовых островах, например на острове Змеином в Черном море, обитают более крупные представители фауны макрозообентоса, что, вероятно, связано с более благоприятными условиями, в частности отсутствием заморов (Северо-западная..., 2006). Псевдолитораль может служить источником биофондов восстановления литоральных сообществ.

Шельф на большей своей части представляет пологую, опускающуюся от материка равнину. Однако на нем существуют зоны не только поднятий, островов, но и углубления с довольно большими глубинами по сравнению с батимальными и даже абиссальными зонами. Довольно характерны псевдобатимальные депрессии для шельфа Антарктиды, где пороговые глубины составляют 500—600 м, а максимальные глубины впадин на шельфе — более 1000 м (Андрияшев, 1979). Земная кора под этими впадинами имеет типичное континентальное строение, т.е. включает гранитный слой. Отделенность псевдобатимальных зон определяет отсутствие здесь глубоководной фауны. Основу фауны составляют эврибатные шельфовые виды.

Вдающиеся в сушу заливы образуют так называемые краевые бассейны, в которых, в силу различий в изолированности от неретической зоны, формируются специфические экологические условия. Такими краевыми бассейнами являются лиманы бесприливных морей, фиорды, глубокие заливы, губы, лагуны, бухты. Береговая линия северных морей изобилует различными краевыми бассейнами ледникового и тектонического происхождения. Залив Канда-губа был частично отделен от Кандалакшского залива еще в начале XIX века. Здесь сформировалась сложная структура водных масс, что привело к образованию специфических сообществ. Верхний, 1—9 м, практически полностью опресненный слой населен почти одними пресноводными видами. Из морских представлены некоторые эвригалинные — бокоплав *Pontoporeia affinis* и полихета *Laonice cirrata*. Нижние придонные слои воды заражены сероводородом. Морская часть губы, частично связанная с Белым морем, населена преимущественно морскими организмами, пресноводные виды — личинки хирономид, ручейников, моллюски — обитают в литорали на глубине не более 3 м, образуя с морской фауной смешанные биоценозы (Иванов и др., 1983, цит. по Жизнь и среда..., 1989).

В некоторых скандинавских фиордах (норвежские Му-фиорд, Лене-фиорд) имеются подводные барьеры, затруд-

няющие сообщение с морем, что приводит к накоплению органического вещества и заражению придонных слоев воды сероводородом.

Эстуарии занимают площадь около 1,4 млн. км², составляя всего 0,4 % площади океана, однако они дают более 4 % чистой первичной продукции мирового океана (Сафьянов, 1987). Поскольку в эстуариях проявляется как влияние поверхностного стока суши, так и влияние моря, условия в них чрезвычайно разнообразны. Так, в семиаридных климатических условиях западного Приазовья и низкой солености Азовского моря Сивашская лагуна представляет собой гипергалинный водоем, Куршский залив Балтийского моря, при значительном стоке впадающих рек, — замкнутый пресноводный эстуарий (Закономерности..., 2004). В США существует около 900 эстуариев площадью $1,09 \cdot 10^5$ км², которые, вместе с лагунными экосистемами, занимают 80—90 % атлантического побережья и Мексиканского залива и 10—20 % тихоокеанского (Kennish, 2002).

В циркумграничной структуре океана эстуарии относятся к океаническим границам (Айзатуллин и др., 1979). Процессы, происходящие в эстуариях, имеют континуальную природу, поскольку происходит более или менее постепенный переход от речных условий к условиям морского побережья, поэтому эти экосистемы принадлежат одновременно к реобиому (эстуарии рек) и шельфовому биому. Крупные реки сильно влияют на условия в эстуариях и прилегающих районах.

«Восточная часть Финского залива представляет собой переходный район от пресноводного к солоноватоводному. Пресная вода распространяется в западном направлении по поверхности залива, в то же время солоноватые воды в виде клина продвигаются в восточном направлении. Соленость воды на поверхности с востока на запад изменяется от 0,2 до 5,8 ‰, у дна — от 0,3 до 8,5 ‰» (Экосистема эстуария..., 2008, с. 17).

Соленость определяет распределение и обилие гидробионтов. Биомасса зоопланктона, например, в эстуарии Невы снижается от пресноводной зоны к солоноватоводной (4 ‰) с 1,6 г/м³ до 400 мг/м³. И условия, и биотические сообщества изменяются в эстуариях градиентно (табл. 8.11). Осаждение речных взвесей довольно интенсивно происходит уже вблизи устья реки, однако гидрохимическое влияние речного стока на шельфовую зону распространяется далеко в море. В многоводные годы влиянию речного стока (в первую очередь р. Дунай) подвержено около 70 % акватории северо-западной части Черного моря и даже в маловодные — не менее 20 % (Северо-западная..., 2006).

Существование эстуария не всегда и не обязательно связано с наличием крупных рек. Эстуарии — это разнообразные прибрежные водоемы в большей или меньшей степени

связанные с морем, с определенным градиентом минерализации вод (Сафьянов, 1989).

Шельфовые зоны северных морей в своей истории подвергались воздействию ледников. Неритическая зона гляциальных шельфов имеет относительно большую глубину — до 500 м и более, в среднем 350 м. В южной части Баренцева моря, на протяжении 150 км от современного берега в отложениях часто встречаются обломки скандинавских и кольских кристаллических пород (Жизнь и среда..., 1989). Особенностью прибрежных экосистем северных морей является высокая концентрация птиц, образующих птичьи базары. В местах скопления пернатых концентрация органических форм азота и фосфора в воде прибрежий в 4—130 раз выше, чем в море. Многие северные моря полностью лежат на континентальном шельфе, поэтому на разрезе через весь бассейн сложно наблюдать закономерное изменение условий и населения с глубиной, обычно увеличивающейся от берега (рис. 8.8). Например, на дне Баренцева моря имеются значительные поднятия, но оно также пересекает

Таблица 8.11. Общая модель изменений в экосистеме эстуария (по Hall, 2002, Kennish, 2002 с дополнениями)

Параметры	Устье реки —————> Открытое море			
Соленость	Речные воды, 0,5 и менее ‰	Мезогалинные, 5—18 ‰	Полигалинные, ‰ 19—25	Эугалинные, 30 и более ‰
Седименты	Перераспределение седиментов, формирование слоистой структуры осадков	Средняя скорость седиментации	Высокая скорость поступления растительного детрита в бенталь, высокая интенсивность биологической трансформации и перемешивания осадков	Низкая интенсивность седиментации
Пелагическая подсистема	Преобладают речные условия, течение	Малая подводная освещенность из-за высокого содержания взвесей, первичная продукция низкая	Эвтрофные условия, высокая первичная продукция, высокая скорость обмена биогенов и органического вещества между пелагиалью и бенталью	Олиготрофные условия, низкая первичная продукция
Донная подсистема	Донные отложения для макрофауны нестабильны, доминирует мейофауна, протисты, бактерии	Увеличение стабильности донных отложений, условия благоприятны для макрофауны, преобладают детритные пищевые цепи	Доминирование собирателей детрита, высокая активность микробальной деструкции, активное высвобождение биогенных веществ	Низкая продукция и биомасса бентоса

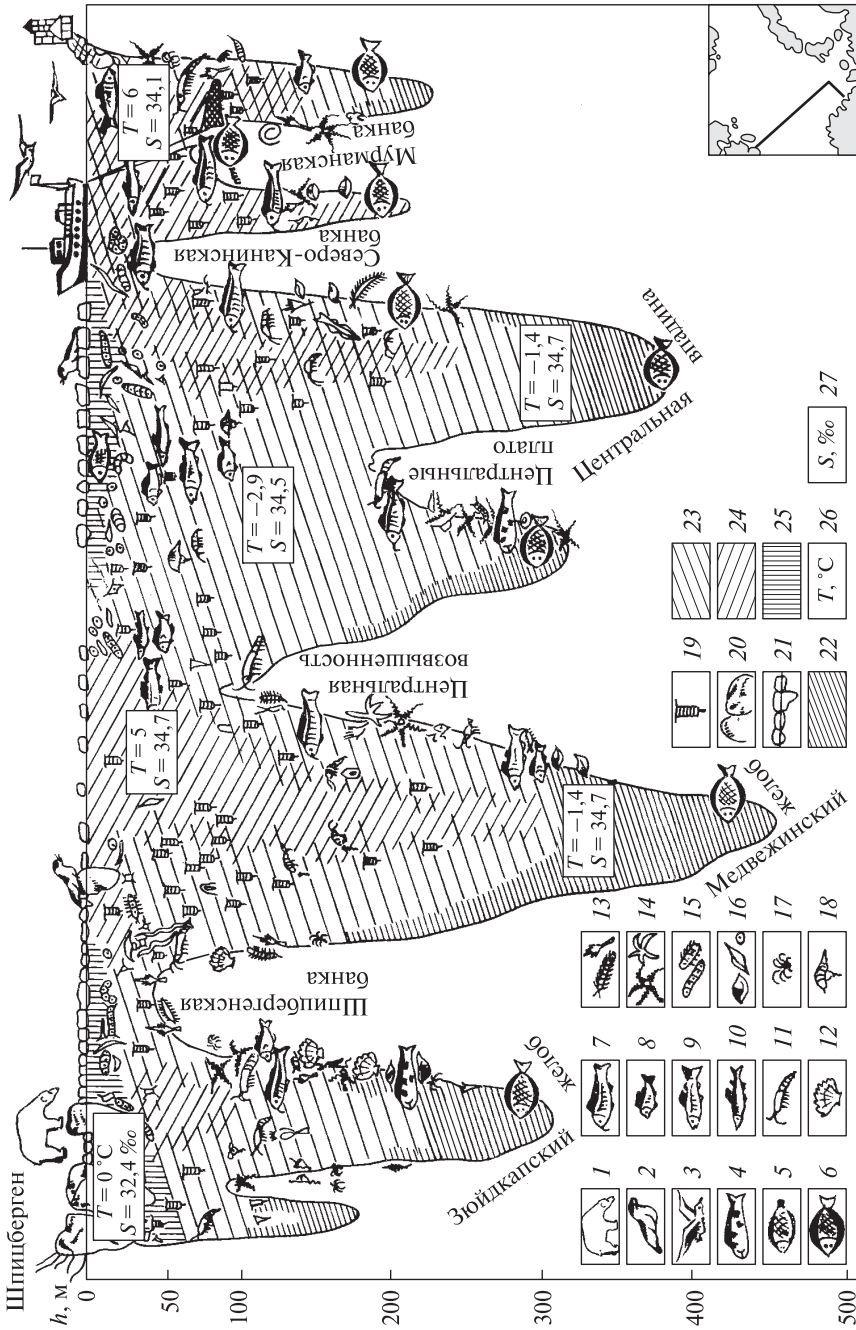


Рис. 8.8. Экологическая схема Баренцева моря на разрезе от о. Шпицберген до Кольского п-ва (по Жизнь и среда..., 1989): биота:

1 — белые медузы; 2 — ластогонис; 3 — морские глии; 4 — зубатка; 5 — камбала; 6 — палтус; 7 — треска; 8 — окуни; 9 — семга; 10 — мойва; 11 — креветки; 12 — гребешок; 13 — полихеты; 14 — морские звезды и офиуры; 15 — жгутиковые; 16 — диатомовые водоросли; 17 — морские ежи; 18 — крылоногие моллюски; 19 — веслоногие ракообразные. Элементы биотопов: 20 — плавучие льды; 21 — прибрежные воды; 22 — придонные арктические воды; 23 — прибрежные воды; 24 — атлантические воды; 25 — поверхностные арктические воды; 26 — температура, °C; 27 — солёность, ‰. На врезке внизу справа показано схематическое расположение разреза

ся глубокими желобами, происходит активное смешивание прибрежных и атлантических вод.

В литоральной отмели приливных морей процессы преобразования вещества и энергии идут очень интенсивно как на твердых грунтах, так и в зонах песчано-илистых и илистых отложений. Роющие животные способствуют перемешиванию осадков, их аэрации, окислению продуктов распада органического вещества, повышению окислительно-восстановительного потенциала, улучшая таким образом условия обитания аэробных организмов. Много органического вещества и биогенов накапливается в илах и заиленных песках с поселениями трубкостроящих полихет, в песчаных отложениях под зарослями макрофитов. Меньшую роль в этом отношении играют поселения роющих организмов, например пескожила *Arenicola*, однако и здесь они более высокие, чем в местах без видимых следов обитания животных (Павлова, 1980, цит. по Жизнь и среда..., 1989). Химический состав жидкой фазы донных отложений тесно связан с составом придонных вод.

Для прибрежных зон тропиков очень характерны мангровые экосистемы, занимающие около 181 000 км² береговой линии тропических и субтропических зон морей и океанов, ограниченной зимней изотермой 20 °С (Alongi, 2002). Мангровые (более 70 видов) являются единственными древесными галофитами и, будучи амфибионтами, мангровые леса существенно влияют на жизнь в верхних участках литорали. Биомасса мангровых зарослей, большая часть которой рано или поздно попадает в воду (тропические циклоны, штормы периодически уничтожают миллионы деревьев), достигает в приэкваториальных лесах 500 т сухого вещества / га. В целом, таксономическое богатство, показатели обилия донных сообществ ниже, чем в других литоральных сообществах, что объясняется негативным влиянием полифенольных кислот, выделяемых деревьями, и низкой первичной продукцией микроводорослей. Своеобразно распределение относительного обилия (в г сухого веса / м²) в мангровых лесах (леса *Rhizophora* в северной Австралии): деревья — 30 000, бактерии — 980, протисты — 220, подвижная макрофауна — 8, эпифауна и эпифлора — 2, меофауна — 1,7 (Alongi, 2002).

Самая большая мангровая экосистема (более 1 млн. га) находится в дельте рек Ганг и Брахмапутра на территории восточной Индии и Бангладеш, на северном побережье Бенгальского залива. Эта территория (Sundarban) представляет собой огромную сеть эстуариев с высотой прилива от 2 до 6 м, поэтому морская вода поднимается на 50 км и более вглубь суши. Собственно мангровых деревьев произрастает здесь около 40 видов. Водорослей отмечено более 150 видов, *Lyngbya*, *Oscillatoria*, *Microcoleus* обычны на пневматофорах мангров и

на илах. Рыб отмечено более 150 видов, моллюсков — 143, полихет — 69, олигохет — 6, ракообразных — 240 видов. В соответствии с градиентом солёности образуются сообщества с большими или меньшим числом морских или пресноводных видов (Gopal, Chauhan, 2006). Соотношение продукции и деструкции в мангровых экосистемах в целом положительное, происходит накопление органического вещества, которое за счет гидродинамических процессов может периодически поступать в более глубокие участки прибрежной зоны.

Соленость в экосистемах шельфового биома является одним из важнейших факторов, особенно ощутимым в эстуарных зонах и закрытых морских бассейнах, где велико влияние континентального стока. В Азовском море была отмечена следующая приуроченность донных биоценозов к участкам с разной солёностью: биоценоз дрейссены встречался только при солёности до 1‰, монодакны — от 0,5 до 4,0‰, нереиса — от 4 до 6‰. Совершенно очевидно, что при снижении стока р. Дон и повышении солёности распределение донных и пелагических биоценозов в море существенно изменилось (Воробьева, 1999).

«Геологическая история Азовского моря показывает также, что при опреснении его реликтовые и солонатоводные биоценозы могут занять все море до Керченского пролива и, наоборот, в периоды осолонения реликтовые биоценозы вытесняются полностью из моря в устья рек» (Воробьев, 1949, с. 119).

В некоторых изолированных морских бассейнах, их участках возникают условия для существования эндемичных таксонов. Так, в некоторых группах донных животных Средиземного моря число эндемиков достигает 50 % (Пелагиаль..., 1989).

Экосистемы шельфового биома отличаются высокой продуктивностью, концентрацией живого вещества. В районах Антарктики и на Камчатско-Курильском шельфе в узких прибрежных районах численность фитопланктона может превышать 100 000 кл/дм³ (10⁸/м³), такая численность сопоставима с таковой в лагунах Большого барьерного рифа. Максимальная биомасса в этих районах достигала 20 г/м³.

Отличительной особенностью каменистой, скалистой литорали является значительная устойчивость к воздействию волн. Для гидробионтов здесь имеется стабильный в пространстве и времени субстрат, удобный для прикрепления, но недоступный (или доступный только для немногих сверлящих организмов) в качестве убежищ. Если песчаная или заиленная литораль — царство бентических, закапывающихся организмов, то каменистая — царство перифитона. Разнообразные естественные субстраты от сравнительно мягких осадочных пород до твердых гранитов — дополняются искусственными — бетонными и металличе-

скими портовыми сооружениями, конструкциями берегоукрепления, доками и т.п., обилие организмов на которых сопоставимо, а в некоторых случаях превышает таковое в естественных условиях (Солдатова и др., 1985; Звягинцев, 2005; Thompson et al., 2002).

Подавляющее большинство экосистем шельфового биома — автотрофно-гетеротрофные. Первичная продукция создается водорослями планктона, водорослями, находящимися на различных субстратах, и высшими растениями. В составе донных водорослей насчитывается около 10 тыс. видов, водоросли-макрофиты в основном зеленые, бурые и красные. Высшие растения не столь разнообразны, их насчитывается около 200 видов (Возжинская, 1977). Пространственное распределение макрофитов, которое может быть мозаичным или поясным, определяется рядом факторов: подводной освещенностью, степенью прибойности, характером рыхлых грунтов и твердых субстратов, выеданием фитофагами.

«Фиталь — самая богатая жизнью прибрежная зона океана, которую формирует преимущественно пояс морских водорослей и трав (макрофитов). Они занимают значительную часть шельфа до глубины 150—180 м. Термин «фиталь» принадлежит Ремане (Remane, 1933)» (Возжинская, 1977, с. 78).

Большинство морских трав образуют так называемые морские луга (англ. — *seagrass meadows*) на рыхлых грунтах, в которых мощно разрастаются корневища, однако некоторые, такие как *Phyllospadix*, растут и на скалистых субстратах. Распространение экосистем морских трав ограничивает соленость, они встречаются в эстуариях с соленостью до 5 ‰, однако наиболее обильно они развиваются в полносоленой океанической воде. Экосистемы морских трав одни из наиболее продуктивных. Их общая продукция оценивается в $0,6 \cdot 10^{15}$ гС/год (Duarte, 2002, Duarte, Chicano, 1999).

Неприкрепленные водоросли на мягких грунтах могут вегетировать только на сравнительно больших глубинах, где нет волнения. Известное филлофорное поле Зернова в северо-западной части Черного моря лежит на глубине 20—60 м. В отличие от водорослей-макрофитов, высшие водные растения обитают и даже могут пышно развиваться на рыхлых грунтах. В тропической зоне подводные луга морских трав распространяются до глубины около 100 м.

Обильная растительность встречается уже в супралиторали — зоне периодического увлажнения брызгами. Здесь обитают лишайники, мелкие водоросли. Этот пояс растительности распространен в биотопах с довольно сильным прибоем. В верхней литорали, где время осушения преобладает над приливом, выживают немногие формы, переносящие осушение. В средней литорали, где время осушения

и прилива почти равны, развиваются крупные долгоживущие водоросли, в умеренных — в основном из фукоидных. Они защищают от высыхания при отливах богатый биоценоз меньших по размеру водорослей, прикрепленных и подвижных животных. Нижняя литораль частично осушается в периоды сизигийных отливов. В умеренных и высоких широтах здесь развиваются крупные бурые водоросли (*Laminaria*, *Lessonia*, *Alaria*), образуются многоярусные поселения водорослей разных размеров. В Бореальной и Нотальной областях биомасса водорослей достигает нескольких десятков кг/м² и даже нескольких сот кг/м² при доминировании *Macrocystis*. У берегов Камчатки, Алеутских островов, в широком поясе бурых водорослей, где господствовали *Macrocystis pyrifera*, *M. angustipholia*, биомасса достигала 600 кг/м² (Возжинская, 1977). В тропической области пышно развиваются в основном морские травы (*Talassia*, *Posidonia*), занимая рыхлые грунты, где их луга могут простираться до глубины 100 м, но биомасса составляет всего 3—7 кг/м². Для прибрежных вод в тропиках характерны саргассовые водоросли (*Turbinaria*, *Sargassum*, *Hormophysa*), биомасса которых достигает 20 кг/м². Общий запас подводной растительности в Тихом океане может достигать 0,8—1,1 млрд. т, общий же запас морских донных растений составляет 1,5—1,8 млрд. т, что равняется 1/300 части всего запаса растительных организмов в океане (Возжинская, 1997). Незначительная роль донных макрофитов в балансе органического вещества в океане определяется не их малой биомассой или продукцией, а относительно небольшой площадью мелководных шельфовых зон. Макрофиты составляет основу богатых в качественном и количественном отношении биоценозов. Так же как в почвенных ценозах, здесь накапливаются бактерии в ризосфере, корневой системе растений, причем сконцентрированы они в области, прилежащей к талломам водорослей — «альгосфере» и на самой поверхности талломов — «альгоплане» (Жизнь и среда..., 1989).

Гигантские бурые водоросли образуют характерные для умеренных широт экосистемы, которые называют подводными лесами бурых водорослей (келпа) (англ. — *kelp forest ecosystems*) (Куллини, 1981; Steneck et al., 2002). Основу этих экосистем составляет небольшое число видов бурых водорослей: *Laminaria*, *Nereocystis*, *Macrocystis*, *Lessonia*, *Ecklonia*. Несмотря на таксономическую бедность доминантов экосистемы, келп отличается чрезвычайно разнообразной структурой и функциональными характеристиками. По размерам (до десятков метров) бурые водоросли сопоставимы с крупными наземными деревьями. Между наземными и подводными лесами имеются как некоторое сходство, так и отличия. Вторые более продуктивны и разнообразны.

Связанные с наземной растительностью в лесах животные относятся в основном к типам Chordata, Arthropoda, Annelida. Обитающие в подводных лесах животные принадлежат к более чем 10 типам — Chordata, Arthropoda, Annelida, Echinodermata, Bryozoa, Cnidaria, Mollusca, Platyhelminthes, Brachiopoda, Porifera (Steneck et al., 2002). Пищевые сети в сообществах келпа базируются на детрите макроводорослей, активно потребляются только микроводоросли и мелкие молодые растения бурых макроводорослей (Duggins et al., 1989).

Огромное влияние на жизнь обитателей шельфа оказывает зона контакта берега и моря. Именно таким масштабным воздействием объясняется эвтрофирование значительных прибрежных акваторий, например, Северо-западной части Черного моря (Северо-западная... 2006). Только реки Дунай и Днепр приносят в эту часть Черного моря около 250 км³ воды в год. Большую роль в формировании условий в прибрежной зоне играет деятельность человека. Например, в воды Одесского залива и прилегающих акваторий ежедневно сбрасывается 1,2—1,3 млн м³ хозяйственно-бытовых сточных вод со станций биологической очистки, причем выпуск одной из них расположен всего в 250 м от уреза воды.

Пляжи представляют собой важнейшую систему самоочищения контурной зоны моря (Зайцев, 2008). Гидродинамические процессы на границе моря и песчаного пляжа способствуют прохождению сквозь песчаный фильтр огромных масс воды. Так, один километр береговой зоны залива Онслоу Бэй (Северная Каролина, США) фильтрует 7,3 млн. м³/год. Весь пляж залива протяженностью 200 км фильтрует 1,5 км³/год, а вся береговая линия пляжей Северной Каролины — 3,7 км³/год (Riedl, 1971).

Основные градиенты шельфового биома. Структура шельфового биома трехмерна как в пространственном, так и в биономическом аспектах (рис. 8.9). Что касается временной составляющей шельфового континуума, то в ее основе лежит широтная климатическая цикличность. В высоких широтах амплитуда колебаний факторов среды выше, чем в низких. Изменения условий носят континуальный характер. Наибольшей пространственной составляющей в шельфовом континууме является вдольбереговой градиент. Сменяя друг друга, шельфовые экосистемы тянутся на тысячи километров вдоль берегов континентов. Наблюдаемые здесь изменения разномасштабны: от мозаики биотопов и сообществ, связанной с изменением состава грунтов и локального воздействия берегового стока, до широтных и биогеографических. Существует определенная закономерность широтного изменения видового богатства и обилия организмов.

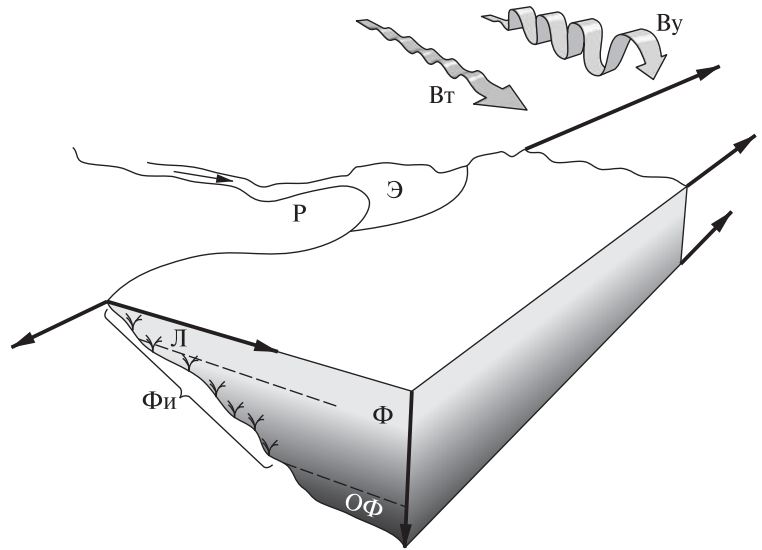


Рис. 8.9. Пространственно-временная организация шельфовых экосистем:

T_u — временное измерение для умеренных зон, колебательные процессы сильно выражены; T_t — временное измерение для тропических зон, колебательные процессы не выражены; $Л$ — зона колебаний уровня при приливах, литораль; $Фи$ — зона фитали — распространения донных растений; $Ф$ — фотическая зона; $ОФ$ — олигофотическая зона; $Э$ — зона эстуария; $Р$ — речной сток. Стрелками показаны направления основных градиентов

В бореальных эстуариях видовое богатство на порядок ниже, чем на мелководьях в тропиках, однако на порядок выше обилие каждого вида (Sanders, 1969, цит. по Сафьянов, 1987). Два других измерения шельфового континуума взаимосвязаны, поскольку с удалением от берега, как правило, постепенно увеличивается глубина. Литоральная зона имеет сходные биологические черты как в приливных, так и бесприливных областях шельфа. Наблюдающаяся более или менее выраженная дискретность поясов литоральных сообществ определяется не только временем осушения при отливах, интенсивностью и периодичностью приливно-отливных явлений, но и гидродинамическими процессами, освещенностью, биотическим взаимодействием. С глубиной и по направлению от берега к морю условия обитания и структура сообществ становятся более однообразными. В эволюционном плане шельфовый биом занимает особое место, поскольку жизнь вероятнее всего зародилась на мелководьях палеоокеана. Это древнейший биом, который в различные геологические эпохи, в связи с дрейфом материков претерпевал значительные пространственные изменения.

ДОННЫЙ БАТИАЛЬНО-АБИССАЛЬНЫЙ БИОМ ОКЕАНА

Граница между экосистемами континентального шельфа и батиальными экосистемами обычно располагается на глубине около 200—250 м. Это не только глубина шельфовой зоны как геоморфологической структуры, но и глубина трофогенного слоя в пелагиали. Глубжележащие пелагические и донные экосистемы сугубо гетеротрофные (за исключением экосистем гидротермально-сипового биома). Зону континентального склона до глубины около 3000 м выделяют как батиальную, занимающую немногим более 10 % площади дна океанов. Для этой зоны характерен довольно крутой уклон дна, приводящий к подвижности грунтов, осыпям, обнажению коренных пород. Зона собственно океанического ложа, преимущественно глубоководных равнин, располагается до глубины около 6000 м. Равнины отделены друг от друга возвышенностями и целой системой срединно-океанических хребтов. Более глубоководные зоны (ультра-абиссаль или хададь) представлены немногочисленными (немногим более 50) впадинами и желобами, большая часть которых находится в восточной части Тихого океана. Площадь их составляет около 1,5 % всей площади дна океана. Таким образом, основная часть биотопов батиально-абиссального биома, а это около 290 млн. км², располагается на глубинах 3—6 тыс. м.

Существует схема выделения области глубоководного дна (англ. — *deep-sea floor*), начиная с глубины 1000 м (Glover, Smith, 2003). Это условная граница, поскольку на этой глубине нет существенных биотопических или экологических разделов. Помимо указанных зон, А.П. Андрияшев (1979) выделяет океаническую бесшельфовую батиаль или таласобатиаль. В мировом океане распространены поднятия дна с крутыми склонами на батиальных глубинах в пределах 200—2000 м, которые далеко отстоят от материков. Это срединно-океанические хребты, банки, подводные горы.

В силу незначительного гидродинамического воздействия даже при большом уклоне, вся поверхность дна покрыта накопившимися здесь седиментированными взвесями, поэтому для биотопов биома рыхлые грунты (бенталь) характерны более, чем твердые субстраты (перифиталь). Скорость накопления осадков в среднем очень мала — 0,1—10 см/тыс. лет, большая толщина осадков свидетельствует не об интенсивности, а о длительности процессов. Течения в придонной области не способствуют значительному горизонтальному перемещению осадков, однако и при небольшом течении неровности дна могут служить зонами скопления мелких перемещающихся фракций донных отложений, поэ-

Глубоководное ложе океана — это огромный регион, покрывающий более 300 млн км², ... глинистый ил занимает более 90 % глубоководного дна, распространяясь часто на тысячи километров без каких-либо физических или биологических барьеров.

Glover, Smith, 2003, с. 220

тому, распределение органического вещества на дне может быть довольно гетерогенным.

Биотопы данного биома нельзя рассматривать только как донные отложения или другой субстрат, поскольку условия биотопа — это взаимодействие собственно дна и придонных масс воды. Дно океана в разных регионах соприкасается с различными по происхождению и характеристикам водными массами. В южной части Тихого, Индийского и Атлантического океанов глубже 3000 м дно омывается холодными антарктическими водами с высокой соленостью и относительно высоким содержанием кислорода. В Тихом океане на глубинах 500—1000 м на дно воздействуют воды с относительно низкой соленостью и повышенной (более 3 °С) температурой (Smith, Demopoulos, 2003). Термический режим в придонной области в целом стабильный, при низких температурах 1—3 °С.

Неоднородное распределение фитопланктона и первичной продукции в поверхностных слоях океана влияет на условия обитания донных организмов. Так, в восточной части Тихого океана под зонами повышенной продуктивности наблюдаются зоны кислородного минимума на глубинах 100—1000 м. Эти зоны могут занимать огромную площадь дна — от 50° с. ш. до 40° ю. ш. и от берегов до 120° з.д. В экваториальном районе зона дефицита кислорода ($0,1 \text{ см}^3/\text{дм}^3$) охватывает глубины от 50 до 1300 м, на Калифорнийском склоне зона с содержанием кислорода $0,3 \text{ см}^3/\text{дм}^3$ распространяется до глубины 500—1000 м (Smith, Demopoulos, 2003). Образование этой зоны является следствием интенсивных деструкционных процессов на дне при поступлении большого количества органического вещества. Складывается парадоксальная ситуация, когда обильный приток большого количества органического вещества мог бы стать основой обильной жизни, однако он провоцирует формирование крайне неблагоприятных условий для многих обитателей дна.

При этом заметим, что такие условия относительно неблагоприятны только для сообществ батимально-абиссального биома с окислительной средой. Для сообществ организмов биома с восстановительной средой они вполне обычны. Можно говорить о постоянных динамических процессах взаимодействия и взаимозамещения двух типов условий — восстановительных и окислительных. (Как ни печально выглядят последствия замора с точки зрения оксибионтов, в том числе человека, но это всего лишь один из вариантов смены одних форм жизни другими, динамики живого вещества биосферы). Экосистемы батимально-абиссального биома занимают донные биотопы афотической зоны с относительно низкой и довольно постоянной температурой, преимущественно окислительными условиями,

внешний источник органического вещества и энергии которых находится в фотической зоне океана.

Для биотопов донных океанических экосистем характерно отсутствие солнечного света, относительно низкая температура, высокое давление. Специфическим является последний фактор. Если на суше жизнь адаптирована к давлению в довольно узких пределах около 1 атмосферы, в континентальных водах — до 160 атмосфер, то в батимально-абиссальных и ультраабиссальных экосистемах организмы обитают при давлении от 20 до 1100 атмосфер. Высокое давление испытывают не только донные, но и глубоководные пелагические организмы, однако они, обладая определенной подвижностью, могут подниматься на меньшую глубину с меньшим давлением, для донных животных и бактерий это постоянно действующий фактор. Высокое давление существенно влияет на жизнедеятельность организмов. Повышение давления в эксперименте до 50—100 атм. (соответствует глубине 500—1000 м) приводило к полному параличу ракообразных, обитающих на мелководьях, и не действовало на амфипод с глубин около 4000 м (Беляев, 1989).

Скорость биохимических реакций в значительной мере зависит от температуры среды. В настоящее время температура в абиссальной зоне низкая (1—3 °С) и существенных колебаний не наблюдается. Уже на глубине более 400 м в океане преобладает термический режим, характерный для бореальной зоны на поверхности, а глубже — полярной и субполярной. При заселении больших глубин у организмов должны были бы выработаться адаптации к снижению температуры, замедляющие биохимические реакции и высокому давлению, действующие сходным образом (Кузнецов, 1989).

Будучи зависимым от пелагического биома, его продукционного потенциала, донный абиссальный гетеротрофный биом и его экосистемы могли сформироваться исторически позже пелагического. С другой стороны, пелагический биом, очевидно, всегда зависел от поступления биогенов из глубин океана. Разложение осажденного органического вещества и высвобождение биогенов происходит в результате деятельности микроорганизмов-редуцентов. В давние эпохи, проникая в батимальные и абиссальные глубины, животные находили там сформировавшиеся донные бактериальные биоценозы. Предполагается, что большие глубины начали заселяться животными еще в допалеозойское время, возможно в венде (Кузнецов, 1989). Поскольку вопрос о характере и местоположении береговой линии материков в связи с их дрейфом, изменением очертаний и, соответственно, широтным расположением, остается неясным, то сложно говорить о высокоширотном или приэкваториальном происхождении глубоководной фауны. Вероятнее все-

го ее множественное происхождение, тем более, что термический режим океана за всю историю жизни в нем претерпел значительные изменения. Если в приповерхностной зоне колебания максимальных температур были относительно невелики (24—30 °С), то в абиссали они изменялись значительным образом — от 2 до 20 °С (Кузнецов, 1989). Изменения термические неизбежно влекли за собой изменения других характеристик. Трудно представить, что при почти полном выравнивании температуры на поверхности и в придонных слоях, как это было в юрском периоде, кислородный режим на значительной глубине был бы благоприятным. Таким образом, заселение дна на больших глубинах океана, видимо, происходило неоднократно после почти полного вымирания оксибионтной фауны.

Представления о довольно однородных условиях на глубоководном дне породили первоначальные концепции отсутствия биогеографической неоднородности абиссальной фауны (Vign, 1957, цит. по Океанология..., 1977). В настоящее время эти концепции отвергнуты, чему, однако, не противоречит существование космополитических ареалов отдельных таксонов. По рельефу дна, характеру придонных течений в Тихом океане выделяют не менее 6 крупных топографических зон, относительная изоляция которых определяет особенности их населения, в целом довольно разнообразного. В локальных дночерпательных пробах встречались десятки, а в иногда и сотни видов животных.

«Ранние экспедиции, такие как британская на судне «Challenger» (1872—1876) и датская на «Galathea» убедительно показали присутствие и обилие жизни во всех местообитаниях и на всех глубинах океана и рассеяли миф об архаичности фауны. Большинство открытых животных были легко классифицированы в высоких таксонах, известных из мелководных зон. Хотя Мюррей (Murrey, 1895) отмечал, что глубоководные пробы часто содержат большое количество видов, действительное видовое богатство глубоководного океана не было изучено до 1960-х годов, когда в исследованиях в северо-западной Атлантике при одном тралении было обнаружено более 360 видов (Hessler, Sanders, 1967)» (Glover, Smith, 2003, с. 220—221).

Принимая во внимание значительное локальное таксономическое богатство, можно предположить, что общее число видов в биоме в целом достигает тысяч. Еще в конце 1960-х годов в Тихом океане было известно более 1700 видов, 780 родов, 310 семейств глубоководных донных беспозвоночных (Тихий..., 1969). Большое локальное таксономическое богатство в условиях ограниченных однообразных ресурсов выглядит диверсикологическим парадоксом. С одной стороны, возможно, преувеличивается «суровость» условий обитания в этих биотопах и недооцениваются адаптационные возможности гидробионтов. С другой стороны, могут быть преувеличенными представления о пространственном однообразии условий, поскольку некоторая кон-

центрация ресурсов создает предпосылки для локального увеличения богатства населения. Кроме того, возрастанию таксономического богатства в биоме в целом могла способствовать значительная стабильность условий в течение длительного времени.

Состав животных меняется в зависимости от характера биотопа. На твердых субстратах доминируют сессильные седиментаторы — губки, кишечнополостные, фораминиферы. Бедные рыхлые грунты населены сообществами с преобладанием подвижных собирателей — полихет и нематод, а богатые органикой донные отложения — сообществами с небольшим числом видов полихет, строящих трубки. Обычными обитателями донных равнин батиали являются иглокожие, морские звезды, офиуры *Ophiomusium lymani*, *Ophiophthalmus normani*, голотурии *Scotoplanes globosa*. Кроме того, встречаются гастроподы из нептунид, трохииид, шестилучевые губки, рыбы (макроуриды, зоарциды), а также ракообразные и галатеиды. Разнообразна мейофауна — нематоды, фораминиферы, гарпактикоиды из ракообразных. В подводных горах имеются выходы твердых пород, для населения которых характерно присутствие седентарных форм. Из трофических групп превалируют седиментаторы — антипатарии, горгонарии из кишечнополостных, морские лилии, офиуры, усоногие раки (Rogers, 1994; Smith, Demopoulos, 2003).

Благодаря малой подвижности воды в придонном слое и накоплению органического вещества на границе донные отложения — вода, здесь образуется устойчивая бактериально-детритная пленка. Большинство организмов макро- и мейофауны активно потребляют ее как пищевой субстрат, поэтому взмучивание и разрушение этой пленки существенно влияет на трофические условия в абиссали (Перес, 1969; Glover, Smith, 2003). В экосистемах биома отсутствуют первичнопродукты. Все трофические цепи имеют детритную природу.

«Первичным источником пищевого материала для глубоководных сообществ, исключая гидротермальные излияния и холодные сипы, может быть только дождь органических частиц — от отдельных клеток планктона до трупов китов, погружающихся из эуфотической зоны» (Smith, Demopoulos, 2003, с. 185).

Энергетические процессы всех донных экосистем в значительной мере зависят от «затухающего дождя детрита» из поверхностной продуктивной зоны. Для всего океанического дна этот поток в среднем оценивается в $1-10 \text{ г } C_{\text{орг.}} / \text{м}^2 \cdot \text{год}$. Например, на глубинах абиссали в 4000—6000 м под продуктивными водами экваториального апвеллинга поток органического вещества ($C_{\text{орг.}}$) составляет $1-3 \text{ г/м}^2$ в год (Glover, Smith, 2003). Однако схема, по которой поток органического вещества постепенно ослабевает с глубиной, но

все же непрерывен от поверхности до дна, выглядит несколько упрощенной. «Накрывающий» дно сверху пелагический биом структурирован и отнюдь не инертен. На пути ко дну детрит, образно говоря, неоднократно проходит через кишечники обитателей пелагиали, которые, в свою очередь, и сами становятся детритом.

Перес Ж.М. (1969) полагает, что органическое вещество, продуцируемое поверхностным планктоном, не попадает глубже 2000 м, и так называемый «дождь» органики «также мало способен принести пользу глубоководному бентосу, как и глубоководному планктону» (с. 247). Тем не менее, неоспоримо уменьшение количества органического вещества с глубиной и прямая зависимость конечной величины потока органического вещества у дна от продуктивности на поверхности. Зонам океанических апвеллингов соответствуют не только зоны относительно высокой продукции в пелагиали, но и сгущение жизни в батиали и абиссали (если только накопление органического вещества не приводит к гипоксии). Из этой зависимости следует закономерность низкой продуктивности донных сообществ, ибо поток действительно «затухает» и определенная симметричность показателей обилия на поверхности и на дне океана существует. При величине потока органического вещества из верхних слоев на дно до $0,5 \text{ г } C_{\text{орг.}} / \text{м}^2$ в год биомасса бентоса составляла около $10 \text{ мг } C / \text{м}^2$, при $1,0 \text{ г } C_{\text{орг.}} / \text{м}^2$ в год — 30 и при $1,5$ — несколько более 50 мг/м^2 (Smith, Demopoulos, 2003).

В соответствии с основными положениями концепции биологической структуры океана (Богоров, 1959; Богоров, Зенкевич, 1966; Виноградов и др., 1973; Соколова, 1976), обилие донных организмов в океане в значительной мере отражает показатели продукции в поверхностном трофогенном слое океана.

«Таким образом, получается, что там, где развивается мало планктона в поверхностных слоях, имеется и значительное обеднение бентоса больших глубин.»

Сравнение аточных изопланкт с зеркально обратным изображением изобент совершенно наглядно показывает зависимость количества бентоса от источников питания — планктона» (Богоров, 1959, с. 820—821).

Обобщение данных разных авторов по обилию донной фауны батиали и абиссали также показало (Smith, Demopoulos, 2003) значительные различия в тех или иных регионах Тихого океана (табл. 8.12). Обилие донной фауны зависит от интенсивности потока органического вещества на дно океана из верхних продуктивных слоев.

Структура сообществ закономерно изменяется в зависимости от количества поступающего на дно органического вещества. Если исследование состава на видовом уровне может вызывать сомнения в правильности определения ви-

дов, то идентификация организмов на уровне высоких таксонов вполне позволяет сопоставлять данные начала нашего века и 1960—х годов, что дает возможность рассчитать групповое разнообразие (табл. 8.13).

При сопоставлении показателей разнообразия с данными о потоке органического вещества, оседающего на дно, с увеличением потока разнообразие сначала растет, а затем падает. Максимальное разнообразие приходится на значения потока около $0,9 \text{ г } C_{\text{орг}} / \text{м}^2$ в год. Судя по изменению выравненности, разнообразие в значительной мере связано со степенью доминирования небольшого числа групп организмов.

Таблица 8.12. Показатели обилия донных сообществ Тихого океана (по Smith, Demopoulos, 2003)

Регион и условия	Глубина исследований, м	Поток органического вещества, $\text{г } C_{\text{орг}} / \text{м}^2$ в год	Численность организмов макрофауны, экз / м^2	Биомасса организмов макрофауны, $\text{г} / \text{м}^2$
Континентальный склон, вблизи Калифорнии, кислородная зона	1000—3500	4—10	5000—10000	4,0—8,0
Континентальный склон, вблизи Мексики, (Волкано), зона кислородного дефицита	730—1000	—	1000—14000	—
Эвтрофная абиссаль, экваториальный апвеллинг	4200—4450	0,9—1,8	1200—2000	0,4—0,6
Мезотрофная абиссаль, экваториальная часть северной части Тихого океана	4500—5000	0,4	280—290	0,1
Олиготрофная абиссаль, центральная часть северной части Тихого океана	5600—5800	0,3	80—160	0,08
Алеутский желоб	7298	—	1300	—

Таблица 8.13. Групповое разнообразие абиссальных сообществ в разных районах Тихого океана (по Филатова, 1969)

Район Тихого океана	Северо-западный	К северу от экваториальной зоны повышенной трофности	Экваториальная зона повышенной трофности	К югу от экваториальной зоны повышенной трофности	Юго-западный район	Южный район
Индекс Шеннона, Н, бит/г	2,03	1,987	1,887	2,698	1,71	1,626
Выравненность	0,487	0,769	0,568	0,78	0,427	0,398
Доминирующая группа	Эхиуриды	Фораминиферы	Двустворчатые моллюски	Фораминиферы	Фораминиферы	Фораминиферы

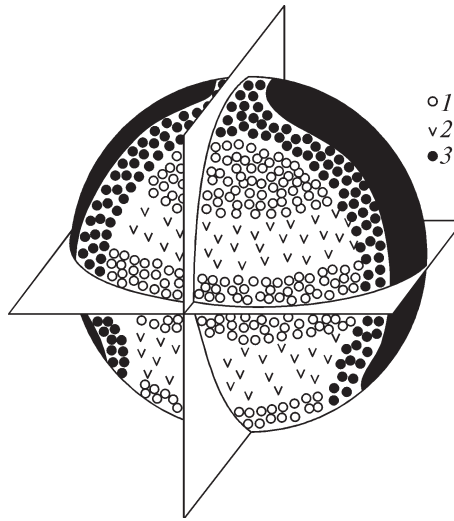


Рис. 8.10. Глобальная структура трофических зон глубоководного макрообентоса океана (по Соколовой, 1976): 1 — широтные эвтрофные зоны; 2 — широтные олиготрофные зоны; 3 — приконтинентальная эвтрофная зона

Трофическую структуру сообществ глубоководного бентоса определяют животные трех группировок: детритоядные, питающиеся детритом из донных осадков; сестонофаги, питающиеся из придонной воды взвешенным сестоном; плотоядные, питающиеся живыми организмами и трупами (Соколова, 1969). Помимо останков животных, на дно попадают крупные растительные остатки, в том числе и с суши. Например, некоторые эхиуриды были найдены во фрагментах древесины, поднятой с глубины около 6000 м, или во фрагментах корневищ морских трав, попавших на океаническое глубоководное дно (Беляев, 1989). Разработаны обобщенные карты распределения отдельных трофических групп на дне, однако очевидно, что трофическая структура определяется не географическим координатами, а условиями. Концепция формирования олиго- или эвтрофных областей в бентали океана, трофической зональности как элемента общей биологической структуры океана была разработана М.Н. Соколовой (1976). Эвтрофные или олиготрофные условия создаются в бентали благодаря поступлению органического вещества из зон фотосинтеза. В эвтрофных зонах концентрация органического углерода ($C_{\text{орг}}$) в осадках составляет от 0,25 до 1,5 % их сухого веса, среда нейтральная или восстановительная, окислительные условия распространяются у поверхности осадков. Здесь могут существовать также потребители взвесей и поверхностной плёнки детрита, детритоеды более глубоких слоёв отложений.

Олиготрофные условия формируются при малом поступлении органических веществ. Осадки в этих зонах характеризуются низкой концентрацией $C_{\text{орг}}$, менее 0,25 %, а также высокими положительными величинами окислительно-восстановительного потенциала, т.е. условия здесь окис-

лительные. Формируется глобальная система трофических зон в бентосе океана (рис. 8.10), связанная со структурой продукционных зон в пелагиали океана. В эвтрофных зонах преобладают детритоеды, напр., звезды сем. *Porcellanasteridae*, голотурии, неправильные морские ежи, моллюски. В эвтрофных условиях довольно высока роль плотоядных животных, в основном некрофагов. В олиготрофных зонах океанической бентали преобладают такие сестоноеды: стеклянные губки, полихеты, усонogie ракообразные, брахиоподы.

Значительную часть глубоководной донной макрофауны составляет потребители детрита. В северо-восточной Пацифике более 90 % многоклеточных донных животных и 90 % полихет как доминирующей группы макрофауны являются собирателями детрита. Они приблизительно поровну делятся на питающихся в толще грунта и собирателей с поверхности грунта (Kukert, Smith, 1992). Подвижные голотурии (*Pannichia mozeleyi*, *Scotoplanes globosa*) потребляют тонкие частицы седиментов. С помощью природных маркеров изотопа ^{234}Th было установлено, что эти голотурии исключительно избирательно потребляют фитодетритные агрегаты, накопившиеся на дне не более месяца назад (Miller et al., 2000). Широко распространенные в донных сообществах фораминиферы питаются детритом, ассоциированными с ним бактериями, мелкими организмами, возможно, потребляют и растворенное органические вещество (Gooday et al., 1992)

Особую роль играют животные-некрофаги. Они поедают попавшие на дно трупы крупных животных, в том числе китов, массой порядка 10^4 кг. При этом следует обратить внимание на важную особенность изменения локальных условий в батииали и абиссали, приводящую к изменению статуса экосистем (микроэкосистем) и отнесению их к разным биомам. В условиях очень малого водообмена в районе нахождения крупных останков животных локально образуются восстановительные условия, поэтому здесь часто встречаются специфические организмы, родственные гидротермальным и сиповым. Следует отметить, что такие локальные зоны с восстановительными условиями и дефицитом кислорода достаточно эфемерны. Так, труп кита массой около 5 т разрушается донными организмами до скелета менее чем за 4 месяца, но скелет разрушается гораздо дольше. Останки более мелких животных разлагаются быстрее. При этом в течение считанных часов и суток образуются огромные скопления донных животных. Например, численность офиур *Ophiophthalmus normani* может достигать 700 экз/м². Также происходит скопление кумовых раков, полихет, пьавкоротых миксин *Eptatretus deani*, угольных рыб *Anoplopoma fimbria*, крабов из семейства литодид.

Ловушки с приманками, примененные для исследования скоплений животных в ультраабиссали на глубине более 9000 м показали, что такие скопления могут достигать огромных размеров — до 4000 экз. амфипод (Wolff, 1976; Hessler et al., 1978, цит. по Беляев, 1989). Но в хадали такие скопления были практически одновидовыми — амфипода *Hirondella gigas* до 4 см длиной — в то время как на меньшей глубине, в абиссали, в таких скоплениях встречались иглокожие, другие беспозвоночные и рыбы. Донная область, где происходит концентрация подвижных некрофагов, поистине огромна в сравнении с размерами самих организмов, по оценке Г.М. Беляева (1989) ее радиус составляет не менее 1—2 км. В трофической структуре глубоководных сообществ в целом преобладают слабо специализированные формы. В условиях ограниченных ресурсов трофическая специализация усложняет добывание пищи, поэтому такие трофические группы, как облигатные хищники, составляют лишь десятые доли процента от общего обилия макрофауны (Smith, Hamilton, 1983).

Получение количественных данных обилия организмов на больших глубинах сопряжено с большими техническими трудностями и материальными затратами. Тем не менее, на основании полученных натуральных данных и экстраполяций, основанных на общих концепциях структуры и продуктивности океана, еще в начале 1970-х годов была составлена карта распределения биомассы донных животных Мирового океана (Зенкевич и др., 1971). Картирование данных показало, что биомасса закономерно уменьшается от континентов к центру океана (рис. 1.1). Были выявлены следующие закономерности распределения показателей биомассы в сообществах глубоководного бентоса. Преобладают участки дна с биомассой менее 1 г/м² (биомасса бентоса на большей части океанического дна — от 50 мг до 1 г на м²). Особенно бедны обширные пространства олиготрофных тропических областей. Биомасса несколько увеличивается в приэкваториальных зонах западных частей океанов, где поверхностные воды продуктивны. В целом, включая прибрежный бентос, амплитуда показателей биомассы составляет 10⁷—10⁸ раз. Важным источником органического вещества является терригенный снос, часть которого накапливается в ультраабиссальных прибрежных желобах. Например, в Перуанско-Чилийском желобе, где глубина достигает 7—9 тыс. м, биомасса зообентоса порядка 10 г/м², то есть такая же, как на батимальных глубинах (Беляев, 1985). У западных берегов Мексики и вблизи Калифорнии глубины 1200 м встречаются в 50 милях от берега, здесь общая биомасса достигает 36—40 г/м², что нарушает общую картину снижения биомассы бентоса с глубиной (табл. 8.14).

В 1970-е годы была проведена оценка общих запасов донных организмов (Лукьянова, 1974, цит. по Беляев 1985), составивших 3,3 млрд. тонн. При этом на долю батинально-абиссального биома, или 92 % площади дна, приходилось 40 % запасов. Критический анализ этих расчетов (Беляев, 1985) показал, что оценки, вероятно, в 3—4 раза занижены, следовательно, общий запас донных животных в глубоководных экосистемах может составлять 3—4 млрд. т.

Биомасса бентоса хорошо коррелирует с внешним потоком органического вещества, но при этом следует обратить внимание на некоторые противоречивые данные середины прошлого столетия и современные, касающиеся обилия бентоса вблизи западных берегов Американского континента в Тихом океане. Исследования более раннего периода не фиксировали обширных зон кислородного дефицита (Тихий..., 1969), хотя указывалось, что в экваториальной части Тихого океана размеры организмов (полихеты, нематоды, ракообразные *Tanaidacea*, *Isopoda*, *Amphipoda*) очень малы, что связывали с неблагоприятными условиями (Филатова, 1969). Можно предположить, что расширение зон прибрежной гипоксии в настоящее время носит глобальный характер (Malakoff, 1998).

Ультраабиссальные, более 6000 м, глубины приурочены к двум формам донного рельефа — океаническим котловинам, более или менее округлой формы, и вытянутым желобам. Градиенты глубин в них велики, такие морфоструктуры занимают незначительную площадь дна мирового океана. Некоторые данные о жизни на глубинах до 6,5 тыс. м были получены еще в конце XIX века, однако обитаемость дна на глубинах более 7000 м ставилась под сомнение еще в конце 1940-х годов (Pettersson, 1948, цит. по Беляев, 1969). Условия обитания гидробионтов в ультраабиссали весьма стабильны, что касается в первую очередь температуры, ее колебания во всей ультраабиссали невелики — от 1,1 до 3,6 °С, не более 1 °С для каждого желоба с минимальным пространственным и временным градиентом. Показатели солености также достаточно стабильны — 20 % изменения этого показателя на глубинах 6000—10000 м. Как правило, здесь много кислорода в воде — более 3 см³/дм³ (Беляев, 1969). В глубо-

Таблица 8.14. Общая средняя биомасса донной фауны на различных глубинах Тихого океана (по Филатова, 1969)

Глубина, м	Средняя биомасса, г/м ²	Глубина, м	Средняя биомасса, г/м ²
2000—3000	7,08	5001—6000	0,41
3001—4000	4,00	6001—7000	0,39
4001—5000	0,47	7001—8000	0,14

ководных желобах накопление осадков происходит более интенсивно, чем на остальной поверхности дна океана.

На ультраабиссальных глубинах обнаружены микроорганизмы, протисты и более 30 классов многоклеточных животных (Беляев, 1969, 1989). К концу 1980-х годов состав изученной абиссальной фауны насчитывал около 150 видов протистов, около 700 видов многоклеточных. Список крупных таксонов ультраабиссальной фауны поразительно велик, фауна очень разнообразна. Сюда входят губки, кишечнополостные, турбеллярии, нематоды, приапулиды, олигохеты и полихеты из кольчатых червей, тихоходки, усонogie, веслоногие, ракушковые, равноногие, кумовые, разноногие и десятиногие раки, клещи, морские пауки, беспанцирные и панцирные моллюски, брюхоногие, лопатоногие, двустворчатые, головоногие, моноплакофоры, а также мшанки, иглокожие, погонофоры, полухордовые, асцидии, рыбы. Скорее всего, расширение исследований приведет к находкам в ультраабиссали представителей практически всех крупных таксонов морских животных. Однако на уровне родов и видов большинству ультраабиссальных организмов (кроме полихет и фораминифер) свойственна «эндемичность», приуроченность именно к этой зоне галосферы. Такая приуроченность связана с хорошо выраженной стенобатностью. Эндемизм на видовом уровне в донной и придонной фауне глубин более 6000 м составляет более 50 %. Глубина 6—7 тыс. м имеет переходный характер, наибольший процент эндемиков свойствен самым глубоководным желобам — Тонга, Марианскому, Филиппинскому. Практически во всех группах организмов с глубиной видовое богатство снижается. Например, если полихет с глубин 6—7 км было известно более 50 видов, то с глубин более 10 км — всего 3 вида (Беляев, 1989).

Численность живых бактерий в донных осадках с глубин более 10000 м составляет сотни тысяч и миллионы в см³. В экосистемах глубоководного бентоса довольно велика роль простейших. Здесь постоянно встречаются фораминиферы, комокиацеи, ксенофиофоры. Плотность их популяций достигает единиц и десятков на м², зафиксированы их скопления. По данным подводных съемок, в некоторых местах до 50 % дна покрыто псевдоподиями фораминифер. По данным дночерпательных проб, биомасса животных в глубоководных желобах может достигать величин порядка граммов на м². При этом в ультраабиссали умеренной зоны вблизи континентов биомасса выше, чем в центральноокеанической зоне. Для траловых сборов (площадь обловленного дна точно неизвестна) установлена закономерность повышения среднего количества особей одного вида с глубиной в желобах умеренной зоны и снижение в тропической (табл. 8.15).

Здесь наблюдается закономерность общеэкологического характера: лимитирующая роль какого-либо фактора (в данном случае давления) определяет снижение видового богатства, однако приспособленные виды получают преимущество в реализации ресурсов, в особенности если их обилие определяется внешними факторами.

Разнообразие экосистем в биоме определяется как биотическими, так и биотопическим факторами. Батиальная зона включает несколько крупных биотопов — континентальный склон и относительно ровное дно с аккумулярованными донными осадками, выходами пород, каньонами, океаническими хребтами, области с достаточно большим содержанием кислорода в воде и его нехваткой. Поверхность донных осадков на дне океана значительно модифицируется за счет активности многих организмов, о чем свидетельствуют многочисленные следы животных, трубки, фекальные выбросы. Об активности донных животных свидетельствует не только появление различных следов, но и их исчезновение вследствие биологической метаморфизации осадков. В батиальной области эти следы исчезают за 0,5—2 месяца, в то время как в мезотрофной абиссали — более чем за год (Smith, Demopoulos, 2003). Выделить отдельные экосистемы и сообщества организмов в батиали и абиссали весьма затруднительно. Здесь на сотни и тысячи километров нет каких-либо существенных экологических границ. Видимо, только ультраабиссальные желоба в силу их локального распространения могут рассматриваться как отдельные экосистемы со своими сообществами. Однако, как отмечала Н.Г. Виноградова (Тихий..., 1969), «наличие в

Таблица 8.15. Изменение обилия и видового богатства животных с глубиной в ультраабиссали Тихого океана (по Беляев, 1989)

Глубина, м	Количество в одном тралении (экз.)	Число видов	Среднее количество на один вид (экз.)
<i>Эвтрофная зона северной части Тихого океана</i>			
6000—7000	395	33	12
7000—8000	706	26	27
8000—9000	954	22	43
9000—10 000	7074	12	390
<i>Олиготрофная зона юго-западной части Тихого океана</i>			
6000—7000	152	17	9
7000—8000	126	16	8
8000—9000	84	10	9
9000—10 000	116	13	9
Более 10 000	39	6	7

океанах на разных его глубинах особых вертикальных зон, которые характеризуются определенным набором видов животных, не вызывает сомнения» (с. 129). В то же время, уклон большей части океанического дна довольно мал, поэтому глубина изменяется достаточно плавно, постепенно, что также предполагает континуальность сообществ. Необходимо еще раз подчеркнуть, что в данный биом входят не только экосистемы бентические, локализованные на мягких осадочных грунтах, но и экосистемы океанических хребтов, однако по причине чрезвычайной сложности исследований данные об этих экосистемах очень скудны.

Градиенты и континуумы батально-абиссального биома. Батально-абиссальный биом включает в себя значительные по размерам и континуальные по структуре экосистемы. Основными факторами, определяющими биологические градиенты, являются глубина, верхнее давление и поток поступающего извне органического вещества. Хотя большая часть биотопов биома представлена типичной бенталью, значительную роль играют и биотопы периферии. Основные градиенты по причине гигантских размеров экосистем очень малы, т.е. на больших расстояниях происходят незначительные изменения условий и биоценозов. Пространственно выделяются два основных измерения — вертикальное по глубине и горизонтальное, связанная с радиальной биотической макроструктурой океана. (Графическое представление основных пространственных осей и градиентов весьма затруднительно). Энергетическая зависимость от радиально структурированных пелагических экосистем определяет концентрическое распределение изобент в масштабах океанических экосистем батали и абиссали.

Во временном измерении следует отметить значительную стабильность, малую изменчивость как условий обитания, так и биоценологических процессов. Тем не менее, в случае локальной концентрации органического вещества в виде трупов животных или растительных остатков быстро происходит пространственное переформирование сообществ, концентрация гидробионтов.

Кралловые рифы представляют собой одно из наиболее сложных и продуктивных сообществ не только Мирового океана, но и Земли в целом.
Жирков, 2010, с. 173

БИОГЕРМОВЫЙ БИОМ

Главной особенностью биогермового биома является мощная специфическая биотопоформирующая деятельность гидробионтов. Широко известные рифостроители — герматипные или рифостроящие кораллы — важный, но далеко не единственный элемент-эдификатор биотической системы в современном биогермовом биоми. В геологическом мас-

штабе времени эти экосистемы относительно молоды. В докембрийское время существование рифовых экосистем и биогермового биома определяли строматолитовые цианобактерии. В настоящее время такие биогермовые экосистемы существуют лишь в некоторых регионах (Earth systems..., 2000). Состав биогермовых экосистем значительно пополнился в палеозое, кроме цианобактерий в качестве рифостроющих организмов сюда вошли красные и зеленые водоросли, губки, тубуляты, ругозы, полихеты, плеченогие, мшанки. Только с начала кайнозоя и в наше время основная роль в создании биогенных рифов принадлежит герматипным шестилучевым кораллам, кроме того, в этом процессе активно участвуют красные и зеленые водоросли, фораминиферы, моллюски (Сорокин, 1990). Существенную роль в рифообразовании могут играть гидроиды миллепоры (Мощенко, 2006). Биогермовый биом как один из элементов биосферы при изменении состава форм и видов существует не менее 2,5 миллиардов лет.

«Биогенные известковые постройки известны с докембрия. В то время их образовывали прокариоты. Создаваемые ими постройки (строматолиты) имели толщину до 30 м и длину до нескольких сотен метров. В раннем кембрии появляются рифы, впервые образованные скелетами многоклеточных организмов — археоциатов. Затем до середины ордовика рифы отсутствовали. Второй раз рифовые сообщества многоклеточных возникли в середине ордовика и существовали до силура — среднего девона. Первые кишечнополостные с известковым скелетом (Tabulata) появились в ордовике. Затем возникает вторая группа кишечнополостных с известковым скелетом — ругозы. С появлением ругоз рифовые постройки достигли современных размеров: площадь — сотен квадратных километров, толщина — 1,5 км. Третий период существования биогенных рифов начался со среднего триаса. К позднему триасу ведущая роль перешла к склерактиниям. В мелу на мелководье ведущая роль в строительстве каркасов рифов переходит к рудистам — вымершей ныне группе двустворчатых моллюсков» (Жирков, 2010, с. 182—184).

Современные коралловые рифовые экосистемы имеют циркумтропическое распространение. Условия, в которых формируются и существуют рифовые коралловые экосистемы не столь узки, как принято считать. Так, обобщение данных по более чем 1000 коралловых рифов (Клеурас et al., цит. по McClanahan, 2002) показывает, что температурные пределы существования рифовых экосистем составляют 16,0—34,4 °С (в Красном море температура может быть и выше), соленость воды — 23,3—41,8 ‰, концентрация биогенов — NO₃ — от 0 до 3,3 ммоль/дм³, PO₄ — от 0 до 0,54 ммоль/дм³, зона освещения по глубине — от 9 до 91 м. Тем не менее, основная масса рифовых экосистем приурочена именно к тропикам.

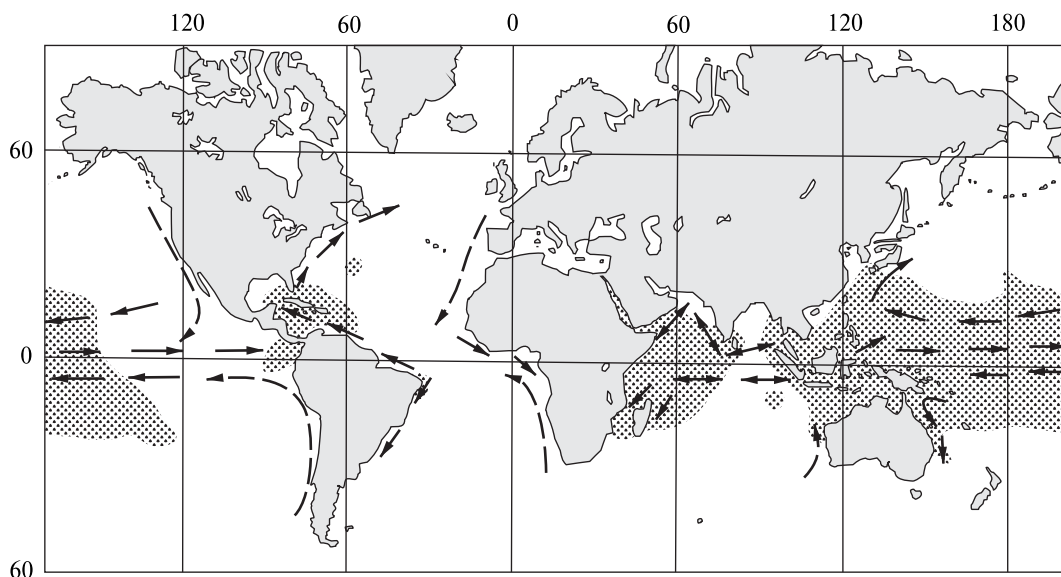
Пространственная структура рифовых экосистем чрезвычайно разнообразна. Их классификация, предложенная Ч. Дарвином, с небольшими дополнениями существует и поныне.

«В своей известной книге "Структура и распределение коралловых рифов", вышедшей в Лондоне в 1842 г., среди всего разнообразия рифовых конструкций Дарвин выделил три основных их типа: окаймляющие рифы, барьерные рифы и атоллы. Он считал, что вблизи островов вначале образуется окаймляющий риф, который по мере тектонического опускания острова переходит в барьерный риф, а затем в атолл. Одним из главных условий, которые определяют именно такую направленность развития рифов в процессе тектонического опускания, он считал преимущественный рост кораллов на внешнем крае рифа и угнетение их развития в тыльных частях флота и в лагуне» (Сорокин, 1990, с. 10).

Общая площадь современных коралловых рифов составляет около 600 тыс. км² (Сорокин, 1990), однако существует гораздо более масштабная оценка — до 7 млн. км² (Наумов и др., 1985), для сравнения — площадь Черного моря составляет около 430 тыс. км². В тропической зоне рифовые экосистемы в различных регионах распределены неравномерно. Более 70 % всех рифовых экосистем располагаются в Индо-Пацифике, в Атлантике — 24 % и в Красном море около 6 %. Более половины всей площади современных рифов приходится на береговые, барьерные и окаймляющие рифы (рис. 8.10). Самыми большими рифовыми системами являются барьерные рифы. Площадь наибольшего из них — Большого барьерного рифа Австралии составляет 215 тыс. км², протяженность более 2000 км. Распространение коралловых экосистем, рифовых построек ограничено небольшими глубинами, однако распространение рифов и всего биогермового биома было бы неверно связывать только с шельфовыми зонами. Множество рифов находится в океанической области (рис. 8.11).

Благодаря жизнедеятельности коралловых полипов и других рифостроящих организмов создаются специфические и очень благоприятные условия обитания для множества других гидробионтов. Роль рифостроителей как экосистемных инженеров связана со многими аспектами жизнедеятельности. Это, прежде всего, создание пространственно сложного биотопа в виде известняковых построек, где могут прикрепляться, находить убежище многие организмы, чрезвычайно высокая продуктивность симбиотрофных и перифитонных водорослей, высокая генеративная продукция, обеспечивающая богатый ларватон.

С фотосинтезом связан и один из важнейших процессов в биогермовом биогеоценозе, создающий пространственную основу всех экосистем — процесс отложения карбонатов. Если в строматолитовых постройках в этом процессе доминируют цианобактерии, то в современных коралловых экосистемах в нем участвуют не только коралловые полипы, но и известковые водоросли, фораминиферы, полихеты, моллюски и другие организмы. Годовая продукция карбоната кальция на коралловых рифах составляет около 2,5 млрд. т (Сорокин, 1990). Биогенное осаждение карбоната кальция



определяет формирование сложных структур, лежащих в основе пространственной организации всей экосистемы. Образно говоря, там, где под действием чисто химических явлений происходило бы накопление твердых карбонатов слой за слоем, под действием биологических факторов формируется исключительно богатое «кружево» различных по величине и пространственной сложности форм.

В самом упрощенном виде можно выделить четыре типа формирования известкового скелета всего рифа. Во-первых, это разнообразные по форме, структуре макроскопические прикрепленные к различным субстратам скелеты колоний герматипных кораллов. Здесь проявляются законы экоморфологии: у кораллов как седентарных организмов, внешние скелеты имеют очень развитую поверхность, что связано с трофической функцией. По данным разных авторов, линейная скорость роста кораллов составляет от нескольких мм до 10—17 см/год (Сорокин, 1990). Во-вторых, это макроскопические скелеты подвижных и малоподвижных форм, таких как моллюски. В-третьих, отложения микроскопических водорослей в виде тонких пленок или слоев карбонатных отложений на различных поверхностях. В-четвертых, карбонатные скелеты микроскопических, не связанных с субстратом форм, таких как фораминиферы, а также спикюлы отмерших губок.

Биогенная известковая конструкция рифов сложна и достаточно прочна, что позволяет им существовать в условиях мощнейшего гидродинамического воздействия океана. На литогенном или биогенном субстрате, за счет роста прикрепленных макроформ создается как бы опорный каркас,

Рис. 8.11. Распространение коралловых рифов в Мировом океане (по Шеппард, 1987):

сплошные стрелки — теплые течения; пунктирные — холодные течения

в промежутках которого скапливается обломочный материал, коралловый песок, раковины. Весь скелет рифа цементируется отложениями карбоната за счет водорослей перифитона, в основном красных кораллиновых водорослей. Процессы фотосинтеза смещают рН среды в щелочную сторону, что усиливает образование и выпадение кристаллов кальцита и арагонита.

Таким образом, биогенные и литогенные процессы приводят к консолидации частиц, образованию монолитной массы. Далее весь материал со временем спрессовывается и подвергается литификации, т.е. формированию пород — известняков, доломитов и т.п. Таким образом, фрагментация карбонатных скелетов с последующей консолидацией их в биогенные породы — основу рифовых экосистем — представляют собой важное аккумулятивное звено в цепи процессов, поддерживающих существование рифовых экосистем, а также важную часть в биогеохимии гидросферы в целом.

Параллельно с биогенным накоплением карбонатов, консолидацией фрагментов и литификацией, происходит эрозия, деструкция, разрушение не только отдельных элементов, но всего скелета рифа. Основные факторы эрозии — это действие прибоя, действие перемещаемого водой обломочного материала, выветривание пород при осушении, отливе, растворение карбоната водой, воздействие живых организмов. Биогенная эрозия составляет около 2/3 от общего процесса (Сорокин, 1990). Ведущую роль в этом играют активные разрушители известнякового субстрата, а также скелетов живых кораллов: сверлящие губки и моллюски, другие беспозвоночные, грибы, водоросли, рыбы.

Деятельность организмов-разрушителей можно типизировать. Организмы-сверлильщики разрушают скелеты живых кораллов и консолидированный известняковый материал. В числе сверлящих грибов обнаружены представители родов *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Phialophora*. В составе сверлящих водорослей преобладают зеленые нитчатые *Ostreobium* и синезеленые *Hermatonema* (Kublik, 1977). Широко распространены сверлящие губки, преимущественно из семейства Clionidae. Количественно их деятельность оценивается в 0,25—3,00 кг/м² разрушенного известняка в год, за этот период они могут углубляться на несколько мм (Сорокин, 1990). В основе воздействия этих организмов на карбонатный субстрат лежит выделение кислоты. Существенную роль в жизни рифовой системы играют сверлящие моллюски, в основном из родов *Lithophaga*, *Petricola*, *Tridacna*, *Corallophila*. Некоторые достигают в длину 5—9 см. Они определенным образом специализированы: одни виды предпочитают поселяться в колониях живых кораллов, другие — в

их скелетах, третьи сверлят только скальный флет, т.е. на все элементы известняковой основы рифа воздействуют организмы-разрушители. В коралловой экосистеме медленные циклические процессы происходят постоянно не только в живой ее части, в сообществах (также как и в любых других экосистемах), но и в косной части экосистемы. Накопление карбонатной твердой основы всей экосистемы и ее разрушение происходит в основном при участии живых организмов.

Согласно теории Ч. Дарвина, в формировании рифовых построек большую роль играет тектонический фактор. Основание рифа медленно погружается, и он постоянно должен достраиваться сверху. В нормально функционирующей рифовой системе процессы накопления, формирования несколько преобладают над процессами деструкции. При изменении пространственных форм существования карбонатов (скелетные образования живых кораллов — мертвый скелет — обломочный материал — коралловый песок) они постоянно накапливаются, растворение и вынос из экосистемы очень малы.

На огромной акватории тропической зоны Мирового океана условия существования коралловых экосистем весьма разнообразны, что создает предпосылки большого разнообразия самих экосистем. Основу кораллового биоценоза на отдельном рифе составляют не более 10—15 руководящих форм мадрепоровых кораллов и 1—2 вида гидрокораллов, они же создают и карбонатный скелет биоценоза. Рифовые постройки могут быть обнажающимися, т.е. при отливе в верхней своей части выходить на поверхность (это характерно для рифов Индо-Пацифики) и погруженными.

Экосистема рифа включает в себя совокупность характерных биоценозов, расположенных, как правило, поясами. Зональность в распределении геоморфологических элементов создается и поддерживается благодаря деятельности самих биологических сообществ во взаимодействии с факторами среды. Еще Ч. Дарвин (1983) с определенностью утверждал, что зона распространения живых кораллов ограничена сравнительно небольшой глубиной — 120—180 футов (40—60 м). Современные данные в целом подтверждают это и позволяют выделить несколько основных зон рифовых экосистем. Подножье рифа на глубине 50—100 м представляет собой остатки древнего рифа и может нести на себе следы эрозии, происходившей здесь, когда эта часть была еще в поверхностной зоне — пещеры, гроты, большие углубления. Твердые поверхности здесь обычно заселены агерматипными кораллами (*Dendrophylla*, *Sclerchelia*), горгонариями, альционариями. На глубинах 40—80 м появляются герматипные организмы — кораллы и водоросли, которые создают карбо-

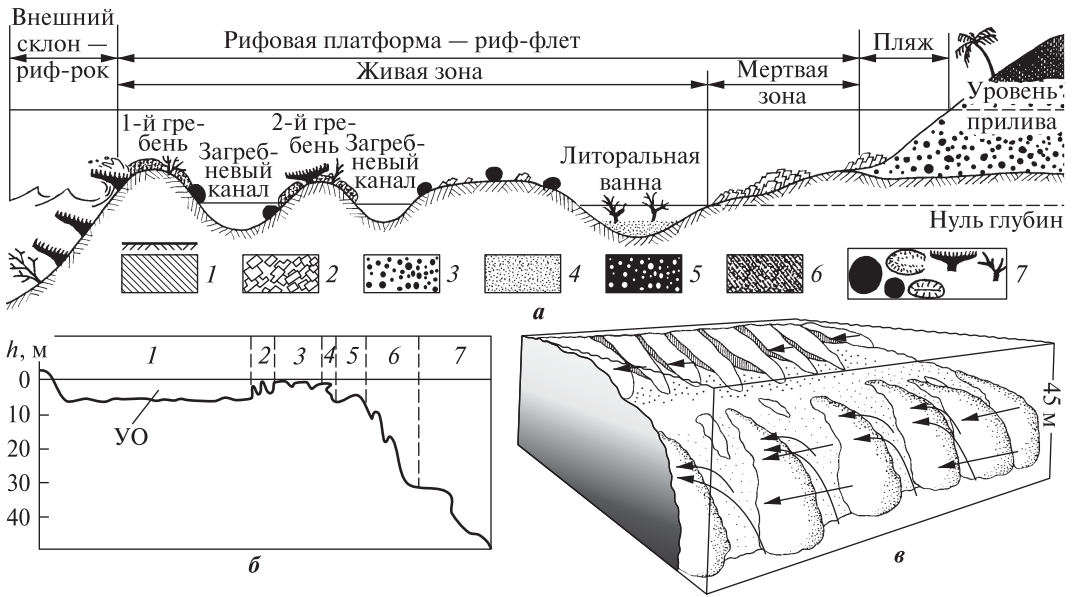


Рис. 8.12. Топические и экологические зоны современного кораллового рифа. Зональность на поперечном разрезе:

a — (по Наумов и др., 1985) и *б* — (по Сорокин, 1990): 1 — лагуна; 2 — зона внутреннего флета; 3 — зона риф-флета; 4 — зона волнолома; 5 — зона рва; 6 — зона опор; 7 — фор-риф; УО — уровень океана; *v* — направление течений на внешнем склоне рифа в зоне опор (по Roberts et al. 1975, из Срокин, 1990)

натные постройки. Это — зона рифового склона (рис. 8.12). Освещенность здесь еще слабая, зато нет разрушительного действия волн. Здесь происходит довольно интенсивный рост рифа, который усиливается в следующей зоне фор-рифа, на глубине 40—20 м. Тут, кроме мадрепоровых кораллов, процветает богатое население прикрепленных организмов: губки, мягкие кораллы, мшанки, гидроиды, морские лилии, полихеты, а также водоросли кораллины.

Следующая зона, так называемая зона опор, на глубине 20—10 м представляет собой систему вертикальных гребней, интенсивно заселенной богатой рифовой фауной, водорослями, и каньонов, по которым происходит сток обломочного материала, песка, донных осадков. Деятельность рифостроителей способствует росту гребней и, соответственно, углублению каньонов. Зона опор играет важную роль в функционировании всей экосистемы, потому что они существенно ослабляют влияние волн (Stoddart, 1962) Далее, уже на малых глубинах, последовательно идут: фронтальная зона, зона фронтального рва и зона волнолома. Организмы живут здесь в условиях сильного воздействия волн, но, с другой стороны, здесь наилучшая освещенность и ослаблено давление хищников. В зоне фронтального рва накапливаются рыхлые осадки, песок, обломочный материал.

Здесь плохо развиваются прикрепленные формы, но интенсивно растут донные микроводоросли и богата фауна их потребителей — различных брюхоногих моллюсков.

Далее идет зона флота или вершинное плато, которое в период отлива может в разной степени осушаться. Плато в ширину может быть от десятков и сотен метров до нескольких километров. На границе флота в морской его части, где гидродинамическое воздействие волн и прибоя особенно сильное, часто образуются так называемые водорослевые валы — гряды крупных известковых глыб, образованных накоплением карбонатов кораллиновыми водорослями. Морфология флота очень разнообразна, здесь встречаются островки, микроатоллы, отмели, довольно глубокие впадины, заполненные водой при отливах. Населена эта зона не очень плотно (офиуры, голотурии, гастроподы, немногочисленные кораллы), что объясняется сложными условиями существования. Во время малой воды остающиеся организмы подвергаются сильнейшему нагреванию солнцем, температура повышается до 35—40 °С, происходит опреснение воды за счет осадков (Шеппард, 1987). Внутри кольцевого рифа-атолла или между флотом барьерного рифа и берегом располагаются лагуны. Глубины их различны — от 5 до 50 м. Население склона рифа, обращенного к лагуне, беднее населения внешнего склона. В лагунах встречаются обширные заросли морских трав. Дно лагун покрыто преимущественно рыхлыми карбонатными осадками.

Геоморфологическое (а точнее — биогеоморфологическое) разнообразие рифов определяет разнообразие биотопов, а те, в свою очередь, — разнообразие жизни в биогермовом биоме в целом. В этом биоме выполняется одна из важнейших функций живого вещества биосферы — диверсификационная. В современных коралловых экосистемах обитает около 1/4 всех видов, населяющих гидросферу. Современные рифовые экосистемы наиболее богаты видами за период существования с кембрия (Karlson, 1999), однако и в прошлые эпохи — в девоне, нижнем карбоне, перми, триасе, богатство видов в коралловых экосистемах составляло около половины современного. Общее число видов различных гидробионтов, связанных с биоценозом коралловых рифов в Тихом и Индийском океанах, достигает почти 125 000, а в Атлантическом — около 50 000 (Наумов и др., 1985). Число видов водорослей и сосудистых растений в отдельных районах достигает 300, моллюсков — до 500 видов, в коралловых экосистемах присутствует более 500 видов губок, более 1000 видов иглокожих, с рифами связано существование более 6000 видов рыб (Сорокин, 1990). Видовое богатство рифовых экосистем закономерно возрастает от северных границ тропической зоны к экватору с

максимумами в районе 20° северной и южной широт, а также в долготном направлении с максимумом в районе 120° в.д. (Bellowood, Hughes, 2001). Биогермовый биом и его экосистемы — богатейшие и важнейшие центры биологического разнообразия в биосфере.

При общей площади современных рифовых экосистем около 600 тыс. км² (хотя площади собственно коралловых сообществ, вероятно, меньше), плотность видового богатства составляет 0,02 вида на км² или в среднем 1 вид 200 км², в то время как для всего остального океана — около 0,00001 вида на км² или 1 вид на 100 000 км², т.е. на 3 порядка меньше. При значительных пространственных масштабах биогермового биома в целом, коралловые экосистемы представляют собой довольно малые образования по глубине с весьма тонкой структурой. Это позволяет не только выделять довольно узкие топические зоны, но и делать заключение, что максимум видового богатства приходится на очень узкую область 15—40 м глубины (Karlson, 1999).

Видовое богатство в гидросфере распределяется по известной закономерности: возрастание от больших глубин к мелководьям; от высоких широт к тропикам; в донных группировках выше, чем в пелагических; в донных выше в каменистых биотопах, чем в илистых или песчаных (Одум, 1975; Шеппард, 1987; Касьянов, 2002). Коралловые сообщества обитают в тропиках, занимают мелководные зоны, изначально связаны с твердыми субстратами и к тому же сами создают их. Здесь с максимальной силой проявляется еще один принцип диверсикоэкологии — одни виды и формы своей жизнедеятельностью создают условия для других (Уиттекер, 1980; Протасов, 2002). Высокое видовое или генетическое разнообразие — важная, но не единственная характеристика биогермовых экосистем. Необходимо отметить другие важные составляющие разнообразия этих экосистем. Сложный рельеф рифовых построек создает свой уровень разнообразия. Формы рельефа разного порядка являются основой сообществ разного порядка (Рифы..., 1987). В каждой пространственной зоне формируется свой биоценоз. Существует биотопическое разнообразие вертикальных зон, на внешней части рифа различаются условия обитания в наветренной и подветренной частях. Это связано с пассатными ветрами, дующими преимущественно в одном направлении, поэтому с наветренной стороны воздействие волн всегда сильнее, а подветренная сторона находится в некоторой гидродинамической «тени». Во внутренней, защищенной от волнения акватории — лагуне, воздействие волн не чувствуется.

«В старину путешественники предполагали, будто животные, строящие коралловые рифы, инстинктивно возводят их огромным кругом для того, чтобы найти себе убежище во внутренней

его части; но этот взгляд очень далек от истины, ибо, наоборот, те массивные формы, с ростом которых на открытых наружных берегах связано самое существование рифов, не могут жить внутри лагуны, где процветают другие, тонковетвистые формы» (Дарвин, 1983, с. 395).

Как было показано (Connel, 1978) в коралловых и влажнотропических лесных экосистемах, наибольшего разнообразия следует ожидать в условиях умеренных, средних нарушений. Факторы, дестабилизирующие рифовые экосистемы, что периодически отбрасывает их на более ранние стадии сукцессии, также разнообразны (Hughes et al., 2003). Это повторяющиеся с некоторой периодичностью тропические ураганы, сильные ливни в период отливов, вспышки численности морских звезд *Acantaster planci* (McClanahan, 2002; Karlson, 1999). При средней и малой численности *A. planci* ведут себя как скрытные ночные хищники, уничтожающие относительно немного коралловых полипов, в больших же скоплениях они питаются круглосуточно и интенсивность их воздействия возрастает в 4—5 раз (Сорокин, 1990).

Особый уровень биотопического разнообразия создают отдельные колонии кораллов и малые системы их построек в отдельных топических зонах. Огромное габитуальное разнообразие кораллового биоценоза создается не очень большим набором характерных форм коралловых скелетов. Таких типов насчитывается немногим более 50 (Рифы..., 1987). В зависимости от видовой принадлежности, условий обитания, они могут быть более или менее компактными или, наоборот — разветвленными, с развитой поверхностью. Здесь также можно выделить несколько уровней сложности. Например, ребристая лобофилия (*Lobophyllia costata*) создает компактную сферическую колонию, поверхность которой представляет собой систему сложных извилистых ребер. То же можно отметить для кораллов мозговиков *Leptoria phrygia*. Различные формы скелета коралловых полипов создают чрезвычайно сложную и развитую поверхность рифового биоценоза.

К указанным аспектам разнообразия следует добавить различные стратегии размножения и захвата территории, поведенческие реакции организмов, временные периоды активности. Для биогермовых экосистем характерна очень высокая продуктивность на протяжении всего года (Сорокин, 1986, 1990). Вероятно, это характерно не только для коралловых, но и для других экосистем этого биома. В круговороте вещества доминируют три процесса: первичной продукции за счет фотосинтеза, деструкции органического вещества и кальцификации. В отдельных зонах рифовой экосистемы баланс продукционных и деструкционных процессов может смещаться в ту или иную сторону, однако для всего рифа обычно близок к 1 (Сорокин, 1986, 1990). В целом, продукция в коралловых экосистемах одна из высших

в биосфере — от 8—15 в некоторых участках до 30 г С/м² в сутки, что, как подчеркивает Ю.И. Сорокин (1990), может происходить только при многоярусном расположении фотосинтетических поверхностей, когда их общая площадь превышает проективное покрытие. Таким образом, продуктивность экосистемы напрямую связана с ее сложной хронологической структурой. Уровень продукции в различных зонах рифа варьирует в широких пределах (табл. 8.16).

Выше было отмечено, что в создании рифовых построек как в прошлые эпохи, так и в настоящее время участвуют организмы многих таксономических и экологических групп.

Кораллиновые водоросли могут образовывать своеобразные рифы в виде отдельных массивных образований размером около метра. Такие рифовые постройки обнаружены в Средиземном море. В восточной части этого моря на глубинах 25—90 м обнаружены так называемые «кораллиновые тротуары» площадью от сотен квадратных метров до десятков квадратных километров (Maximova, Saher Fayes, 1999, цит. по Жирков, 2010) Твердый известковый покров толщиной 10 см и более образуется корковыми водорослями *Lithopyllum racemus*, *Lithotamnion sp.* и др., после того, как зеленые сифоновые водоросли (*Caulerpa scallpelliformes*, *Udotea petiolata*) своими ризоидами укрепляют илистый грунт и создают первичный субстрат для поселения кораллиновых водорослей. Всего в таких сообществах обнаружено 35 видов водорослей.

Одной из черт биогермовых экосистем на основе коралловых построек является распространенность симбиотических связей, в частности симбиоза между кораллами и водорослями. Кроме того, в коралловых экосистемах существенную роль играют несимбиотические водоросли перифитона и бентоса. С этим связано развитие и богатство ко-

Таблица 8.16. Показатели среднего валового фотосинтеза на разных участках рифовых экосистем (Сорокин, 1990)

Зона	Валовый фотосинтез (г С м ² / сут)
Риф-флет, занятый живыми кораллами, водорослями	4—9
Внешний склон рифа	0,6—7
Верхние горизонты склона	3
Глубинные зоны (40 м)	0,6
Донные биотопы лагун с живыми кораллами, водорослями, макрофитами	5—15
Песчаные биотопы лагун	0,4—4
Риф-флет, внешний край рифа, занятый водорослями	0,5—3

ралловых экосистем в фотической зоне, на малых глубинах. Однако существуют и глубоководные экосистемы, в основе которых лежит рифостроительная деятельность кораллов. Склерактинии *Lophelia pertusa* строят глубоководные коралловые рифы, наибольшее обилие которых в настоящее время отмечено в северной Атлантике (www.marlin.ac.uk; www.nipr.noaa). Они образуют рифовые постройки протяженностью в несколько км на кромке шельфа. Глубоководные рифы исследованы еще очень мало, однако можно предположить, что они являются немаловажной частью биогермового биома гидросферы (Hovland, 2008).

В целом, можно прийти к заключению, что биогермовый биом является одним из наиболее активных, богатых и функционально значимых биомов гидросферы.

Градиенты и континуумы биогермового биома. Основные градиенты биогермового биома проходят в двух направлениях — вертикальном по глубине и горизонтальном — по степени удаленности от биогенного субстрата. В вертикальном измерении важными являются изменения двух основных факторов — гидродинамического и фотического (для экосистем малых глубин). В зоне максимальной освещенности, как правило, велика лимитирующая роль гидродинамического воздействия. Максимальное развитие коралловых сообществ происходит на некоторой оптимальной средней глубине, при среднем уровне гидродинамического воздействия. Снижение освещенности до некоторой пороговой величины приводит к существенному снижению развития герматипных кораллов, т.е. к ограничению развития всей экосистемы. Биогермовые экосистемы в горизонтальном измерении также имеют определенные градиенты. Максимальное сгущение живого вещества отмечается на поверхности твердого субстрата (коралловые полипы, бактерии, водоросли и животные перифитона), далее пространство заполнено коралловыми скелетами различной формы и организмами между ними (прикрепленные и подвижные беспозвоночные, рыбы) и третья горизонтальная зона — пелагическая пририфовая ассоциация организмов (рыбы, планктон). Сочетание вертикальных и горизонтальных градиентов условий и биоценозов создает характерную зональность или поясность. Относительно временного измерения следует отметить, что в силу широтной локализации в тропической зоне сезонные изменения выражены слабо. Важную роль играют периодические катастрофические нарушения, вызванные тропическими ураганами. Кроме того, для всего биома значима геологическая временная составляющая, определяющая темпы роста рифов на постепенно опускающемся коренном основании.

Биолог, изучающий подводные оазисы, должен обратить внимание не столько на температуру, сколько на химический состав гидротермальных флюидов, именно в нем кроется источник этой обильной жизни в форме восстановленных соединений, в частности сероводорода.

Лобье, 1990, с. 18

ГИДРОТЕРМАЛЬНО-СИПОВЫЙ БИОМ. ЭКОСИСТЕМЫ ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ УСЛОВИЙ

Гидротермы

Первая информация об экосистемах гидротермальных глубоководных излияний была получена в 1976 г., когда в одной из рифовых зон Тихого океана буксируемым глубоководным аппаратом «Ангус» были получены фотографии необычных животных. В 1977 г. с помощью глубоководного обитаемого аппарата (ГОА) «Алвин» были проведены первые наблюдения гидротерм в Галапагосской рифтовой зоне.

«Участники одного из первых погружений Дж. Корлисс и Дж. Эдмонд так описывают свои впечатления: «...мы оказались в оазисе. Рифы из мидий и целые поля гигантских двустворок, крабы, актинии и крупные розовые рыбы, казалось, купались в мерцающем свете. Оставшиеся пять часов времени пребывания на дне мы провели в состоянии, близком к помешательству. Внутри круга диаметром около 100 м теплая вода струилась из каждой расселины, каждого отверстия в морском дне. Температура воды была различной, но максимальная составляла примерно 17 °С. Организмы оказались довольно разборчивыми — они забивались в отверстия с наиболее теплыми струями» (Москалев, 1990, с. 139).

Основными чертами, объединяющими глубоководные оазисы жизни, являются феноменальное сгущение живого вещества среди глубоководной пустыни, его островной характер, специфический состав организмов. Общая площадь океанического дна, где имеет место гидротермальная активность, оценивается в 120 тыс. км² (Кузнецов, 2002). Однако, в настоящее время в различной степени описано около 40 гидротермальных районов площадью от десятков и сотен квадратных метров до нескольких квадратных километров. Они располагаются от почти приповерхностных зон до глубин 3700 м (Миронов и др., 2002). Открытия новых районов гидротерм вряд ли изменят основную закономерность их распространения: они сосредоточены в районах срединно-океанического и задугового спрединга. Есть только два исключения — подводный вулкан Лоихи (Гавайи) и вулкан горы Осевой (хребет Хуан-де-Фука, Северо-восточная часть Тихого океана).

Физиономический облик известных гидротермальных сообществ весьма разнообразен. Эти сообщества включают макроформы, причем многие из них представлены крупными формами длиной в десятки см и даже более метра. Широко представлены различные экоморфы — седентарные организмы с различными способами прикрепления и подвижные формы. Хорошо выражены агрегации организмов и их определенная последовательность относительно источника термального излияния и температуры. Все известные гидротермальные экосистемы имеют островной, точечный характер в масштабах океанического дна.

Поразительно разнообразные и необычайно плотные скопления гидротермальных организмов дали пищу фантазии исследователей, которые открывали и должны были создавать новые топонимы. Так, на Галапагосском рифте наиболее массовыми являются поселения сообщества названы «Розовый сад». По описанию Л. Лобье (1990), здесь из большой расщелины выходит опалесцирующий гидротермальный флюид, окруженный плотными поселениями вестиментифер высотой до 2 м. Вблизи них располагаются скопления крупных двустворчатых моллюсков батимодиолусов. Здесь же плотными колониями селятся многощетинковые черви серпулиды и актинии. По краям всего сообщества располагаются моллюски калиптогены, поселения которых тянутся вдоль расщелин по периферии всего сообщества. Среди прикрепленных форм наиболее массовыми являются подвижные крабы, креветки, брюхоногие моллюски. В излиянии «Райский сад» в той же рифтовой зоне расход флюида меньше и это сразу сказывается на общем обилии сообщества. Погонофор и батимодиол здесь значительно меньше, но к самому источнику флюида подходят поселения серпулид и здесь же скапливаются галатеиды (ракообразные из Decapoda).

В сообществах гидротерм Индийского океана, обнаруженных в центральной рифтовой зоне, где скорость спрединга около 5—6 см в год, на глубине 2400 м фауна имеет свои особенности (Van Dover et al., 2001). В гидротермальном источнике Кайрей, открытом японскими исследователями в 2000 г., температура флюида 306—365 °С. Температура флюида в источниках на гидротермальном поле Эдмонд, открытом в 2001 г., составляет 273—382 °С. Вблизи термальных излияний здесь концентрируются плотные рои креветок *Rimicaris exoculata* (в зоне температуры 10—20 °С при фоновой, за пределами гидротермы, 1—2 °С). Периферийная зона занята прикрепленными анемонами *Marianactis* sp. Вне зоны, непосредственно прилегающей к области выхода флюида, креветки также довольно многочисленны, но здесь они не собираются в плотные стаи. Характерны плотные поселения двустворок *Bathymodiolus* и гастропод *Alviniconcha*. В большом количестве отмечены крабы, ярко окрашенные турбеллярии. Здесь наблюдается одна из особенностей гидротермальной фауны. Состав сообществ гидротермального поля Кайрей отличается от состава поля Эдмонд, которое располагается на расстоянии около 160 км. В последнем отсутствуют усоногие раки, некоторые полихеты, немертины, турбеллярии. Однако креветки *Rimicaris*, огромные скопления которых наблюдаются в гидротермальных сообществах Индийского океана, также присутствуют и доминируют в гидротермах Атлантического океана. Око-

ло 1/3 состава фауны поля Кайрей принадлежит к тем же родам, что и фауна гидротерм Пацифики (Van Dover et al., 2001). В то же время здесь нет типичных для тихоокеанских гидротермальных сообществ альвинеллидных полихет, вестиментифер. В 1982 г. французскими исследователями на Восточно-Тихоокеанском поднятии, на глубине около 2600 м были обнаружены гидротермальные поля с диффузными высачиваниями флюида, а также белыми и черными курильщиками. Диапазон температур флюида был очень широк — от 20 до 320 °С. Здесь также была отмечена определенная зональность и концентричность распределения организмов в диапазоне температур от 1,4 до 40 °С. Наиболее термофильными были полихеты Alvinellidae, наименее — Serpulidae (Москалев, 2002).

Многие характеристики гидротермальных экосистем выглядят достаточно парадоксально. Гидротермальные экосистемы, будучи очень эфемерными, в то же время рассматриваются как одни из древнейших в биосфере (Кузнецов, 2002; Миронов и др., 2002; Van Dover et al., 2000, 2002). Вся жизнедеятельность гидротермальных экосистем зависит от времени существования излияний флюида в данном районе. Продолжительность существования и активность гидротермального участка составляет от 2 до 80 лет (Миронов и др., 2002). Несмотря на то, что активность на некоторых участках может периодически восстанавливаться, экосистема в любом случае должна формироваться заново. Таким образом, гидротермальное сообщество должно обладать высокой скоростью формирования, сукцессионного процесса. Существует определенная последовательность в формировании состава сообществ. В Тихоокеанских гидротермальных экосистемах, например, ранними поселенцами являются вестиментиферы, предшествующие поселению моллюсков (Галкин, 1992).

Существует точка зрения, что гидротермальная активность на планете — древнейшее, раннеархейское, а возможно и еще более раннее явление, у истоков которого зарождались очаги самых ранних и примитивнейших форм организмов-прокариот — термофильных и других хемолитоавтотрофных архебактерий (Кузнецов, 2002). Самые древние находки ископаемых животных, которых можно считать близкими к современным гидротермальным видам, относятся к силуру (440—405 млн. лет назад, Кузнецов, 2002), однако в современной фауне гидротерм «живых ископаемых» совсем немного. Например, гастроподу *Neomphalus fretterea* можно отнести к животным, имеющим палеозойское или мезозойское происхождение (McLean, 1981). На основании данных так называемых «молекулярных часов» показано, что эволюционный возраст современных таксо-

нов гидротермальной фауны относительно невелик: около 100 млн. лет для вестиментифер, около 50 млн. лет для везикомиидных моллюсков, 22 млн. лет для батимодиолусов, 20 млн. лет для брезилиидных креветок (Van Dover et al., 2002). Хотя более древние сообщества гидротерм состояли из других, не похожих на современные, видов, они, вероятно, имели достаточно сходную биоценотическую структуру (Кузнецов, 2002). В танатоценозы, обнаруженные в отложениях на Южном Урале, Кипре, в Омани, входили полихеты, вестиментиферы, двустворчатые, гастроподы-моноплакофоры и плеченогие. Можно говорить о существовании определенной преемственности в эволюционном времени и более крупных таксонов. Свидетельством значительной древности гидротермального биома является то, что в его экосистемах существенное место занимают одни из наиболее древних прокариотных организмов домена Archaea (Бонч-Осмоловская и др., 1991). Вполне вероятно предположение о существовании прокариотных экосистем гидротерм на основе Archaea и Bacteria задолго до появления многоклеточных. Возможно, найденные ископаемые представители фауны сообществ, обитающих в восстановительных условиях, были связаны не только с древним океаном, но и с эпиконтинентальными морями, широко распространенными в палеозое (Пономаренко, 2007). В них существовали как окислительные, так и восстановительные условия.

Таким образом, древность и очевидная эфемерность экосистем гидротерм действительно имеют место. Возникает вопрос, какими механизмами поддерживается столь длительное существование биома, состоящего из довольно кратковременно существующих экосистем? Здесь явное противоречие некоторым общеэкологическим представлениям. Например, известно, что тропические дождевые леса представляют собой один из самых древних наземных биомов (Уиттекер, 1980). Довольно сложно представить его состоящим из относительно небольших островков с непродолжительной сукцессией и кратким во времени климаксным состоянием. Гидротермальные районы имеют относительно малые размеры. Например, район Менез-Гвен (Срединно-Атлантический хребет) имеет площадь около 200 м², а район Лаки Страйк — около 150 000 м². Островной характер экосистем, изолированность гидротерм и в то же время широкое распространение некоторых облигатных таксонов — еще один парадокс гидротермального биома. После открытия гидротерм было описано более 400 облигатных, только здесь встречающихся, видов животных. Это был настоящий зоологический бум: в течение 25 лет описывался в среднем 1 вид в месяц! Большое количество при-

уроченных облигатных видов вполне объяснимо: условия в гидротермали весьма специфичны, а изоляция достаточно велика. Гидротермальные районы, расположенные в батинальных и абиссальных зонах, разобщены огромными пространствами. На Галапагосских островах, расположенных в нескольких десятках миль друг от друга, Ч. Дарвин обнаружил множество эндемичных для каждого острова видов, что объясняется их экологической изоляцией. При этом в гидротермах Галапагосского рифта, гораздо более изолированных, чем острова, имеется много видов животных, сходных с животными других гидротермальных сообществ Тихого океана.

Помимо пространственной изоляции (значительное расстояние) гидротермальных экосистем, присутствует изоляция геоморфологическая, поскольку гидротермальные районы располагаются в рифтовых долинах, закрытых многосотметровыми склонами хребтов. Иногда разрывающиеся тангенциальными сдвигами рифтовые долины становятся полностью замкнутыми. Тем не менее, «эфемерная природа гидротермальных сообществ и высокая скорость колонизации недавно появившихся гидротермальных источников косвенно свидетельствуют о том, что способности к расселению и поиску пригодных мест у гидротермальных животных хорошо развиты» (Миронов и др., 2002, с. 419). В популяциях, расположенных на расстоянии многих километров друг от друга (у вестиментифер *Ridgeia piscesae* на расстоянии 160 км, у креветок *Rimicaris exoculata* — 370 км), существенных генетических различий не обнаружено (Shank et al., 1998). У более 60 % видов животных, наиболее характерных для гидротермальных экосистем, существуют пелагические личиночные стадии, которые могут перемещаться с потоком воды. Для очень небольшого числа видов установлено, что продолжительность нахождения их личинок в воде не превышает 40 суток. Перенос личинок происходит прежде всего благодаря глубоководным течениям, скорость которых вдоль хребтов может составлять от 1 до 20 см/с (Миронов и др., 2002). Личинки также могут переноситься термальными плюмами (облаками), которые образуются над термальным источником. Высота вертикального подъема плюма составляет не менее 300 м, протяженность — десятки километров (Гальченко, 2002).

Все восстановительные биотопы связаны между собой как промежуточные пункты в расселении гидротермальной фауны. Такими промежуточными биотопами могут быть метановые холодные сипы, останки китов, скопления органических веществ различного происхождения. Некоторые гидротермальные виды относятся к генералистам, так как встречаются во всех этих восстановительных биотопах.

Вестиментифера *Escarpia spicata*, обитающая на холодных сипах и останках китов, а также в гидротермах Калифорнийского залива, генетически близка к *E. laminata* из Восточно-Флоридского эскарпа в Мексиканском заливе. Двустворчатый моллюск *Calypptogena kaikoi* обитает на Флоридском эскарпе, Барбадосском сипе, Срединно-Атлантическом хребте, а также вблизи Японии.

При всем многообразии состава сообществ выделяют небольшое число типичных ассоциаций животных гидротерм. Так, насчитывается до 20 ассоциаций в сообществах гидротерм: с доминированием вестиментифер, двустворчатых моллюсков, многощетинковых червей, ракообразных, брюхоногих моллюсков и др. Обычно выделяют несколько биогеографических провинций гидротермальных животных — Восточно-Тихоокеанскую, Западно-Тихоокеанскую, Северо-Тихоокеанскую провинцию Срединно-Атлантического хребта, Индо-Океанскую (Van Dover et al., 2002). В несколько упрощенном виде доминирующие группировки можно распределить по биогеографическим провинциям:

Провинции	Доминирующие группы и таксоны
Срединно-Атлантический хребет	Бентопелагические креветки <i>Rimicaris</i> и различные донные формы
Западно-Пацифическая	Гастроподы Provanidae
Северо-Пацифическая	Полихеты Alvinellidae, вестиментиферы Ridgeidae
Восточно-Пацифическая	Полихеты Alvinellidae, вестиментиферы Tevniidae и Riftiidae
Индо-Океанская	Креветки <i>Rimicaris</i> и гастроподы

Л. Лобье (1990) называет сообщества гидротермальных излияний «почти совершенными сообществами». Вообще любое сообщество «совершенно», поскольку адаптировано к данным условиям, «почти...» потому, что существует непродолжительное время, затем, как правило, на смену им приходят другие сообщества, еще более «совершенные». Специфика пространственной структуры этих сообществ определяется потоками водных флюидов. Поскольку излияния носят более или менее локальный, точечный характер, существует в разной степени выраженная концентрическая пространственная структура сообщества.

«Сообщества гидротерм сильно структурированы в зависимости от расстояния от источника, природы и количества выбрасываемого флюида. Если говорить схематически, то наблюдается концентрическое расположение видов вокруг точки излияния» (Лобье, 1990, с. 49).

При сохранении концентрического расположения, поселения могут быть образованы разными организмами. В районе Восточно-Тихоокеанского поднятия в гидротермальном излиянии Актинуар вблизи выхода флюида поселяют-

ся полихеты *Alvinella pompejana*, следующее концентрическое поле создают серпулиды. На другом излиянии первый круг составляют погонофоры, за ними следуют серпулиды. Наиболее удаленную зону населяют моллюски-каллиптогены и некоторые прикрепленные кишечнорастворимые (Лобье, 1990).

Еще один парадокс глубоководной гидротермальной фауны состоит в том, что происходит она, вероятнее всего, из мелководных районов, при этом специфические облигатные формы гидротерм приурочены именно к большим глубинам. Более 80 % видов животных, отмеченных в гидротермали, встречается только в этих условиях, но при этом не обязательно являются географическими эндемиками (Гебрук, Галкин, 2002). Хотя гидротермальные источники удалены от мелководных зон до 2—3 тыс. м, границы собственно облигатной фауны проходят по изобате 400 м. До указанной глубины гидротермальная и сиповая фауна практически не содержит специфических видов. Причины такого ограничения пока неизвестны.

Специфичность состава того или иного сообщества или группы сообществ может определяться двумя комплексами факторов — во-первых, древностью биотопов, неизменностью условий, поддерживающих существование архаичных видов и форм на фоне значительных изменений состава других сообществ. Во-вторых, условиями, способствующими относительно быстрому видо- и формообразованию. Как отмечено выше, специфические для гидротерм виды в основном довольно молоды. Следует предположить, что условия гидротерм способствуют широкой радиации форм и видообразованию.

Жизнь в океане, по-видимому, всегда была богаче в мелководных прибрежных зонах. Это значит, что происходила продолжительная колонизация глубинных, в том числе гидротермальных биотопов. Вторжение обычно сопряжено с преодолением ряда барьеров. Первый барьер географический, барьер расстояния. От прибрежий древних континентов до палеогидротерм нужно было преодолеть тысячи метров по вертикали, сотни и тысячи километров — по горизонтали. Необходимо учесть, что не только очертания материков, но и рельеф дна, вероятно, был иным. Вряд ли можно точно установить нахождение рифтовых зон на океаническом дне в палеозое. Отметим лишь, что остатки силурийской гидротермальной фауны обнаружены в центре Евразийского континента, на южном Урале (Кузнецов, 2002). Существование глубинных течений в Палеоокеане очень вероятно, а наличие личиночных стадий, которые могли бы переноситься течениями, должно было быть свойственно и древним донным организмам.

Второй барьер — биотопический. Если исходными биотопами для гидротермальной инвазийной фауны были теплые, трофные, достаточно насыщенные кислородом мелководья, то биотопы-реципиенты выглядели совершенно иначе — с малым содержанием кислорода, с низкой температурой, совершенно иным характером пищи. Отмечено (Гебрук и др., 2002), что гидротермальные условия в целом агрессивнее, чем условия в прочих восстановительных биотопах, а тем более в окислительных. Если вслед за А.П. Кузнецовым (1989) признать, что местообитаниями, из которых происходило заселение абиссали океана, были высокоширотные холодные мелководья, то основной эколого-физиологической проблемой было приспособление к сочетанию высокого давления и низкой температуры. Собственно гидротермаль скорее всего заселялась уже абиссальной фауной, которая была, вероятно, адаптирована к восстановительным или слабоокислительным условиям (Кузнецов, 2002).

Основной особенностью гидротермальных экосистем является не только уникальный таксономический состав и высокое обилие организмов, но и специфическая трофическая структура сообществ. Сразу после открытия феномена гидротермальных экосистем были выдвинуты две гипотезы об источниках энергии в этих экосистемах (Lonsdale, 1977). Согласно первой, источники термальных флюидов образуют конвективные токи, создающие условия для концентрации органических веществ фотосинтетического происхождения. Вторая гипотеза предполагала существование местного, локального источника энергии. Хотя накопление органических веществ фотосинтетической природы действительно происходит, достоверно установлено, что в основе потоков энергии гидротермальных экосистем лежат процессы бактериального хемосинтеза (Гальченко, 2002; Гебрук и др., 2002; Van Dover, 2001). Прокариоты-хемотрофы представлены в гидротермальных экосистемах несколькими экологическими группами. Неоднократно были зафиксированы явления так называемого «снежного шторма», когда наблюдали залповые выбросы из гидротерм большого количества «бактериальной органики в виде белесоватой хлопьевидной взвеси» (Гебрук и др., 2002, с. 351). Это наблюдение стало основой гипотезы о существовании «подповерхностных популяций бактерий», обитающих под поверхностью океанического дна в гидротермальной сети. Однако, на фоне имеющихся данных о термоустойчивости организмов гидротерм, представляется маловероятным существование жизни при температуре флюида более 300 °С. А вот интенсивное развитие микроорганизмов планктона в зоне гидротерм — довольно хорошо исследованное явление (Гальченко, 2002). Если численность метано- и хемолитотрофных бактерий вне влия-

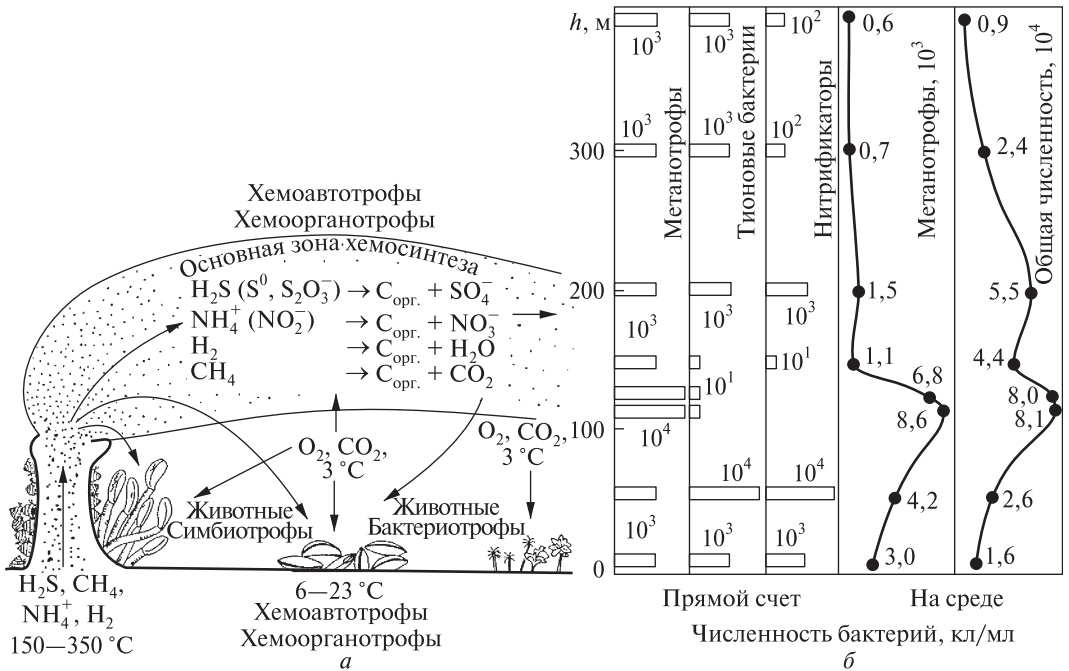


Рис. 8.13. Схема гидротермальной экосистемы и распределение бактерий в гидротермальном плюме (по Гальченко, 2002)

ния гидротерм в воде не превышает сотен и тысяч на 1 см³, то в гидротермальном плюме их численность может достигать миллионов и миллиардов клеток. Если учесть, что гидротермальные плюмы могут распространяться на сотни метров над дном и на километры по горизонтали, то очевидно присутствие огромного количества органического вещества, сконцентрированного в водной толще. Еще одна особенность гидротермальных экосистем состоит в специфическом распределении как численности микроорганизмов, так и интенсивности процессов над гидротермами. Возрастание численности метанотрофных, тионовых и нитрифицирующих бактерий на два порядка происходит не в непосредственной близости к гидротермам, а на расстоянии 70—100 м над ними (Гальченко, 2002, рис. 8.13).

Причиной такого распределения является, вероятно, формирующаяся структура плюма с разделением газовой и минеральной зон термального шлейфа. Еще один важный компонент автотрофного звена гидротермального сообщества — бактериальные маты в бентосе и перифитоне. Мощные, в несколько сантиметров толщиной, они простираются на многие десятки квадратных метров на грунтах в зоне гидротерм. Маты образованы преимущественно скоплениями гигантских нитчатых бактерий *Beggiatoa*. Желтый цвет матов зачастую обусловлен минеральными включениями (сера, сульфиды, бариты) — субстратом и продуктами жизнедеятельности различных микроорганизмов. В бактериальных скоплениях на твердых субстратах преобладают

Beggiatoa, *Thiothrix*, *Thiovulum*, *Thiomicrospora*. Бактериальные маты в виде белой ваты часто покрывают поселения вестиментифер и служат местообитанием мелких животных. Наконец, наиболее характерная группа микроорганизмов-первичнопродуцентов — симбиотрофные организмы.

«Такая яркая особенность гидротермальной фауны, как симбиотрофия, не является чисто «гидротермальной» адаптацией, она встречается и в прочих восстановительных биотопах. Однако именно у гидротермальной фауны выработалось наибольшее разнообразие форм и способов симбиотрофного питания» (Гебрук, Галкин, 2002, с. 13).

Следует добавить, что симбиотрофия — «изобретение» не только организмов восстановительных биотопов, она широко распространена и в окислительных условиях, важно, что, автотрофы или хемотрофы являются первичнопродуцентами в системе симбиотрофных организмов. Скорее всего эволюционный путь симбиотрофии был следующим: питание скоплениями микроорганизмов на поверхности субстрата → эктосимбиотрофия → эндосимбиотрофия. О взаимосвязи различных способов получения пищи организмами гидротерм свидетельствует то, что у многих смешанное питание. Как было установлено (Пименов и др., 1992), основным источником питания креветок, массово встречающихся в гидротермали САХ и в Индийском океане, являются нитчатые бесцветные серобактерии, поселяющиеся на их ротовом аппарате. В то же время они питаются и обрывками бактериальных матов, агрегатами бактерий, которые встречаются в воде вблизи излияний. Брюхоногие моллюски *Ifimeria nautilei* из гидротерм Тихого океана не только имеют клеточных эндосимбионтов двух типов — метанотрофные и хемоавтотрофные бактерии, но также используют голозойное питание, соскребая частицы с субстрата.

Эндосимбиоз многоклеточных с хемоавтотрофными прокариотами был впервые описан именно для сообществ гидротерм (Cavanaugh et al., 1981; Feldek, 1981). Обязательная симбиотрофия свойственна вестиментифирам *Riftia* и другим погонофорам, моллюскам Solemyidae. Наиболее характерные для гидротерм ассоциации животных — вестиментифер, брюхоногих моллюсков и креветок, занимающие буквально первые метры вблизи гидротермальных излияний, на 80 и более процентов состоят из симбиотрофов (Гальченко, 2002). Есть основания полагать, что многие исходно плотоядные животные, например, актинии, сифонофоры, также питаются взвесью бактерий. Важное место в сообществах гидротерм занимают несимбиотрофные организмы — селективные детритофаги — полихеты (Alvinellidae, Ampharetidae), полухордовые, некоторые голотурии. Они собирают скопления бактерий, покрывающие дно. Кроме того, в сообществах гидротерм разнообразны плотоядные животные —

десятиногие ракообразные Galatheidae, креветки Hippolytidae, крабы Vuthograeidae и другие. В целом, трофическая структура гидротермальных сообществ по своей сложности не уступает таковой сообществ фотической зоны.

Обобщая имеющиеся в настоящее время сведения о гидротермальных экосистемах, можно выделить их главные черты. Это очень древние, но эфемерные экосистемы, полностью зависящие от функционирования гидротермальных излияний. Они имеют островной характер, локализованы в зонах спрединга, субдукции континентальных плит. В силу экологической и пространственной изоляции, древности происхождения, специфичности условий, гидротермальная фауна обладает выраженной «экологической эндемичностью», приуроченностью именно к этим экосистемам. Сообщества гидротермальных экосистем имеют высокую пространственную сложность и определенную упорядоченность относительно источников излияний, а также сложную трофическую структуру. В основе потоков энергии лежит хемосинтез, взаимоотношения между хемосинтетиками-прокариотами и животными строятся по сложной системе, включающей эндо-, эктосимбиотрофию и голозойное питание. Доля гидротермальных экосистем в общем энергетическом бюджете Океана и биосферы в целом невелика.

Другие экосистемы восстановительных условий

Гидротермальные экосистемы имеют определенное сходство с сиповыми (англ. — *seep* — сочиться), где отсутствуют выходы термальных вод. В 1984 г. исследования вблизи Флоридского эскарпа (крутого континентального обрыва) на глубине более 3000 м выявили повышенное содержание сероводорода и аммиака в придонных слоях воды. Поразительным было то, что в этих местообитаниях были найдены скопления организмов, которых прежде считали специфическими для гидротерм (вестиментиферы, крупные митиллиды, визикомииды). Это говорило о том, что основным фактором в восстановительных биотопах является именно наличие веществ, необходимых для хемосинтетиков. У берегов Орегона на глубинах 3400—2400 м также была обнаружена специфическая фауна. Здесь были отмечены высачивания метана и большое количество аммиака.

В зонах моря, подверженных гипоксии, снижается таксономическое богатство и обилие донных животных. Например, это отмечалось в Северо-западной части Черного моря. Как известно, более 80 % всех вод этого моря лишены кислорода и насыщены сероводородом, т.е. в них происходят восстановительные процессы (Воробьева, 1999; Zaitsev, Mamaev, 1997). Сероводородная зона распространяется от

дна до глубин около 200 м. Районы с глубиной менее 200 м, т.е. в кислородной зоне, составляют около 27 % всей площади моря (Воробьева, 1999). Если в верхней литорали (0—20 м), по данным этого автора, присутствует около 500 видов мейобентоса, то в верхней части анаэробной зоны (200—600 м) — всего 14. При этом в донных осадках переходной зоны Черного моря наблюдается довольно высокое таксономическое богатство бентоса, здесь отмечены Foramenifera, Coelenterata, Nematoda, Turbellaria, Oligochaeta, Polychaeta и другие — всего 13 групп беспозвоночных. Доминируют свободноживущие нематоды (Сергеева, 2004). С глубиной снижается и толщина обитаемого слоя осадков. Если на глубине около 80 м нематоды и гарпактикоиды обитают в слое до 3 см, то на 230 м нематоды численностью 500 экз/м² отмечены только в самом верхнем слое грунта.

В 1990 г. в северной части оз. Байкал на глубине 420—430 м были обнаружены обильные скопления губок, ресничных червей, бокоплавов, рыб, а также бактериальные маты в некоторых участках с небольшой (в доли градуса) температурной и гидрохимической аномалиями. Изотопный анализ тканей животных показал повышенное содержание легкого изотопа углерода ¹³C, что указывает на вовлечение в метаболизм метана CH₄ (Кузнецов и др., 1991). Вероятнее всего, именно метанотрофные бактерии являются здесь основными первичнопродукентами. Следует заметить, что в придонной воде метан не обнаружен, поскольку он быстро окисляется хорошо аэрируемой байкальской водой. Это должно приводить к тому, что верхние слои бактериальных матов могут состоять только из аэробных микроорганизмов, в то время как нижние — из метанотрофов. Обнаруженное в Байкале пресноводное сиповое сообщество является структурно-функциональным аналогом морских сиповых сообществ (Кузнецов и др., 1991).

В океанической абиссали и ультраабиссали были обнаружены отдельные участки с высокой биомассой организмов бентоса — несколько десятков кг/м². Если в 1970-е годы явление сгущения жизни в зонах абиссали и ультраабиссали объясняли значительной аккумуляцией на дне желобов органического вещества, то позже, когда были начаты исследования гидротерм и холодных высачиваний, стало очевидным, что столь значительную продукцию могут обеспечивать только процессы хемосинтеза (Москалев и др., 1973). Так, в жабрах моллюска *Maorithyas hadalis* размером более 36 мм, найденного на глубине 7326 м в Японском желобе, обнаружены серобактерии, от мягких тканей моллюсков исходил резкий запах сероводорода.

Восстановительные условия не являются особенностью только глубоководных зон. Вблизи Перуанского и Чилий-

ского побережий на глубине от 50 до 280 м обнаружены толстые маты серобактерий *Thioploca*. Они покрывают около 40 000 км² дна (Huettel et al., 1996). Для условий обитания характерны практически полное отсутствие кислорода и высокое содержание биогенов в водах апвеллинга, накопление большого количества органического вещества в донных отложениях.

Градиенты и континуумы гидротермально-сипового биома.

В восстановительных биотопах отмечаются значительные градиенты условий. В гидротермах ярко выражена радиальная симметрия в распределении разных групп организмов вокруг собственно гидротермального излияния. Далее от излияний экосистема становится все более оксибионтной вплоть до перехода ее в фоновую абиссальную. Это основной континуум в экосистемах данного биома. В сиповых экосистемах из-за пространственной размывости высачиваний нечетки и градиенты. Пространственно градиенты могут быть очень малы. Например, известна стратификация в цианобактериальных матах: зона оксигенного фотосинтеза в нескольких миллиметрах сменяется зоной восстановления сульфатов (Заварзин, 2003). Это позволяет существовать градиентным организмам, которые создают условия для симбиотрофии с хемосинтетиками и могут использовать их первичную продукцию, а с другой стороны, пользуются всеми преимуществами кислородного метаболизма. При отсутствии градиентов, как, например, в глубоководных зонах Черного моря, разнообразие и обилие жизни очень незначительны.

В водотоках определяющими являются факторы иные, чем в озерах. Направленное течение представляет собой мощную структурообразующую силу.

Lampert, 2001, с. 318

РЕОБИОМ

Реобиом составляет весьма незначительную часть гидросферы. Всего, по разным данным, от 0,004 % (Львович, 1974) до 0,006 % объема (Malmquist, Rundle, 2002), всех мировых пресных вод находятся в ручьях, реках, однако роль их в биосфере и в деятельности человека очень велика.

Основным признаком лотических экосистем является поступательное, направленное перемещение водных масс, однако для более полного описания реобиома необходимо выделить и другие характеристики. В речной экосистеме В.Н. Беклемишев (1956) указывает на очень важную особенность, а именно на то, что «биоценозы реки располагаются «правильными архитектурными комплексами, *метамерно повторяющимися* в соответствии с *метамерным строением русла* — меандры, плесы, перекааты» (с. 83, курсив наш А.П.). Здесь, очевидно, не случайно применен термин «метамерный», которым в морфологии обозначает расчлене-

ние тела у некоторых организмов на сходные по строению участки или метамеры, расположенные по продольной оси (Биологический энциклопедический..., 1986).

«Относительно биологического значения, следует отметить, что биота рек богата и разнообразна, включая множество рыб и других характерных (англ. — emblematic) позвоночных, таких как дельфины, утконосы, крокодилы, птицы и змеи, самых разных беспозвоночных, высших растений и водорослей, многие из которых до сих пор не описаны» (Malmquist, Rundle, 2002, с. 134).

Биотопы в водотоках определенным образом чередуются и это создает характерную дискретно-континуальную биотопическую структуру, определяющую такое же метамерное распределение и биоценозов (Жадин, 1950а; Богатов, 1994; Allan, 1998). Однако биотопические и биоценотические «метамеры» всё же не могут быть абсолютно сходными при достаточно большой протяженности водотока, пересечении различных ландшафтов или даже климатических зон. Одни «гомометамерные» зоны сменяются другими, несколько иного строения, сохраняя последовательную связь между собой вдоль по течению водотока, определяющую единство всей системы.

В существующих концепциях экосистем реобиома имеются определенные различия. Водоток рассматривают как систему последовательных, связанных по своей протяженности экосистем. Предлагается ввести понятие «реобиом» для совокупности этих локальных экосистем. «Надо говорить о существовании особой надэкосистемной формы организации природных комплексов — континууме речных экосистем» (Богатов, 1994, с. 165). Под реобиомом этот автор подразумевает систему экосистем в пределах одного водотока или целого комплекса связанных водотоков. В то же время, по основным признакам — общему характеру условий среды, ведущим жизненным формам гидробионтов, общей организации взаимосвязей между топическими и ценотическими элементами — экосистемы различных водотоков могут объединяться в единый реобиом гидросферы. В данном случае реобиом представляет собой типологическую категорию и рассматривается как один из элементов биосферы, как совокупность лотических экосистем разного уровня и масштаба.

Условия в водотоке в значительной степени определяются ландшафтом, в котором он находится. В горных и предгорных зонах значительное падение высоты создает большой градиент условий: увеличение температуры и амплитуды ее суточных и годовых колебаний, повышение минерализации и среднего содержания биогенных элементов, поступление аллохтонного органического вещества с листовым опадом наземных растений и продуктами эрозии почв (Тальских, 1991). При всем биотопическом разнообразии водото-

ков, для донных биоценозов выделено всего несколько типичных местообитаний: камни, песок, ил, высшие растения, соответственно, для литофильных, псаммофильных, пелофильных и фитофильных биоценозов (Жадин, 1950, 1950б). К ним добавляются «промежуточные» — коряги, детрит в виде мелких фрагментов растений, залитая наземная травянистая растительность (Чертопруд, 2006).

В реобиоме в полной мере проявляется биоценотический и экосистемный принцип дискретности-континуальности. Так, Г. Минчел (Minchel, 1988) выстраивает непрерывный ряд: местообитание — речное русло — пойма — водосбор — биом — континент. Этот подход базируется на представлениях о тесной связи лотических и наземных гидроекосистем. Существует целый ряд общих концепций и положений, связанных с лотическими экосистемами, их природой, структурой и функционированием (Богатов, 1994; Allan, 1998; Freshwater..., 2002), однако основными могут считаться три: речного континуума, четырехмерной природы лотических экосистем и динамики пятен.

Важным шагом в обобщении представлений о различных лотических экосистемах было создание концепции речного континуума (англ. — *river continuum concept*, Vannote et al., 1980).

«Концепция речного континуума — это попытка создания синтетических основ для описания функционирования лотических экосистем от истока до устья при обобщении различий между местообитаниями, возникающих из различного положения, условий и связей с наземной средой» (Allan, 1998, с. 318).

Речной континуум представляет собой постепенный переход между тремя основными участками — креналью (исток реки), ритралью (средняя часть) и потамалью (нижнее течение). Следует принимать во внимание, что модель речного континуума разрабатывалась на материале рек умеренного климата и для некоторого усредненного характера рельефа. Для верховий потока характерны высокая скорость течения, относительно небольшие размеры, что определяет затенение наземной древесной растительностью, которая, в свою очередь, становится важным источником внешнего поступления органического вещества. Очевидно, что увеличение размеров потоков зависит от размеров площади водосбора, количества притоков, отраженных в величине порядка водотока. От истока берет начало водоток первого порядка, водотоки второго порядка принимают притоки первого, третьего — первых двух и т.д. Устье Миссисипи, например, представляет собой поток 12 порядка. Согласно концепции речного континуума, в горных участках (потоки 1—3 порядков) экосистемы гетеротрофны, зависят от поступления органического вещества

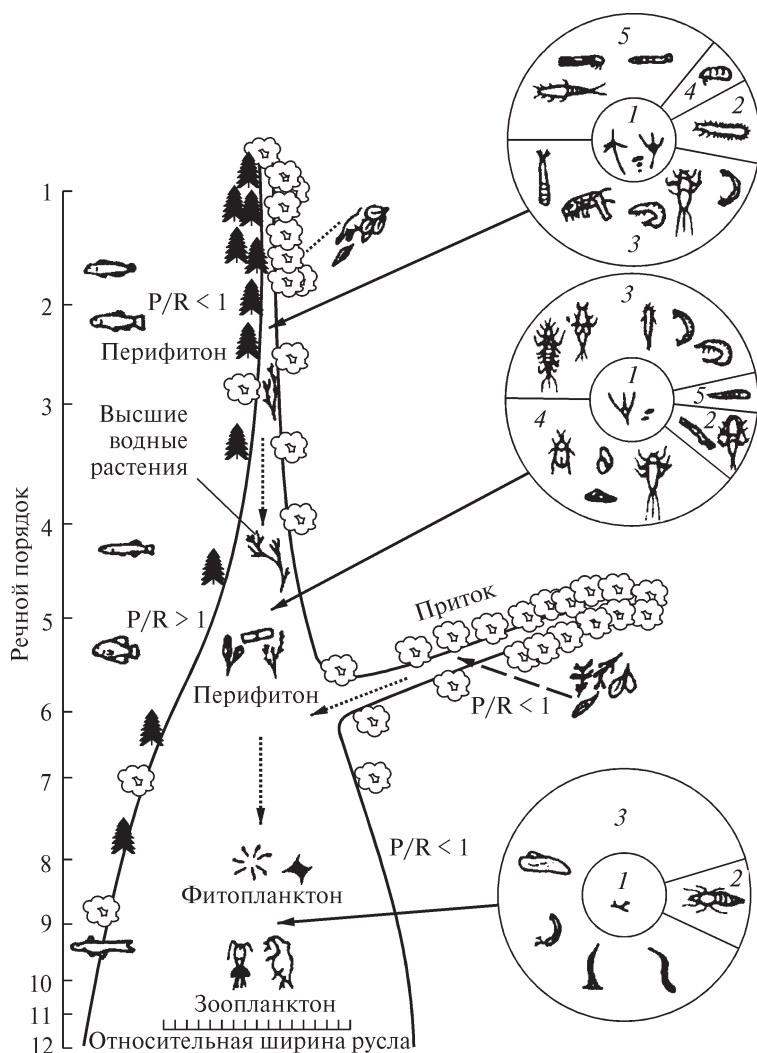


Рис. 8.14. Схема речного континуума (по Vannote et al., 1980 с сокр.). Размер секторов в окружностях соответствует относительной представленности группировок бентических организмов:

P — показатель продукции, R — показатель деструкции. Пунктирными стрелками показано поступление органического вещества. 1 — микроорганизмы; 2 — хищники; 3 — собиратели; 4 — пастбищники; 5 — размельчители

извне, от прибрежной растительности; средние по размерам потоки (4—6 порядков) обладают значительной автотрофностью, в основном за счет донных прикрепленных растений; в крупных реках (7—12 порядков) деструкция опять преобладает над первичной продукцией, значительная часть органического вещества поступает из вышележащих участков (Vannote et al., 1980; рис. 8.14).

Распределение основных видов и форм донных макробеспозвоночных в исследованных реках российского Дальнего Востока в основных чертах соответствует концепции речного континуума (Богатов, 1994). В верховьях рек лесной зоны преобладают амфиподы — основные разрушите-

ли листового опада. По мере увеличения ширины и глубины потоков, уменьшения затененности и повышения освещенности увеличивается количество нитчатых водорослей, которые создают специфические биотопы для различных беспозвоночных. Общее количество видов донных животных возрастает в основном за счет личинок амфибиотических насекомых (поденки, ручейники). В области потамали в межень значительного разнообразия и развития достигают планктонные ракообразные, из донных организмов преобладают двустворчатые моллюски, личинки насекомых, олигохеты, нематоды. Концепция речного континуума представляет собой пространственную модель, она никак не описывает сукцессионные процессы, постулируя существование динамического равновесия с сезонными флуктуациями (Узунов, Ковачев, 2002).

В концепции 4-мерной природы лотических экосистем (англ. — *four-dimensional nature lotic ecosystems concept*), предложенной Дж. Уордом (Ward, 1989), были учтены как пространственные, так и временные показатели (рис. 8.15).

В соответствии с этой концепцией, пространственно лотические экосистемы формируются и существуют в трех измерениях. Взаимодействие выше- и нижележащих по течению элементов создает экосистему в продольном ее измерении. Поперечное (латеральное) измерение проходит через взаимодействующие между собой русло реки, пойму и речную долину. Третье, пространственное, измерение проходит по вертикали и связано со взаимодействием собственно речного потока с грунтовыми водами. Временные градиенты (четвертое, временное измерение) находятся в диапазоне от кратких реакций экосистем до эволюционных изменений. Как отмечает Дж. Минчел (Minchel, 1988), пространственный и временной диапазоны для лотических систем очень широки: от микрометров до тысяч километров и от суток до миллионов лет. Взаимосвязь пространственно-временных измерений безусловно представляет собой общесистемное явление. В биологии и в экологии в частности, этот принцип можно сформулировать как принцип соответствия пространственно-временных измерений систем, процессов и явлений: малые системы живут «быстро» и недолго и наоборот, крупномасштабные системы имеют длительный период развития, процессы в них разворачиваются относительно медленно. Малые системы более зависимы от внешних факторов. На примере лотических систем (горные реки) были сопоставлены пространственно-временные масштабы. Для микроместообитаний характерные пространственные измерения составляли порядка 10^{-1} м, временные — 10^{-1} лет, а для всего водосбора — 10^3 м и 10^5 – 10^6 лет (Ward, 1989). Очевидно, что эти значения ва-

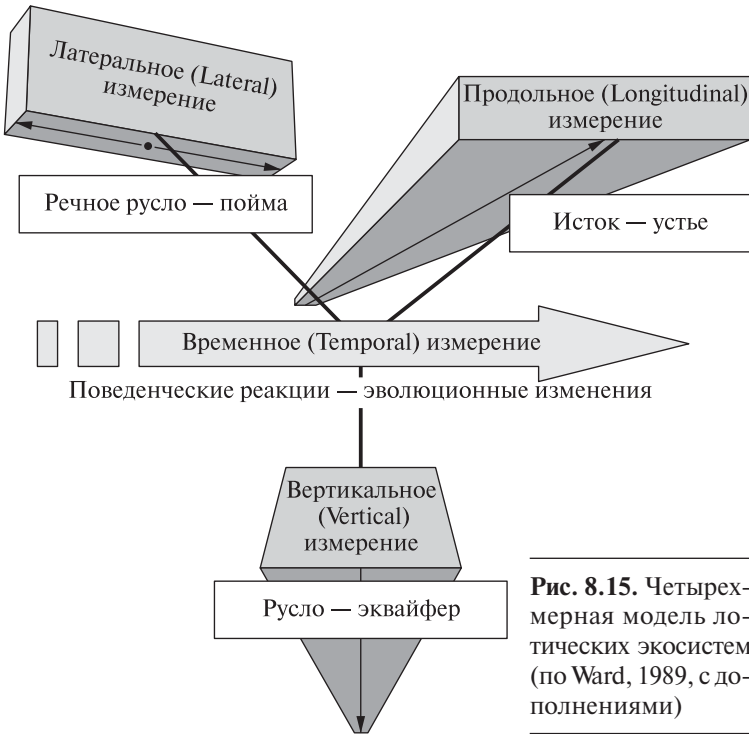


Рис. 8.15. Четырехмерная модель лотических экосистем (по Ward, 1989, с дополнениями)

рируют в зависимости от характера экосистем, однако общая закономерность сохраняется.

Предложенную в данной концепции конструкцию лотической системы можно детализировать. В латеральном измерении, при определенной симметричности, взаимосвязаны и взаимодействуют медиаль — рипаль — береговая зона — пойма — речная долина, т.е. и в самой реке существует определенная латеральная неоднородность. Также и в продольном измерении условия и сообщества кренали сменяются зоной ритрали, затем — потамали. Вертикальные градиенты также можно описать более подробно. Здесь проявляется взаимосвязь пространственных измерений. Если в ритрали в связи с высокой турбулентностью вертикальные градиенты в потоке практически не выражены, то в потамали с глубиной существенно изменяется режим освещенности, существуют более или менее выраженные гидрохимические градиенты, например, придонное снижение содержания кислорода.

В поперечном сечении реки, так же как и в продольном, происходит смена условий и, соответственно, биоценозов. Один из характерных створов Волги до зарегулирования В.И. Жадин (1948) описывал следующим образом. Каменистый грунт в прибрежье глубже сменяется щебенистым, затем песчано-галечным и песчаным. В соответствии с условиями (течение и характер грунтов) литореофиль-

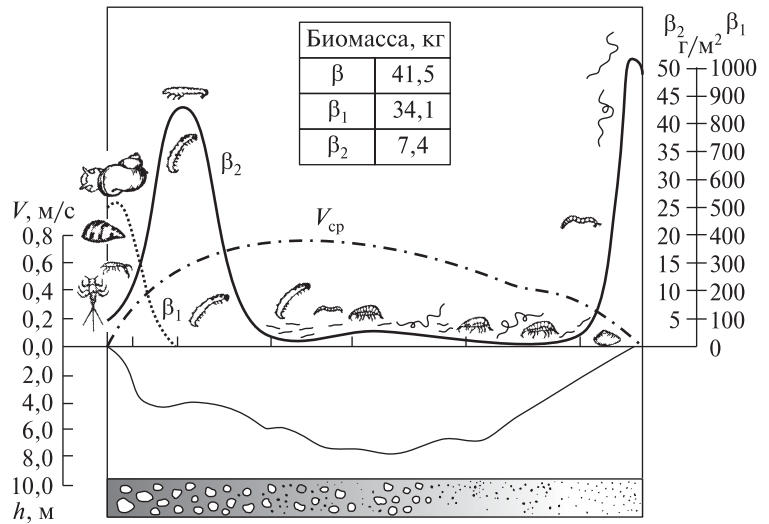


Рис. 8.16. Распределение донной фауны по профилю р. Волги (по Жадин, 1948):

Линия $V_{ср}$ — распределение средних скоростей течения по створу. Сплошная кривая над поверхностью воды (β_2) — биомасса донной фауны без моллюсков; точечная кривая над поверхностью воды (β_1) — биомасса моллюсков. Над кривыми схематические изображения руководящих представителей донной фауны. Кривая под поверхностью воды — профиль дна; h — глубина в м. Полоса внизу графика — грунты в соответствии с их размерным составом

ный биоценоз с доминированием моллюсков (*Viviparus viviparus*, *Dreissena polymorpha*), личинок ручейников и поденок, корофиид на песчаных грунтах сменяется псаммо-реофильной группировкой, состоящей преимущественно из олигохет *Propappus volki*, *Limnodrilus nevaensis*, личинок хирономид, гаммарид (рис. 8.16).

Еще одной особенностью взаимосвязи пространственных и временных характеристик является периодическая фрагментация некоторых лотических экосистем. В меженный период, в условиях малой водности, засухи речное русло может пересыхать, образуя отдельные отшнурованные участки русла. Такие условия складываются, например, во многих малых и средних водотоках Дальнего Востока (Богатов, 1994), в аридных зонах. Отшнурованные фрагменты представляют собой важные для судьбы всей экосистемы рефугиумы. В латеральном измерении фрагментация связана с образованием стариц, пойменных озер, проток, т.е. формированием сложного ландшафта речной долины при меандрировании речного русла (Ward et al., 2002). Статично в пространственном аспекте фрагменты русла во время засухи, пойменные водоемы могут рассматриваться как элементы лимнобиота, однако во временном аспекте, динамически они, безусловно, принадлежат к реобиому. Следует отметить, что если сами водотоки занимают довольно малую площадь, то глобально речные долины представляют собой значительные геоморфологические структуры: их площадь на планете

составляет более 2 млн. км² (Tockner, Stanford, 2002). С позиций концепции четырехмерной природы лотических экосистем реобиом представляет собой совокупность сходных гидроэкосистем, имеющих выраженные, с характерными свойствами, продольный, поперечный и вертикальный градиенты, взаимосвязь и динамика которых во временном измерении определяют его целостность.

Концепцию динамики пятен (англ. — *patch dynamics concept*) предложил К. Таунсенд (Townsend, 1989). Динамику пятен он понимает «как нарушение любых, относительно дискретных явлений во времени, в результате которых организмы перемещаются и освобождают пространство для колонизации новыми или теми же видами организмов» (с. 38). Таким образом, динамика пятен рассматривается как динамика относительно дискретных группировок и сообществ. Основными факторами этой динамики выступают конкуренция и выедание, наличие рефугиумов и внешнее воздействие.

В лотических экосистемах существуют более или менее выраженные однородные участки, «пятна», местообитания с характерным населением.

«...любая часть речного дна в каждой реке представляет собой мозаику пятен (англ. — is patchy) в некотором масштабе и имеет свои собственные характеристики нарушений, вселенцев (англ. — colonizers), источников поступающих сюда организмов и видовых отношений» (Townsend, 1989, с. 47).

Креналь, ритраль и потамаль — большие участки реки со сходными условиями. Внутри этих участков можно выделить разномасштабные более или менее однородные местообитания и сообщества. Однако постоянное перемещение вод, пассивный и активный дрейф организмов, перемещение влекомых наносов определяют тесную взаимосвязь внутренне однородных участков, формирует особую дискретно-континуальную природу реобиома. Как отмечает П. Лейк (Lake, 2000), более или менее обособленные местообитания (англ. — *patches*) сильнее всего изменяются под воздействием внешних факторов — как во время паводков, так и в периоды маловодья, засухи.

Разномасштабные переходы между однородностями в условиях лотических систем были проанализированы В.И. Жадиным (1948) в плане континуальной трансформации донных биоценозов по мере снижения скорости течения.

«В реке с нормальными условиями течения на песчаном грунте развит псаммореофильный биоценоз. Вода над дном все время находится в состоянии поступательного движения, так что никаких явлений аккумуляции и иловых отложений, ни организмов, несомых водой, здесь не наблюдается. Всякого рода причины, уменьшающие скорость течения, будь то уменьшение уклона реки или сооружение плотины, вызывают выпадение на дно части взвешенных веществ. Накапливающиеся иловые отложения все больше и больше начинают поглощать кислород из придонных слоев воды, а отсутствие течения не способствует обмену воды. По мере аккумуляции на дне иловых отложений и нарастания кислородного неблагополучия, происходит концентрация фауны в верхних слоях грунта и перестройка биоценоза» (Жадин, 1948, с. 434).

Следует обратить внимание на сложное воздействие течения на формирование биоценозов: оно непосредственно влияет на физическую среду (формирует гранулометрический состав грунтов, производит механическое давление) и косвенно — на гидрохимические условия, в частности на кислородный режим. В пространственно более сложных биотопах (что может быть связано с гранулометрическим составом грунтов) формируется более разнообразное население (Kajak, 1988, рис. 8.17).

В реобиоме, где характер, интенсивность течения и другие факторы могут выступать как благоприятные, так и дестабилизирующие, плодотворным может оказаться применение положений гипотезы средних нарушений (*англ.* — *intermediate disturbance hypothesis (IDH)*) (Connell, 1978). Как показали К. Таунсенд с соавторами (Townsend et al., 1997) на материале макрозообентоса ряда новозеландских рек, разнообразие и видовое богатство было наибольшим в зоне среднего воздействия, определяемого по степени механического нарушения донных субстратов, вызванных течением. Биотическое разнообразие реобиома определяется различными условиями, но может ограничиваться доминированием одного наиболее мощного фактора — течения.

«Несмотря на благоприятный кислородный и трофический режим, биоценозы речного русла не представляют собой картины пышного развития жизни. Препятствуют этому необычные механические условия — течение с его последствиями... Поэтому наиболее богато развитая жизнь появляется в реке либо при замедленном течении, допускающем отложение илистых грунтов и поселение укореняющихся растений, либо при твердых грунтах, создающих более устойчивые условия существования донного населения» (Беклемишев, 1956, с. 83).

Данных сводного обобщающего характера о богатстве жизни в реобиоме явно недостаточно. В качестве одного из немногочисленных примеров Дж. Уорд (Ward, 1998) приводит данные П. Цвика (Zwick, 1992), согласно которым в небольшой реке на севере Германии было зарегистрировано 1085 видов многоклеточных животных. Около половины (более 450 видов) — личинки двукрылых насекомых, более чем по 100 видов нематод и коловраток, далее по нисходящей: жуки, ручейники, кольчатые черви, плоские черви, ракообразные, клещи, поденки, веснянки, моллюски.

Многолетние исследования перифитона рек горной системы западного Тянь-Шаня выявили около 800 видов бактериальных, растительных и животных организмов (Тальских, 1991). Из них около 300 видов в разные периоды входили в доминирующие комплексы. Комплексное изучение биоразнообразия в бассейнах р. Бесос (Средиземноморское побережье Каталонии, Испания), площадь водосбора которой довольно значительна — 1038 км², позволило зарегист-

рировать более 900 видов организмов, связанных с речными экосистемами (Prat et al., 2000). Из них наибольшее количество было отмечено для высших водных растений — 333 вида (очевидно, сюда вошли не только водные растения, но и околоводные). Несколько меньшим было видовое разнообразие макробеспозвоночных — 267 и водорослей — 213 видов. Отмечено 85 видов птиц и небольшим числом видов представлены рыбы (8), амфибии (11) и рептилии (5). Сравнивая свои данные с полученными другими исследователями, авторы отмечают, что в некоторых реках северной Испании обнаружено более 400 видов, почти четверть которых составляли личинки хирономид. Большое видовое разнообразие характерно для участков низовий больших рек. Так, в низовьях Днепра отмечено 344, Южного Буга 132 вида организмов макрозообентоса (Мороз, 1993). Число видов олигохет превышает 70, личинок хирономид — приближается к 100.

Вдоль русла водотока закономерность изменения показателей богатства видов зообентоса носит унимодальный характер (Богатов, 1994; Ward, 1998). Видовое богатство в верхнем течении, у истоков невелико из-за относительно низкой температуры, низкой освещенности в связи с затенением наземной растительностью, низкой трофности. В нижнем течении видовое разнообразие ограничено гомогенностью субстратов, высокой мутностью, дефицитом кислорода. В средней части, наоборот, достаточно света для формирования аллохтонной первичной продукции, субстраты образуют пеструю мозаику различных местообитаний. Однако, такая картина скорее гипотетична. Многие тысячи рек имеют свои особенности условий. Так, для небольшой реки Сэнт Рэйн в штате Колорадо возрастание видового богатства отмечено в нижней ритрале и далее по течению оно уже не снижалось, минимальные значения составили 34 вида, максимальные — 106 (Ward, 1998). При этом видовое богатство отдельных таксономических групп изменялось по-разному. Количество видов поденок монотонно возрастало вниз по течению, от 4 до 19, трихоптер — быстро возрастало в средней части (от 3 до 14), затем оставалось на высоком уровне, для веснянок было характерно максимальное количество видов в средней части реки. Одной из характерных особенностей реобиома является тесная связь собственно гидроэкосистем с прилегающими местообитаниями.



Рис. 8.17. Бентос и перифитон в реке с песчано-илистым с отдельными камнями (а) и каменистым (б) дном (по Каяк, 1988). Показана реальная плотность организмов, включая и тех (личинки хирономид, олигохеты), которые обитают в грунте

«Речное русло есть только часть обширных взаимодействующих комплексов биотопов и природных градиентов, которые образуют лотические экосистемы с соответствующими биотическими сообществами. Мозаичная структура и динамическая природа речных систем поддерживает их функциональную целостность» (Ward, 1998, с. 269).

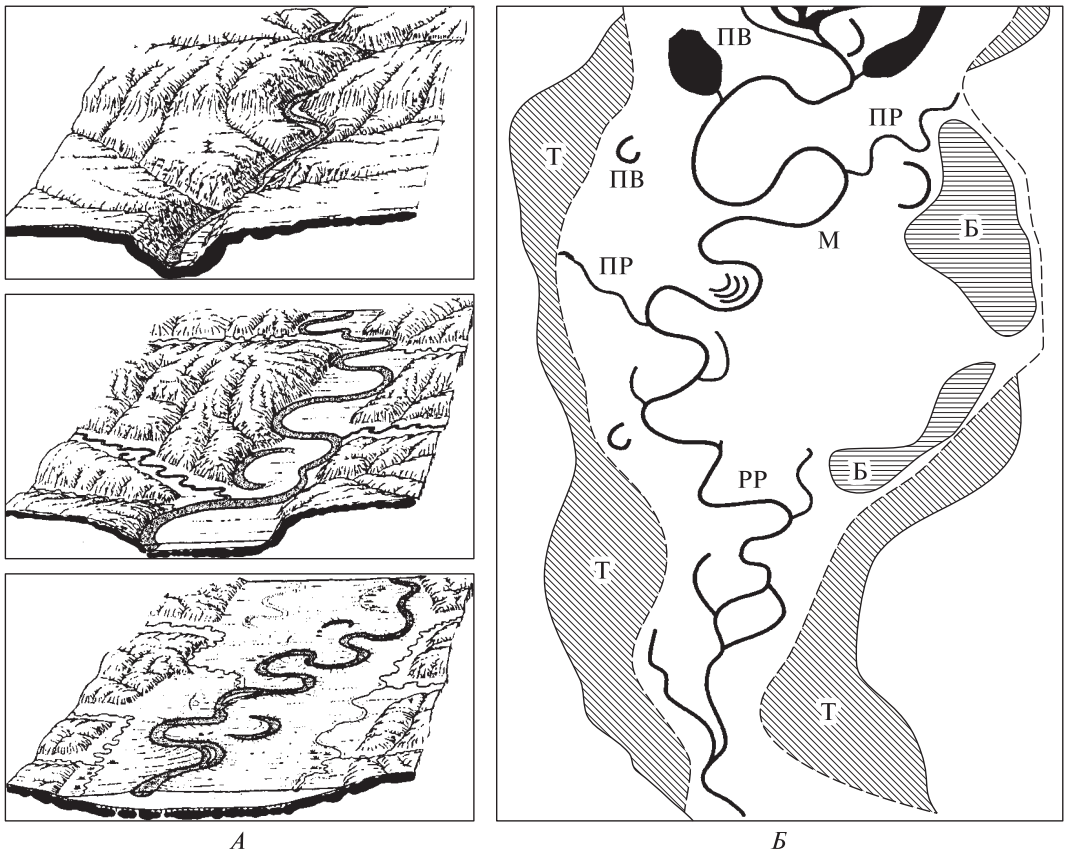


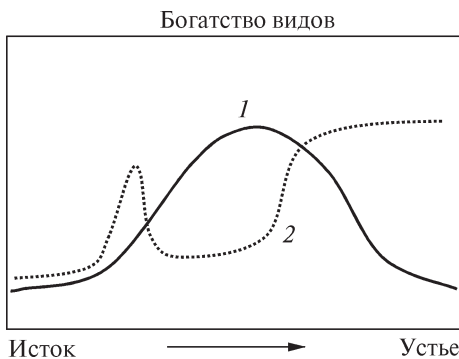
Рис. 8.18. Основные геоморфологические и биотопические элементы речной долины: А — этапы формирования ландшафта под влиянием водотока; Б — схема элементов речной долины: РР — русло реки, Б — болото, ПВ — пойменные водоемы, ПР — притоки реки, Т — терраса (по Ward et al. 2002, с изм.)

В свете такой широкой трактовки было сделано существенное дополнение к классической концепции речного континуума. Как единая экосистема рассматривались водоемы всей речной долины (рис. 8.18), как собственно русло, так и ближние к реке участки притоков, различные исторические дериваты — старицы, пойменные озера (Ward, Stanford, 1995). Такой подход связан с концепцией 4-мерности реобиома, однако он может породить сложность в описании экосистем собственно текущих вод. Тем не менее, для данной «большой» экосистемы в продольном и поперечном измерениях изменение богатства населения выглядит иначе, чем в речном континууме.

От истока реки происходит постепенное увеличение видового богатства, однако ниже по течению, где в межень (в предгорных реках в особенности) русло разделяется на множество рукавов, видовое богатство резко снижается за

Рис. 8.19. Две концептуальные схемы изменения видового богатства в речной экосистеме:

1 — согласно концепции речного континуума; 2 — в соответствии с моделью Уорда-Стэнфорда (Ward, Stanford, 1995)



счет выпадения реофильных видов. Такая гидроморфология реки была хорошо изучена на примере р. Тальяменто, протекающей из итальянских Альп к Адриатическому морю (Arcsott et al., 2002). Далее на равнине в аллювиальной долине происходит развитие меандров, образование пойменных водоемов, что становится предпосылкой устойчивого увеличения видового богатства (рис. 8.19).

Изменения вертикальной и поперечной пространственной структуры реобиома взаимосвязаны, поскольку при удалении от берега увеличивается глубина водотока. С глубиной и удаленностью от берега изменяется скорость течения, характер донных отложений. В соответствии с этим изменяется состав и общее количество донных организмов. Как правило, к стрежню видовое богатство донных беспозвоночных снижается (Жадин, 1948).

Несмотря на то, что русло реки ограничено ложем из грунтов различного состава и свойств, вода проникает далеко за эту границу (до сотен метров и даже километров от берегов), латерально образуя т.н. гипорейную (англ. — *hyporheic*), а вертикально под ложем — фреатическую (англ. — *phreatic*) зоны (Stanford, Ward, 1988; Ward, 1989, 1998). Это послужило основой концепции гипорейного коридора аллювиальных рек (англ. — *hyporheic corridor concept*, Stanford, Ward, 1993), согласно которой выделяется три аспекта. Гипорейная зона рассматривается как биотоп амфибионтной речной фауны, как зона специфических гидрохимических процессов и зона специфической речной гидравлики. Эта зона рассматривается «как участок, где обмениваются подземные и поверхностные воды» (Boulton, 2000, с. 51.). Население этих зон изучено довольно слабо, имеющиеся данные не свидетельствуют о богатстве гипорейной фауны.

«Пресноводная песчаная интерстициальная равнинных рек — Днепра, Десны и Роси — весьма бедна. В 10 пунктах (28 проб) мы обнаружили всего 4 вида *Cyclopoidea* (*Eucyclops serrulatus*, *Paracyclops fimbriatus*, *Diacyclops bicuspidatus*, *Acanthocyclops americanus*). Наибольшей плотности (в Роси) достигал последний вид (200 экз./л)» (Монченко, 2003, с. 76).

Тем не менее, В.И. Монченко (2003) отмечает существование некоторых видов циклопид, явно приуроченных к обитанию в закрытых водах (колодцы, источники), *Macrocyclops albidus* проникает на более чем полуметровую глубину в песчано-гравийные речные наносы. Вторичноводная донная фауна (личинки насекомых, гидракарины) предпочитает поверхностные слои грунта, первичноводные (олигохеты, ракообразные, нематоды) могут проникать в более глубокие слои (Ward et al., 1998).

Еще В.И. Жадин (1948) отмечал, что в реках на песчаных грунтах в поверхностных слоях обитает всего лишь около 1/4 всего населения грунта. Основная же масса (в основном олигохеты) обитают глубже 5 см и до глубины 15—20 см. Специализированные интерстициальные животные, например Bathynellacea, некоторые Harpacticoida из ракообразных обитают гораздо глубже. По данным М.О. Соны (2006) в протоках дельты Дуная моллюски *Corbicula* закапываются на глубину до 45 см. Исследования более чем в 10 реках на северо-востоке США (Varricchione et al., 2005) показали, что в летний период наибольшее количество бентических организмов, численность которых достигала десятков тысяч экз/м², находились в слое 0—10 см, сотни организмов встречались и на глубине 40—50 см.

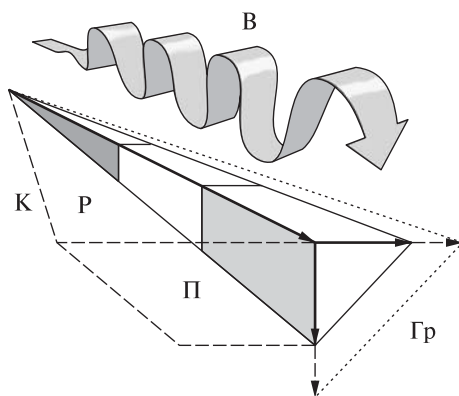
Классифицируя донные организмы по их отношению к гипореосу, А. Болтон (Boulton, 2000) выделяет 3 группы. К первой он относит организмы, жизненный цикл которых проходит на разделе донные грунты — вода и в атмосфере (напр. Simuliidae); ко второй — необлигатных гипореобионтов, живущих в толще грунта, на его поверхности и в атмосфере (напр. Chironomidae); к третьей — постоянных гипореобионтов (некоторые Soperoda). Кроме того, им отмечена еще одна важная группа организмов — организмов биопленки или микроперифитона на поверхности частиц донных грунтов. В плане характеристики именно реобиома важно подчеркнуть, что гипореос как экотонная субэкосистема может функционировать именно благодаря ее соседству с лотической системой реки.

При всей непрерывности, которая подчеркивается концепцией речного континуума, в реке могут быть выделены отдельные участки или зоны (рис. 8.20). Временное измерение представлено извилистой стрелкой с большой амплитудой колебаний, что подчеркивает периодический колебательный характер процессов в лотических экосистемах.

Изменение условий в лотических системах влияет на видовое богатство и выравненность, т.е. на видовое разнообразие в целом. В реках муссонной климатической зоны именно в связи с частыми летними паводками в реках практически отсутствует высшая водная растительность (Бога-

Рис. 8.20. Четырехмерная природа и зональность лотических систем:

К — зона кренали, Р — зона ритрали, П — зона потамали, Гр — зона гипореоса, В — временное измерение



тов, 1994), однако такой режим не является отрицательным фактором для развития донных животных.

В верхней части течения горных водотоков в Узбекистане установлена следующая временная структура сообществ фитоперифитона (Тальских, 1991).

Период	Характеристика
Декабрь — март	Период слабого или умеренного развития с абсолютным доминированием диатомовых
Март — май	Паводковый период высокой мутности воды и полного угнетения развития перифитона
Июнь — июль	Активизация развития после паводкового стресса в условиях повышения прозрачности и температуры воды
Август — сентябрь	Максимальное развитие и дрейф
Октябрь — ноябрь	Переходная фаза, угнетение развития

Более или менее постоянная связь речного русла и водоемов поймы приводит к взаимному обогащению их населения. Например, сравнение пойменных водоемов в среднем течении р. Дунай (Löffler, 1990, цит. по Ward, 1998) показало, что в изолированных водоемах, по сравнению со связанными с рекой, насчитывалось 20 и 60 видов макрофитов, 16 и 30 видов моллюсков, 14 и 30 видов рыб, соответственно. Известно, что потамопланктон в значительной мере является производным лимнопланктона пойменных водоемов (Киселев, 1969).

На закономерное изменение состава рыбного населения рек по течению уже давно обратили внимание ихтиологи (Никольский, 1974). В верховьях рек, берущих начало в горах, живут оксифильные стенотермные рыбы. Здесь в жизни рыб существенную роль играют наземные организмы — насекомые как объект питания, птицы и млекопитающие как хищники-ихтиофаги. Здесь живут или сильные пловцы, или донные рыбы, укрывающиеся от течения между камнями. По характеру размножения все здешние рыбы — литофилы. Характерные для рек Европы рыбы — форель, голянь, подкаменщик. Ниже по течению грунты становятся более

мелкими и подвижными, повышается мутность. По характеру размножения рыбы здесь псаммофилы, реже — пелагофилы и литофилы. По характеру питания — бентофаги и хищники. Характерные рыбы — хариус, елец, голец. Далее течение еще более замедляется, формируется пойма реки с придаточными водоемами, которые играют большую роль в размножении и нагуле фитофильных рыб. Преобладают бентофаги и хищники. В целом снижается оксифильность рыб. Характерные для этого участка рыбы — усач, голавль, подуст, сом. В нижнем течении реки, где процессы аккумуляции преобладают над процессами эрозии, происходит некоторое повышение прозрачности. Увеличиваются зоны илистых грунтов и высших водных растений. Термический и кислородный режим характеризуются значительными колебаниями. По характеру размножения преобладают фитофилы. Характерные рыбы этого участка — лещ, красноперка, язь, судак, окунь. В реках, впадающих в море, выделяется эстуарный участок, где наряду с пресноводной ихтиофауной встречается и морская: бычки, камбала, морские собачки, атеринки.

Одной из наиболее разнообразных и распространенных групп беспозвоночных в экосистемах реобиома являются насекомые, представленные ювенильными и взрослыми формами. Они стали одними из важнейших вторичноводных животных. Анализ разнообразия насекомых в лотических условиях (Vinson, Hawkins, 1998) касается и биоты в целом: 1) богатство организмов возрастает с увеличением разнообразия местообитаний; 2) чем сильнее условия среды отклоняются от оптимума большинства видов, тем меньше видовое богатство; 3) более протяженные местообитания, при прочих равных условиях, имеют более богатые и стабильные сообщества.

Как полагают Н. Пофф и Дж. Уорд (Poff, Ward, 1989, цит. по Vinson, Hawkins, 1998), биологическая структура лотических сообществ определяется влиянием нескольких факторов: периодичностью сезонных явлений, частотой паводков, их предсказуемостью, т.е. более или менее закономерной повторяемостью. Богатство видов беспозвоночных выше при средней частоте паводков и ниже при высокой их частоте. Таким же является и влияние интенсивности паводков. Несмотря на то, что Б. Стацнер и Б. Хайлер (Statzner, Hügler, 1986), пришли к выводу о том, что именно гидродинамические характеристики играют ключевую роль в формировании видового богатства водотоков, однако необходимо учитывать и другие факторы.

В формировании экосистем реобиома значительную роль играет внешнее воздействие, в том числе экстремальное. В межливневый период отдельные группы гидробионтов могут достигать высоких показателей обилия, происходит интен-

сивное накопление органического вещества, детрита, особенно на участках с замедленным течением, происходят процессы эвтрофирования. В паводок происходит промывка русла, освобождение его от детрита, листового опада, а также экстремальный дрейф гидробионтов. Значительное доминирование отдельных видов снижается и в целом структура сообщества становится более выровненной. Вероятно, когда эти два процесса — накопления и удаления из экосистемы органического вещества — находятся на некотором среднем уровне, разнообразие сообществ будет наибольшим.

«Очевидно, что чередование межженных и паводковых периодов в целом благоприятно сказывается на общей экологической обстановке рек. Речные экосистемы или, по крайней мере, значительную их часть можно отнести к особой форме биологических систем, в которых ведущую роль в регулировании выполняют экстремальные природные явления. Очевидно, что периодическое чередование экстремальных природных факторов является необходимым условием существования таких систем, поскольку только при этом условии и может поддерживаться их неповторимый динамичный облик» (Богатов, 1994. с. 9).

Трансформация органического вещества в реобиоме имеет свои особенности. Экосистемы в целом являются гетеротрофными, деструкция преобладает над собственной первичной продукцией (Allan, 1998). Именно поэтому большое значение имеют продукционные процессы на всей водосборной площади, именно это органическое вещество в значительной мере является источником энергии в экосистемах водотоков. Во влажных тропиках, где первичная продукция наземных экосистем очень велика и в речные системы поступает много органического вещества, формируется особый тип речных экосистем — реки «черной воды», наибольшая из которых Риу Негру, один из крупнейших притоков Амазонки. Большое количество гуминовых веществ делает воду мало проницаемой для солнечного света, с кислой реакцией рН до 2,8—3,5, в них небогатая и специфическая фауна и флора (Henderson, Walker, 1986). Особенностью поступления органического вещества с листовым опадом является его периодичность, связанная с сезонностью в жизни наземной растительности, имеющей место не только в умеренной зоне, но и в тропиках (Covich, 1988). В Южной Африке в зимний период (июль-август) поступление листового опада в 50—70 раз меньше, чем в летний (King et al., 1987).

Переработка поступающего из наземных экосистем материала, его разложение происходит при участии всего комплекса гетеротрофных организмов — бактерий, грибов, протистов, беспозвоночных, позвоночных (Baldy et al., 1995). Тем не менее, на первых стадиях деструкции основная роль в механическом измельчении листового опада принадлежит беспозвоночным. В этом смысле можно провести параллель с экосистемами гилей, где велика роль термитов и

муравьев в первичной переработке детрита. В верховьях рек среди беспозвоночных преобладают ракообразные, личинки насекомых — разрушители крупного детрита. По данным А. Болтона (Boulton, 1991), в одном из австралийских водотоков в эвкалиптовом лесу в составе трофических групп макробеспозвоночных в скоплениях опавших листьев преобладали разгрызающие — 30 % от общего обилия, собиратели-соскребатели — 32, соскребатели — 23, фильтраторы составляли менее 1 %.

Одной из важных особенностей лотических систем является формирование бентостока или дрейфт. Пассивный дрейфт связан с механическим вымыванием организмов из донных отложений, механическим отрывом от субстрата и перенесением на то или иное расстояние. Активный же определяется поведением организмов бентоса и перифитона и имеет, как правило, определенную периодичность и временную приуроченность и происходит в основном в ночные или сумеречные часы (Богатов, 1994). Донные беспозвоночные активно поднимаются в водную толщу, причем миграционная активность различных групп донных организмов чаще всего не совпадает во времени. Определенная периодичность более или менее активной колонизации субстратов наблюдается не только у животных, но и у водорослей, хотя сам механизм неясен. Исследования на одной из рек Северного Мичигана (Barnese, Love, 1992) показали, что в потоке численность клеток преимущественно перифитонных диатомовых (*Achnanthes minutissima*, *A. lanceolata*, *A. clevei*, *Cocconeis placentula*, *Cyclotella comensis*) колебалась в пределах 130—950 клеток/см², будучи минимальной в июле и максимальной в марте. При этом суточных колебаний их численности в реке отмечено не было. В то же время в экспериментальном водотоке с макрофитами и каменистыми субстратами отмечена периодичность возрастания численности в планктоне в середине дня двух видов диатомовых водорослей, *C. placentula* и *A. minutissima*. Опыты по колонизации искусственных субстратов в р. Кедровая (Приморский край, Россия) показали, что большую «склонность» к дрейфту выказывают диатомовые и синезеленые водоросли. Скорость заселения субстратов составляла от 4 до 70 млн кл. м²/час. Наибольшая скорость заселения была характерна для второй половины светлого периода суток (Богатов и др., 2009). Дрейфт водорослей вызван механическим действием течения и, возможно, деятельностью беспозвоночных, обитающих на субстрате.

При любой интенсивности пассивного или активного дрейфта происходит постепенное снижение количества организмов в верхних участках водотока, которое без компенсационных процессов может свести обилие к нулю. Есть два

пути поддержания равновесия и компенсации убыли: компенсация за счет продукции оставшихся организмов (суточный дрейф редко превышает величину суточной продукции, на что указывает Богатов, 1994) и активная миграция организмов вверх по течению. Хотя гастроподы не участвуют в активном дрейфе, можно отметить явление массовой миграции брюхоногих *Neritina latissima* и *Cochliopina tryoniana* в скоплениях до 500 000 особей вверх по течению в сухой маловодный период в некоторых реках Коста-Рики (Schneider, Lyons, 1993). Вероятно, многие активные донные организмы, напр., гаммариды, личинки насекомых, могут активно перемещаться против течения. Кроме того, имаго многих амфибиотических насекомых, личиночные стадии которых участвовали в дрейфе, обычно летят вдоль речных долин вниз и вверх по течению, пополняя популяции новыми кладками. На примере ручейника *Potamophylax cingulatus* было показано (Svenson, 1974, цит. по Узунов, Ковачев, 2002), что 99 % личинок с дрейфом перемещаются вниз по течению реки, и только 1 % активно мигрирует вверх по течению. В то же время вылетевшие имаго по большей части (60 %) летят против течения и пополняют популяцию в верховьях реки.

К лотическим системам относятся (т.е. входят в реобиом) и различные искусственные водотоки — каналы и «в этом отношении они напоминают реки, но имеют немало важных экологических особенностей» (Романенко, 2004, с. 621). Эти особенности позволяют выделить их в отдельный тип водных объектов и в первую очередь они отличается характером ложа и ускоренным стоком (Оксиюк, Стольберг, 1986). В отличие от рек, ложе у них искусственное. Отсутствие облицовки делает канал более похожим на реку с заиленным, песчаным или каменистым дном, однако в каналах отсутствуют перекаты, плесовые участки, меандрирование. Таким образом, экосистемы каналов в значительной степени лишены метамерной структуры. Для них характерна значительная биотопическая монотонность. Формирование «канального континуума», в отличие от речного определяется не только тем, что каналы берут начало не от истока, а от большого, как правило, водоема (что может встречаться и в речных системах, например, р. Ангара берет начало из оз. Байкал, р. Лимат — из Цюрихского озера), а тем, что отсутствуют притоки и придаточная система, имеются различные гидротехнические сооружения, обеспечивающие водозабор и транспортировку воды. Континуум сообществ в каналах складывается таким образом, что в головной части состав их определяется таковым водоисточника, а затем происходят трансформации и формирование собственных сообществ в соответствии с условиями канала (Шевцова, 1991).

К основным характеристикам условий обитания гидробионтов в каналах относятся скорость течения, прозрачность воды, характер ложа (облицованные и необлицованные каналы). Анализ этих характеристик позволил провести типизацию каналов как местообитаний гидробионтов (Оксиюк, 1976). К первому типу отнесены каналы, берущие начало из рек и водохранилищ. В них зависимый от водоисточника планктон, обилие которого по трассе канала снижается. Бентос, наоборот, беден в начале каналов и становится богаче качественно и количественно в средней части. Очень интенсивно могут разрастаться зеленые нитчатые водоросли, особенно в облицованных каналах — биомасса достигает 3—4 кг/м², до 6 т на км канала. Развитие зообентоса и зооперифитона также может быть очень значительным — до десятков кг/м² в присутствии прикрепленных моллюсков (Кафтанникова, 1975; Харченко, 1983). Каналы могут быть достаточно крупными водотоками, например, длина Северо-Крымского канала составляет около 400 км, канала Днепр — Донбасс — 260 км, расход воды сопоставим с таковым в малых и даже больших реках (Романенко, 2004). Хотя грандиозные проекты переброски сибирских рек в Среднюю Азию, вод Дуная в Днепр, Канадских рек на юг США в жизнь воплощены не были, составляющая искусственных водотоков в реобиоме в целом в связи со все возрастающим антропогенным воздействием, очевидно, будет увеличиваться.

Озеро в своем относительно обособленном положении в системе гидрографической сети представляет собой своеобразную жизненную среду, сложно дифференцированную на биотопы, составляющие места жизни столь же сложно экологически расчлененного населения.

Лепнева, 1950, с. 257

ЛИМНОБИОМ

Лимнобиом представляет собой совокупность гидроэкосистем водоемов с замедленным стоком (озер, прудов, водохранилищ). По объему вод они занимают около 0,02 % всей гидросферы (Львович, 1974), имеются и несколько другие оценки.

«По данным С.В. Рянжина (2005), объем воды в озерах достигает около 180 тыс. км³. Кроме того, в водохранилищах и прудах сосредоточено около 6 тыс. км³. Таким образом, лимнология изучает всего 186 тыс. км³ воды, сосредоточенных в озерах, водохранилищах и прудах, занимающих 1,8 % суши, что составляет всего лишь 0,013 % от всего объема гидросферы, но эти 0,013 % играют огромную роль в жизни человечества» (Китаев, 2007, с. 6).

Замедленный сток и относительная обособленность отдельных водоемов, отмеченная С.Г. Лепневой (см. эпиграф), взаимосвязаны. Эта обособленность, индивидуальность, некоторая изолированность экосистем является одной из наиболее характерных особенностей экосистем лимнобиома. Изоляция определяет дивергентные процессы, закрепление

индивидуальных неповторимых черт. Действительно, во многих крупных озерах имеется множество эндемичных видов гидробионтов. Так, в озерах Танганьика, Байкал, Охридском более 80—90 % животных — эндемики. Эндемичность свидетельствует не только о древности водоёмов, но и о значительной биологической популяционной изоляции, связанной с обособленностью всей экосистемы.

При объеме белорусских озер Нарочь, Мястро и Баторино, соответственно 0,7, 0,07 и 0,02 км³, время их полного водообмена составляет 10 лет, 2,5 года и 1 год (Экологическая система..., 1985). Малая величина отношения стока из Ладожского озера к объему его водной массы (коэффициент условного водообмена составляет 0,08 %) свидетельствует о замедленном внешнем водообмене (Ладожское озеро... 2002). Однако, изолированность лимнических экосистем относительна. Все они так или иначе входят в единый круговорот воды, а степень экологической изоляции может быть очень различной. Поскольку лотические и лентические экосистемы бывают тесно связаны, возникает вопрос не только о гидродинамических, биотопических, но и экологических границах лимнобиома. По данным О.П. Дубовской (2006) критическая скорость течения, при которой лимнический рачково-коловраточный планктон существовать не может, составляет 0,25 м/с. При этом в зонах с промежуточными значениями скорости течения (0,12—0,18 м/с) часто наблюдается возрастание численности зоопланктона, что рассматривается как выражение краевого эффекта. Кратковременное значительное увеличение скорости течения и турбулентности потока оказывает влияния на обилие и жизнедеятельность планктона. Так, в нижнем бьефе Красноярской ГЭС количество мертвых особей было вдвое выше, чем в верхнем и уже через несколько десятков километров выжила всего 1/10 часть зоопланктона, попавшего в нижний бьеф. Важное значение в дифференциации экосистем лимнобиома играют не только скорость течения, но и турбулентность потока. Критерием разграничения лентических и лотических водных объектов, как уже говорилось, является число Фруда, связывающее скорость и глубину потока ($Fr = V^2 / gH$, где V — скорость, g — постоянная свободного падения, H — глубина). Для лентических объектов или водоемов значения числа Фруда составляют менее 0,01 (Знаменский, 1981). При скорости порядка 10^{-1} м/с и меньше, и глубине порядка 10^{-1} м мы имеем дело с лентическим объектом. Следует отметить, что большие медленно текущие реки по своим гидродинамическим характеристикам несколько приближаются к лентическим водоемам.

Таксономическое богатство лимнобиома в целом вряд ли можно достоверно оценить, однако имеются данные о

богатстве отдельных водных бассейнов и водоемов. Если считать справедливыми данные К. Бронмарка и Л.-А. Хансона (Bronmark, Hansson, 2002), согласно которым в пресных водах обитает более 70 000 видов организмов из почти 570 семейств и принять, что по одной трети из этого числа являются специфическими для лимно- и реобиомов, а 1/3 — общими, то в лимнобиоме обитает более 45 000 видов. В отдельных водоемах богатство видов гидробионтов составляет от сотен до нескольких тысяч видов (табл. 8.17).

Общее число видов в отдельных группах исчисляется сотнями. В Ладожском озере отмечено более 380 видов фитопланктона, более 400 видов водорослей перифитона, около 380 видов зоопланктона, столько же зообентоса, около 110 видов высших водных растений, более 50 видов рыб (Ладожское..., 2002), 185 видов мейобентоса (Курашов, 1994). Довольно сходны показатели богатства видов в Чудском озере: 33 вида рыб, более 420 видов зообентоса, около 290 видов организмов зоопланктона (Lake Peipsi..., 2001). В 342 озерах Беларуси отмечено 258 видов зоопланктона (коловраток — 145, клadoцер — 80, веслоногих — 33 вида). Здесь же в составе зообентоса 170 озер обнаружено 368 родов, видов и форм беспозвоночных (личинок хирономид — 105, олигохет — 55, моллюсков — 52, личинок ручейников — 43, стрекоз — 28, жуков — 27) (Каратаев и др., 1994). В лиманах, своеобразных лимнических системах, с одной стороны граничащих с рекой, а с другой — с морем, также отмечается высокое богатство видов. Так, в Днепро-Бугском лимане отмечено 272 вида, в Днестровском — 166 видов животных макробентоса (Мороз, 1993).

Основными факторами формирования видового богатства в водоемах А.Ф. Алимов (2001) называет обитаемое пространство и трофические условия. Связь видового богатства с площадью (S) и объемом (V) водоемов описывается степенным уравнением:

$$N = aS (V)^b.$$

Показатели уравнения для всех групп гидробионтов: $a = 199,6$; $b = 0,155$. Если видовое богатство с увеличением размеров водоемов возрастает экспоненциально, то в зависимости от трофности (выраженной в единицах первичной продукции) изменение носит унимодальный характер. В среднем, наибольшее число видов гетеротрофов можно ожидать в водоемах с первичной годовой продукцией планктона около 1400 ккал/м². На основании проведенного анализа А.Ф. Алимов делает три ключевых вывода, которые можно назвать правилами видового богатства гидробиоценозов водоемов: 1) число видов находится в прямой зависимости от площади, объема, средней глубины водоёма, т.е. от простран-

ства места обитания; 2) в расчете на единицу этого пространства богатство видов находится в обратной зависимости; 3) число видов зависит (до определенного уровня — прямо) от величины первичной продукции, при слишком высокой первичной продукции — снижается.

В водотоках три пространственных измерения неравнозначны не только в геометрическом, но, что особенно важно, в биотопическом и экологическом смысле (Ward, 1989). В лимнобиоме «геометрическая логика» приходит в противоречие с «биотопической», поскольку геометрические продольное и латеральное направления (их можно выделить в удлинненном водоеме, но сложно в округлом) в лимнобиоме биотопически совпадают и, многократно повторяясь, образуют оси радиальной симметрии. Биотопически, учитывая временное измерение, лимноэкосистемы можно считать трехмерными, а не четырехмерными.

Для водоемов лимнобиома характерна биотопическая и биономическая структурированность. В пелагиали водоемов выделяют 4 основные взаимосвязанные зоны: эпи- и гипolimнион (с пограничной зоной металимнион), фотическую и дисфотическую зоны. В горизонтальном измерении можно выделить зоны прибрежную (над литоралью) и пелагическую (над профундалью). Таким образом формируется пространственно сложная система биотопов лимнических водоемов. В отличие от реобиома с характерной для него билатеральной симметрией, в лимнобиоме формируется радиально симметричная структура. Важными в этом плане являются наблюдения К.К. Зерова над пойменными водоемами (1941). Они сохраняют сильно удлинненную форму бывшего участка русла реки, однако в кутовых частях развитие водной растительности идет еще более интенсивно, чем у бывших речных берегов. Таким образом, в этих

Таблица 8.17. Таксономическое богатство в различных водоемах

Водоем	Число видов	Источник информации
оз. Онежское	Около 2000	Смирнов, 1978
оз. Байкал	Около 2100	
оз. Воже	Более 540	
оз. Глубокое	Более 360	
оз. Балхаш	Около 500	
Рыбинское водохранилище	Более 1700	
Киевское водохранилище	Более 1400	
оз. Ладожское	1744	Ладожское..., 2002
оз. Чудское (Peipsi)	2081	Lake Peipsi..., 2001

водоемах при их геометрическом сходстве с участком реки, формируется радиальная структура в биотопическом и бионическом смысле.

В донной области выделяют обычно прибрежную мелководную литоральную зону или литораль, глубинную зону или профундаль и более или менее выраженную промежуточную между ними. Существует большое количество классификаций этих зон (Герд, 1949; Зернов, 1949; Константинов, 1986; Тимм, Тимм, 1986; Китаев, 2003; Jonasson 1996). Границей литоральной зоны обычно считается граница распространения погруженных высших водных растений. Пределы верхней литорали проводят по глубине распространения полупогруженных водных растений или предельной глубине, где незначительно влияние прибрежного волнения и начинается отложение детрита (Герд, 1949). Нам представляется, что для лимнобиома в целом следует применять наиболее общую схему деления бентали (Тимм, Тимм, 1986), согласно которой выделяется три основные зоны.

Литораль — мелководная прибрежная зона, зарастающая макрофитами, в водоемах с неинтенсивными гидродинамическими процессами, с подзонами различных форм растений, относительно богатой фауной.

Сублитораль — следующая за литоралью зона бентали. Она, как правило, не очень велика, но все же это самостоятельная зона со своими особенностями, такими как отсутствие воздействия волнения и как следствие — накопление грубого детрита, относительно стабильный термический режим.

Профундаль — глубинная зона. Для нее характерны накопление мелкодисперсного детрита, относительно стабильная температура, низкое содержание кислорода. В больших и глубоких озерах целесообразно выделение ультрапрофундали. Ее главным биотическим признаком является «богатая специфическая фауна, сформировавшаяся в исключительно постоянных условиях среды» (Тимм, Тимм, 1986, с. 43). Карельские озера В.С. Герд (1949) характеризует как биотоп холодный и полиоксигенный. Всего в бентали карельских озер он выделил 24 основных биотопа, разнообразие которых снижается с глубиной (12 в верхней литорали, 3 — в нижней, 9 — в профундали). Следует отметить, что речь не идет о зонах собственно бентали, т.е. только протяженного в пространстве рыхлого дна, он включил сюда и твердые субстраты, т.е. перифиталь.

Твердые субстраты имеют, как правило, выраженный островной характер. Перифиталь в озерах может быть представлена такими широко распространенными субстратами как высшие водные растения, камни и скалы, упавшие в воду прибрежные деревья. Высшие водные растения рассматриваются, с одной стороны, как организмы бентали, а

с другой — как элемент биотопа и в этом случае представляют собой часть перифитали в водоёме. В некоторых озерах, например карельских, в литорали кроме скал встречаются прибрежные выходы пород (луды), а в профундали скалистые подводные возвышения (сельги) (Герд, 1949). Все большее значение в лимнобиоме приобретают антропогенные твердые субстраты: гидросооружения, корпуса плавсредств и т.п. В целом, это значительно усложняет биотопическую структуру лимнобиома.

Литоральная зона как целостная прибрежная система (не только ее донная, но и пелагическая часть) в значительной мере находится под воздействием различных абиотических факторов. Как было показано для «молодого» тогда еще Цимлянского водохранилища, подводная освещенность, связанная с прозрачностью воды в прибрежной зоне, сильно зависела от ветрового воздействия (Потапов, 1956), определявшего взмучивание донных осадков. Было также высказано предположение, что с увеличением времени существования водохранилища в формировании режима подводной освещенности будет все более возрастать роль биотических факторов.

В прибойной литорали преобладают скальные, обломочные и крупнофракционные грунты, все мелкие фракции выносятся волнами. Здесь (на примере карельских озер) значительная часть гидробионтов связана с твердыми субстратами (личинки веснянок *Perlodes*, *Nemura*, поденок *Heptagenia*, седентарных — гидр *Pelmatohydra*, губок *Ephidatia*. Мелкие организмы — олигохеты *Nais*, нематоды населяют пленки диатомового перифитона. Еще одна группа организмов укрывается под камнями и передвигается среди камней — пиявки *Erpobdella octoculata*, планарии *Planaria torva*, ручейники *Stenophylax*. Галечная литораль в местах с сильным прибоем из-за подвижности субстрата почти безжизненна. Здесь встречаются редкие брюхоногие моллюски и некоторые гаммариды.

В прибойной песчаной литорали эпифауна почти полностью отсутствует, несколько десятков видов представляют в основном роющие формы — олигохеты *Limnodrilus*, моллюски *Sphaerium*. Волновое воздействие угнетает развитие донных организмов в связи с дестабилизацией грунта. С другой стороны, волновые процессы создают условия для жизни прибрежных интерстициальных сообществ. Состав водорослей в песке пляжа Учинского водохранилища (Московская обл.) несколько выше уреза воды оказывается даже богаче, чем на урезе и несколько глубже: 70, 58 и 50 видов, соответственно (Баклановская, 1963). Наибольшее количество водорослей развивалось в песке на глубине 1—5 см и даже на глубине 15 см были отмечены водоросли в количестве более 1 тыс. см³. Выше и групповое разнообразие ин-

терстициальных животных: 2,416 выше уреза воды, 2,109 и 2,264 бит/экз на урезе и ниже. Численность беспозвоночных, среди которых преобладали простейшие, коловратки, гастротрихи, тардиграды, над урезом воды была в 2 раза больше, чем в зоне ниже уреза воды (Сахарова, 1963).

Основными факторами формирования зарослей высших водных растений в водоемах являются степень защищенности мелководий от ветро-волнового воздействия, глубина и характер ее изменения, характер уровня режима, скорость абразии берегов, географическое широтное положение, физико-химические свойства воды (Корелякова, Горбик, 1989). Распространение высших водных растений в континентальных водоемах по глубине ограничивается, как правило, несколькими метрами. Например, в Учинском водохранилище интенсивному зарастанию подвержены участки литорали глубиной до 3,5 м. В зарастании участков глубиной более 2,5 м играли роль лишь 2 вида рдеста и перестолистник (Тихомиров, 1963). В днепровских водохранилищах из 25 выделенных растительных формаций только 5 (горца земноводного, кувшинки белой, рдестов пронзеннолистого и блестящего) преодолевают глубину 2 м, высшие водные растения не произрастают глубже 2,6 м (Корелякова, Горбик, 1989). Зарастанию может быть подвержена вся акватория мелководных водоемов, однако чаще всего высшая водная растительность окаймляет водоем и здесь в литорали формируются наиболее сложные биоценозы с выраженными чертами консортивной структуры. Эта картина может нарушаться в определенных специфических условиях, например, в кислых озерах (Бульон, 1997; Крылов и др., 1997). При практически полном отсутствии макрофитов в мелководной зоне на глубине 3—7 м, пышно произрастают мхи *Drepanocladus*, представляя собой весьма насыщенный жизнью биотоп. Исследования, проведенные на мелководьях Кременчугского водохранилища, показали значительное богатство состава биоценозов (табл. 8.18).

Сами ассоциации высших водных растений-макрофитов представляют собой сложные пространственно и с боль-

Таблица 8.18. Количество видов и форм гидробионтов в биоценозах литорали Кременчугского водохранилища (по Мелководья..., 1979; Растительность..., 1989)

Биоценотическая группировка	Богатство (видов, форм)	Биоценотическая группировка	Богатство (видов, форм)
Высшие водные растения	122	Макрозообентос	180
Фитопланктон	306	Моллюски в зарослях	24
Фитоперифитон	391	Молодь рыб	16
Фитомикробентос	403		

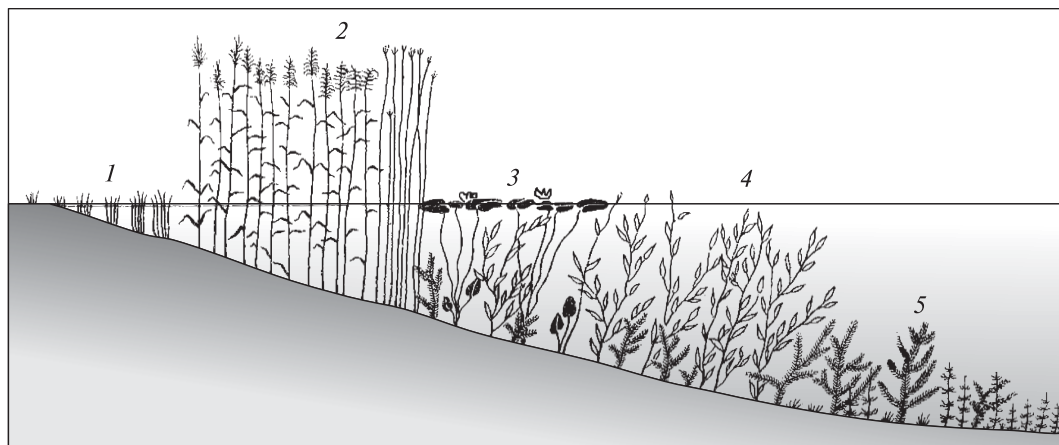


Рис. 8.21. Схема распространения зон водной растительности в водоемах (по Потапов, 1956):

1 — осоки; 2 — воздушно-водные растения: тростник, камыш; 3 — растения с плавающими листьями: кубышки и кувшинки; 4 — погруженные растения: крупные рдесты; 5 — погруженные растения: мелкие рдесты, роголистник, элодея

шой биомассой элементы биоценозов литорали (табл. 8.19, рис. 8.21).

С продвижением в глубину по литорали происходит снижение как показателей обилия, так и видового богатства ассоциаций высших растений. Высокие значения биомассы в формации телореза отмечаются в довольно специфических условиях закрытых участков литорали, в пойменных озерах.

Было бы неверно утверждать, что поясность — это некий обязательный признак распределения растительности

Таблица 8.19. Характеристики основных формаций высших водных растений днепровских водохранилищ (по Растительность..., 1989)

Формация	Глубина	Сырая масса, диапазон, кг/м ²	Сырая масса, средняя, кг/м ²	Количество видов высших водных растений в формации
<i>Воздушно—водная растительность</i>				
Тростника обыкновенного	0—2,5	1,7—10,0	3,0	47
Рогоза узколистого	0—2,0	1,5—10,0	3,2	56
Камыша озерного	0,9—2,0	2,0—9,0	6,0	16
<i>Прикрепленная с плавающими листьями</i>				
Кувшинки белой и чистобелой	3,0 (5,5)	1,0—2,0	1,5	24
Рдеста плавающего	1,5—1,8	0,5—1,0	0,7	13
<i>Погруженная растительность</i>				
Рдеста пронзеннолистого	0,5—2,4	1,0—2,0	1,5	23
Роголистника темнозеленого	1,0—2,5	1,0—4,0	2,5	28
Телореза алоэвидного	1,1—2,0	2,0—10,0	6,0	28

в водоемах. К.К. Зеров (1941) отмечал два типа пространственного распределения — мозаичное и поясное. Именно мозаичное, а не поясное распределение ассоциаций высших водных растений рассматривается Л.Н. Зимбалевской (1981) как одна из важных отличительных черт растительности водохранилищ. Поясное распределение можно рассматривать как вариант упорядоченного мозаичного. При любом варианте мозаичного распределения трудно предположить, что харовые водоросли, нимфейные будут произрастать в прибрежье, в то время как тростник и камыш — на относительно больших глубинах, т.е. определенный преферендум не столько видов, сколько жизненных форм сохраняется, что, собственно и определяет упорядоченную структуру растительности. Поясность или «упорядоченная» мозаичность растительности, так же как и поясность распределения животных бентоса, определяет радиальную симметрию бентических и перифитических биоценозов водоема.

Важно отметить роль биотического фактора в формировании сообществ в литорали. В формировании здесь сообществ консортивного типа ключевую роль могут играть высшие водные растения, макроводоросли, моллюски, губки, мшанки (Зимбалевская, 1981; Протасов, 1994; Gaino et al., 2004). Кроме растений-макрофитов в литоральной зоне присутствуют микроводоросли и нитчатые макроводоросли перифитона и бентоса. Продукция перифитонных водорослей сопоставима или может быть даже выше, чем продукция их живого субстрата — высших водных растений (Мелководья..., 1979; Рычкова, 1979).

Обилие животных, обитающих в зарослях, достигает значительного уровня. В Кременчугском водохранилище биомасса личинок хирономид составляла 1,3—12,3 г на кг сырой массы высших водных растений. Расчет обилия на единицу поверхности листьев, а особенно стеблей дает очень большие величины. Так, при расчете биомассы дрейссены (*D. polymorpha*), образующей друзы на стеблях тростника в устье р. Стугна, нами были получены значения биомассы около 70 кг/м² поверхности стебля.

Биотическим фактором, определяющим сгущения жизни в литорали, а чаще — в сублиторали, могут быть не только высшие водные растения, но и седентарные животные. В водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС нами было отмечено возрастание видового богатства (рис. 8.22) зообентоса на глубине распространения пояса дрейссены (*D. polymorpha*, *D. bugensis*). Одной из характеристик сублиторальной зоны В.Я. и Т.Е. Тимм (1986) считают значительное развитие крупных двустворчатых — унионид и дрейссены.

Литоральная мелководная зона водоемов имеет биотическую и бионическую мозаичность. Зональность, по-

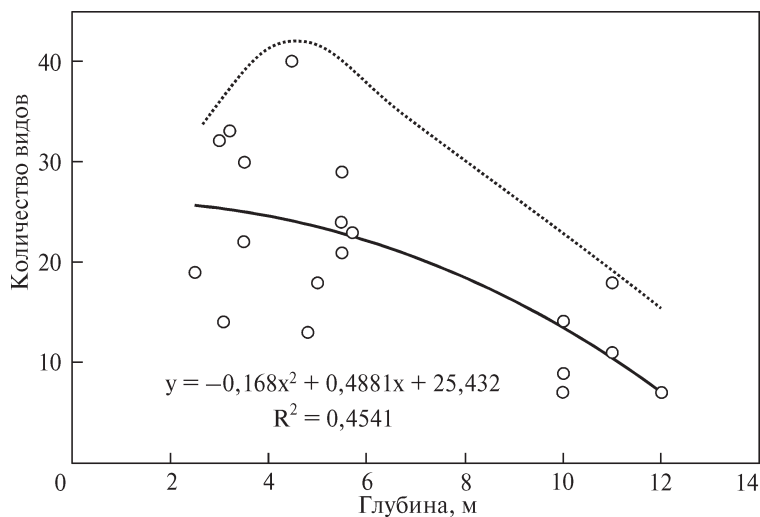


Рис. 8.22. Зависимость количества видов зообентоса в водоеме ЧАЭС от глубины (лето, 2002 г.) Пунктирная огибающая кривая показывает, что максимум видового богатства приходится на глубину между 4 и 5 м

ясное распределение биотопов и сообществ далеко не всегда хорошо выражены. В литорали они скорее представляют собой систему разнообразных пятен, мозаики (Townsend, 1989). Больше или меньшее сходство условий по глубине «выстраивает» их в поясные структуры.

«В литорали иные условия освещения, нежели в открытой части водоема: меньшая прозрачность воды, более резко выраженные суточные колебания температуры, сильно проявляющие себя механические факторы (прибой, волнение, перемешивание, наличие макрофитов и, как следствие этого, иной состав планктона, в котором имеется примесь факультативно-планктических и михопелагических организмы...» (Киселев, 1980, с. 103).

В профундальной зоне условия в целом более однообразны, чем в литоральной. Ключевым фактором, позволяющим выделять профундальные биотопы, а за ними и биоценозы, является характер грунта. Большая часть дна водоемов покрыта седиментировавшими осадками, однако встречаются и выходы минеральных пород. При переходе к верхней профундали относительно населения нижних участков литорали из сообществ выпадают целые большие группы гидробионтов — ручейники, поденки, сиалиды, придонные кладоцеры, гастроподы. Например, на серо-оливковых илах, создающих самый значительный биотоп профундали больших карельских озер, типичным является биоценоз с доминированием олигохет, личинок хирономид и моллюска *Pisidium*. Накопление органического детрита в донных отложениях, связанного с процессами в простирающейся над дном толщи воды, приводит к возрастанию обилия и видового богатства сообществ бентоса. Даже концентрация такого плохо усваиваемого детрита как кладоцерный хитин (илы с кладоцерным хитином) способствует возрастанию обилия бентических организмов в 2—3 раза относительно бентоса на оливковых диатомовых илах (Герд, 1949).

Изменение разнообразия сообществ зообентоса хорошо прослеживается от биотопа к биотопу по направлению от верхней литорали к профундали озера. По данным С.В. Герда (1949) было рассчитано таксономическое разнообразие (Протасов, 2002), учитывающее выравненность по числу видов в отдельных группах организмов (табл. 8.20). Этот показатель значительно положительно коррелировал с видовым богатством биоценозов ($r = 0,787$). Различия в видовом богатстве и таксономическом разнообразии отдельных участков литорали хорошо объясняются особенностями местообитания.

Постепенная смена состава сообществ с глубиной как в бентали, перифитали, так и в пелагиали к более или менее выраженной концентрической (в плане) структуре сообществ, приводит к радиальной симметрии экосистемы. Разные виды занимают вполне определенную глубинную зону (рис. 8.23), определяя сходный биоценотический градиент по любому условному радиусу.

Глубина водоема, ее максимальные и средние значения являются показателями, более относящимися к водной мас-

Таблица 8.20. Показатели таксономического разнообразия, максимального разнообразия, выравненности и видового богатства биоценозов бентоса озер Карелии в различных биотопах (по Герд, 1949)

Биотопы	Скалистая прибойная литораль	Каменная прибойная	Песчаная прибойная	Песчаная полузатихшая	Заросли разреженные	Заросли сомкнутые
Таксономическое разнообразие, Н, бит/таксон	2,108	2,631	1,547	2,700	2,743	2,704
Максимальное разнообразие, Н _{max}	2,322	2,807	2,000	2,807	2,807	2,807
Выравненность, J'	0,908	0,937	0,773	0,962	0,977	0,963
Число видов в биоценозе данного биотопа	25	75	25	89	185	165

Биотопы	Открытая песчано-илистая нижняя литораль	Семипелагические луды	Пелагические сельги профундали	Илы верхней профундали	Рудные грунты	Илы нижней профундали
Таксономическое разнообразие, Н, бит/таксон	2,544	2,439	1,988	2,529	1,772	2,089
Максимальное разнообразие, Н _{max}	2,807	2,807	2,322	2,807	2,000	2,322
Выравненность, J'	0,906	0,869	0,856	0,901	0,886	0,900
Число видов в биоценозе данного биотопа	88	52	22	57	17	20

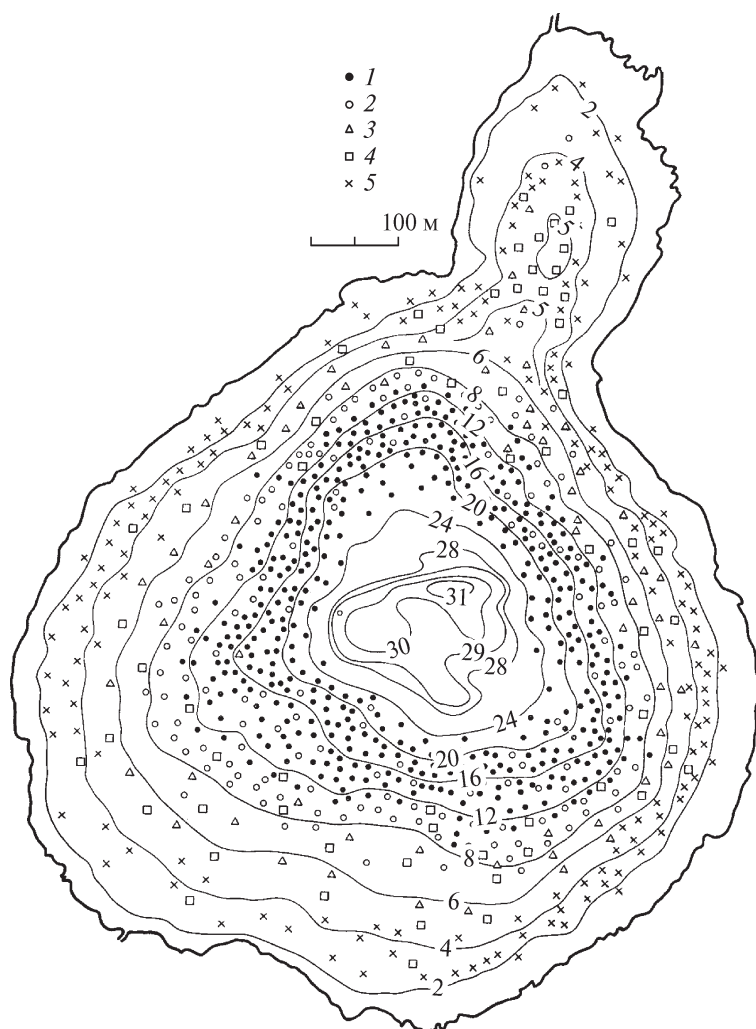


Рис. 8.23. Распределение личинок хирономид в оз. Глубоком (по Щербаков, 1967):

1 — *Sergentia ex gr. longiven-tris*; 2 — *Chironomus f. l. thum-mi*; 3 — *Ch. f. l. plumosus*; 4, — *Ch. f. l. semireductus*; 5 — мел-кие прибрежные виды (*Tanyp-tarsus ex gr. tancus*, *T. ex, gr. lobatifrons*, *Cryptochironomus ex gr. Defectus sp.*; *Polypedilum brevientennatum*, *Glyptotendi-pes polytomus*). Цифрами от-мечена глубина на линиях изобат

се водоема, пелагиали, нежели к бентали. Однако, А.Ф. Алимовым (1991, 2000) было показано, что с отношением средней глубины ($h_{\text{ср.}}$) к максимальной ($h_{\text{макс.}}$) связана и варибельность динамики биомассы зообентоса. При этом отношение $h_{\text{ср.}}/h_{\text{макс.}}$ водоема рассматривается как мера разнообразия условий (рельефа дна). В более однообразных условиях (при меньших значениях $h_{\text{ср.}}/h_{\text{макс.}}$) в относительно более мелководных водоемах внутригодовые колебания биомассы меньше, а межгодовые больше, чем в относительно более глубоких. Эта зависимость может рассматриваться как свидетельство взаимосвязи всех участков бентали, и литоральных, и профундальных.

У многих пелагических видов планктона наблюдается явление избегания берегов. Большая часть планктонных организмов в дневное время держится далеко от литорали (Lieder, 1950, цит. по Киселев, 1980). С наступлением сумерек пе-

лагические ветвистоусые перемещаются к берегу и держатся на очень малой глубине. Как отмечает Л.Н. Зимбалевская (1981), пелагические виды появляются в прибрежной зоне только в ночные часы, что связано с их горизонтальными и вертикальными миграциями. Скорее всего такие миграции определяет именно световой режим. Наличие не только вертикальных, но и горизонтальных миграций, направленных в дневное время от берега, были показаны экспериментально (Siebeck, 1964).

Миграционная активность пелагических и прибрежных организмов планктона может быть исключительно высокой. По наблюдениям Р.А. Деренговской и А.П. Остапени (1994) в оз. Нарочь, *Sida crystallina*, обычный прибрежно-фитофильный вид, очень редко встречается в пробах пелагического планктона, но образует большие скопления в седиментационных ловушках, выставленных на различной глубине в пелагической части озера (глубина 16 м). Биомасса планктонных организмов в ловушках была на два порядка больше, чем в свободной воде. Имеются также данные по сравнительной оценке численности отдельных представителей планктона в различных частях одного из озер Беларуси (Палаш, 2003), которые позволили сделать вывод, что «гораздо чаще, чем принято считать, прибрежные виды встречаются и в пелагиали, довольно равномерно распределяясь по акватории озера» (с. 498).

Относительно причин горизонтальных миграций планктонных организмов существуют довольно противоречивые мнения (Семенченко, 2006). У более крупных кладоцер сильнее выражено избегание берега. Крупные особи в большей степени выедаются молодью рыб в прибрежной зоне. Вероятнее всего, причинами миграций являются периодическое возрастание пресса хищников в прибрежье и обилие пищи в пелагиали. И для одного, и для другого наблюдается определенная суточная цикличность.

Литораль и пелагиаль существенно различаются по условиям обитания организмов планктона, поэтому дифференциация двух группировок очевидна, однако и в пелагиали, особенно крупных водоемов, выделяются зоны и группировки планктона. С.В. Герд (1946, цит. по Киселев, 1980) выделял в больших озерах ультрапелагический планктон, качественно бедный; пелагический планктон, характерный для меньших по размеру озер или располагающийся по периферии ультрапелагической зоны; литоральный планктон, приуроченный к зоне с глубинами менее 10 м.

Рассматривая горизонтальное распределение планктона в оз. Глубоком, А.П. Щербаков (1956, 1967) отмечает сгущения рачкового и ротаторного планктона (рис. 8.24). Как отмечает А.М. Гиляров (1987), большая неоднородность распределе-

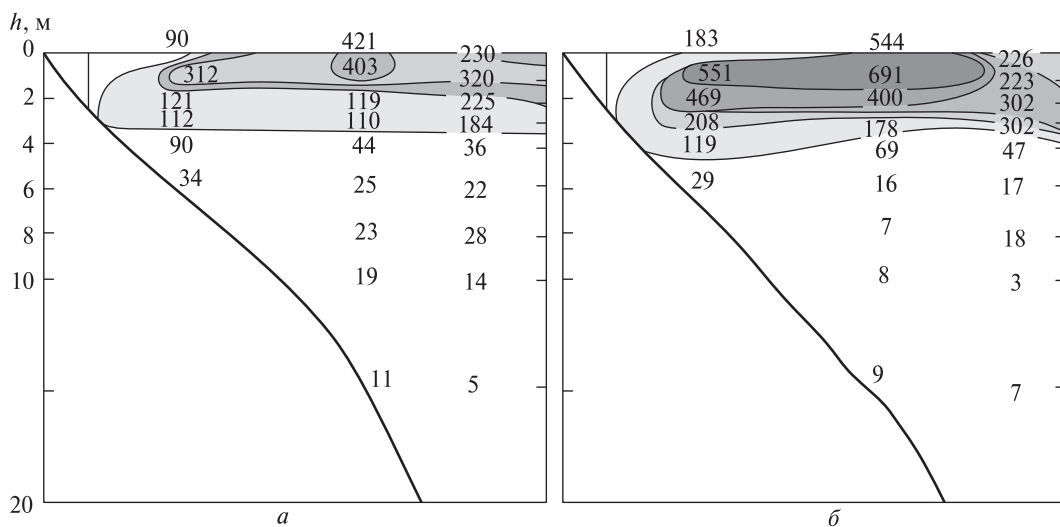


Рис. 8.24. Горизонтальное распределение взрослых особей и копепоидов веслоногих рачков в оз. Глубоком (по Щербаков, 1956):

А — *Diaptomus graciloides*;
Б — *Mesocyclops leuckarti*
 (числа означают количество рачков в 10 дм³)

ния зоопланктона в озерах, особенно в заливах и прибрежной зоне почти всегда хорошо выражена.

Исследования концентрации хлорофилла в связи с обилием и функциональной активностью фитопланктона в оз. Вилар (Испания) показали его горизонтальную и вертикальную пространственную гетерогенность (García Gil, Figueras, 1993). Наибольшие концентрации отмечены на глубине около 3 м, на расстоянии более 60 м от берега.

Изучив большой материал по неоднородности распределения планктона в континентальных водоемах, И.А. Киселев (1980) пришел к заключению, что она вызвана абиотическими и биотическими факторами. Не вызывает сомнения, что ветровые нагоны и течения, циркуляции Лэнгмюра и другие факторы существенно влияют на пространственное распределение планктона. Тем не менее, биотические факторы могут играть решающую роль, определяя миграционную активность, и определяя в конечном счете пространственную структуру сообществ.

Исследования суточных миграций личинок *Chaoborus* трех возрастных стадий четырех видов в одном из озер Бразилии (Fukuhara et al., 1993) показали, что для одних видов и их стадий характерны ночные вертикальные миграции к поверхности, другие постоянно занимают глубины около 20 м или держатся у дна (рис. 8.25). Это явление рассматривается авторами как один из механизмов распределения пространственных экониш отдельных видов и онтогенетических стадий.

Пространственное распределение планктона во многом зависит от гидродинамических процессов и вертикальной зональной структуры водоема. В период весенней или осенней циркуляции зоопланктон довольно равномерно распреде-

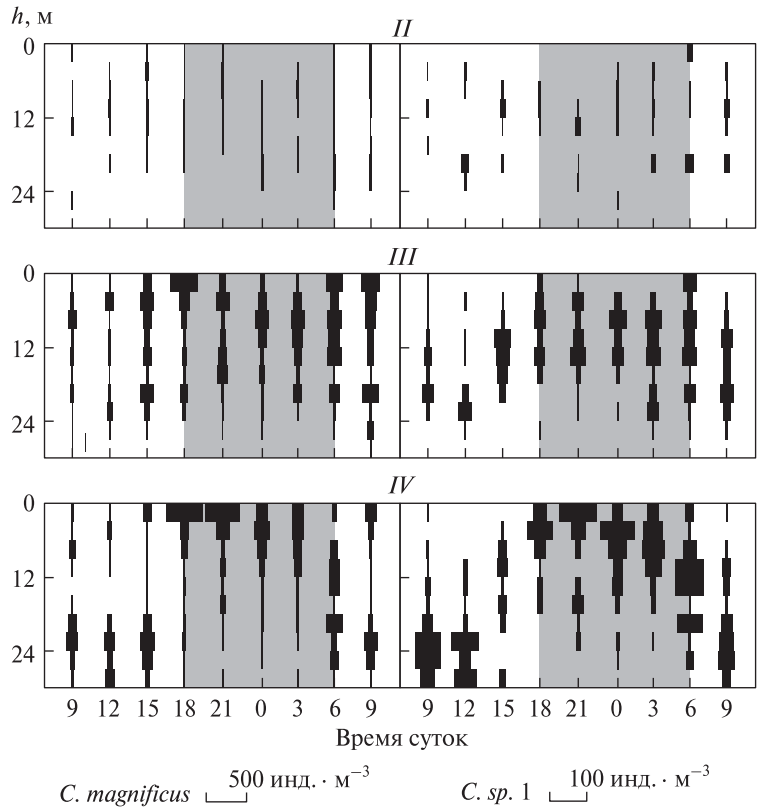


Рис. 8.25. Вертикальное распределение двух видов *Chaoborus* в оз. Dom Helvecio (по Fukuhara et al., 1993). Заштрихованные поля на оси абсцисс показывают темное время суток. II, III, IV — личиночные стадии

ляется по глубине, напр. в оз. Глубоком численность науплиусов от поверхности до глубины 30 м снижалось от 3,3 до 0,8 экз/дм³. В зимний период ракообразные концентрируются от поверхности до 10 м, лишь некоторые — до глубины 20 м.

«Из двух главных представителей веслоногих планктона Глубокого озера, *Eudiaptomus graciloides* на всех возрастных стадиях сконцентрирован в основном в эпилимнионе. Вертикальное распределение гораздо менее многочисленного *Cyclops strenuus* иное. Взрослые рачки этого вида всегда концентрируются в нижней части металимниона и в верхней части гиполимниона (на глубине 6—10 м); копеподиты довольно равномерно распределены по мета- и эпилимниону, науплиусы занимают главным образом эпилимнион» (Щербаков, 1967, с. 194—195).

Своеобразная стратификация зоопланктона отмечена в некоторых кислотных озерах (Крылов и др., 1997). Ветвистоусые *Ceriodaphnia quadrangulata*, *Bosmina obtusirostris* большую часть времени находятся в придонном слое воды, тесно связанные с зарослями мхов на дне, другой вид, *Diaphanosoma brachium*, напротив, скоплений в зарослях мхов не образовывал.

В лимнических системах выражена внутренняя зональность (Китаев, 2003; Закономерности..., 2004; Jonasson, 1996). В вертикальном измерении в пелагиали наиболее существен уровень термоклина, хотя он может представлять собой самостоятельную переходную зону (Китаев, 2003), разделяющую эпилимнион, гиполимнион и границы фотичес-

кого слоя. В стратифицированных озерах, когда глубина фотического слоя становится меньше глубины эпилимниона, по термоклину проходит довольно резкая граница двух подсистем. В эпилимнионе происходят продукционно-деструкционные процессы, а гипolimнион становится «закрытым» для процессов первичной продукции. Если же зона фотосинтеза захватывает и гипolimнион, процессы относительно термоклина становятся симметричными. В двух этих случаях процессы подуцирования и трансформации вещества и энергии идут в водоеме неодинаково. Сравнительные исследования были проведены на двух озерах в Карелии (Закономерности..., 2004). Озеро Пионерское мезополигумозное, цветность в эпилимнионе $46-80^\circ$, в гипolimнионе $100-353^\circ$ платино-кобальтовой шкалы, прозрачность воды $1,1-2,9$ м. Мощность эпилимниона $3,2$ м, фотосинтетическая зона $2-3$ м, отношение прозрачности к глубине эпилимниона $0,6 \pm 0,17$. Озеро Придорожное имело иные характеристики: вода практически бесцветная ($5-7^\circ$), прозрачность $3-8,5$ м, фотосинтетическая зона — до 10 м, глубина эпилимниона $5,7$ м. Отношение прозрачности к глубине эпилимниона $1,0 \pm 0,2$. Вследствие таких различий оптических свойств воды наблюдались и существенные различия в общем метаболизме сообществ.

«Ключевым фактором, определяющим конфигурацию пищевых цепей и продуктивность сообществ продуцентов и консументов, является свет, а точнее — соотношение глубины фотической зоны и глубины эпилимниона. Интенсивный фотосинтез и, как следствие, положительный баланс органических веществ в слое гипolimниона световодного оз. Придорожного способствовал снабжению кислородом придонных слоев воды. В результате, в отличие от оз. Пионерского, где из-за дефицита кислорода зообентос в профундали в летние месяцы отсутствовал, в профундали оз. Придорожного он был хорошо развит, хотя по своему разнообразию и сложности организации пищевых цепей заметно уступал сообществам литорали» (Закономерности, 2004, с. 234—235).

Своеобразное соотношение фотических и термических факторов в сочетании с особенностями морфометрии водоема делают условия еще более гетерогенными.

Вопрос «закрытости» гипolimниона неоднозначен. Вероятно, правильнее говорить о разной степени взаимосвязей между эпилимнионом и гипolimнионом. Данные, полученные И. Эйсмонт-Карабин (Ejsmont-Karabin, 2003) при исследованиях коловраточного планктона в гипolimнионе почти двадцати Мазурских озер в Польше, показывают, что обилие его в гипо- и эпилимнионе взаимосвязано, численность коловраток в гипolimнионе возрастает при общем повышении трофности озер. Кроме того, с возрастанием трофности озер увеличивается сходство состава группировок планктона в этих двух зонах. При этом следует учесть, что возрастание трофности обычно прямо связано с уменьшением прозрачности, трофогенного слоя, т.е. с увеличе-

нием вероятности того, что последний не будет располагаться глубже металимниона.

О взаимосвязи процессов, происходящих в пелагической и донной подсистемах свидетельствует зависимость средней за год биомассы зоопланктона ($B_{зп}$), бактериопланктона ($B_б$) и ($B_{зб}$) зообентоса от первичной продукции планктона ($P_п$) (Алимов, 2000а):

$$B_{зп} = 0,099 P_п^{0,613}, B_б = 0,217 P_п^{0,662}, B_{зб} = 0,701 P_п^{0,311}.$$

Процессы в лимнических экосистемах происходят как циклически, так и поступательно. Характерными для них являются именно последние. Замедленный сток с одной стороны и большой или меньший избыток органического вещества с другой приводит к его накоплению в донных отложениях. Широко известны примеры расчетов полного заполнения ложа водоемов осадками (Лепнева, 1950). Озеро Телецкое на Алтае существует более 30 000 лет, при накоплении осадков со скоростью 8,8 мм в год оно должно полностью быть заполнено ими через 36 000 лет. Помимо седиментации взвешенного вещества, заболачиванию водоемов способствует развитие высшей прибрежной растительности, образование сплавин. Поступательный сукцессионный процесс в крупных водоемах выглядит скорее как длительная эволюция экосистем. Что касается циклических процессов, то они в основном выражены как сезонные изменения условий и связанные с ними сезонные колебания обилия организмов. Особенно сезонные различия выражены в умеренной климатической зоне. В оз. Глубоком годовичные колебания биомассы планктона в течение года различались на порядок — от 0,2 до 1,8 г/м³ (Щербаков, 1967).

В тропических водоемах, где колебания условий не столь велики, также отмечаются циклические сезонные процессы, правда колебание обилия может быть и небольшим. Например, в водохранилище Пансун (Pansoon, Малайзия) наибольшая численность фитопланктона в апреле составляла более 13 млн. кл./дм³, в августе — около 4 млн. кл./дм³ (Anton, 1994).

Для бентоса озер умеренной зоны А.Ф. Алимов (1991) установил 8 типов сезонной динамики биомассы зообентоса. Они достаточно разнообразны и описываются кривыми как с подъемом к концу вегетационного сезона, так и со спадом, с подъемом в середине лета и со снижением в этот период. В большинстве озер значения биомассы бентоса, равные среднему значению за год или вегетационный сезон, отмечаются в июле-августе. Кроме внутригодовых колебаний, отмечена многолетняя периодичность значений биомассы.

Природа лимнобиома, а именно замедленный сток, определенная замкнутость, превышение продукции над деструкцией определяет развитие процессов эвтрофирования.

Как было отмечено Я.И. Старобогатовым (1984), процесс повышения трофности был ключевым в эволюции континентальноводных экосистем. Однако, с точки зрения оценки развития рео- и лимнобиома, следует согласиться с Л.Л. Россолимо (1971), что ход эволюции водоемов и водотоков существенно различается, «старение» тех и других идет принципиально разными путями. В реобиоме ключевую роль играют внешние для экосистем факторы, в то время как в лимнобиоме велика роль внутренних, в том числе биологических.

Естественное эвтрофирование или старение озер характеризуется накоплением биогенных элементов и органического вещества в экосистеме. Происходит «сукцессия озерной экосистемы с эволюционным эффектом» (Семерной, 2005), которая определяет переход по стадиям: олиготрофное озеро — мезотрофное — эвтрофное с конечной стадией гипер (поли) трофии — болото.

«Процесс эвтрофирования обычно связывают с обогащением водоемов биогенными веществами. При первоначально малом их содержании в водоеме (олиготрофия) при их поступлении в водоем концентрация в водной массе и донных отложениях таких веществ, как азот и фосфор постепенно повышается, качество воды ухудшается и водоем становится эвтрофным, т.е. обогащенным биогенными веществами» (Хендерсон-Селлерс, 1990, с. 10).

Основы представлений о трофности водоемов и возможности их типизации были заложены в начале XX века работами А. Тинемана и Э. Наумана, работавших, соответственно, в Германии и Швеции. На основании сравнения донной фауны озер, в частности личинок хирономид, А. Тинеман выделял балтийские (хирономусовые) и субальпийские (танитарсовые). В основу классификации были положены чисто экологические представления о связи населения водоемов и условий в них, а не собственно состав бентоса. В озерах одного типа, где на дне типичны нетребовательные к кислороду *Chironomus*, наблюдаются заморы, а во втором, где преобладают *Tanitarsus*, содержание кислорода всегда высокое.

В свою очередь, Э. Науман, позаимствовав из болотоведения (Винберг, 1975) термины «эвтрофный» и «олиготрофный», применил их для определения более или менее продуктивных по фитопланктону озер. В то время он мог определить не собственно продукцию, а существующее в данный период обилие растительных организмов, поэтому продуктивность водоемов он определял прежде всего по степени развития растений, особенно (но не только) фитопланктона (Карзинкин, 1952). Важно подчеркнуть, что Науман подходил к вопросу о степени трофности глобально, если не для гидросферы в целом, то во всяком случае для лимнобиома: «Абсолютно верно для всех частей земного шара только представление об эвтрофии и олиготрофии воды. Все же

остальное условно и зависит от различных местных, закономерных, иногда пространственно очень ограниченных влияний» (Naumann, 1925, цит. по Карзинкин, 1952).

Несмотря на то, что понятия «эвтрофное» и «олиготрофное» озеро широко вошли в лимнологию, их содержание очень неопределенно.

«Можно только сказать, что трофию (англ. — trophic-grade, trophic degree) озера связывают с большим или меньшим развитием в нем жизни. Это сразу приближает трофию к биологической продуктивности водоемов...» (Винберг, 1960, с. 291).

Понятие трофности — это, по-видимому, один из случаев, когда в гидробиологии находят практическое применение представления В.И. Вернадского о сгущениях живого вещества. Понятие трофности не обращается к оценкам биоразнообразия, состава сообществ, оперирует такими характеристиками, как численность или биомасса.

Указывая на то, что характерные особенности озер различных уровней трофии часто взаимосвязаны не вполне однозначно, Г.Г. Винберг (1960) отмечал необходимость выбора главного критерия, в частности, показателя первичной продукции. Этот подход позволил выразить характеристики трофности водоемов в количественных единицах первичной продукции планктона (табл. 8.21).

Наивысшая продуктивность фитопланктона отмечена в водоемах Индии (до тысячи и более г С/м² · год), озера с низкой первичной продукцией, олиготрофные, относятся либо к высокогорным, либо располагаются в высоких широтах (Винберг, Бауер, 1971; Бульон, 1983). Как видно, количественные показатели продукции и, в соответствии с упомянутой концепцией, трофические типы водоемов образуют непрерывный ряд. Это подразумевает только количественные различия показателей. В то же время существует точка зрения, согласно которой структурно-функциональная организация лимнических экосистем настолько различна и многообразна, что их вряд ли можно рассматривать в некотором непрерывном ряду последовательных изменений (Гиляров, 1996). В олиготрофных экосистемах первичная про-

Таблица 8.21. Валовая годовая первичная продукция планктона в водоемах СССР (Винберг, 1960; Бульон, 1983)

Тип водоема	г С/м ²	10 ³ кДж/м ²
Гиперэвтрофный	300—600	15—30
Эвтрофный	100—300	5—15
Мезотрофный	30—200	1,5—10
Олиготрофный	10—30	0,5—1,5
Ультраолиготрофный	20—10	0,1—0,5

дукция создается очень мелкими водорослями, интенсивно выедаемых фильтраторами. Последние выполняют функции не только консументов, но и редуцентов, выделяя продукты, включая минеральный фосфор, который обычно является одним из лимитирующих факторов для фитопланктона. Таким образом, непрерывные циклические продукционно-деструкционные процессы происходят в течение всего вегетационного сезона. В эвтрофных водоемах фитопланктон, имеющий значительно большую биомассу, представлен в основном крупноклеточными или колониальными формами. Он слабо потребляется фильтраторами и, отмирая, оседает в придонные слои, где происходит его деструкция микроорганизмами. При этом значительное количество биогенов временно, до воздействия каких-то внешних процессов, например при весеннем перемешивании в озере, изымается из экосистемы.

«...хотя величина первичной продукции в эвтрофных озерах существенно выше, чем в олиготрофных, само устройство олиготрофных систем может трактоваться как более «совершенное», поскольку характеризуется многократным и более полным использованием биогенных элементов, более замкнутым круговоротом, меньшей скоростью осадконакопления и потенциально более продолжительным временем существования. Эвтрофные водоемы на фоне олиготрофных выглядят «несовершенными» и своим функционированием как бы приближающими неминуемую собственную гибель — превращение в наземную экосистему» (Гиляров, 1996, с. 502).

Водоемы с различной степенью трофности действительно существенно различаются по общей конструкции своих экосистем, однако трудно представить, что между ними нет промежуточных типов. В противном случае нам бы пришлось признать существование двух различных путей лимногенеза, согласно же существующим представлениям, все водоемы «в своем функционировании приближают неминуемую собственную гибель — превращением в наземную экосистему». Вопрос лишь в продолжительности процесса. Кроме того, необходимо учитывать, что различные «типы» озер представляют собой и определенные «стадии» лимногенеза. Если типизация предполагает некоторую дискретность, условную ограниченность отдельных типов, то стадийность, напротив, связана с непрерывным рядом поступательных изменений. Преувеличение качественных различий между отдельными типами неизбежно приводит к отрицанию сложившихся представлений о лимногенезе. Что касается повышения трофности, то сама эвтрофикация носит экзогенный характер (Хендерсон-Селлерс, 1987; Остапеня, 2000). Постулирование якобы полного понимания процессов увеличения трофности водоемов отражено в термине «антропогенное эвтрофирование», определяемое как нарушение лимнической экосистемы, возникающее и развивающееся вследствие повышения уровня первичной продукции

органического вещества из-за антропогенного обогащения питательными веществами, в основном азотом и фосфором (Россолимо, 1971; Цееб, Чугунов, 1980). Предполагается, что естественное и антропогенное эвтрофирование протекает по одному сценарию.

Именно процессы антропогенного эвтрофирования, которые в определенном смысле стали синонимом нарушения не только гидроэкосистем лимнобиома, но других водных объектов, вызвали большой интерес к первоначально чисто фундаментальной проблеме трофности озер. В связи с этим само понятие стало рассматриваться в различных аспектах. Выделяют по меньшей мере 4 аспекта или значения, в котором используется понятие эвтрофикация (Эдмондсон, 1998). Поступление биогенных веществ, так же как и их потребление является постоянным, достаточно сбалансированным процессом. В связи с этим Т. Эдмондсон предлагает называть эвтрофикацией явление, при котором происходит значительное превышение некоторого среднего, «обычного» количества биогенных веществ в водоеме, но довольно сложно такой порог превышения установить. При некоторой инерционности процессов биологического ответа на увеличение поступления биогенных веществ, безусловно важными являются именно биологические процессы, например, «цветение» воды синезелеными водорослями, зарастание высшими водными растениями и т.п. Поэтому второе значение, в котором используется термин, связан именно с оценкой продукционных процессов и изменения обилия гидробионтов. Однако здесь возникает проблема определения собственно причин изменения обилия, которое может происходить по-разному, в том числе вследствие биотического взаимодействия (конкуренция, хищничество).

Третий и четвертый аспекты, по Эдмондсону, взаимосвязаны и основаны на представлениях, что в объектах лимнобиома, изолированных в большей или меньшей степени, накапливаются биогенные и органические вещества. С одной стороны, это справедливо, поскольку в целом вряд ли стоит отрицать модель глобального эвтрофирования континентальных водоемов в их эволюции (Старобогатов, 1984), с другой — экологические системы имеют большой потенциал выхода на сбалансированное состояние, которое (и это легко представить) может быть нарушено внешним, например, антропогенным воздействием. Современные представления об эвтрофировании базируются, скорее, на синтезе этих подходов.

Важным подтверждением правильности понимания в общих чертах процессов эвтрофирования считается предложенная Р. Фоленвейдером (Vollenweider, цит. по Винберг,

1981; Хендерсон-Селлерс, 1987) в конце 1960-х годов зависимость между фосфорной нагрузкой, поступлением биологически доступных соединений фосфора и морфометрическими показателями водоемов, а именно — средней глубиной. Было показано, что для олиготрофных и эвтрофных водоемов уровень предельной нагрузки различен. Также было показано, что максимально допустимая нагрузка зависит и от проточности или водообмена. При сходной средней глубине эвтрофирование проточных водоемов с более сильным током воды наступает при более высокой нагрузке (Винберг, 1981). Следует отметить, что сама концепция эвтрофирования вышла за рамки ее применения только для лимнобиома, используется не только для малых рек (Цееб, Чугунов, 1980), но для характеристики процессов в морских акваториях (Северо-западная часть..., 2006).

Биогенные элементы, поступая извне, в водоемах локализуются в трех подсистемах: в воде, живых организмах и донных отложениях. Между донными отложениями и водной массой существует определенный баланс сорбции и десорбции. Так, при контакте ила с водой, содержащей более 20 мг/дм³ аммонийного азота, наблюдалось поступление его в воду. В анаэробных условиях и при снижении рН этот поток усиливается. В экспериментальных условиях было показано, что из 1 г ила при контакте с водой за 1 час может выделиться до 70 мг аммонийного азота в анаэробных условиях и до 20 в нейтральной среде в присутствии кислорода (ил был взят из водохранилища Днепра). Поступление фосфат-ионов из донных отложений в воду происходит при содержании его в воде не более 0,5 мг/дм³. При больших концентрациях фосфаты, наоборот, адсорбируются илами (Цееб, Чугунов, 1980). Таким образом, в отсутствие внешнего притока биогенов может происходить «внутреннее» эвтрофирование. Следует отметить важный механизм обогащения воды биогенами в такие неблагоприятные для экосистемы водоемов периоды, как зимние заморы. Снижение концентрации кислорода и снижение рН приводит к увеличению процессов десорбции. Накопленные и временно депонированные в донных отложениях биогены вновь вступают в круговорот веществ.

Оценивая результаты антропогенного эвтрофирования, Г.Г. Винберг (1981) указывает на следующие процессы: «по мере эвтрофирования условия утилизации возрастающей первичной продукции фитопланктона неизбежно ухудшаются в результате снижения прозрачности воды, исчерпания запасов кислорода в гипolimнионе, обеднения видового состава, накопления органических донных отложений» (с. 17). Таким образом, следствием эвтрофирования является не только повышение продукции в одних подсистемах, но и

снижение деструкции в других. Кроме того, он подчеркивал, что при всей важности первичной продукции как показателя трофического статуса водоема, который, в частности может быть применен для типизации озер, следует разделять их по типу биотического баланса вещества и энергии. Еще в 1930-е годы было выдвинуто положение, что типично дистрофные озера должны характеризоваться отрицательным балансом продукции и деструкции, эвтрофные — положительным, олиготрофные — нулевым (Винберг, 1960).

Вопрос о месте дистрофных озер в общей классификации остается спорным (Бульон, 1997). Если рассматривать дистрофию как завершающую стадию лимногенеза (Абросов, 1982, цит. по Бульон, 1997), то возникает вопрос о трофическом статусе протоозер, т.е. озер на самых начальных стадиях лимногенеза. Очевидно, что он должен был быть сходным с «предолиготрофной» стадией, т.е. дистрофной. Речь должна идти о двух типах дистрофии — начальной в лимногенезе и конечной. Дистрофия часто сочетается с природной ацидификацией и/или гумификацией. При этом в ацидных озерах создается своеобразная инвертированная структура распределения фитопланктона, хлорофилла, зоопланктона с концентрацией их в придонных слоях воды (Бульон 1997; Крылов и др., 1997).

Если антропогенное эвтрофирование является следствием избыточного поступления биогенных элементов в водоемы, то логично предположить, что при снятии такой внешней нагрузки процесс эвтрофирования должен прекращаться, а затем и пойти в обратном направлении — в сторону деэвтрофирования, олиготрофизации.

Классической в прикладной гидробиологии стала история оз. Вашингтон (Эдмондсон, 1998). В 1950-е годы его состояние было близко если не к олиготрофному, то мезотрофному. Поскольку по опыту изучения антропогенного эвтрофирования некоторых швейцарских озер еще в конце XIX века было известно, что массовое развитие цианобактерий служит маркером начала серьезного эвтрофирования, появление и массовое развитие в 1955 году *Oscillatoria reobescens* было воспринято как тревожный сигнал. В конце 1950-х годов были проведены масштабные мероприятия по снижению количества бытовых соков в оз. Вашингтон, что привело к значительному снижению обилия планктонических водорослей, возрастанию прозрачности воды, т.е. возврату к прежним характеристикам малотрофного водоема. Практически было показано, что одним из основных факторов антропогенного эвтрофирования являются соединения фосфора.

Чрезвычайно интересной моделью является система белорусских Нарочанских озер в силу достаточно подробных исследований как эвтрофирования, так и обратных процес-

сов (Экологическая система..., 1985; Остапеня, 1999, 2007). На такую динамику указывают показатели в оз. Нарочь (табл. 8.22). Следует отметить, что период деэвтрофирования, в течение которого выполнялись некоторые мероприятия по снижению внешней нагрузки биогенов, совпал со вселением в озера мощного фильтрата — моллюска *Dreissena polymorpha*. Активность популяции дрейссены сопоставима с процессами седиментации взвесей до периода ее вселения, т.е. $0,2-0,3 \text{ г/м}^2 \cdot \text{сут.}$ (Жукова, Остапеня, 2003). Возможно, относительно небольшое снижение содержания фосфора и азота при деэвтрофировании (табл. 8.22) связано с их экскрецией этими моллюсками. Увеличение прозрачности воды способствовало возрастанию проникновения солнечной энергии на большие поверхности дна в литорали, что, в свою очередь, привело к увеличению роли в продукционных процессах макрофитов, перифитона и микрофитобентоса и, соответственно — снижению относительной роли фитопланктона. Если в 1950—1960-х гг. на долю последнего приходилось 50 % валовой первичной продукции, то в 2002—2004 гг. — 44 % (Жукова, 2007; Жукова и др., 2007). Таким образом, деэвтрофирование, снижение трофности связывают с процессами так называемой «бентификации» (Остапеня, 2007), т.е. смещения продукционно-деструкционных процессов от пелагической подсистемы в бенталь и перифиталь.

При изменении удельного веса подсистем в общей продукции, последняя изменилась незначительно, хотя продукция высших трофических звеньев (рыбопродуктивность) в этих белорусских озерах снизилась (Костоусов, 2007). Возникает парадоксальная ситуация, когда, с одной стороны, налицо многие признаки снижения трофности — увеличение прозрачности воды, снижение количества хлорофилла в воде, а с другой — общая продукция изменяется мало. Процессы деэвтрофирования, по-видимому, не представляют

Таблица 8.22. Показатели оз. Нарочь в периоды эвтрофирования и снижения трофности (по Остапеня, 2000; Жукова, 2007)

Показатель	1978—1988 гг. эвтрофирование	1989—1997 гг. переходный период	1998—2005 гг. деэвтрофирование
Прозрачность воды, м	$5,1 \pm 1,4$	$6,1 \pm 1,6$	$6,6 \pm 0,6$
Взвешенное вещество, мг/дм ³	$1,81 \pm 0,79$	$0,96 \pm 0,49$	$0,89 \pm 0,21$
БПК ₅ , мг О ₂ /дм ³	$1,06 \pm 0,44$	$1,03 \pm 0,39$	$1,07 \pm 0,18$
Концентрация хлорофилла, мкг/дм ³	$4,9 \pm 2,7$	$2,0 \pm 1,6$	$1,5 \pm 0,6$
N _{общ.} , мг/дм ³	$0,87 \pm 0,42$	$0,58 \pm 0,42$	$0,56 \pm 0,23$
P _{общ.} , мг/дм ³	$0,028 \pm 0,015$	$0,016 \pm 0,004$	$0,016 \pm 0,002$
C _{общ.} , мг/дм ³	$5,36 \pm 0,80$	$5,23 \pm 0,70$	$5,65 \pm 0,27$

собой простого зеркального отражения процессов эвтрофирования, поскольку при снижении биомассы зоо- и фитопланктона возросла удельная продукция последнего, изменился его состав и размерные характеристики. В период деэвтрофикации при низкой биомассе фитопланктона наблюдались очень высокие показатели удельной фотосинтетической активности (Остапеня, 2000; Михеева и др., 2006). Усилия, направленные на снижение факторов эвтрофирования водоемов во многих странах весьма значительны. Может ли это привести к глобальному деэвтрофированию в масштабах лимнобиома? Вероятно, модель повышения трофности в эволюции лимнобиома, описанная Я.И. Старобогатовым, близка к реальности, а человеческая деятельность во многих случаях патологически ускорила естественные процессы. Однако возвращение к исходному состоянию, по видимому, должно носить сукцессионный характер, т.е. быть поступательным, а не циклическим.

Неоднозначно выделение в составе лимнобиома искусственных водных объектов — водохранилищ в силу их особой истории преобразованных водотоков, пространственной гидродинамической неоднородности. В водохранилищах существует специфический континуум из-за ослабления свойств лотической системы по направлению к плотине и усилению лентической. Среди основных градиентов следует выделить градиент скорости течения, связанный с ним седиментационный градиент, градиент глубинной стратификации и кислородный. От речного участка к плотине скорость течения снижается, возрастает интенсивность седиментации, накопления мелких фракций донных грунтов. Увеличивается глубина, появляются признаки стратификации, а затем возможное разделение на зоны гипо- и эпилимниона. В придонных слоях складываются условия для формирования гипоксических зон — накопление органических веществ, слабое перемешивание.

В.И. Жадин (1947) сформулировал основные закономерности изменений в экосистемах водохранилищ, зависимости развития различных компонентов биоты от условий среды и их изменения при образовании водохранилищ. В основе изменения условий в водохранилищах относительно ранее существовавшей здесь реки он видел аккумуляцию органического вещества и связанные с этим процессы. Снижение содержания кислорода, например, рассматривалось как явление второго порядка. Для бентических оксибионтных организмов накопление органического вещества на дне имеет двойное значение — улучшение трофических условий и ухудшение кислородных условий (за счет усиленной деструкции накопленной органики другими бентонтами — бактериями). Для зоопланктона, в особенности ракообразных,

снижение мутности, количества взвешенных веществ имеет положительное значение, поскольку улучшает процесс фильтрационного питания. Повышение прозрачности в водохранилище относительно водоисточника улучшает световой режим для водорослей планктона.

Проводя лимнологическое сравнения водохранилищ и озер, М. Страшкраба (Straškraba, 1996) указывает на некоторые особенности (табл. 8.23).

Приведенные в таблице характеристики определенно указывают на значительные различия между озерами как классическими лимническими системами и водохранилищами, облик которых некоторым образом сохраняет признаки лимнических и лотических систем. Но, по утверждению А.И. Баканова (2005), водохранилище — это не нечто среднее между рекой и озером, а водоем со своей морфо-гидрологической и биотической спецификой. Однако, специ-

Таблица 8.23. Сравнение характеристик водохранилищ и стратифицированных озер (по Straškraba, 1996, с дополнениями)

Характеристика	Озера	Водоохранилища
<i>Качественные (абсолютные) различия</i>		
Происхождение, природа	Естественные	Искусственные
Геологический возраст	Древние (плейстоцен)	Молодые (десятки лет)
Достижение зрелости	Медленное	Быстрое (первые пять лет)
Заполняемое пространство	Депрессия, геологический разлом	Речная долина
Форма	Регулярная, относительно правильная	Удлиненная, разветвленная
Развитость береговой линии	Малая	Большая
Максимальная глубина	Вблизи центра (симметрична)	Вблизи дамбы (асимметрична)
Донные осадки	Автохтонные	Аллохтонные
Симметрия	Радиальная	Билатеральная
Гидрофизические и гидрохимические градиенты по протяженности	Зависят от ветрового воздействия	Стоковые течения
Морфометрия (глубинная)	U-образная	V-образная
Сток	Поверхностный	Глубинный
Причины пульсаций (уровня, водообмена)	Природные	Антропогенные
<i>Количественные (относительные) различия</i>		
Отношение водосбор/ площадь водоема	Меньше	Больше
Водообмен	»	»
Связь с водосбором	»	»
Колебания уровня	»	»
Гидродинамика	Менее регулярная	Более регулярная
Использование водных ресурсов	Редкое	Постоянное, обычное

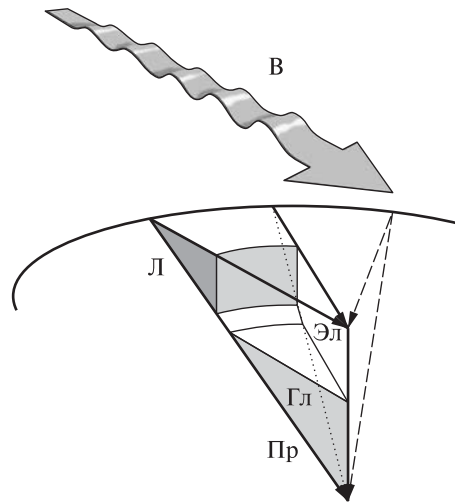


Рис. 8.26. Трехмерная природа и зональность лимнобиома:

Л — литоральная зона,
 Пр — профундальная зона, Эл — эпилимнион,
 Гл — гипolimнион, В — временное измерение

фика эта как раз и заключается в сочетании свойств объектов лимно- и реобиома. Одной из основных особенностей водохранилищ как частично лентических и частично лотических экосистем является то, что помимо автохтонной органики поступает много аллохтонной. За поступление взвесей, в том числе аллохтонного органического вещества, «отвечает» лотическая часть экосистемы, а их осаждение и накопление характерны для лентических систем. Удлиненные, вытянутые по речной долине водохранилища (напр., Каховское, Виктория) сохраняют характерную для рек билатеральную симметрию, в широких водохранилищах (Смоловуд, Рыбинское) практически невозможно определить продольную ось, множество плесов создает вполне озерный облик. Несмотря на все различия в морфометрии и гидродинамике озер и водохранилищ, основные экологические процессы протекают в них сходным образом (Straškraba, 1996), что позволяет относить последние к объектам лимнобиома (с учетом их особенностей).

Концепция лимнического континуума в сравнении с речным континуумом. Концепция речного континуума (Van note et al., 1980) позволила описать объект реобиома в обобщенной форме. Может ли быть предложена подобная концепция для лимнобиома, которая бы позволила дать обобщенную характеристику не водотока, а водоема? Вопрос не столько в том, чтобы вычленил наиболее важные признаки, но в том, чтобы в нескольких концептуальных положениях обобщить представления о строении и функционировании типичного объекта лимнобиома. В первую очередь следует обратить внимание на сходство и различие лотических и лентических систем (табл. 8.24). Из таблицы видно, что основные характеристики различны, если не противоположны.

В основе концепции речного континуума и самом ее названии лежит идея, подтверждаемая наблюдениями, о континууме, переходах между различными зонами, участками, биотопами и, как следствие, — сообществами в речных экосистемах. Течение является основным фактором, определяющим эту взаимосвязь. Можно ли поставить вопрос о возможности континуального подхода в лимнобиоме? Ответ можно искать в сравнении свойств и характеристик лимно- и реобиома. Стабильные гидродинамически и экологически зоны более распространены в лимнобиоме, однако и здесь нет абсолютно жестких границ. Как между литоралью и профундалью, так и между эпи- и гипolimнионом нет непреодолимых границ, а есть градиентные переходы. Вполне правомерно выделение определенных зон в водоеме (рис. 8.26) и существование их континуума.

Таблица 8.24. Сравнение лотических и лентических экосистем

Характеристики	Лотические	Лентические
Многомерная структура	3 неравнозначные оси пространства + временная ось	2 неравнозначные оси пространства + временная ось
Основной пространственный градиент (континуум)	Продольный по течению	Радиальный
Градиент второго порядка	Латеральный	Вертикальный
Характер основных процессов во времени	Циклические, пульсирующие	Поступательные
Связь с ландшафтом	Водоток формирует ландшафт	Водоем есть производное ландшафта
Литогенные процессы	За счет влекомых наносов	За счет седиментации
Направленность эволюции экосистемы	Формирование аллювия, вынос наносов в устье (дельту), меандрирование	Внутренне обусловленное старение, обмеление, эвтрофирование
Пространственная структура	Метамерность структуры по главному градиенту	Циклическая, поясная структура
Симметрия	Билатеральная	Радиальная
Пятнистость	Сглаженная, метамерная	Выраженная
Экотоны	Внешние для русла	Внутренние для водоема
Влияние наземных экосистем	Сильное	Слабое
Наличие зон стабильных условий	Редкие	Частые
Миграции организмов	Аллогенные, дрейф, автогенные	Автогенные
Роль аллохтонной органики	Значительная	Незначительная
Доминирующие ЭГГ в первичной продукции	Перифитон, бентос	Планктон, макрофиты, перифитон
Доминирующие трофические группы в деструкции	Детритофаги, собиратели	Фильтраторы, илояды
Роль макрофитов как продуцентов	Незначительная	Существенная
Роль макрофитов как биотопобразующего фактора	»	»

Следует обратить внимание на такую особенность. В реобиоме выделяется три зоны без дифференциации донной области и толщи воды (рис. 8.18), в лимнобиоме деление более сложно в связи с меньшей подвижностью водных масс. Литоральную зону целесообразно рассматривать как единую, поскольку бенталь, перифиталь и пелагиаль тесно связаны. Профундальная зона бентали обособлена, слабо связана с гипolimнионом, еще менее — с эпилимнионом. Деление на вертикальные зоны пелагиали должно быть обусловлено несколькими факторами, в первую очередь — характером термического градиента. Таким образом, можно говорить о градиентной природе водоема, а также водотока во всех направлениях. Каковы же эти направления? Концепция 4-мерной природы реобиома явно не подходит для лимнобиома, хотя и основана на обычной стереометрической логике. Следует отметить, что равноценные геометрически оси в реобиоме далеко не равноценны в экологическом плане. Явно доминирует продольная ось по течению потока. Эта геометрическая доминанта приводит к билатеральной симметрии всей системы. В лимнобиоме основной геометрической осью является направление от берега к центру водоема. Таких осей может быть проведено множество и они создают радиально-симметричный облик объектов лимнобиома. Вторым измерением является вертикальное. Вертикальный градиент в лимнобиоме более дробен, чем в реобиоме. Таким образом, трехмерное геометрически образование — водоем, имеет эколого-пространственную двухмерную природу.

Помимо пространственных, существуют временные измерения. Здесь также можно отметить существенные различия между рео- и лимнобиомом. Строго говоря, характер временных трендов обозначен взаимодействием двух осей, что позволяет описывать колебательные или циклические процессы. В реобиоме явно преобладают периодические колебательные процессы. Более того, именно они, напр., смена паводков и межени, определяют существование динамичной лотической системы (Богатов, 1994). В лимнобиоме также существуют колебательные, циклические процессы и они поддерживают стабильное существование экосистем, это процессы смены периодов стагнации и перемешивания. Однако, более характерными для лимнобиома являются поступательные однонаправленные процессы, а циклические колебательные зависят от того, на каком отрезке поступательного процесса находится экосистема данного водоема.

В лимнобиоме, в отсутствие постоянного сдвига, создаваемого течением, сильнее проявляется индивидуальность биотопических и биоценологических однородностей. В этих условиях возрастает роль биотического фактора в форми-

ровании биомических дискретностей. Это приводит к возрастанию роли биоценотических связей, формированию сообществ консортивного типа (Протасов, 2006). Следует отметить, что в условиях течения биотические факторы влияют на формирование среды для других организмов, прежде всего за счет более или менее выраженной модификации гидродинамических факторов, например, вдольбереговые заросли высших растений.

Радиальная симметрия способствует формированию циркулярной структуры сообществ лимнобиома, более выраженной в донной области, в сообществах бентоса, зарослях макрофитов. Продукционно-деструкционные процессы также протекают в определенном градиенте, континуально. Разнообразие структуры литоральной зоны выстраивается в некоторый ряд от чистой открытой литорали до полностью заросшей макрофитами. Роль первичнопродукторов в этом ряду очень различается. В открытой литорали основную, но в целом небольшую, роль играет микрофитобентос, перифитон на минеральных субстратах. В зарослей — высшие водные растения, нитчатые макроводоросли, эпифитон. Органическое вещество, производимое в литоральной зоне, перерабатывается и оседает в основном здесь же, что способствует накоплению детрита, образованию сплавин. Поскольку литоральная зона, как правило, невелика в ширину, основную роль в первичной продукции лимнобиома играет фитопланктон. В пелагической части лимноэкосистемы тесно взаимодействуют четыре биотопических зоны: фотическая и дисфотическая, эпи- и гипolimнион. При пространственном совпадении первого и третьего (как было показано выше), экосистема функционально разбивается на две достаточно обособленные подсистемы.

Общие представления о реобиоме были выражены в нескольких концепциях, которые с некоторыми оговорками могут быть применены и для лимнобиома. Предложенные концепции озерного континуума, экологически трехмерной природы лентических экосистем, их радиальной симметрии являются основой для дальнейших обобщений в лимнологии как одной из областей гидробиологии.

Мегабиология изучает биологические процессы в масштабе миллионов и миллиардов тонн превращения веществ в биогеохимических циклах. Мегабиология рассматривает преимущественно региональные биомы и дает количественную оценку происходящих в них процессов.

Заварзин, 2008, с. 3

МЕГАБИОЛОГИЯ ГИДРОСФЕРЫ

В океане, во всех населенных живыми организмами водах, существует «неразрывная связь мертвой инертной материи и непрерывно изменчивого и химически меняющего мертвую окружающую водную среду живого вещества» (Вернадский, 1923, с. 18). Суть мегабиологии гидросферы не столько в порядках величин, сколько в самом подходе, который восходит к идеям В.И. Вернадского о глобальной роли живого в функционировании биосферы. При рассмотрении глобальных процессов как бы исчезает конкретный организм, популяция, сообщество, речь идет о самых крупных составляющих биосферных процессов. Однако, в основе глобальной оценки лежат вполне определенные частности, например, данные о численности и биомассе организмов на дне участка океана или озера. Другой составляющей глобальной оценки является общее знание закономерностей формирования структуры и функционирования экосистем. Важность и ценность составления биотического баланса экосистемы состоит не столько в установлении роли того или иного элемента экосистемы, трофического уровня, сколько в реальном практическом переходе от «микроуровня» — знания состава, обилия отдельных популяций, экотопических группировок к «мезоуровню» — знанию структуры сообществ и экосистем. Далее обобщения приводят к «макроуровню» — представлениям о типах экосистем, биомах, а затем — на «мегауровне» — о структуре биосферы.

В 1939 г. С.В. Бруевичем была предпринята попытка оценки «распределения живого вещества среди основных групп гидробионтов Каспийского моря» (1939, с. 139), причем была проведена оценка не только статического живого вещества, т.е. запаса биомассы, но и продукции с учетом Р/В коэффициента. Были учтены семь составляющих — от бактерий до морских млекопитающих. Наибольший запас (в сырой массе) составили зообентос — $3 \cdot 10^7$ т, бактерии — $8 \cdot 10^6$ т, рыбы — $6 \cdot 10^6$ т, зоопланктон — $5 \cdot 10^6$ т. Общая масса продуцентов (фитопланктон и фитобентос) — $6,5 \cdot 10^6$ т, то есть около 12,9 % от массы консументов и деструкторов. Годовая продукция фитопланктона составила $1 \cdot 10^9$ т/год, фитобентоса всего — $3 \cdot 10^6$ т/год. Продукция консументов была оценена в $1,35 \cdot 10^9$ т/год, бактерий — $2 \cdot 10^9$ т/год. Улов рыбы составил $1,3 \cdot 10^5$ т/год (сухой вес) или 0,1 % от первичной продукции. Учитывая достаточную точность оценки вылова рыбы и сходство соотношения вылов рыбы/первичная продукция с более поздними данными (Бульон, Винберг, 1981), следует сделать заключение, что оценка первичной продукции верна, а продукция зообентоса и бактерий существенно завышена. Важно отметить, что было определено количество азота и фосфора, изымаемых из экосисте-

мы с выловленной рыбой. Для северного Каспия, на который приходилось 3/4 вылова, эти потери составили существенную долю всего запаса биогенов — 28 % всего минерального азота и 18 % всего фосфора. Таким образом, была сделана одна из первых мегаоценок процессов, происходящих в гидросфере.

В начале 1970-х годов на основе многочисленных локальных измерений и сформировавшихся представлений о биологической структуре океана была проведена оценка общего количества живых организмов в Мировом океане (табл. 8.25).

Из таблицы видно, что биомасса всех животных намного (в 19 раз) превосходит биомассу основных продуцентов. Такое соотношение возможно только при значительной продукции водорослей. Она соответствует 550 Гт (10^9 т) сырого вещества, 110 Гт/год сухого органического вещества и 50 ГтС /год (если принять, что количество воды в водорослях составляет 80 % (Богоров, 1974), а соотношение С : сухое вещество равно 1 : 2,2 (Уиттекер, 1980).

Были изучены и другие параметры (Виноградов, 1990). Первичная продукция мирового океана была оценена в 90—100 ГтС/год, что соответствует 250 Гт кислорода, а деструкция в 100 Гт С/год. Эффективность ассимиляции солнечной радиации составила 0,2 %. Учет донных микроводорослей и макрофитов, а также фотосинтезирующих симбиотрофов добавляет к этой величине 3—5 ГтС/год (около 3—5 % продукции фитопланктона). Первичная продукция суши была оценена в 53 Гт С/год, т.е. вдвое ниже, чем общая продукция океана, но в пересчете на м² величины сопоставимы: в океане 260 гС/год, на суше — 360. Общая продукция хемосинтеза, включая гидротермы и сипы, составляет 0,2—0,5 ГтС/год, т.е. 0,1—0,6 % от продукции фотоавтотрофов. Поскольку фотосинтез идет только в поверхностном слое

Таблица 8.25. Общая количественная оценка живых организмов в Мировом океане в сыром весе (Богоров, 1974)

Группы организмов	Биомасса (Гт)	Продукция (Гт/год)
<i>Продуценты</i>		
Фитопланктон	1,5	550
Фитобентос (макрофиты)	0,2	0,2
<i>Консументы</i>		
Зоопланктон	21,5	53
Зообентос	10	3
Нектон	1	0,2
<i>Редуценты</i>		
Бактерии	0,07	70

океана, на дно в открытых районах океана попадают продукты фотосинтеза, не более 1 % образовавшейся в фотосинтетическом слое органики. Следовательно, основная часть первичной продукции в Мировом океане создается водорослями планктона.

Такая оценка выглядит существенно завышенной относительно данных, полученных по результатам спутникового зондирования и математического моделирования чистой первичной продукции для биосферы в целом (Field et al., 1998). Вернее сказать, для «поверхностной» биосферы, поскольку в этом случае не учитывался хемосинтез в глубинах, в том числе и в гидротермальных зонах. По этим оценкам глобально продукция биосферы составила 104,9 ГтС/год, из них 46,2 % (48,25 ГтС/год) приходится на океан и 53,8 % (56,65 ГтС/год) — на сушу. Средняя продукция на единицу площади поверхности океана в 3 раза ниже продукции на суше — 140 гС/м² · год против 426 гС/м² · год. Если учесть, что большая часть океана представляет собой пространство с продукцией — от 90 до 200 гС/м² · год (<http://marine.rutgers.edu>), то средняя продукция океана в 140 гС/м² в год представляется вполне реальной. По другим оценкам продукция океана несколько ниже (Gregg et al., 2003). Определенные расхождения вполне объяснимы огромными масштабами системы.

Глобальные оценки в различные периоды времени приводят к заключениям, что в гидросфере происходят изменения биогеохимических циклов в биосферном масштабе. Спутниковые исследования распределения хлорофилла в поверхностных слоях океана показывают, что в настоящее время по сравнению с 1980-ми годами мировая годовая первичная продукция океана сократилась на 6 % (Gregg et al., 2003). По данным двух систем контроля (*Costal Zone Color Scanner — CZCS*) в 1979—1986 гг. продукция составляла 45,3 ГтС/год, а по другим данным (*Sea-viewing Wide Fil-of-view Sensor — SeaWiFS*) в период 1997—2002 гг. — 42,5 ГтС/год. Таким образом, 6 % — это 2,7 ГтС/год, что равно снижению поступления в гидросферу и атмосферу более 6 Гт/год кислорода. Важно отметить, что в разных районах океана эти процессы происходили неодинаково. На 89 % площади океана, в основном в высоких и умеренных широтах, продукция снизилась в среднем на 6,4 %, а в северной и тропической областях Индийского океана, экваториальной Атлантике наоборот, продукция увеличилась на 9,7 %. В последнем регионе повышение продукции на 0,15 Гт/год произошло, вероятно, за счет стока реки Конго. Во всяком случае, область возрастания продукции расположена вблизи устья реки. В целом же для океана баланс прибыли и убыли отрицательный. Снижение продукции объясняют глобальными изме-

нениями климата. Так, в высоких северных широтах средняя температура повысилась на $0,2\text{ }^{\circ}\text{C}$, в антарктических водах основным фактором снижения продукции является усиление ветрового воздействия. В южной Пацифике снижение продукции на $0,5\text{ ГтC/год}$ связано со снижением почти на 35% поступление с осадками ионов железа (Gregg et al., 2003). Оценка продукции в масштабах планеты имеет большое практическое значение. Продукция nekтона, в частности, промысловых рыб была оценена В.Г. Богоровым в 100 Мт/год или $0,02\%$ от первичной продукции. В настоящее время промысел морских рыб составляет около 70 Мт . Таким образом, порог продуктивных возможностей океана очень близок. По оценкам В.В. Бульона и Г.Г. Винберга (1981) относительный вылов рыбы составляет $0,01\text{—}0,02\%$ первичной продукции Мирового океана.

Определяющим для биосферы является цикл органического углерода, в геологическом времени полностью преобразовавший состояние поверхностных оболочек Земли (Заварзин, 2003). Движущей силой цикла органического углерода служит энергия Солнца, использованная фотоавтотрофами. Океан играет ключевую роль в общем круговороте углерода в биосфере. Установлено, что в целом на акватории, например, Тихого океана, преобладает поглощение CO_2 и океан забирает из атмосферы $3,3\text{—}4,2\text{ Гт CO}_2$ в год, что составляет около половины всего поглощаемого CO_2 (Виноградов, 1990). Однако, имеются и области эмиссии, выделения углекислого газа в атмосферу. В эстуариях рек Европы, например, биологические и биогеохимические процессы протекают таким образом, что парциальное давление CO_2 в воде выше, чем в атмосфере, т.е. формируется поток газа из толщи воды, который составляет от $0,1$ до $0,5$ моль на $\text{м}^2/\text{сутки}$ (Frankignoulle et al., 1998). Все крупнейшие эстуарии (Рейна, Эльбы, Темзы, Шельда и др.) поставляют в атмосферу от 30 до 60 МтC/год , что составляет от 5 до 10% антропогенной эмиссии CO_2 в Западной Европе.

Живое вещество распределено в океане весьма неравномерно. Различия в относительных показателях биомассы зообентоса в океане различаются в тысячу раз (от менее чем $0,2\text{ г/м}^2$ в глубоководной зоне до 200 г/м^2 в среднем в шельфовой), с учетом площади зон дна океана значение общей биомассы глубоководного бентоса совершенно незначительно (табл. 8.26).

Гидробионты включают в биотический круговорот огромное количество вещества. В процессе первичной продукции в океане в течение года потребляется 4 Гт азота, 500 Мт фосфора, $1,2\text{ Гт}$ железа, в зоне фотосинтеза находится всего около 1 Гт азота, т.е. все запасы этого элемента не менее 4 раз за год проходят биологические циклы (Богоров, 1974).

Биомасса гидробионтов обладает гигантским запасом энергии, по оценкам В.Г. Богорова (1974) энергосодержание всего зоопланктона океана составляет $45 \cdot 10^{15}$ Дж, зообентоса — $19 \cdot 10^{15}$ Дж. Органическое вещество терригенного характера поступает в океан с речным стоком, который составляет около 1 Гт С/год. Однако подавляющая часть органического терригенного вещества остается вблизи берега на эстуарных гидрофронтах, в открытый океан попадает не более 0,5 Гт С/год, т.е. 0,5 % первичной продукции (Виноградов, 1990).

Оценка процессов на мегауровне чрезвычайно важна для внутренних морей, очень интенсивно используемых человеком. Так, на основании спутниковых данных о концентрации хлорофилла, установлено, что средняя величина годовой первичной продукции в Черном море составляет 150 гС/м² · год или 61 МгС для всей акватории (Финенко, 2010). Объем внутренних водоемов по разным источникам составляет от 180 тыс. км³ — только озера (Китаев, 2007) до 280 тыс. км³ — озер и водохранилищ — 4000 км³ (Львович, 1974). Площадь континентальных водоемов оценивается в 2 млн. км² (Алимов, 1989). Если принять среднюю глубину внутренних водоемов суши за 100 м (Узунов, Ковачев, 2002), то площадь водоемов, в первую очередь озер, составит $1,84 \cdot 10^{12}$ м², т.е. около 2 млн. км². Оценить среднюю продукцию довольно трудно, поскольку она сильно зависит от широтного расположения водоемов, их морфометрии (Алимов, 2000) и здесь существует немало разногласий. Средняя первичная продукция колеблется от 0,28 гС/м² · сут. в водоемах зоны тундры до 1,11 гС/м² · сут. в зоне смешанных лесов в Европе (Китаев, 2007). Продукция в водоемах различных климатических зон и широт различается более, чем в 1000 раз (от 8 до 9900 ккал/м² · год (Алимов, 2000) или 33,5 — 41449,3 кДж/м² · год. Принимая соотношения между энергетическими единицами, данные по калорийности организмов (Богоров, 1974; Алимов, 1989), соотношение между сухой массой и содержанием углерода (Уиттекер, 1980) получаем, что средняя продукция в водоемах составляет 6308 г сырого вещества

Таблица 8.26. Биомасса зообентоса в глубинных зонах океана (по Богоров, 1974)

Глубина, м	% от общей площади океана	Средняя биомасса, г/м ²	% биомассы от общего запаса в океане	Масса, Мт
0—200	7,6	200	82,6	8260
200—3000	15,3	20	16,6	1660
>3000	77,1	<0,2	0,8	80
Общая масса				10000

на $\text{м}^2 \cdot \text{год}$ или $573,4 \text{ гС/м}^2 \cdot \text{год}$. (Для сравнения — в белорусском оз. Дривяты продукция фитопланктона $1200 \text{ ккал/м}^2 \cdot \text{год}$ (Винберг, 1970) или $5024 \text{ г сырого вещества/м}^2 \cdot \text{год}$). Общая первичная продукция планктона внутренних водоемов составит $1,05 \cdot 10^{15} \text{ гС/год}$ (ПгС/год). Площадь десяти самых крупных озер Земли составляет 423 тыс. км^2 или 22,2 % от принятой общей площади. В этих озерах именно фитопланктон создает основную массу первичной продукции. В менее крупных озерах и водохранилищах достаточно высока роль высших растений, перифитона и бентоса. Роль макрофитов в общей первичной продукции в среднем оставляет более 20 %, роль перифитона может быть еще большей (Алимов, 1989). Видимо, значения, полученные для небольших водоемов можно увеличить на 40 %. Таким образом, общая продукция водоемов суши составит 1,38 ПгС/год. Это составляет 2,8 % продукции океана или около 1% продукции всей биосферы. По другим оценкам (Алимов, 1989) общая продукция внутренних водоемов составляет 0,5 Пг/год сухого вещества или 0,2 ПгС/год. Однако для расчетов была взята величина средней продукции $114 \text{ гС/м}^2 \cdot \text{год}$ (250 г сухого вещества).

Эти две оценки можно сопоставить с выловом рыбы, который составляет во внутренних водах около 8 Мт/год (Болтачев, 2007). Если принять значение первичной продукции 1,38 ПгС/год (15180 Мт сырого вещества/год), то ее отношение к вылову рыбы составит 0,05 %. Если принять первичную продукцию за 0,2 ПгС/год, то такое соотношение составит 0,28 %. Для озер и водохранилищ приводится соотношение вылова рыбы и первичной продукции планктона составляет 0,1—0,3 % (Бульон, Винберг, 1981). Таким образом, еще раз подтверждается практическая важность глобальных оценок. Если показатель продукции в первом случае не завышен, хотя была определенным образом учтена продукция непланктонных растений, то имеется определенный «резерв» освоения продуктивности водоемов. Если принимать вторую оценку, то потенциальные возможности внутренних водоемов можно считать исчерпанными, для увеличения объема вылавливаемой рыбы необходимо расширять деятельность в области аквакультуры, поскольку в этом случае соотношение продукции и вылова рыбы может достигать 2 %.

Оценка продукции гидросферы показывает, что она практически равна продукции экосистем суши. Невысокая доля продукции внутренних водоемов объясняется их небольшими объемом и площадью, однако роль ее для человека очень существенна. В мегабиологии не могут быть применены методы прямых измерений, выводы базируются на расчетах, где оперируют данными о локальных процессах,

поэтому накопление сведений о частных явлениях в гидросфере является очень важным звеном для глобальной оценки роли живого вещества гидросферы в биосферных процессах.

Одна из задач гидробиологии совпадает с задачами мегабиологии биосферы (Заварзин, 2008) — исследование глобальных процессов на уровне биомов. Именно на уровне комплексов сходных по основным характеристикам экосистем — биомов — целесообразно проводить глобальные оценки.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ БИОГЕОЦЕНОЛОГИЯ ГИДРОСФЕРЫ И СУШИ (СРАВНЕНИЕ ХАРАКТЕРА ЭКОСИСТЕМ)

Жизнь зародилась в воде и прошла многомиллионнолетний путь эволюции до того, как появились первые биоценозы атмобионтных организмов. Принцип единства биосферы заставляет нас рассматривать гидробионтные и атмобионтные экосистемы как в эволюционно-временном, так и пространственном взаимодействии. Сравнительные оценки позволяют лучше понять и особенности организации водных экосистем.

Качественные и количественные различия факторов среды для гидро- и атмобионтов велики и достаточно очевидны. Следует подчеркнуть такую особенность гидросферы, в большей степени галосферы, как ее значительную пространственную и временную стабильность. Л. А. Зенкевич (1967) среди важнейших физических и химических факторов выделяет «типичные, особенно для больших глубин океана, однообразие и устойчивость факторов среды на больших пространствах» (с. 523). Основой постоянства условий в океаносфере является ее большой объем. Высокую устойчивость температуры определяет высокая теплоемкость воды.

На суше основным биокосным веществом является почва, относительно тонким слоем покрывающая биологически инертные минеральные породы. Совершенно иная картина в гидросфере.

...описывая, каким образом растения, беспозвоночные и позвоночные покинули море, мы употребляем выражение «завоевание суши», лучше было бы назвать этот грандиозный этап в эволюции адаптацией к воздуху.
Коуэн, 1982, с. 94

«Вся толща вод морей и океанов является, так же как и поверхностный слой донных отложений, биокосным телом. Только двум природным телам — почве и воде водоемов — присущи свойства обеспечивать процессы продуцирования, но только в почве этот слой составляет примерно один метр, а в море в среднем 4000 м, но может достигать 11 000 м» (Зенкевич, 1967, с. 526).

С относительно тонким слоем почвы связан и «слой живого вещества» (Лавренко, 1964) наземных продуцентов, толщиной не более нескольких десятков метров. В море растительный покров дна развит только в верхней литорали

на относительно небольшой площади дна. Только в мелко-водных озерах, водохранилищах, некоторых типах водотоков укореняющиеся и прикрепленные к донному субстрату автотрофы играют заметную роль в продукционных процессах. В океане, морях и большинстве пресных водоемов ключевую роль в процессах продуцирования органического вещества играют микроводоросли планктона. Мощность трофогенного слоя достигает многих десятков метров и ограничивается глубиной проникновения солнечного излучения в диапазоне волн, эффективных для фотосинтеза. В глубинах моря в больших количествах накапливаются минеральные биогенные элементы. При устойчивом подъеме глубинных вод (зоны апвеллинга) наблюдается значительное повышение продукционных процессов. В наземных биогеоценозах запас биогенов, как правило, очень невелик. Такие высокопродуктивные биоценозы, как тропический дождевой лес работают что называется «с колес», т.е. минерализация органического вещества и потребление биогенов происходит очень быстро, при почти полном отсутствии отложения биогенных элементов в почве. Однако, при количественно существенно различающихся характеристиках, процессы продуцирования, потребления органического вещества и минерализация принципиально сходны в любых экосистемах.

На суше биомасса растений во много раз больше биомассы животных. В водной среде, как правило, соотношение обратное. Общая биомасса фитопланктона мирового океана почти в 20 раз меньше биомассы животного населения (Винберг, 1967; Богоров, 1974). Это не нарушает, однако, правила энергетической пирамиды, поскольку, несмотря на малую биомассу, фитопланктон дает большую продукцию, непрерывно потребляемую зоопланктоном, рыбами.

В начале трофических цепей большинства наземных биоценозов находятся фотоавтотрофные организмы. Исключения достаточно редки, например, экосистемы пещер, где органическое вещество, потребляемое первичными консументами имеет аллохтонное происхождение. В океане афотическая зона, где отсутствуют фотоавтотрофы, огромна, немногим меньше площади всего мирового океана. При средней глубине Мирового океана около 4000 м, глубина обитания фотоавтотрофов не превышает 200 м. Гетеротрофные организмы в афотических зонах водоемов полностью (за небольшим исключением, в связи с процессами хемосинтеза) зависят от получения органического вещества из фотической зоны. Биоценозы абиссали и ультраабиссали характеризуются низкой продуктивностью и относительно небольшим видовым богатством. Исключения составляют сообщества глубоководных гидротерм, в основе веществен-

но-энергетического потока которых лежат процессы хемосинтеза и симбиотрофия. Именно поэтому Г.Г. Винберг приходит к выводу, что «...большая часть океана, а, следовательно, и большая часть нашей планеты занята сообществом гетеротрофных организмов, нуждающихся в притоке органического вещества» (1967, с. 538).

В целом, благодаря транспортной функции водной среды, чисто гетеротрофные биоценозы широко распространены в гидросфере. В континентальных водоемах при обычно низкой прозрачности воды, олигофотическая зона, где фотосинтезирующие растения не играют существенной роли в трофике всего сообщества, может располагаться уже на глубине нескольких метров. К такого же рода биоценозам следует отнести биоценозы искусственных технических систем (закрытые водоводы, системы водоснабжения), подземные водотоки и другие. Некоторые небольшие водоемы и практически все водотоки, сильно затененные наземной растительностью, также в значительной мере зависят от аллохтонного органического вещества, в том числе и наземного происхождения.

В структуру наземных биоценозов входят консорции — устойчивые группировки организмов с популяцией эдифицирующего вида в центре, как правило — автотрофного. В водных биоценозах существуют консорции как автотрофные, так и гетеротрофные. Основой водных консорций чаще всего бывают седентарные организмы. Эфаптобионтность многих гетеротрофов — также черта, характерная для водных биоценозов. Роль растительной части биоценозов суши чрезвычайно велика, не только в трофо-энергетическом аспекте, но и в топическом. Это позволило С.Н.Сукачеву (1967) связать выделение границ биоценозов с границами фитоценозов. Определенная однородность фитоценоза является показателем однородности условий биотопа. В биогидроценозах ситуация более сложная и в первом приближении можно говорить о трех вариантах индикации биоценозов: по растительной части биоценоза (макрофиты литорали); по животной части (коралловые рифовые биоценозы, конгрегации прикрепленных двустворчатых моллюсков) и по однородности собственно топических условий (пелагические биоценозы).

«В морской среде, за пределами верхней эфотической зоны, преобладает полная разобщенность животного населения от растительных ассоциаций. 99 % биогеоценозов водной массы океана существуют без непосредственного контакта с живой растительностью, которая сосредоточена только в самой поверхностной зоне, составляющей ничтожно малую часть всего объема океана — не более 2 %» (Зенкевич, 1967, с. 532).

Очень существенное и важное отличие биогидроценозов (в особенности морских) от наземных заключается в том, что в морях, океанах, пресных водах многие миллиар-

ды живых организмов, огромные массы живого вещества, как полагал Л.А. Зенкевич (1967), около одной трети от их общего количества в мировом океане — 10 млрд. т, пребывают в сложной системе постоянных миграционных вертикальных и горизонтальных перемещений. Определенную долю этой массы организмов составляет ларватон — личиночные стадии гидробионтов. В водных биоценозах вообще широко распространено явление амфибионтности, когда на разных стадиях онтогенеза организмы представлены различными экоморфами, обитают в различных биотопах и занимают совершенно разные экологические ниши. Население гидросферы, состав биогидроценозов не только в таксономическом, но и в экоморфном плане гораздо богаче наземных биоценозов. Таким образом, в водных биоценозах число занимаемых экологических ниш больше, чем число существующих видов, поскольку взрослые и личиночные стадии занимают различные местообитания, различаются по трофическим потребностям.

Важно подчеркнуть постоянство и целостность взаимосвязей наземных и водных экосистем. Выход водных организмов на сушу не мог происходить как процесс, свойственный отдельным видам. Атмосфера могла формироваться так же как и гидробиосфера сразу как достаточно сложная система.

«Можно предполагать, что выход в воздушную среду осуществлялся биоценозическими комплексами хотя бы целыми простого типа, но вероятно уже в триединстве микробного, растительного и животного компонентов, с основными характерными особенностями биологических цикловых связей продуцентов, консументов и редуцентов. Возможно, что в какой-то степени этим объясняется при огромных различиях двух сред обитания и их населения столь же разительное сходство биогеоценозических свойств и структурных связей трех групп организмов в обеих средах» (Зенкевич, 1967, с. 523).

При всех различиях, атмобионтные и гидробионтные экосистемы тесно взаимно связаны. Огромное их разнообразие объединяется в ограниченное количество биомов, система которых и представляет собой живой покров Земли. Взаимосвязи между экосистемами определяются постоянными потоками органических и неорганических веществ, в преобразовании которых ключевую роль играют живые организмы, потоком активно или пассивно мигрирующих живых организмов, переносом продуктов фотосинтеза в дисфотические зоны.

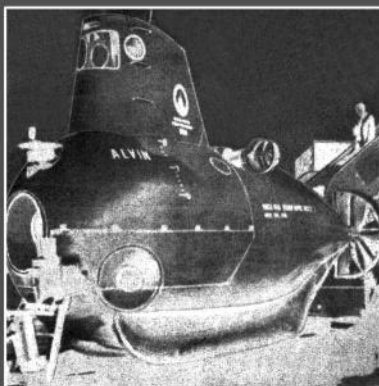
Экосистемы, которые входят в различные биомы гидросферы и суши, разнообразны, различны, однако имеют сходство в основных своих признаках и взаимосвязях. Нет коренных фундаментальных различий между экосистемами гидросферы и суши. Единство биосферы поддерживается именно этой конвергентностью, обеспечивающей тес-

ную связь всех элементов её живой системы. Фундаментальные свойства экосистем — способность получать и трансформировать поступающую извне энергию, создавать в циклических процессах взаимосвязей со средой органическое вещество, сложнейшим образом дифференцированное в отдельных организмах, всегда ассоциированных в различные биотические системы вплоть до живого вещества планеты — является основой функционирования биосферы. Условия в различных областях планеты разнообразны, различна история формирования жизни в этих областях, поэтому существует огромное число способов связей между биотическими системами и средой.

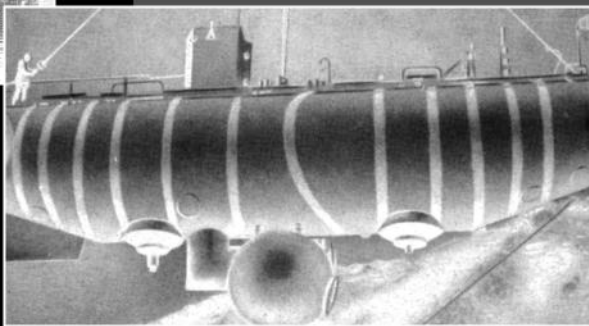
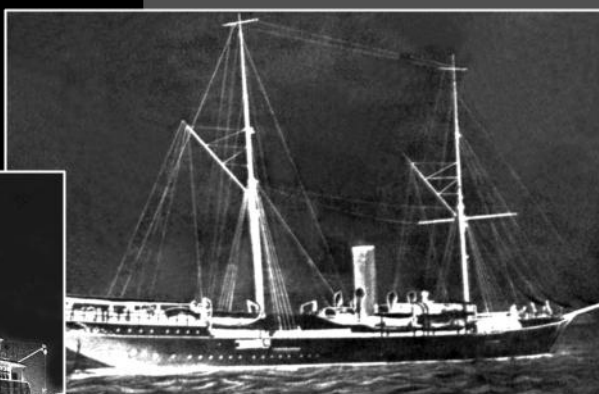
Процессы дифференциации неизбежно должны быть комплементарны процессам интеграции, конвергенции. Именно поэтому конструктивной представляется концепция биома — совокупности конвергентно сходных экосистем. Физическая связь локальных экосистем в биомах различна, стоит лишь сравнить континуум экосистем пелагического биома и островные экосистемы гидротермального или биогермового биомов. Однако в систему биосферы экосистемы входят в своем функционально-структурном единстве в составе биома.

Исследование не только отдельных экосистем, их типизация, но, что важнее — их совокупностей в составе биомов гидросферы, взаимосвязей между биомами и роли их в биосферных процессах является одной из ключевых областей гидробиологии.

Часть
9



Очерк
истории
гидробиологии



*Мнения наши перерастают одно в другое:
первое служит стеблем для второго,
второе для третьего.*

*Так мы и поднимаемся со ступеньки
на ступеньку. И получается, что тому,
кто залез выше всех, часто выпадает
больше чести, чем он заслуживает,
ибо, взобравшись на плечи предыдущего,
он лишь чуточку возвышается над ним.*

М. Монтень. Опыты

Знания о гидробионтах, жизни в гидросфере, во всяком случае в ближайшем водном окружении человека — реках, озерах, побережье морей, накапливались с глубокой древности. Археологические раскопки показали, что в бассейнах крупных европейских рек в палеолите (40—10 тыс. лет назад) добывали около 20 видов рыб, в эпоху бронзы (6—5 тыс. лет назад) постоянно добывали не менее 50 видов рыб (Козлов, 2002). Очевидно, что успех добычи был связан со знаниями о распространении, местах обитания, периодичности размножения объектов рыболовства. В античные времена область знаний о водных организмах значительно расширилась. В трудах Аристотеля описаны десятки гидробионтов. В этот период расширился круг добываемых продуктов и материалов из водоемов.

Предыстория гидробиологии развевывалась медленно, поскольку водная среда была и оставалась малодоступной для человека. Великие плавания Магеллана, Колумба XV—XVI вв. открыли новые земли, дали новые сведения о наземном животном и растительном мире, но мало добавили к сведениям о жизни в воде. Тем не менее, к началу XIX в. объем знаний о гидробионтах, некоторых закономерностях их жизни был уже довольно солидным. Значительно возросли технические возможности. В частности, изобретение микроскопа дало возможность открыть и исследовать новый, микроскопический, мир организмов и в первую очередь гидробионтов. Жизнь людей всегда была сильно связана с водными ресурсами и обитающими в воде организмами. Увеличение народонаселения, интенсификация производства породили новые проблемы, с которыми ранее общество не сталкивалось в таких широких масштабах.

Рассматривая исторические аспекты развития гидробиологии, С.А. Зернов (1949) указал три пути, способствовавшие становлению этой науки. Один из них был вызван необходимостью исследований проблем снижения вылова рыбы, поскольку «при современных орудиях лова оказывались исчерпаемыми даже пищевые запасы моря, которые прежде казались неисчерпаемыми» (с. 9). Другой путь был связан с загрязнением «фабричными и городскими отбросами пресноводных и морских акваторий», необходимостью не только исследовать эти процессы в аспекте их влияния на жизнь водоемов, но и разработать конкретные рекомендации по воспроизводству чистой воды. И, наконец, еще один путь — «развитие морских и пресноводных биологических станций», работа ученых на которых приводила от частных исследований отдельных биологических объектов к исследованию жизни в водоеме и жизни водоема. Эти предпосылки развития гидробиологии как науки сложились относительно поздно, во второй половине XIX века, поэтому, считал С.А. Зернов, «понятно и позднее обособление гидробиологии как теоретической науки, вызванное проявив-



К. Бэр (1792—1876)

шимися трудностями жизни» (с. 9). Г.Г. Винберг (1975) отмечал, что до конца XIX века гидробиология еще не была четко определившейся наукой. Основными предпосылками формирования гидробиологии А.С. Константинов (1986) считает практические потребности (снижение запасов продуктов моря и пресных вод, загрязнение водоемов), создание биологических станций, но также разработку новых методов исследований, в частности количественного сбора гидробиологического материала, расширения экспедиционных исследований и создания различных ассоциаций исследователей.

Никак не умаляя роли жизненных потребностей человека в формировании наук, все же отметим что одним из важнейших факторов формирования гидробиологии, как и других фундаментальных биологических наук, была ее связь с естественной историей, в основе которой лежал принцип описательности, как можно более широкого взгляда на многообразие мира. С конца XVI до начала XVII вв. биология в целом была описательной. В начале XVII в. число известных (в основном наземных) растений и животных достигло такой величины, что возникла необходимость в их классификации. Отсутствие технических и методических возможностей исследования и описания жизни в гидросфере способствовало существенному перевесу знания о жизни на суше. Если XVII—XVIII вв. для биологии были эпохой классификации (Эпштейн, Грешнер, 1997), то для гидробионтной части населения Земли, по сути, только начиналась эпоха описания.

Практические потребности приводят к созданию новых, более совершенных технологий, фундаментальная же наука основана на свойственной человеку потребности познания окружающего мира и себя в этом мире. Несомненно, что оба эти направления интеллектуальной и практической деятельности неразрывно связаны, хотя бы в силу своей антропоцентричности.

В первой половине XIX в. гидробиологические наблюдения и исследования проводились «попутно» с другими. Так, Ч. Дарвину в кругосветной экспедиции (1831—1836 гг.), наряду с богатыми коллекциями наземной флоры и фауны, при минимальных технических возможностях удалось собрать богатую коллекцию усонюгих раков, установить глубину распространения живых кораллов, обосновать гипотезу формирования коралловых рифов. И. Мюллер в 1845 г. изучал пелагических личинок иглокожих, используя примитивную планктонную сеть. Уже в 1848 г. Э. Форбс при драгировании в Эгейском море устанавливает, что обилие жизни закономерно снижается с глубиной. Начинаются поиски «глубинной границы жизни» в море. Внимание ученых к этому вопросу, среди прочего, привлек факт наход-



А. Мильн-Эдвардс (1800—1885)



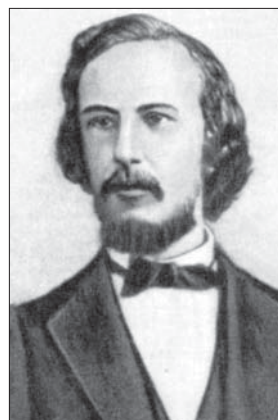
К. Мёбиус (1825—1908)

дения многочисленных животных на телеграфном кабеле, поднятом в Средиземном море с глубины около 2000 м. Предпринимаются попытки обобщения полученных данных и выдвигаются предположения о границах жизни в океане. В 1859 г. Э. Форбс проводит такую границу на глубине 550 м. Далее, благодаря исследованиям многих экспедиций, зона жизни все более расширялась, однако в связи с колоссальными техническими сложностями глубоководных исследований, потребовалось около 100 лет, чтобы доказать обитаемость океана на всех глубинах.

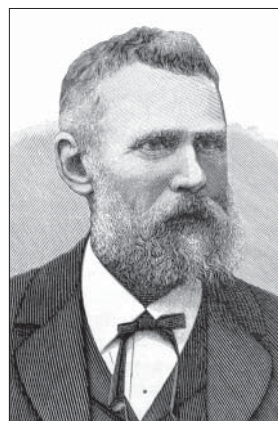
Огромное значение в становлении и развитии гидробиологии сыграли многочисленные научные экспедиции в конце XIX — начале XX вв. Начало последовательным научным океанографическим, в том числе и гидробиологическим исследованиям было положено экспедицией на корвете «Челленджер» (21.12.1872—25.05.1876) под руководством профессора Эдинбургского университета С. Томсона. Дата начала работы на первой станции — 30 декабря 1872 г. — считается днем рождения океанографии. За несколько лет работы этой экспедиции в Атлантическом, Индийском и Тихом океанах были проведены обширные исследования, в том числе отбор гидробиологических проб на 300 глубоководных станциях. Представители донной фауны были добыты с глубин более 5700 м. Стало очевидным, что Мировой океан обитаем на очень больших глубинах и на всей акватории. Огромный материал в виде «Отчетов о научных результатах путешествия «Челленджера», под редакцией С. Томпсона и Д. Мюррея был опубликован в 1880—1895 гг. Только описание Э. Геккелем более 4000 новых видов фораминифер заняло 3 тома отчетов. В 1874—1876 гг. состоялась кругосветная экспедиция немецкого корвета «Газель», во время которой были обнаружены глубоководные пелагические животные.

Практическая потребность в оценке рыбных запасов определила необходимость проведения научно-промысловых экспедиций. С начала 1850-х годов на Каспии работала Научно-промысловая экспедиция по изучению рыболовства и рыбных запасов под руководством К. Бэра и Н. Данилевского. В 1895 г. — экспедиция в Азовском море под руководством А.А. Остроумова для изучения рыболовства и рыбных запасов.

Позднее начали снаряжать специализированные гидробиологические экспедиции. Так, в 1887 г. были проведены первые специальные исследования глубинного распределения планктона в тропической области Тихого океана экспедицией американского судна «Альбатрос» под руководством А. Агассица. В 1889 г. осуществлена первая попытка траления на глубине более 6000 м в экспедиции судна «Альбатрос» (желоб Тонга). В 1889 г. работа немецкой экс-



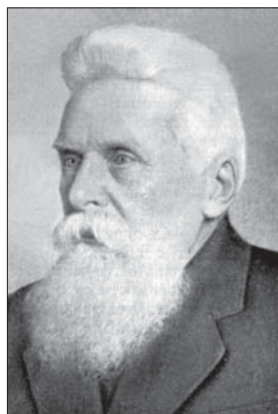
Э. Геккель (1834—1919)



Ф.А. Форель (1841—1912)



Е.А. Бердж (1851—1950)



*Н.М. Книпович
(1862—1939)*

педиции на судне «Националь» была сосредоточена преимущественно на исследовании планктона, В. Гензен впервые широко применил количественные методы его изучения. В этом же году был начат целый цикл экспедиций под руководством Н.М. Книповича на судне «Андрей Первозванный» в Баренцевом море.

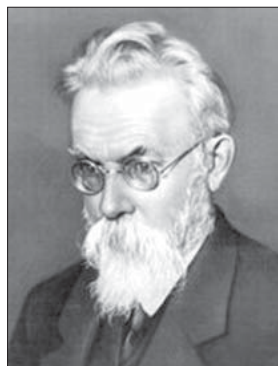
Исследования, проведенные в период «глубомерных» экспедиций на Черном море (1890—1891), показали существование уникального явления — сероводородной зоны в этом морском бассейне, позволили обнаружить течения в проливе Босфор. В 1898—1899 гг. состоялась немецкая глубоководная экспедиция под руководством К. Хуна на судне «Вальдивия». Были проведены сборы планктона на глубинах до 5000 м в Атлантике и Индийском океане.

В период между двумя мировыми войнами число крупных морских экспедиций существенно сократилось. Хотя и в этот период следует отметить такие исследования, как изучение планктона и крупномасштабную оценку его обилия в океане Г. Гентшелем по материалам экспедиции на немецком судне «Метеор» в 1925—1928 гг.

После второй мировой войны морские экспедиционные исследования, особенно в СССР, приобрели характер не единичных экспедиций, а плановых исследований. Так, знаменитое научно-исследовательское судно «Витязь» Института океанологии АН СССР, вступившее в строй в 1949 г., совершило более 30 экспедиционных рейсов в различные регионы Мирового океана, в экспедициях были осуществлены многочисленные глубоководные траления. Следует отметить также экспедиции на датском судне «Галатя» в 1951—1952 гг., в ходе которых были проведены исследования абиссальной фауны, обнаружены глубоководные реликтовые организмы, проведено определение первичной продукции в океане.

Без экспедиционных исследований не могли обойтись и при изучении континентальных вод, особенно озер, водохранилищ на крупных реках. Так, в 1920—1930-е годы Я.В. Ролл неоднократно проводил экспедиции на Днепре. В 1920-е годы были такие экспедиции на Волге под руководством А.Л. Бенинга, а в 1930—1940-е — под руководством В.И. Жадина. Большое значение для развития лимнологии в начальный период имели результаты экспедиции 1928—1929 гг. А. Тинемана и Ф. Руттнера на озера Зондских островов.

Практически все научные центры, выполняющие исследования на внутренних водоемах, имели свой научный флот. Так, в Институте гидробиологии НАН Украины с 1939 по 2008 гг. насчитывалось 14 различных судов. В 1960—1980-е годы ежегодно на судах «Академик Вернадский», «А.В. Топачевский», «Студент» и др. проводились комплексные экспедиции по всему каскаду днепровских водохранилищ.



*В.И. Вернадский
(1863—1945)*



С.А. Зернов (1871—1945)

Институт биологии внутренних вод РАН проводил исследования на волжских водохранилищах на своих судах, в частности на судне-лаборатории «Академик Топчиев».

Особое место в истории гидробиологии занимает период начала применения водолазной техники и глубоководных аппаратов, которые дали возможность исследователям работать непосредственно в водной среде. Еще в 1844 г. известный зоолог, профессор Сорбоннского университета А. Милн-Эдвардс использовал водолазное снаряжение для наблюдения и сбора морских животных. Изобретение Ж.И. Кусто и Э. Гайаном в 1943 г., а затем широкое распространение автономного дыхательного аппарата на сжатом воздухе с автоматическим регулированием давления — акваланга — сделало возможным проведение наблюдений и исследований в самой населенной части гидросферы — до глубины 40—50 м.

Эра глубоководных обитаемых аппаратов была открыта в 1932 г. погружением В. Биба и О. Бартона в батисфере в районе Бермудских островов на глубину около 400 м, а затем почти на километровую глубину. Им впервые удалось непосредственно наблюдать глубоководных рыб и неравномерное распределение океанического планктона по глубине. Был необходим автономный глубоководный обитаемый аппарат (ГОА). Первый батискаф «FNRS» был построен в 1948 г. швейцарским инженером и ученым Огюстом Пикаром с расчетной глубиной погружения около 4000 м. В 1960 г. Ж. Пикар (сын О. Пикара) и лейтенант ВМС США Д. Уолш на батискафе «Триест» достигли дна Марианского желоба, погрузившись на 10 915 м. В 1962 г. французский батискаф «Архимед» совершил погружение на глубину более 9000 м в одном из желобов Тихого океана. Огромную роль в исследовании открытых в 1977 г. гидротермальных глубоководных экосистем сыграли такие ГОА, как американский «Алвин» (постройка 1964 г.), канадский «Пайсис» (постройка 1975 г.), советский «Мир» (постройка 1987 г.). Глубоководные аппараты неоднократно использовались для исследования оз. Байкал.

Совершенно справедливо С.А. Зернов указывал на большое значение для становления гидробиологии биологических станций, организованных на морском побережье или на внутренних водоемах. Такие выдающиеся естествоиспытатели как Н.Н. Миклухо-Маклай и А. Дорн еще в 1860-е годы считали необходимым создание широкой, на многих морях всего мира, сети биологических станций¹. Как правило, изначально они не были чисто гидробиологическими. Так, первая в мире морская биологическая станция, создан-



Ч. Джудей (1871—1944)



А. Тинеман (1882—1960)

¹ Кроме того, что Н.Н. Миклухо-Маклай был инициатором создания Севастопольской биологической станции, он же создал в 1878 г. морскую биологическую станцию близ Сиднея в Австралии (Юрахно, 2007)



*С.Н. Скадовский
(1886—1962)*



Я.В. Ролл (1887—1961)

ная в 1859 г. В Костом на атлантическом побережье Франции, носила название «Лаборатория морской зоологии и физиологии». Первая в России Севастопольская морская биологическая станция была организована в 1871 г. Одновременно в Германии и в России в 1891 г. были организованы первые биологические станции на озерах. Одна из них на озере Плен в Северной Гольштинии, вторая — на оз. Глубоком в Московской области. Российской станцией заведовал тогда еще молодой, 20 лет, С.А. Зернов. Немецкая станция долгие годы работала по руководством известного гидробиолога О. Захариаса. В 1894 г. на р. Иллинойс в США была организована первая речная станция. В России речная Волжская биологическая станция была организована в 1900 г. в Саратове. По инициативе Биологической комиссии при Киевском обществе любителей природы на средства проф. Н.А. Кеппена в 1909 г. в Киеве была создана Днепровская биологическая станция. Далее были созданы многочисленные станции на атлантическом побережье Америки и Европы, на побережье Средиземного моря и на Черном море, на озерах Байкал, Нарочь и других водоемах. К 1897 г. в мире насчитывалось 66 морских и пресноводных биостанций, 13 из которых находились во Франции. В начале XXI в. в бассейне Атлантического и Тихого океанов насчитывается 165 морских биологических лабораторий, станций и институтов, из которых 37 — в Средиземноморье, 79 — в Атлантике, 49 — в бассейне Тихого океана (Юрахно, 2007).

Многие из биологических станций стали современными научными центрами, напр., Вудс-Холлский океанографический институт, Плимутская морская биологическая лаборатория, Лимнологический институт СО РАН, Институт гидробиологии НАН Украины, Институт биологии южных морей НАН Украины, Институт биологии внутренних вод РАН и другие.

Проблема чистой воды, одна из важнейших в жизнеобеспечении человека, также имела непосредственное отношение к развитию гидробиологии. В 1858 г. произошла одна из первых крупных антропогенных экологических катастроф, получившая название «Великое зловоние» (англ. — The Great Stink). Жарким летом в Лондоне в отсутствие централизованной канализации произошло катастрофическое загрязнение Темзы и прилегающих территорий бытовыми и промышленными отходами. В 1850—1870 гг. появляются исследования и публикации, посвященные исследованию населения вод с разной степенью загрязнения. В 1898 г. К. Мец опубликовал списки организмов, обитающих в более и менее загрязненных водах. В качестве показателей чистоты вод он предложил обитателей холодных вод горных ручьев, к индикаторам загрязнения отнес организмы, достигающие высокой численности в сточных водах. Таким образом, было

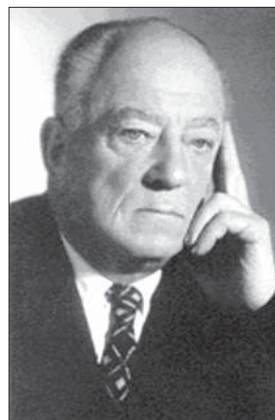
положено начало целому направлению санитарной гидробиологии — биологической индикации загрязнения воды. Ключевую роль в развитии этого направления сыграли работы ботаника Р. Кольквитца и зоолога М. Марссона, в которых в начале XX в. они предложили понятие сапробности и опубликовали обширные списки индикаторных растительных (1908) и животных (1909) гидробионтов. Впоследствии эти списки дополнили Г.И. Долгов и Я.Я. Никитинский в 1927 г., М. Зелинка и П. Марван в 1961 г. В 1973 г. чешский гидробиолог В. Сладечек опубликовал существенно дополненный список организмов-индикаторов сапробности — более 2000 видов, а также разработал уточненную шкалу сапробности. В 1950-е годы, в связи с развитием сети водоохранного контроля, становится очевидной необходимость поиска более простых, пригодных для оперативного мониторинга методов биоиндикации. Важную роль в создании современных подходов к биоиндикации сыграли работы Ф. Вудивисса, который, на основании анализа богатого материала, собранного при контроле качества воды в бассейне р. Трент, разработал биотический индекс. Так были разработаны методы биологической индикации, положенные в основу Европейской водной рамочной директивы (The Water Framework Directive 2000/60/EC), принятой в 2000 г.

В основе решений прикладных задач безусловно лежат фундаментальные исследования, история которых в гидробиологии богата открытиями, обобщениями, теориями и концепциями. Базой развития гидробиологии были пока немногочисленные данные о составе населения морей и континентальных водоемов. Еще в XVI в. были обобщены знания о некоторых важных живых водных объектах, например в труде Р. Гийома «Всеобщая история рыб». В труде П.С. Палласа «Zoographia Rosso-Asiatica» (1831), помимо наземных организмов, исследованных им на азиатской части территории тогдашней России, описано около сотни видов рыб. Важную роль сыграло изобретение оптических приборов, с помощью которых удалось установить, что мир водных организмов намного богаче, чем представляли раньше. В XVII в. появились труды с описанием и рисунками субмикроскопических и микроскопических гидробионтов. Стало очевидным, что даже в самых малых водных объектах кипит жизнь. Исследования состава обитателей гидросферы — одно из важных направлений современной гидробиологии, однако в ее предыстории и на ранних этапах это было единственной задачей.

С чего же начинается собственно история гидробиологии? В своем очерке Г.Г. Винберг (1975) выделяет начальные этапы отдельных важных разделов: в биологии моря — экспедиция «Челленджера» (1872), гидробиологии пресных



В.М. Рылов (1889—1942)



Л.А. Зенкевич (1889—1970)



А.Л. Бенинг (1890—1943)



М.М. Кожов (1890—1968)

вод — выход в свет труда Ф. Фореля «Женевское озеро» (1892), планктологии — изучение «чудесного пелагического мира» И. Мюллером (1843), продукционных исследованиях — начало исследований К. Петерсена на Ньюпортской биологической станции (1889). Как полагает В.Е. Заика (2003), временем отсчета существования научной дисциплины следует считать появление специализированных журналов, а первые гидробиологические периодические издания вышли в 1906 г. («Archiv fur Hydrobiologie und Planktonkunde») и в 1908 г. («Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrografie»). Но история фундаментальной науки гидробиологии имеет гораздо более глубокие корни.

Самостоятельность науки определяется несколькими характеристиками — собственной парадигмой, характерными для нее предметом и объектом исследований, особыми методами исследований, следовательно ее история представляет собой развертывание во времени определенным образом связанных событий в этих четырех аспектах. Вряд ли возможно говорить о дате, когда все эти четыре характеристики могут быть признаны свойственными именно данной науке, скорее это достаточно продолжительный исторический период. К тому же, при всей взаимосвязи аспекты эти развиваются неодинаково, они некоторым образом подвержены «внешнему» влиянию других отраслей знания.

Эволюционные воззрения, получившие развитие в 1859 г. с выходом в свет «Происхождения видов» Ч. Дарвина, стали основой формирования парадигмы, которая может быть названа общеэкологической. Ее идеи о связи организмов со средой обитания были высказаны еще в первой половине XIX века, в частности в работах К.Ф. Рулье (1845), К. Бэра (1853), однако можно полагать, что ключевым здесь был труд Э. Геккеля «Всеобщая морфология организмов» (1866). Парадигма о системе, которую создают организмы с элементами среды их обитания, стала гораздо более широкой, нежели основа собственно экологии, это одна из общесистемных биологических парадигм. В пределах общих биологических воззрений зародилась и стала развиваться собственно гидробиологическая парадигма, в основе которой лежат представления о первичности жизни в гидросфере, «всюдности» жизни на основе широкого спектра адаптаций гидробионтов, возможности рассмотрения водоемов «как целого», как единой системы. Гидробиологическая парадигма начала формироваться в середине XIX в. Этому способствовало более четкое представление об объекте, предмете, целях и задачах гидробиологии.

Первоначально предметом гидробиологии было все доступное человеку население гидросферы, а единственным критерием дифференциации был таксономический. По су-

ти, это был объект зоологии и ботаники. Расширение зоны исследований в глубины океана (напр. исследования Э. Форбса в Эгейском море в 1848 г.), на отдаленные акватории в многочисленных экспедициях, не изменяло общего подхода к объекту исследования, однако было очень важным этапом накопления знаний о населении гидросферы. Обобщение этих данных способствовало становлению гидробиологической биогеографии. В 1854 г. Э. Форбс составил «Карту распределения морской жизни», а в 1859 г. была разработана система глубинной зональности моря (Э. Форбс, А. Милн-Эдвардс). Дальнейшее развитие этих идей стало предметом такой важной отрасли знания, как биогеография в ее гидросферной части. Таким образом, зарождение гидробиологии как науки в хронологическом аспекте можно датировать началом 1850-х годов. Однако собственно гидробиологический объект исследований наметился еще в 1840-е годы, это было так называемое «пелагическое население» (нем. — *Pelagischshen Auftrieb*) — особая экологическая группировка самых разнообразных организмов, которые объединялись не по таксономическому, а по топическому принципу и самым общим характеристикам, группировка, которую в 1887 г. В. Гензен назвал планктоном. Годом появления «новой науки — науки о планктоне» Р. Франсэ (1913) считал 1857 г., когда Ф. Лэйдиг начал изучать зоопланктон Боденского озера. Его задачей было найти «загадочные существа, которые он находил в кишечниках рыб». Утверждение о появлении планктологии в этом году выглядит довольно парадоксальным, поскольку сам Р. Франсэ отмечал, что Лэйдиг фактически перенес в пресные воды методы и принципы исследований, которыми уже давно пользовались И. Мюллер и его ученики в морских исследованиях.

Следует отметить значение не столько начала исследования планктона, хотя планктология стала одним из важных разделов гидробиологии с богатой историей (Винберг, 1975; Киселев, 1969, 1987), сколько обособления специфического объекта гидробиологии — экотопической группировки гидробионтов. В 1890 г. Э. Геккелем были выделены бентос, нектон, в начале XX века — нейстон (Э. Науман) и только в 1924 г. выделением перифитона А.Л. Бенингом классификация экотопических группировок была завершена. Таким образом, по критерию выделения специфического объекта исследования периодом начала собственной истории гидробиологии можно считать 1840-е годы. Другим объектом гидробиологии, который стал и объектом исследования экологии, является сообщество организмов. Хотя сам термин «биоценоз» был введен К. Мёбиусом в 1877 г., сама идея существования определенных «ансамблей» организмов существовала гораздо раньше. Э. Геккель во «Всеобщей морфо-



Э.Х.Л. Науман
(1891—1934)



А.А. Шорыгин
(1895—1948)



В.И. Жадин (1896–1974)



А.В. Топачевский (1897–1975)



Д.Э. Хатчинсон (1903–1991)

логии организмов» (1866) и в последующих работах полагал, что «явления, характерные для экономии природы, развертываются на определенной территории, к которой приурочено известное число особей животных и растений различных видов» (Новиков, 1980, с. 68). К. Мёбиус определенным образом обобщил представления о «живых сообществах», нужно было только дать им общее название. Необходимо отметить, что к началу XX в. эти два предмета исследования (экологическая группировка и биоценоз) рассматривались в единстве — биоценозы в рамках экологических группировок гидробионтов. Показательна в этом аспекте работа С.А. Зернова (1913), в которой были даны характеристики основных биоценозов бентоса Черного моря. Характерно, что даже в их названиях (биоценоз скал, биоценоз песка и др.) подчеркивалась основная экологическая концепция: совокупность организмов, биоценоз таковы, каковы условия обитания. Эти представления можно рассматривать как предпосылку формирования взглядов на следующий объект исследования гидробиологии — водную экосистему. Хотя сам термин «экосистема» и формулировка понятия были предложены А. Тэнсли в 1935 г., еще в 1887 г. в работе «The lake as microcosm» (Озеро как микрокосм) С. Форбс рассматривал водоем как некую единую систему. В 1892 г. Ф. Форель опубликовал первый том трехтомного труда «Женевское озеро», где коренным в основанной им науке — лимнологии — было положение о целостности озерной системы.

Идея биосферы звучала еще в трудах Ж.Б. Ламарка в начале XIX в. Термин «биосфера» был предложен Э. Реклю (1872) и Э. Зюссом (1875), однако, только трудами В.И. Вернадского, начиная с 1920-х годов эта идея стала одной из ключевых в современном естествознании. В 1923 г. В.И. Вернадский сделал доклад «Живое вещество в химии моря» на заседании Петроградского Научного химико-технического общества, в котором показал поистине глобальную роль живых организмов в Мировом океане. Есть все основания полагать, что водная часть биосферы, гидросфера и жизнь в ней должны стать самым крупным, всеобъемлющим объектом исследования гидробиологии. Интересно отметить такую историческую цикличность, ведь первым объектом изучения также была вся биота гидросферы.

Предмет исследования гидробиологии в первоначальном виде сформировался довольно поздно. Этот период можно определить как 1860–70-е годы, когда эволюционно-экологическая парадигма уже значительно окрепла и утвердились представления о связях как между организмами, так и между живым и косной средой. Далее наблюдалось такое же «отставание» формирования предмета исследования от

объекта. Выделение биоценозов, установление количественных соотношений входящих в них популяций носило скорее описательный характер, нежели раскрывало сложные системы взаимоотношений. Хотя в «исходном» определении биоценоза (1877 г.) присутствовало указание на значение взаимосвязей между организмами, система биоценологических связей была предложена Н.В. Беклемишевым только в 1951 г. Тем не менее, следует признать, что исследования на основе ценотического подхода (Зернов, 1913; Карзинкин, 1927; Дерюгин, 1928; Дуплаков, 1933; Броцкая, Зенкевич, 1939; Воробьев, 1949; Марковский, 1953 и др.) внесли огромный вклад в развитие знаний о жизни в гидросфере. Практически по результатам именно таких исследований стала возможной количественная оценка живого вещества в Мировом океане (Богоров, 1974), а также разработка концепции биологической структуры океана (Богоров, 1959; Богоров, Зенкевич, 1966). До сегодняшнего дня даже простое описание наиболее важных, разнообразных связей в водных биоценозах связано с большими сложностями.

Гораздо более плодотворным в выявлении взаимосвязей и взаимодействий в сообществах, а затем и в экосистемах, стало продукционное направление. Оно пролило свет на основные виды вещественно-энергетического взаимодействия в сообществах гидробионтов и связи сообществ со средой, т.е. на общую «конструкцию» водных экосистем. Изначально задачей продукционных исследований в гидробиологии было установление причин снижения запасов основного пищевого продукта водоемов — рыбы, т.е. основой этого важнейшего фундаментального направления гидробиологии были сугубо прикладные исследования. В европейских странах период значительного снижения улова пришелся на конец XIX — начало XX века. Оскудение рыбных запасов в европейской части России начало ощущаться в 1860-е годы (Зернов, 1949). Следует отметить, что подход, впоследствии названный «экологическим», еще в 1853 г. был обоснован в работах К. Бэра: «треска, судя по ее плодовитости, могла бы заместить воду и сделать ее неудобопроходимой для судов. Рыбы может водиться только такое количество, какое может находить себе пропитание» (цит. по Карзинкин, 1952). Таким образом, идеи Бэра предвосхитили не только Геккеля и Мебиуса, но и самого Дарвина². Характерно, что одними из первых исследований по изучению продуктивности были планктологические. В Кильском заливе в 1877 г. В. Гензен определил количество икринок промысловых рыб под 1 м² и показал,

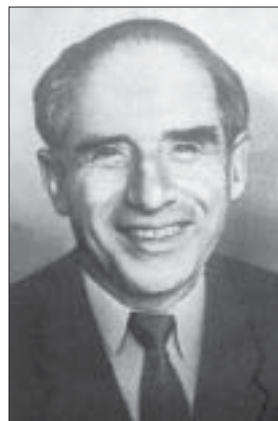
² Интересно отметить, что будучи одним из крупнейших эмбриологов своего времени, К.М. Бэр не воспринял эволюционную теорию Ч. Дарвина.



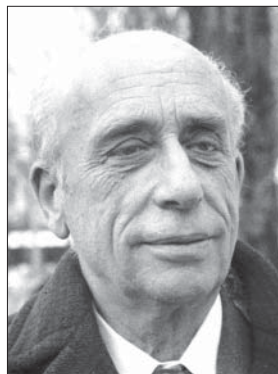
Я.Я. Цееб (1904–1978)



Ю.М. Марковский (1904–1954)



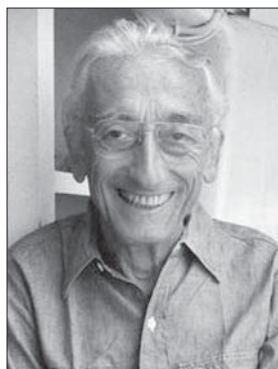
В.Г. Богоров (1904–1971)



Г.Г. Винберг (1905—1987)



В.С. Ивлев (1907—1964)



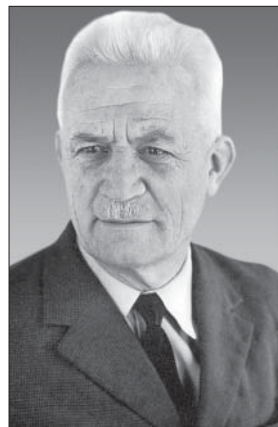
Ж.-И. Кусто (1910—1997)

что вылавливается до половины всей половозрелой части популяций камбалы и трески. Результаты количественного исследования планктона в конце XIX в. стали основой различных продукционных оценок в море. В работе 1882 г. «О нахождении и количестве икры некоторых рыб Балтийского моря» В. Гензен проводит оценку первичной продукции диатомовых водорослей планктона и потребления его веслоногими. Развитие планктологии, решение ряда практических задач было предпосылкой и обоснованием снаряжения дорогостоящих гидробиологических экспедиций под руководством В. Гензена, Э. Гентшеля и др. Однако, уже в начале XX в. стало очевидным значение и донных организмов в общих продукционных процессах. В 1918 г. К. Петерсен на богатом материале количественного учета зообентоса установил, что единица массы потребителя создается за счет 10 единиц массы пищи. С 1913 г. Петерсен и его школа вводят такие понятия, как «запас», «выедание», «годовая продукция». В 1919 г. был сделан очень важный шаг в области разработки методологии оценки продукции животных (вторичной продукции), когда П. Бойсен-Йенсен опубликовал материалы по изучению бентоса Лимнифиорда. Работа эта не была, однако, должным образом оценена современными гидробиологами. В 1939 г. Е.В. Боруцкий, независимо от Бойсена-Йенсена, пришел к тем же принципам расчета вторичной продукции в исследованиях зообентоса на оз. Белое в Косине. Несмотря на то, что в количественных исследованиях довольно длительное время уже использовали определенные меры оценок, только в 1927 г. Р. Демолем было введено понятие «биомассы», применяемое и поныне. Им же был введен Р/В коэффициент как отношение продукции к биомассе. В 1931 г. А. Тинеман уточнил понятия «продукция» и в его формулировке оно фактически существует в гидробиологии и до сегодня. К 1930-м годам на качественном уровне сложились представления о роли фотосинтезирующих растений как первичных продуцентов, источника пищи для растительноядных организмов, которые, в свою очередь, служат пищей хищным, однако определение собственно первичной продукции не проводилось. Именно поэтому была чрезвычайно важна разработка методов определения первичной продукции, первые определения которой были сделаны Г.Г. Винбергом в 1932 г. на оз. Белом. Через три года, независимо от Винберга, эту же работу выполнил Г. Райли на оз. Линслей Понд (США). Разработка методической базы послужила толчком к исследованиям первичной продукции на разных типах водоемов, в разных широтных и климатических зонах, в пресных водах и в океане. Широко вошел в практику метод темных и светлых склянок, однако были разработаны и более чув-

ствительные методы, например в кругосветной экспедиции датского судна «Галатея» (1950—1952 гг.) Е. Стеман-Нилсен впервые широко применил радиоуглеродный метод определения первичной продукции в различных регионах мирового океана. Основные концепции относительно источников органического вещества, путей трансформации вещества и энергии в сообществах были достаточно хорошо разработаны в 1930-е годы. В работе 1939 г. о распределении живого вещества в Каспийском море С.В. Бруевич сумел оценить биомассу и годовичную продукцию всех трофических уровней — от бактерий и водорослей до млекопитающих. В 1940 г. А. Джудей первым выразил взаимосвязи в экосистеме водоема в единых энергетических единицах в работе «Годовой энергетический бюджет одного озера» на материале исследований оз. Мендота (США).

Принципы, заложенные в расчеты Бруевича и Джудея, были использованы в работе Р. Линдемана (1942), где обоснованы закономерности перехода энергии с одного трофического уровня на другой. Расчеты рыбопродуктивности как функции первичной продукции в данном типе водоемов были сделаны В.В. Бульоном и Г.Г. Винбергом (1981), через 50 лет после разработки метода определения первичной продукции. Таким образом, на основе фундаментальных знаний о структуре сообществ, потоках энергии была решена прикладная задача определения продуктивности водных экосистем. Продукционно-энергетические воззрения сделали возможной разработку теории функционирования водных экосистем (Алимов, 2000). Однако предмет гидробиологии шире, в выявлении взаимосвязей в сообществах и экосистемах должны использоваться и другие подходы, в частности исследования хорологических, поведенческих, социальных и других отношений, роль и значение биологического разнообразия.

Что касается методов, то в силу нахождения объекта в труднодоступной своеобразной среде, гидробиология изначально пользовалась специфическими методами. В начале XIX в. специалисты по морским беспозвоночным отлавливали планктонных личинок приспособлениями, подобными планктонной сети, в 1840-е годы И. Мюллер использовал планктонную сеть для отбора проб пелагического населения. Впоследствии приборы и методики, основанные на фильтрации воды, совершенствовались (Киселев, 1969), однако в научный обиход прочно вошли планктонные сети в модификациях Гензена и Апштейна, предложенные в XIX в. Качественные пробы бентоса начали отбирать драгами, а в конце 1840-х годов Э. Форбс проводил драгирование на глубинах около полукилометра. Однако уловы драги давали лишь приблизительное количественное представление о



Ф.Д. Мордухай-Болтовской (1910—1978)



О.Г. Кафтаникова (1924—1995)



Р.Г. Ветцель (1930—2005)

развитии донного населения. Именно поэтому в бентологии стало революционным изобретение К. Петерсеном дночерпателя, с которым он работал еще в конце XIX в. Как уже говорилось, богатое сообщество организмов было отмечено на поднятом со дна Средиземного моря кабеле, однако идея выставления специальных субстратов для экспериментального заселения их прикрепленными и подвижными организмами была использована только в начале XX века (исследования А. Селиго, Е. Гентшеля). Впоследствии методы экспериментальных субстратов получили широкое распространение в исследованиях морского и пресноводного перифитона (Дуплаков, 1933; Artificial..., 1982 и др.). За период разработки специфических методов в гидробиологии, началом которого можно считать 1840-е годы, они совершенствовались в двух принципиально различных, но связанных направлениях: методы получения информации с поверхности и методы подводных исследований. В настоящее время все большее значение приобретают дистанционные космические исследования, позволяющие охватывать огромные акватории.

В гидробиологии, как и в любой другой науке, предмет, объект, парадигма и методы взаимосвязаны и оказывают взаимное влияние друг на друга. Например, углубление и развитие продукционных исследований в 1930-е и последующие годы в рамках современного представления о предмете гидробиологии привело к изменению, уточнению объекта исследований. Так, вся совокупность экосистем лентических водоемов была структурирована в соответствии с их трофностью. На XIII Конгрессе Международной лимнологической ассоциации в 1956 г. была принята классификация озер, основанная на величине их первичной продукции (Винберг, 1975). Другой пример расширения объекта исследований — открытие нового типа экосистем, гидротермального биома, что могло произойти только после создания необходимых технических средств для глубоководных исследований.

Можно сделать заключение, что, поскольку специфические парадигма, объект, предмет, методы гидробиологии начали формироваться не одновременно, то начальный период истории гидробиологии можно определить с 1840-х по 1860-е годы. Далее наблюдался рост и развитие гидробиологии, особенно бурный в 1890-е годы. История гидробиологии характеризовалась неравномерностью и несинхронностью развития ее предмета и задач. На отдельных этапах истории гидробиологии ведущее положение занимали общие или прикладные исследования (Алимов и др., 2002).

ИСТОРИЯ ГИДРОБИОЛОГИИ В ДАТАХ

В основе любого исторического исследования лежит выявление хронологии событий. Хронологическая таблица позволяет увидеть значимые тенденции в развитии науки. В истории гидробиологии можно обозначить периоды «сгущения» важных для науки событий. Это, конечно, 1890-е годы и начало XX века — период создания основных исследовательских центров, проведения масштабных научных экспедиций. Это 1920-е годы с интенсивным развитием биоценологических количественных исследований. В 1950—1960-е годы развивались исследования океана, в частности исследования глубоководных экосистем, возрос интерес к лимнологическим исследованиям, исследованиям антропогенных водоемов. В 1970-е годы важнейшим событием гидробиологии стало открытие и изучение экосистем нового, ранее неизвестного гидротермального биома. Можно отметить и спады в истории гидробиологии: это периоды, связанные с I и II Мировыми войнами.

Примеров развития «жанра» хронологических таблиц истории гидробиологии после небольшой работы С.А. Зернова (1921) крайне мало. Приносим читателям извинения за неизбежный и, на наш взгляд, вполне объяснимый субъективизм в оценке значения и выборе научных событий. Всего в список вошло около 400 важнейших дат в истории гидробиологии, надеемся, что в будущем «Календарь гидробиологических дат» будет существенно дополнен*.

Указать литературный источник каждой даты не представляется возможным. При составлении таблицы были использованы следующие работы: Франсэ, 1913; Зернов, 1921, 1949; Зенкевич, 1947, 1963; Карзинкин, 1952; Виноградов, 1958, 1977; Богословский, 1960; Даган, 1965; Виноградов, 1968; Киселев, 1969, 1987; Тихий океан..., 1969; Вэсьер, 1971; Винберг, 1975; Абакумов, 1981; Менард, 1981; Винберг, Иванова, 1983; Винберг, 1984; Галазий, 1984; Левин, Коробков, 1989; Лобье, 1990; Богатов, 1994; Протасов, 1994; Эпштейн, Грешнер, 1997; Алимов и др. 2002; Кафанов, Кудряшов, 2000; Розенберг и др., 2000; Козлов, 2002; Москалев, 2002; Воробьева и др., 2003; Остапеня, 2003; Зайцев, 2006; Китаев, 2007; Юрахно, 2007; Гідробіологічні дослідження ..., 2008; Ghilarov, 1994; Fokin, 2008; www.isc.irk.ru/lin.htm.

* Когда книга еще версталась, вышла статья: Протасов А.А., Карпинский М.Г. «Гидробиология в датах. Хронология ключевых научных событий // Морск. экол. журн. — 2011. — № 3. — С. 86—100», в которой «Гидробиологический календарь» несколько более обширный.

- 1554 Труд Гийома Ронделе «Всеобщая история рыб», содержащий многочисленные данные о распространении рыб, в том числе морских.
- 1650 Варениус Б. выделил четыре типа озер по присутствию или отсутствию притоков и поверхностного стока.
- 1674 Антон ван Левенгук впервые описал микроскопических гидробионтов, водоросль спиригиру.
- 1675 Описание Н. Спафарием оз. Байкал, его гидрографических и гидрологических особенностей.
- 1680 Работа Стензла де Кронфелса по рыбоводству, где приводится оценка роли явления «цветения» воды для водоема.
- 1744 Труд А. Трамбле «Мемуары к истории пресноводных животных с руками в форме рогов», посвященный исследованию гидр.
- 1752 Издание иллюстрированных таблиц с изображением микроскопических гидробионтов (водоросли, простейшие) Рёзель фон Розенгофа.
- 1768 Гмелин С.Г. и Габлитс С.И. описали несколько видов черноморских водорослей.
- 1772 Описание П.С. Палласом байкальских эндемиков — губок, 13 видов рыб, бокоплавов.
- 1774 Открытие Дж. Пристли процесса выделения кислорода водорослями.
- 1800 Бурдах К. предложил термин «биология», независимо от него в 1802 г. это же сделали Ж.Б. Ламарк и Г. Тревиранус.
- 1802 В труде «Гидрогеология» Ж.Б. Ламарк заложил основы концепции биосферы.
- 1817 Кювье Ж. впервые отметил суточные миграции планктонных кладоцер.
- 1818 В пробе с глубины 800 м в Баффиновом заливе Дж. Росс обнаружил морскую звезду.
- 1819 Де ла Беш описал металимнион (термоклин) в Женевском озере.
- 1823—1828 Первое обоснование системы водорослей Агардом в работах «Species Algarum», «Systema algarum», «Iconus Algarum aeuropaeum».
- 1826 Декандоль А. сделал первое научное описание «цветения» воды.
- 1828 Дж. Томсон проводил отлов гидробионтов для эмбриологических исследований примитивным мешком из редкой ткани (прототип планктонной сети).
- 1831 Труд П.С. Палласа «Zoographia Rosso—Asiatica», описание 94 видов рыб из южных морей России.
- 1831—1836 Кругосветное путешествие Ч. Дарвина на корабле «Бигль». Сбор биологических коллекций, в том числе гидробионтов.
- 1843 Создание морской биологической станции в Остедде (Бельгия) профессором Т.-Д. Ван Бенеденом (van Beneden).
- 1843 На острове Гельголанд И. Мюллер изучал «чудесный пелагический мир» Северного моря, используя простейшую планктонную сеть.
- 1844 Профессор Сорбоннского университета А. Милн-Эдвардс впервые провел гидробиологические наблюдения с применением водолазного снаряжения.
- 1845 Работа К.Ф. Рулье «О влиянии наружных условий на жизнь животных».
- 1845 Изучение личиночной планктонной стадии иглокожих И. Мюллером, введение термина «пелагическое население» (Pelagiscshen Auftrieb).
- 1848 При драгировании в Эгейском море Э. Форбс установил зависимость снижения обилия организмов с глубиной. Установлена «граница жизни» — 540 м.
- 1850 Работа А. Хессела о микроскопическом исследовании вод с санитарными целями (Microscopic examination of the water supplied to the inhabitants in London).



Из книги Рёзель фон Розенгофа

- 1852—1856** Научно-промысловая экспедиция по изучению рыболовства и рыбных запасов Каспийского моря под руководством К. Бэра, Н. Данилевского.
- 1853** Доклад К. Бэра в Академии наук «Материалы для истории рыболовства в России и в принадлежащих ей морях» (опубликован в 1854 г.).
- 1854** Форбс Э. составил «Карту распределения морской жизни преимущественно на примере моллюсков, рыб и иглокожих» для «Физического атласа природных явлений».
- 1857** Исследования Ф. Лейдигом планктона Боденского озера, отбор проб с помощью планктонной сети с целью обнаружить организмы, находимые им в кишечниках рыб.
- 1858** Зоологические гидробиологические обследования берегов Черного моря, от Днестровского лимана (Аккерман) до Крыма, профессором К.Ф. Кесслером.
- 1859** Обнаружение глубоководных обитателей на поднятом телеграфном кабеле Сардиния—Алжир (глубина 1800 м).
- 1859** Организация морской биологической станции «Лаборатории морской зоологии и физиологии» В. Костом на атлантическом побережье Франции в Конкарно.
- 1859** Схема зональности донной фауны Э. Форбса в океане, все глубины более 550 м названы азойными, лишёнными жизни.
- 1859** Труд Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора».
- 1861** Доклад зоолога А. Милн-Эдвардса о глубоководных организмах на кабеле, поднятом с большой глубины в Средиземном море.

- 1865** Гексли Т. «открыл» Bathibius — некое глубоководное образование, которое рассматривалось как переходное от неживого к живому. Идея возникновения жизни в глубинах океана.
- 1866** Сарс М. проводит драгирование на глубине 800 м и обнаруживает морские лилии, известные до этого только в ископаемом виде.
- 1866** Труд Э. Геккеля «Всеобщая морфология организмов. Общие основы науки об органических формах, механически основанной на теории эволюции, реформированной Ч. Дарвином». Введение термина «экология».
- 1867** Книга швейцарского ученого Л. Рютимейера «О происхождении животного мира», в которой фауна Мирового океана рассматривалась как самая древняя, давшая начало фауне пресных вод, а затем наземной.
- 1868** Начало изучения фауны Байкала Б.И. Дыбовским.
- 1869—1870** Английские кругосветные экспедиции на судах «Lightning», «Porcupine». Доказано существование жизни глубже 2000 м.
- 1869** По предложению Н.Н. Миклухо-Маклая Второй съезд русских естествоиспытателей и врачей принял решение о создании первых российских морских биологических станции (в Севастополе и Сухуми).
- 1870** Датский натуралист П. Мюллер обнаружил планктонные организмы в прозрачных швейцарских озерах³.
- 1871** Создание Севастопольской биологической станции.
- 1872** Работа В.Н. Ульянина «Материалы для фауны Черного моря» со списком видов черноморской фауны, включавшим 380 видов.
- 1872—1876** Экспедиция корвета «Челленджер», которой руководил профессор Эдинбургского университета С.В. Томпсон. Проведены исследования донной фауны на глубинах около 2000 м.
- 1872** 30 декабря — первая гидрографическая станция «Челленджера» в Бискайском заливе, считается днем рождения океанографии.
- 1872** Основание Неаполитанской зоологической станции⁴ немецким зоологом А. Дорном.
- 1872** Основание первого в Италии лимнологического института (Институт Марко де Марчи).
- 1872** Создание биологической станции в Роскофе (Бретань) французским зоологом А. Лакуз-Дютье.
- 1872** Реклю Э. в работе «Жизнь на Земле» предложил термин «биосфера».
- 1874—1876** Кругосветная экспедиция немецкого корвета «Газель», промеры глубин при помощи лота до 1500 м, находки глубоководных пелагических животных.
- 1875** Открытие австрийской биологической станции на Средиземном море в Триесте.
- 1875** Работа Ф. Кона по микроскопированию вод с санитарными целями, одна из первых работ по биоиндикации загрязнения.
- 1875** Зюсс Э. предложил термин «биосфера».
- 1877** Гензен В. применил планктонную сеть для количественного учета планктона.
- 1877** Труд К. Мёбиуса «Устрицы и устричное хозяйство», впервые предложен термин «биоценоз».

³ Дата приводится по (Франсэ, 1913). Есть указания (Винберг, 1975) что первые исследования планктона швейцарских озер проводились еще в 1857 г.

⁴ Дата приводится по (Винберг, 1975, Юрахно, 2007), в литературе встречается дата 1874 г.

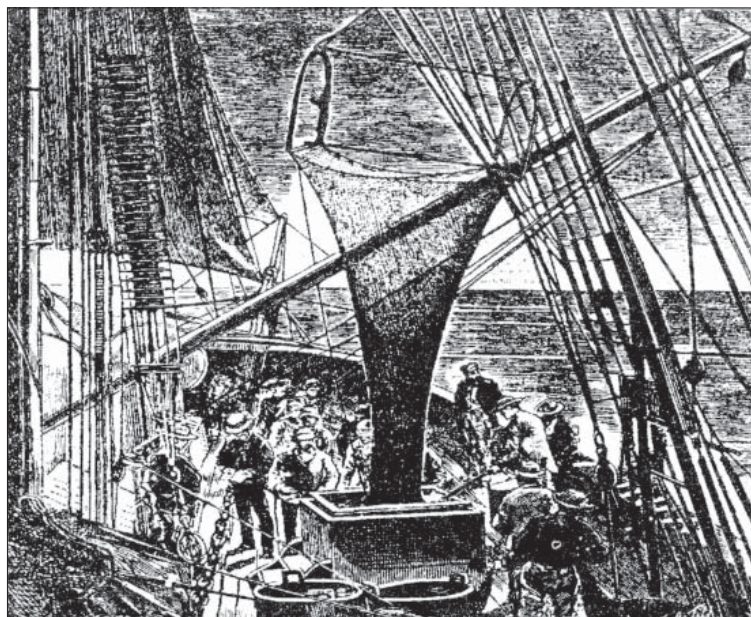


Корвет «Челленджер»

© Войшвилло

- 1877—1880** Американская экспедиция в Карибское море и Мексиканский залив на судне «Блэйк» под руководством А. Агассица.
- 1880—1895** Публикация «Отчетов о научных результатах путешествия “Челленджера”», под редакцией Томпсона и Мюррея.
- 1881** Организация А. Локаз-Дютье лаборатории «Арго» Парижского университета в Баньюльсе.
- 1881** По инициативе Н. Вагнера Петербургское Общество испытателей природы учредило на Белом море Соловецкую биологическую станцию, на базе которой был создан Мурманский биологический институт.
- 1881** Экспедиция на пароходе «Тамань» под руководством С.А. Макарова. Открытие глубинного течения в проливе Босфор⁵.
- 1882** Работа В. Гензена «О нахождении и количестве икры некоторых рыб Балтийского моря», в которой проведены расчеты продуктивности моря, дана оценка первичной продукции.
- 1882—1883** Экспедиции, организованные для изучения Средиземного моря Г. и А. Милн-Эдвардс на судах «Travailleur» и «Talisman».
- 1884** Организация А. Коротневым Русской зоологической станции в г. Виллафранка на Средиземном море.
- 1884** Первое использование замыкающейся планктонной сети, изобретенной А. Полюмбо, капитаном итальянского экспедиционного судна «Витторе Пизани».
- 1885** Разделение В. Пфеффером организмов на автотрофные и гетеротрофные по способу питания.
- 1885—1915** Исследования принца Монако Альберта на судах «Жирондель», «Принцесса Алиса» в Средиземном море и Атлантике.
- 1886** Подготовка первой программы лимнологических исследований Ф. Форелем.
- 1887** Работа американского гидробиолога С. Форбса «The lakes as microcosm» (Озеро как микрокосм). Предложены первые положения учения об экосистеме.
- 1887** В работе «Об определении планктона или носимого морем материала из животных и растений» В. Гензен предложил термин «планктон» и продемонстрировал необходимость количественного изучения сообществ водных организмов.

⁵ Ю.П. Зайцев (2006) указывает, что еще в 1725 г. Луиджи Марсельи описывал два противоположно направленных течения в проливе Босфор.



Поднятие трала на судне
«Талисман»

- 1887 Открытие хемосинтеза С.Н. Виноградским.
- 1888 Разработка Л. Винклером метода определения растворенного в воде кислорода.
- 1888 Экспедиции на американском судне «Альбатрос» — первом в мире специализированном НИС. Первые специальные исследования глубинного распределения планктона А. Агассицем в тропической области Тихого океана.
- 1889 Немецкая экспедиция на судне «Националь», в Атлантику во время которой В. Гензен впервые широко применил количественные методы изучения планктона.
- 1889 Экспедиции Н.М. Книповича на судне «Андрей Первозванный» в Баренцевом море.
- 1889 Создание Мурманской морской биологической станции.
- 1889 Создание в США первой лаборатории для изучения биологических характеристик различных источников питьевой воды.
- 1889 Основание Датской биологической станции в г. Ньюпорте под руководством К. Петерсена.
- 1890 Первая черноморская «глубомерная» экспедиция. Обнаружение сероводородной зоны Черного моря. Находки Н.И. Андрусова раковин моллюсков лиманной и каспийской фауны на дне Черного моря.
- 1890 Труд Э. Геккеля «Исследование планктона» («Planktonstudien»), в котором было введено много новых гидробиологических терминов («планктология», «бентос», «нектон» и др.).
- 1890-e Термин «Hydrobiologie» появился в работах немецких исследователей (Селиго, 1893; Захариас, 1893).
- 1891 Вторая черноморская экспедиция. Исследование вблизи пролива Босфор глубинного течения из Мраморного моря и находки представителей средиземноморской фауны.
- 1891 Выход в свет труда под редакцией немецкого исследователя О. Захариаса «Животный и растительный мир пресных вод».
- 1891 Организация Пленской биологической станции О. Захариасом на оз. Плен в Северной Гольштинии, Германия.

- 1891 Открытие Отделом ихтиологии Русского общества акклиматизации животных и растений на оз. Глубоком (Московская обл.) гидробиологической станции, первым ее заведующим был С.А. Зернов.
- 1891 Разделение Э. Геккелем планктона на глубинные группировки — пелагический, зональный и батинальный планктон.
- 1892, 1895, 1905 Трехтомный труд Ф. Фореля по лимнологии Женевского оз. («Le Léman: Monographie limnologique»). Введен термин «лимнология».
- 1892 Работа Р. Шютта по анализу данных исследования планктона («Analytische Planktonstudien»), вводится деление планктона по размерам на микро-, мезо-, и макропланктон.
- 1892 Организация морской биологической станции на о. Гельголанд, Германия.
- 1894 Изучение Э.А. Берджем миграций ракообразных в оз. Мендота (шт. Висконсин, США).
- 1894 Основание экспериментальной биологической станции на р. Иллинойс (США).
- 1894 Экспедиция академии наук России и Русского географического общества на судне «Селяник» в Мраморное море.
- 1895 Труд Д. Мюррея по результатам исследований на «Челленджере», где была обоснована идея «дождя трупов» как основного источника питания глубоководных организмов в океане.
- 1895 Экспедиция в Азовском море под руководством А.А. Остроумова для ознакомления с состоянием рыболовства.
- 1895—1896 Первые работы К. Петерсена с изобретенным им дночерпателем в Лимнифиорде (Дания)⁶.
- 1896 Книга А. Ортмана «Основы морской зоогеографии».
- 1896 Монографическая сводка К. Апштейна по пресноводному планктону «Das Süßwasserplankton», внедрение в лимнологию морских методов и подходов к количественным исследованиям.
- 1896 Основание Т. Рейдом Миллипорской биологической станции в Шотландии.
- 1896 К. Шретер и И. Кишнер предложили термин «плейстон».
- 1897 Работы С.А. Зернова на оз. Глубоком с экспериментальными субстратами.
- 1897 Разработка П. Клеве типизации планктона по составу.
- 1897 Исследования А.А. Остроумова фауны дельты и гирл Дуная, устья р. Риони и оз. Палеостомы. Предложена гипотеза существования понто-каспийской фауны в лиманах и опресненных зонах моря.
- 1897 Создание Ихтиологической лаборатории в Астрахани (ныне КаспНИРХ).
- 1897 Работы Ч. Кофоида по методам исследования речного планктона.
- 1898 Исследования К. Брантда по химическому составу планктона.
- 1898—1899 Германская глубоководная экспедиция в Атлантику, Индийский океан и Антарктику под руководством К. Хуна на судне «Вальдивия». Сборы планктона на глубинах до 6000 м в Атлантике и Индийском океане.
- 1898 Работы Меца К. со списками видов гидробионтов-антагонистов, обитающих в наиболее и наименее загрязненных водах.
- 1898—1910 Экспедиции Н.М. Книповича на судне «Андрей Первозванный».
- 1899 Первая попытка траления на глубине более 6000 м (НИС «Альбатрос», желоб Тонга).

⁶ Эти даты приведены Г.С. Карзинкиным (1952), другие авторы указывают более поздние даты (1909 или даже 1911 гг.).

- 1899 Первое в США руководство «по микроскопическому анализу вод» для санитарно-гидробиологических целей Дж. Уиппла.
- 1899—1900 Экспедиция нидерландского судна «Siboga». Максимальная глубина траления 4391 м.
- 1900 Организация в Саратове речной Волжской биологической станции.
- 1901 Подготовлено первое руководство по озераведению Ф. Фореля (перевод на русский язык 1912 г.).
- 1902 Труд Х. Грана по планктону Норвежского моря, создание экологической системы планктона на биогеографической основе.
- 1902 Брандт В. установил ключевую роль в продуктивности моря биогенных элементов — азота и фосфора.
- 1902 Работы, в которой изложены основы системы сапробности Р. Кольквитца и М. Марссона. Введение понятия сапробности.
- 1902 Организация Международной комиссии по исследованию морей (Копенгаген) из представителей 10 государств, в том числе России.
- 1902—1904 Труд В.К. Совинского «Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна, рассматриваемой с точки зрения самостоятельной зоогеографической провинции». В Черном море отмечен 881 вид животных.
- 1903 9-я Международная выставка по гидробиологии, рыбоводству и рыболовству в Москве.
- 1903 Работа Ч. Кофоида по гидробиологии и гидрографии р. Иллинойс («The plankton of the Illinois river 1894—1899 with introductory notes upon the hydrography of the Illinois river and its basin»).
- 1903 Немецкий гидробиолог Г. Ломан применил центрифугирование для отбора неулавливаемых сетью планктонных организмов нанопланктона.
- 1905 Выделение А. Селиго экологической группировки гидробионтов «Aufwuchs».
- 1905 Изобретение сетяного батометра Ч. Кофоидом.
- 1905—1906 Первое комплексное гидробиологическое исследование Ладожского озера (А.С. Скориков, Е.Н. Болухонцев) с санитарными целями в связи с водоснабжением Санкт-Петербурга.
- 1906 Основание биологической станции в Анебоде (Швеция), где проводил исследования Э. Науман.
- 1906 Основание Океанографического института в Монако.
- 1906 Создание биологической станции на Лунцком озере (Австрия), здесь впервые были широко применены методы ультрафильтрации пресноводного планктона.
- 1906 Выход в свет первого специализированного гидробиологического журнала «Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde», основанного О. Захариясом.
- 1906 Книга С. Апштейна «Планктон пресных вод».
- 1907 Работа и доклад Э. Берджа «Дыхание озер» (The respiration of inland lakes).
- 1907 Руководство К. Кнауэ «Пресные воды. Химические, биологические и бактериологические исследования с особым вниманием к биологии и рыбохозяйственной практике».
- 1907—1909 Обоснование значительной роли в питании морских животных растворенного органического вещества А. Пюттером.
- 1908 Труд Л.С. Берга «Аральское море: Опыт физико-географической монографии».
- 1908 Г. Кожевников организовали постоянную биологическую — лимнологическую станцию в Косине.
- 1908 Монграфия Дж. Джонстона «Условия жизни в море».

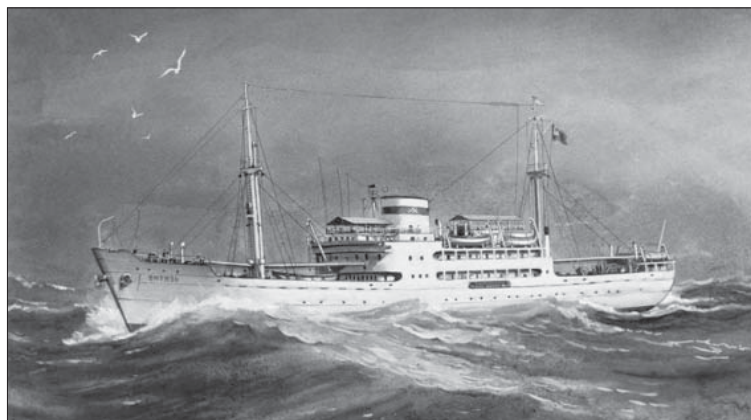
- 1908—1910** Скадовский С.Н. организовал Гидрофизиологическую лабораторию на р. Москве под Звенигородом.
- 1908** Создание Енисейской ихтиологической лаборатории.
- 1908** Начало издания «Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie», широкое применение термина «Гидробиология», журнал основан А. Вольтерком.
- 1908—1909** Опубликование Р. Кольквитцем и М. Марссоном списков гидробионтов разных зон сапробности.
- 1909** Зернов С.А. открыл скопление донных водоростей *Phyllophora* в северо-западной части Черного моря (Филлофорное поле Зернова)⁷.
- 1909** Применение дночерпателя для количественного учета бентических организмов (К. Петерсеном для морских исследований, С. Экманом — для пресных вод)⁸.
- 1909** По инициативе Биологической комиссии при Киевском обществе любителей природы на средства проф. Н.А.Кеппена создана Днепровская биологическая станция.
- 1910** Бердж Э. вводит термины «эпи-» и «гиполимнион», ранее — термин «термо-клин».
- 1910** Исследования датского гидробиолога С. Везенберг-Лунда по цикломорфозу пресноводного планктона.
- 1910** Обобщающая монография А. Штейера «Planktonkünde» о результатах исследований на тот период морского и пресноводного планктона.
- 1910** Обобщающая работа К. Везенберг-Лунда по биологии и географии пресноводного планктона «Основы биологии и географии пресноводного планктона» (Grundzüge der Biologie und Geographie des Susswasserplankton).
- 1911—1912** Каврайский Ф.Ф. и Классен Ф.Е. предложили и применили комбинированный заросле-бенточерпатель. Начало количественного исследования бентоса в России.
- 1912** Меррей Дж., Иорт И. опубликовали классическое руководство по океанографии «Глубины океана».
- 1912** Кольквиц Р. предложил термин «сестон».
- 1912** Начало систематической работы в области гидробиологии на Днепровской биостанции в Киеве.
- 1912—1913** II экспедиция на Каспий под руководством Н.М. Книповича.
- 1913** Зернов С.А. впервые делает описание черноморских биоценозов. Работа С.А. Зернова «К вопросу об изучении жизни Черного моря» стала первой экологической диссертацией в России.
- 1913** Начало работ А. Тинемана по типизации озер по руководящим видам донных животных.
- 1914—1930** Курс гидробиологии С.А. Зернова в Московской высшей рыбохозяйственной школе.
- 1914—1915** III экспедиция на Каспийском море под руководством Н.М. Книповича.
- 1914** Создание Института экспериментальной талассографии, Таранто, Италия.
- 1914** Создание Карадагской биологической станции.
- 1915** Монографическая работа К.М. Дерюгина «Фауна Кольского залива и условия ее существования».

⁷ Дата приведена по (Зайцев, 2006).

⁸ Даты приведены по (Зенкевич, 1947).

- 1916 Работы Е. Гентшеля по исследованию морского обрастания «Bewuchs».
- 1916 Создание Байкальской комиссии Российской Академии наук, председатель академик Н.В. Насонов.
- 1916 Экспедиция для создания первой исследовательской станции на Байкале, постройка первого судна для исследовательских целей на озере (катер «Чайка»).
- 1917 Начало публикаций в Швеции работ Э. Наумана по типизации озер по фитоплантону.
- 1917 Выделение Э. Науманом нейстона как самостоятельной экологической группировки гидробионтов.
- 1918 Организация В.И. Жадиным гидробиологической станции на р. Оке.
- 1918 Петерсен К. проводит расчеты, показавшие, что единица веса потребителя создается за счет приблизительно 10 единиц пищи.
- 1919 Науманн Э. представляет общую концепцию олиготрофности и эвтрофности озер.
- 1919 Бойсен-Йенсен П. при анализе данных Датской станции впервые проводит расчеты годичной вторичной продукции бентосных животных.
- 1919 Организация Международной комиссии по исследованию Средиземного моря при Океанографическом институте в Монако.
- 1920 Открытие Новороссийской биологической станции по инициативе В.М. Арнольди.
- 1920 Работы Р. Вольтерека по цикломорфозу ветвистоусых ракообразных.
- 1921 Выход в свет I тома «Русского гидробиологического журнала», издаваемого при Волжской биологической станции в Саратове под ред. А.Л. Бенинга.
- 1921 Создание С.А. Зерновым в Москве «Общества исследователей воды и ее жизни». С.А. Зернов — председатель Общества с 1921 по 1930 г.
- 1921 В РСФСР создан Плавающий морской научный институт (организаторы — И.И. Месяцев, Л.А. Зенкевич).
- 1921 Первая хронологическая таблица развития гидробиологии составлена С.А. Зерновым и опубликована в «Русском гидробиологическом журнале».
- 1921 Труды Каспийской экспедиции 1914—1915 гг. под руководством Книповича Н.М.
- 1922 Создание Э. Науманом и А. Тинеманом Международного лимнологического общества (International Society of Limnology (SIL)).
- 1922 Азово-Черноморская научно-промысловая экспедиция Н.М. Книповича.
- 1922 Дночерпатель С. Экмана был усовершенствован А. Берджем.
- 1923 Выход в свет «Определителя рыб Черного и Азовского морей» Н.М. Книповича.
- 1923 Руководство Э. Гентшеля «Основы гидробиологии» («Grundzuge der Hydrobiologie»).
- 1923 Доклад В.И. Вернадского «Живое вещество в химии моря» на заседании Научного химико-технического общества (Петроград).
- 1923 Первые количественные исследования зообентоса на Каспии (Н.Л. Чугунов).
- 1923—1935 Черноморская океанографическая экспедиция Гидрографического управления флота и Севастопольской станции под руководством Ю.М. Шокальского, исследования до глубин 2000 м.
- 1924 Монография А.Л. Бенинга «К изучению придонной жизни р. Волги», в которой вводится термин «перифитон».
- 1924 Первые количественные дночерпательные исследования в Баренцевом море (Л.А. Зенкевич).

- 1925 3-й конгресс Международной ассоциации лимнологов в Москве.
- 1925—1928 Создание Байкальской лимнологической станции под руководством Г.Ю. Верещагина.
- 1925 Создание Тихоокеанской научно-промысловой станции под руководством К.М. Дерюгина.
- 1925 Тинеман А. ввел понятие «продукция».
- 1925—1928 Исследования в центральной и южной Атлантике на немецком судне «Метеор» под руководством Г. Гентшеля. Проведено количественное определение обилия планктона. Изучение нанопланктона.
- 1926 Вернадский В.И. в труде «Биосфера» развил представления о планетарной геохимической роли живого вещества.
- 1927 Водяницкий В.А. начал исследования ихтопланктона в Черном море.
- 1927 Книга Ч. Элтона «Экология животных» (рус. пер., 1934 г.), в которой оформлено новое научное направление «популяционная экология», предложен закон «пирамиды чисел», концепции цепей и циклов питания, понятие «трофическая экологическая ниша».
- 1927 Немецкий ихтиолог Р. Демоль вводит понятие биомассы как суммарного веса сообщества, отнесенного к единице поверхности или объема, и коэффициент Р/В.
- 1928 Исследования планктона в Атлантике на датском научном судне «Дана», сделано 2230 ловов планктона на глубинах от 100 до 5000 м.
- 1928 Монографическая работа К.М. Дерюгина «Фауна Белого моря и условия ее существования».
- 1928 Первые работы по речному дрейфу П. Нидхэма в США.
- 1928 Начало исследований на Днепропетровской гидробиологической станции.
- 1928—1929 Экспедиция А. Тинемана и австрийского лимнолога Ф. Рутнера на озера Зондских островов (Ява, Суматра, Бали).
- 1930 Начало работы Вудс-Холльского океанографического института (США).
- 1931 Беклемишев В.Н. предложил концепцию Геомериды — рассмотрение всего живого в биосфере как определенного системного единства.
- 1931 В Зоологическом институте АН СССР по инициативе директора С.А. Зернова организован гидробиологический отдел.
- 1931 Труд Э. Наумана по лимнологической терминологии «Limnologische Terminologie».
- 1931 Преобразование «Общества исследователей воды и ее жизни» в Секцию гидробиологии и ихтиологии в составе Московского общества испытателей природы.
- 1931 Тинеманн А. уточняет определение термина и понятия «продукция».
- 1932 На оз. Белом (в Косине) Г.Г. Винберг впервые поставил опыты по определению интенсивности фотосинтеза, первое определение первичной продукции в водоеме скляночным методом.
- 1932 Погружения У. Биба и О. Бартона в батисфере на глубину 420 м, затем — 650 м, в 1934 г. — на 910 м, непосредственные наблюдения за вертикальным распределением пелагических оргаизмов.
- 1933 (1921) Создание Всесоюзного Института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО).
- 1933 Ив де Приер сконструировал аппарат для автономного погружения с использованием сжатого воздуха и ручного регулирования подачи воздуха (прототип акваланга).
- 1933 Организация кафедры гидробиологии в Одесском университете.



© Войшвилло

Научно-исследовательское судно «Витязь» Института океанологии АН СССР

- 1934** Первое издание учебника С.А. Зернова «Общая гидробиология».
- 1934** Книга Г.Ф. Гаузе «Борьба за сосуществование» (издана в США, в 1935 г. — во Франции), где изложен принцип конкурентного исключения; описаны экспериментальные исследования взаимоотношений видов.
- 1934** Создание Гидробиологической станции на базе Днепровской биологической станции в Киеве.
- 1935** Тэнсли А. ввел термин «экосистема» в работе «The use and abuse of vegetational concepts and terms».
- 1935** На оз. Лислей (Коннектикут, США) Г. Райли, независимо от Г.Г. Винберга, определил первичную продукцию планктона.
- 1935** Уэлч П.С. предложил термины «инфра-» и «супранейстон».
- 1936** Создание Мурманского морского биологического института.
- 1938** Создание Беломорской биологической станции МГУ.
- 1939—1940** Преобразование Днепровской Гидробиологической станции в Гидробиологический институт АН УССР (Киев).
- 1939** Работы Е.В. Боруцкого на оз. Белом по определению вторичной продукции бентосных животных на принципах, сходных с использованными П. Бйосен-Йенсенем.
- 1939—1950** Полемика между А.П. Скабичевским и Н.Н. Воронихиным о содержании понятия «планктон» и о его составе.
- 1940** Работа А. Джудея «Годовой энергетический бюджет одного озера», в которой сделана оценка всего продукционного процесса в одних энергетических единицах.
- 1940, 1949, 1950** Выход в свет обобщающего труда «Жизнь пресных вод СССР», т. 1, 2 под ред. В.И. Жадина, т. 3 под ред. Е.Н. Павловского и В.И. Жадина.
- 1941** Создание Института океанологии АН СССР.
- 1942** Статья Р. Линдемана «Трофико-динамический аспект экологии⁹», в которой он представил закон «пирамиды энергий» или правило 10 %, подходы к расчетам энергетического баланса экосистем. В 1943 г. статья вышла на русском языке.
- 1942** Гейтлер Л. предложил термины «эпи-» и «гипонейстон».
- 1943** Изобретение Ж.И. Кусто и Э. Гайаном акваланга — автономного дыхательного аппарата на сжатом воздухе с автоматической регулировкой давления.

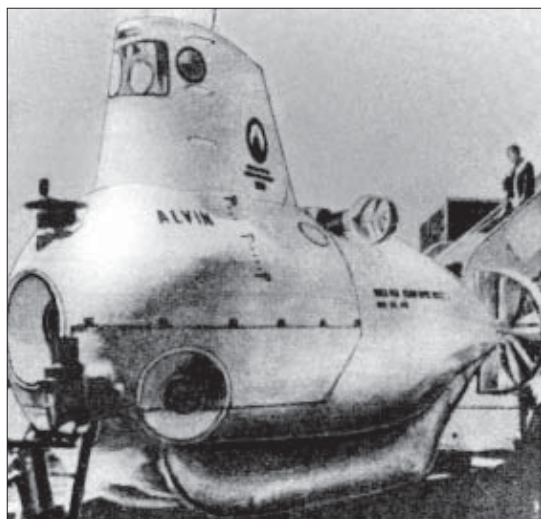
⁹ Название приводится по (Винберг, 1975).

- 1945 Работа В.С. Ивлева «Биологическая продуктивность водоемов».
- 1946—1947 Создание по инициативе Л.А. Зенкевича Нарочанской биологической станции (оз. Нарочь, Беларусь).
- 1947 Преобразование Верхневолжской базы Академии наук в Биологическую станцию «Борок».
- 1947 Создание Всесоюзного гидробиологического общества (ВГБО).
- 1947 Создание Американского Общества лимнологии и океанографии (American Society of Limnology and Oceanography (ASLO)).
- 1947, 1951 Двухтомный труд Л.А. Зенкевича «Фауна и биологическая продуктивность моря».
- 1948 Работа А.А. Шорыгина и А.Ф. Карпевич «Новые вселенцы Каспийского моря и их значение в биологии этого водоема». Одна из первых работ по обоснованию акклиматизации гидробионтов.
- 1948 Шведская экспедиция НИС «Альбатрос—2», первая поимка донных животных 4 видов, несомненно живущих на глубине 7625—7900 м.
- 1948 Создание Черноморской станции Института океанологии АН СССР.
- 1948, 1949 Трехтомный труд Л.С. Берга «Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран».
- 1948 Концепция биологической структуры океана Л.А. Зенкевича.
- 1949 Вступил в строй НИС «Витязь» Института океанологии АН СССР (выполнил 65 рейсов, максимальная глубина траления 10710 м в Марианском желобе, исследование фауны 11 глубоководных желобов).
- 1949 Монография В.П. Воробьева «Бентос Азовского моря».
- 1949 Первый выпуск трудов ВГБО (всего было 29).
- 1949 Выход в свет учебника «Общая гидробиология» С.А. Зернова (второе издание).
- 1950 Харвей Х. провел расчеты энергетического баланса под 1 м² поверхности моря.
- 1950—1952 Кругосветная экспедиция датского судна «Галатея». Максимальная глубина траления 10 210 м (Филиппинский желоб). Применение радиоуглеродного метода измерения первичной продукции Е. Стеман-Нилсеном.
- 1951 Беклемишев В.Н. Разработал систему биоценологических связей, предложил понятие «консорция» (в 1952 г. это понятие независимо предложил Л.Г. Раменский).
- 1951 Маргалеф Р. предложил использовать информационные энтропийные меры для оценки экологического разнообразия и стабильности экосистем; развил представления о сообществах как самоорганизующихся (кибернетических) системах.
- 1952 Монография А.А. Шорыгина «Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря».
- 1952 Первая монография о морском обрастании и мерах защиты от него «Marine fouling and its preventions», Вудс-Холльский океанографический институт (пер. на рус., 1975).
- 1952 Руководство по лимнологии — пресноводной гидробиологии Ф. Руттнера «Grundriss der limnologie (Hydrobiologie des Süsswasser)».
- 1952 Монографическая работа П. Уэлча «Лимнология» (Limnology).
- 1953 Труд С. Экмана «Зоогеография моря».
- 1953 Создание Северо-Американского бентологического общества (North American Benthological Society).
- 1953—1955 Монография Ю.М. Марковского «Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины, условия ее существования и пути использования» в 3-х частях.
- 1954 Выделение ультраабиссальной океанической зоны (Л.А. Зенкевич, Я.А. Бирштейн, Г.М. Беляев).

Судно Института биологии внутренних вод РАН «Академик Топчиев»

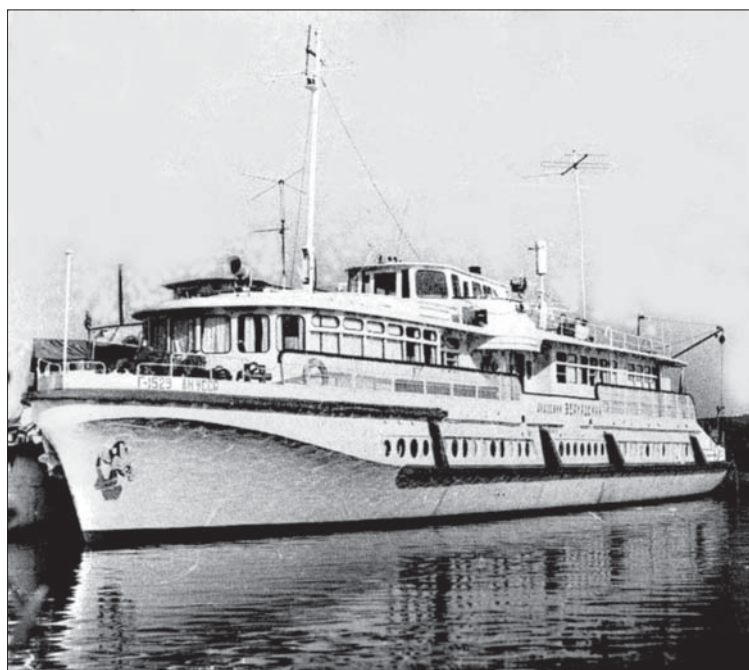


- 1954** На базе временной морской лаборатории в Одессе организована Одесская биологическая станция Института гидробиологии АН УССР.
- 1955** Начало издания журнала «Limnology and Oceanography» (США).
- 1955** Начало издания журнала «Freshwater Biology» (Великобритания).
- 1955** Начало издания журнала «Хидробиология» (Болгария).
- 1955** Начало издания журнала «Acta Hydrobiologica Sinica» (Китай).
- 1956** Юнг М. и Б. Хазен описали систему срединно-океанических хребтов.
- 1955—1964** Разработка Ф. Вудивиссом биотического индекса р. Трент.
- 1956** XIII конгресс Международного лимнологического общества принимает решение о типизации озер на основе величины их первичной продукции.
- 1956** Выделение зоны хадали в океане (А. Бруун).
- 1956** Создание Института биологии водохранилищ АН СССР (пос. Борок).
- 1956** Создание международной ассоциации по исследованию Дуная (The International Association for Danube Research (IAD)).
- 1957—1958** Международный геофизический год (МГГ), во время которого проводились и гидробиологические исследования океана.
- 1957** Валканов А. подготовил каталог болгарской части черноморской фауны.
- 1957** Работы Г. Одума на водотоках Флориды Сильвер-Спрингс, разработка моделей потоков энергии в водных экосистемах.
- 1957, 1967, 1975, 1993** Выход в свет четырехтомного труда Дж.Э. Хатчинсона «Лимнология» (I. A. Treatise Limnology, Geography, Physics & Chemistry, II. Introduction to Lake Biology & the Limnoplankton, III. Limnological Botany, IV. The Zoobenthos).
- 1957** Начало работы Ю.П. Зайцева по исследованию открытой им группировки морского нейстона.
- 1957** Начало издания журнала «Hydrobiologia (Acta Hydrobiologica, Hydrographica et Protistologia)» (Нидерланды).
- 1959** Первый международный океанографический конгресс (Нью-Йорк).
- 1959, 1966** Концепция биологической структуры океана В.Г. Богорова, Л.А. Зенкевича.
- 1960** Погружение Ж. Пиккара и Д. Уолша в батискафе «Триест», глубина 1916 м, наблюдение пелагических глубоководных организмов.



Глубоководный обитаемый аппарат «Алвин»

- 1960** 8—13 февраля — Научное совещание по изучению первичной продукции водоемов. На нем Г.Г. Винберг представил свою книгу «Первичная продукция водоемов».
- 1960** Книга Ф.Д. Мордухай-Болтовского «Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне».
- 1961** Статья Дж. Хатчинсона «Парадокс планктона» где он поставил под сомнение представления о конкуренции как основном факторе формирования сообщества.
- 1961** Реорганизация Байкальской лимнологической станции в Лимнологический институт СО АН СССР.
- 1961** Начало издания журнала «Океанология».
- 1962** Монография М.М. Кожова «Биология озера Байкал».
- 1962** Образование Института биологии внутренних вод АН СССР (с 1987 г. им. И.Д. Панина).
- 1962** Французский батискаф «Archimede» совершил погружения на глубину более 9000 м в одном из желобов Тихого океана.
- 1962** Начало издания журнала «Limnologica» (Италия).
- 1963** Выход в свет монографии Л.А. Зенкевича «Биология морей СССР».
- 1963** Книга Дж. Раймонта «Планктон и продуктивность океана». Пер. на рус. язык 1983, 1988.
- 1963** Эксперимент Ж.-И. Кусто Преконтенет—2 в Красном море. Недельный в обитаемом подводном доме на глубине 25 м и в течение месяца — на глубине 14 м.
- 1969, 1980** Выход в свет фундаментальной монографии И.А. Киселева «Планктон морей и континентальных водоемов» в 2-х томах.
- 1963** Объединение Севастопольской, Одесской и Карадагской биологических станций в Институт южных морей АН УССР (ИНБЮМ) АН УССР.
- 1964** Создание комиссии по проблеме «цветения» воды при Президиуме АН УССР, начало масштабных работ по проблеме «цветения» днепровских водохранилищ.
- 1964** Монография Г.Г. Поликарпова «Радиобиология морских организмов».
- 1964** Полевой сезон работ на оз. Дривяты для создания энергетического баланса озерной экосистемы.



Исследовательское судно
Института гидробиологии
НАНУ «Академик Вернад-
ский»

- 1964—1974** Международная биологическая программа (МБП).
- 1965** I-й съезд ВГБО (в работе съезда приняло участие около 1000 человек из 94 городов СССР).
- 1965** Определение В.Г. Богоровым запасов зоопланктона и зообентоса мирового океана.
- 1965** Выход в свет первого номера «Гидробиологического журнала».
- 1967** Коллективный труд «Биология северо-западной части Черного моря», под ред. К.А. Виноградова.
- 1967** Коллективная монография «Тихий океан. Биология Тихого океана».
- 1967** Пузанов И.И. формулирует концепцию медитерранизации черноморской фауны.
- 1967** Выход в свет монографии А.П. Щербакова «Озеро Глубокое», обобщившей многолетние результаты исследований на этом озере.
- 1968** Издание сборника «Методы определения продукции водных животных» под ред. Г.Г. Винберга.
- 1968, 1969, 1972** Выход в свет трех томов «Определителя фауны свободноживущих беспозвоночных Черного и Азовского морей» под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского.
- 1968—1969** Коллективная монография «Цветение» воды» под ред. А.В. Топачевского.
- 1969** Коллективная монография «Тихий океан. Биология Тихого океана» кн. 2. Глубоководная донная фауна. Плейстон.
- 1969—1992** Морские экспедиции НИС «Академик Вернадский» Морского гидрофизического института АН УССР, НАН Украины (Атлантический, Индийский, Тихий океаны, Средиземное, Карибское, Черное моря, более 800 000 миль).
- 1969** Выход в свет монографии К.В. Беклемишева «Экология и биогеография пелагиали».
- 1970** Выход в свет монографии Ю.П. Зайцева «Морская нейстонология».



Исследовательское судно Института гидробиологии НАНУ «А.В. Топачевский»

- 1970** Монография «Биологическая продуктивность эвтрофного озера» под ред. Г.Г. Винберга (биотический баланс оз. Дривяты, Беларусь).
- 1970** Монографический труд С.И. Кузнецова «Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность».
- 1971** Монография К.М. Хайлова «Экологический метаболизм в море».
- 1971** Второй съезд Всесоюзного гидробиологического общества (Кишинев).
- 1971** Переиздание сборника «Методы определения продукции водных животных» под ред. Г.Г. Винберга.
- 1972** Учебник «Общая гидробиология» А.С. Константинова.
- 1972** Монография В.Е. Заики «Удельная продукция водных беспозвоночных».
- 1973** Август — впервые для северо-западного участка Черного моря зафиксирована мощная придонная гипоксия, один из первых примеров эвтрофирования морских акваторий.
- 1973** Разработка нового варианта системы сапробности В. Сладечком, дополнение списков гидробионтов-индикаторов сапробности.
- 1973** Обобщающая монография О.П. Оксюк «Водоросли каналов мира».
- 1974** Монография Г.Е. Шульмана «Жизненные циклы рыб. Физиология и биохимия» (Life cycles. Physiology and biochemistry).
- 1975** Выход в свет на русском языке книги Ю. Одума «Основы экологии».
- 1975** Монография А.А. Калугиной-Гутник «Фитобентос Черного моря».
- 1975** Обобщающая монография О.Г. Кафтанниковой «Беспозвоночные каналов СССР».
- 1975, 1983** Выход в свет труда Р. Ветцеля «Лимнология» (Limnology), 2 издания.
- 1975** Монография Л.М. Сущени «Количественные закономерности питания ракообразных».
- 1975** Начало издания «Journal of Great Lake research» (США).

- 1976 III съезд ВГБО, г. Рига.
- 1976 Советско-английский семинар по научным основам контроля качества вод по гидробиологическим показателям.
- 1976 Выход в свет монографии Ю.Г. Алеева «Нектон».
- 1976 Обнаружение буксируемыми автоматическими аппаратами термических аномалий на Галапогосском рифте Восточно-Тихоокеанского поднятия.
- 1976 Фотографии фауны гидротерм сделаны буксируемым глубоководным аппаратом «Ангус».
- 1977 17 февраля, погружение американского глубоководного обитаемого аппарата (ГОА) «Алвин» № 713, открытие в районе Галапогосского рифта гидротермальных сообществ.
- 1977 Коллективная монография в 2-х томах «Океанология. Биология океана. Биологическая продуктивность океана» под ред. М.Е. Виноградова.
- 1979 Открытие черных курильщиков на Восточно-Тихоокеанском поднятии.
- 1980 Концепция речного континуума (R.L. Vannote, G.W. Minshall, K.W. Cummins, I.R. Sedell, C.E. Cushing).
- 1981 Открытие хемоавтотрофного бактериального симбиоза у рифтий (*Riftia pachyptila*).
- 1981 IV съезд ВГБО, г. Киев.
- 1982 II съезд советских океанологов, г. Ялта.
- 1982 Обнаружение около 130 гидротермальных холмов и черных курильщиков в бассейне Гуаймас, Калифорнийский залив.
- 1984 Открытие нетермических метановых оазисов. Открытие оазисов у подножья Флоридского эскарпа (3266 м), открытие оазисов в зоне субдукции у тихоокеанского побережья США на глубине 2036 м.
- 1985 Выход в свет коллективной монографии «Экологическая система Нарочанских озер» под ред. Г.Г. Винберга.
- 1985 Работа Ю.П. Зайцева «Контуробионты в мониторинге океана», концепция ключевой роли контурных экосистем в жизни моря.
- 1986 Выход в свет монографии Ю.Г. Алеева «Экоморфология».
- 1986 V съезд ВГБО, г. Тольятти.
- 1988 Обнаружение франко-японской экспедицией гидротермальных сообществ в Северофиджийском задуговом бассейне.
- 1989 Выход в свет книги А.Ф. Алимова «Введение в продукционную гидробиологию».
- 1989 Работа Дж. Уорда «Четырехмерная природа лотических экосистем» (The four-dimensional nature of lotic ecosystems).
- 1989 Статья Г.Г. Поликарпова с соавторами «Явление активного газовыделения из поднятий на свале глубин западной части Черного моря», начало активных исследований черноморских сиповых экосистем.
- 1989—1991 Выход в свет серии коллективных монографий Института гидробиологии НАНУ «Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ», «Днепровско-бугская эстуарная экосистема», «Гидробиология водоемов-охладителей Украины» и др.
- 1991 Открытие эктотрофосимбиоза с серобактериями у гидротермальных креветок *Rimicaris*.
- 1991 VI съезд ВГБО, г. Мурманск.
- 1991 Вышла книга Т. Эдмондсона «Польза от экологии» (Use of ecology: lake Washington and beyond) о практических работах по деэвтрофированию оз. Вашингтон.

- 1992** Создание Гидроэкологического общества Украины.
- 1993, 1997, 2001, 2005** I—IV съезды Гидроэкологического общества Украины.
- 1994** Погружение японского ГОА «Sinkay 6500» на глубину 6437 м, обследование поселений моллюсков калиптоген в гидротермах Индийского океана.
- 1995** Начало издания журнала «Биология внутренних вод» (Россия).
- 1996** VII съезд Гидробиологического общества при РАН, г. Казань.
- 1999, 2003, 2007** Международные научные конференции «Озерные экосистемы», г. Минск, Нарочь.
- 1999** Фундаментальная монография Г.Е. Шульмана и Р.М. Лав «Биохимическая экология морских рыб» (The biochemical Ecology of Marine Fishes).
- 2000** Монография А.Ф. Алимова «Элементы теории функционирования водных экосистем».
- 2000** Учебное пособие А.И.Кафанова и В.А.Кудряшова «Морская биогеография».
- 2000** Обнаружение японской экспедицией гидротермального поля «Кайрей» в районе тройственной точки Родригес в Индийском океане, глубина 2420—2450 м.
- 2001** VIII съезд Гидробиологического общества при РАН, г. Светлогорск Калининградской области.
- 2001, 2004** Выход в свет учебника В.Д. Романенко «Основы гидроэкологии» на украинском и русском языках.
- 2002** Апрель, выход в свет первого номера «Морского экологического журнала» (ИНБЮМ НАНУ, Севастополь).
- 2002** Коллективная монографическая работа «Биология гидротермальных систем», ред. А.В. Гебрук.
- 2003** Международный симпозиум «Перифитон континентальных вод: современное состояние изучения и перспективы дальнейших исследований», г. Тюмень.
- 2005** Монография А.Ю. Звягинцева «Морское обрастание в северо-западной части Тихого океана».
- 2005** Международная конференция к 100-летию со дня рождения Г.Г. Винберга (г. Санкт-Петербург).
- 2005** IX съезд Гидробиологического общества при РАН, г. Тольятти.
- 2006** Выход в свет коллективной монографии «Северо-западная часть Черного моря: биология и экология» под ред. Зайцева Ю.П. и др.
- 2007** XXX Конгресс SIL (г. Монреаль).
- 2007** Выход в свет книги С.П. Китаева «Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов».
- 2008** Исследования ГОА «Мир» на оз. Байкал.
- 2009** X съезд Гидробиологического общества при РАН (г. Владивосток).
- 2010** V съезд Гидроэкологического общества Украины (г. Житомир).
- 2010** XXXI Конгресс SIL (г. Кейптаун).
- 2010** Выход в свет монографии-учебного пособия И.А. Жиркова (при участии А.И. Азовского, О.В. Максимовой) «Жизнь на дне. Био-география и био-экология бентоса».

Гидробиологический «Календарь» наиболее важных дат, безусловно, грешит субъективностью оценки важности событий. Тем не менее, он позволяет сделать некоторые заключения. Используя терминологию Л.Н. Гумилева (1997), можно сказать, что эпоха пассионарности, героических многолетних экспедиций в конце XIX — начале XX вв. сменилась акметической фазой, эпохой «нормальной науки» (Кун, 1970) в рамках сложившихся парадигм. Спады научной активности были обусловлены внешними факторами — первой и второй мировыми войнами. Однако с конца третьей четверти XX века наметилась тенденция снижения числа значимых событий в истории гидробиологии, что может быть связано со скрытыми внутренними кризисными явлениями, изменением связи гидробиологической науки с практикой, запросами общества. Возможно, многие события ближайшего времени недооценены («большое видится на расстоянии»), но не вызывает сомнения, что анализ развития гидробиологии важен не только как часть истории биологии, он необходим для оценки современного состояния и развития данной отрасли знания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пользуясь моделью «знания—незнания» П. Лапласа, представим некий круг, внутри которого находится современная наука, и с увеличением его размеров, длины окружности (скорее поверхности сферы), зона контакта знакомого и незнаемого все более возрастает.

Что было в этом круге в период предистории гидробиологии? Прежде всего, информация «технологического» характера для получения необходимой продукции из водоемов, как путем сбора естественного урожая, так и с использованием аквакультуры, поскольку от продукции гидросферы зависела жизнь целых народов. Также имелись некоторые практические знания о качестве вод, необходимые для их использования.

В исторический период, за последние 150—170 лет, круг знания о жизни в гидросфере, как и о мире в целом, расширился колоссально. Установлена полная обитаемость гидросферы на всех глубинах океана во всех географических зонах. Принцип всюдности жизни В.И. Вернадского получил практическое подтверждение. Основательно изучено огромное разнообразие, богатство жизни в гидросфере и установлены общие закономерности его изменения.

В настоящее время водоемы разного масштаба рассматриваются как системы, где за счет энергии солнца фотоавтотрофами производится вещество, используемое затем многими организмами. Здесь происходит трансформация веществ. Кроме того, были обнаружены новые типы экосистем, в которых основной источник энергии не космический — солнце, а энергия земных химических соединений. Важнейшим шагом для познания функционирования биокосных систем (от биогеоценоза до биосферы) было развитие идей о существовании циклических процессов в этих системах и роли живого в них на всех уровнях организации. Важную роль в понимании структуры взаимосвязей в сообществах сыграли представления о трофических цепях. Однако оказалось, что речь идет скорее о сложных трофических сетях. Системы взаимосвязей оказались более сложными, чем предполагалось вначале. Открытие явления «микробальной петли» показало существование в водных экосистемах скрытых, на первый взгляд, циклических процессов.

Обитаемая часть гидросферы планеты в понимании гидробиологов приобрела пространственно-функциональную структурированность. Биоценозы рассматривались как системы организмов, в различной степени взаимосвязанных и обитающих в характерных условиях среды. Общие экологические принципы единства организации экосистем гидросферы позволили их типизировать, сформулировать понятие об ограниченном числе сходных по основным характе-

То, что мы знаем —
ограничено.
Того, чего мы
не знаем — бесконечно.

П. Лаплас

ристикам экосистем в различных водоемах. Сформировались представления о глобальном распределении живого вещества в гидросфере, о закономерностях его сгущения и разрежения в пространстве и времени. Идея циркумграничных сгущений живого вещества В.И. Вернадского практически стала методологической основой функционально-хорологических исследований.

Структуризация биоты гидросферы на экотопические группировки гидробионтов (планктон, бентос, перифитон и другие) позволила совершенно особенно, «по-гидробиологически» подойти к познанию биокосных систем. Основные характеристики среды обитания в гидросфере стали рассматривать как фактор, обуславливающий широкую дивергенцию живых форм, а огромный спектр адаптаций последних — как предпосылку образования относительно целостных группировок со сходным способом организации всех аспектов жизнедеятельности.

В прикладном, «технологическом», плане наиболее важными являются два направления развития гидробиологии: исследования продукции и самоочищения водоемов. Значение этих, в сущности, прикладных направлений для человека так велико, что многие гидробиологи связывают с ними все остальные направления, как, впрочем, и весь ход развития гидробиологии.

Читая раздел, посвященный истории гидробиологии и анализируя «Календарь гидробиологических дат», можно обнаружить, что давно закончилась не только пассивная фаза развития этой науки, но в прошлом уже и стационарная фаза и даже наметился спад в развитии. Что это? Гидробиология — наука XIX и XX столетий? Гидробиология — наука несовременная? Это вопрос не только гидробиологии, но также других «макробиологических» наук, то есть использующих в изучении живого интегративный подход, в отличие от редуционизма, в рамках которого во всей полноте исследуются частные проявления жизни на уровне молекул, генов, клеток.

В начале XXI века вся биологическая наука переживает сложный и в чем-то парадоксальный этап. С одной стороны — стремительное развитие молекулярной биологии, генетики, огромный поток новой информации, появление нового знания об организации жизни на микро- и наноуровне. От расшифровки генома — до конструирования новых организмов. С другой — достаточно общие и приблизительные знания о структуре и функционировании биокосных систем, их взаимодействия и взаимосвязей — от отдельного водоема или наземного ландшафта до биосферы в целом.

Весьма показателен такой односторонний взгляд (я специально беру цитату из прекрасной научно-популярной кни-

ги¹, которую будут читать не только специалисты, но и интересующиеся биологией широкие массы): «Ученые из института Крейга Вентера в течение последних 10 лет уверенно идут к великой цели — созданию искусственных микроорганизмов с заданными свойствами. По-видимому, эта цель может быть достигнута через несколько лет. Кстати сказать, в США сейчас активно дискутируются этические и юридические проблемы, связанные с близящимся созданием искусственных организмов. Самые горячие споры идут по вопросу о том, можно ли будет эти организмы патентовать...». Боюсь, что самыми важными здесь являются не юридические проблемы, а проблемы взаимосвязей в биосфере. Речь не о том, что не стоит или нельзя расширять круг «домашних» организмов, а о том, что развитие науки должно быть сбалансированным. Конструируя и создавая новые организмы, человек должен очень отчетливо осознавать последствия воздействия своих творений на процессы в экосистемах и биосфере в целом. Все уровни биологических исследований должны быть сбалансированными. Дисбаланс, резкое доминирование одних направлений в ущерб другим, приводит к значительному снижению разнообразия научных исследований и, как следствие, — к извращению эволюционного научного процесса. Научная деятельность, как и вся человеческая, в своем развитии лишь частично подчиняется принципам отбора.

Одной из причин снижения интереса к гидробиологии, в частности пресноводной, является сужение области «социального заказа». Каким мощным стимулом развития гидробиологии был подъем гидротехнического строительства, правда, далеко не все рекомендации и предупреждения были учтены. То же можно сказать и о проблемах «цветения» воды, биологических помехах, связанных с вселением чужеродных видов. Было бы безответственным призывать к возрождению сомнительных проектов в области использования ресурсов гидросферы для стимулирования прикладных разделов гидробиологии. Тем не менее, существенная роль практики в развитии тех или иных областей науки очевидна, хотя вернее было бы говорить о «технологических областях» науки. По ряду причин гидробиология относится к таким областям знания, в которых велик «удельный вес» технологических областей.

Попытки прогнозировать будущее науки обычно представляют собою некую проекцию настоящего в будущее. Совершенно естественно, что мы не можем точно предуга-

¹ Марков А. Рождение сложности. Эволюционная биология сегодня: неожиданные открытия и новые вопросы. — М.: Астрель: CORPUS. 2010. 527 с. (с. 421).

дать изменений фундаментального характера, смены парадигм. Тем не менее, уже просматриваются совершенно новые проблемы и задачи исследований.

Роль жизни в гидросфере и ее значение для биосферы в целом представляется в самых общих чертах. Совсем недавно начались исследования процессов на мегауровне. Наиболее очевидна планетарная роль гидробионтов в продукционных процессах, в глобальных циклах круговорота веществ, в первую очередь углерода. Однако появляется все больше данных об особой биохимической роли обитателей гидросферы в регуляции жизненных процессов в масштабах всей биосферы. По имеющимся в настоящее время данным, полиненасыщенные жирные кислоты семейства омега-3, совершенно необходимые всем организмам, могут синтезироваться только гидробионтами². Если это действительно так, то вся жизнь атмобионтов на планете, их развитие на протяжении сотен миллионов лет регулируется и зависит от процессов, происходящих в гидроэкосистемах, особенно в континентальноводных. Механизмы регуляции этих процессов, за исключением частных вопросов, таких как оценка переноса вещества гетеротопными организмами, питания наземных организмов гидробионтами, практически не исследованы.

Крайне слабо разработаны вопросы о соотношении микро- и макропроцессов в гидросфере. Биогеохимические циклы действуют как на уровне экосистем, так и на уровне всей биосферы, полностью они замкнуты только на самом высоком уровне. Непосредственно можно исследовать только отдельные аспекты глобальных процессов, поэтому выводы приходится делать преимущественно на основании локального изучения обилия организмов, их метаболизма, обменных процессов путем расчетов и моделирования. Даже обширные материалы, полученные при наблюдении из космоса, требуют верификации по измерениям в океане, водохранилище или озере. Особое значение здесь приобретает вопрос методической базы гидробиологии. Сложно представить, как бы выглядели в нашем понимании материка и их живое население, если бы мы составляли свое представление о них на основании точечных, случайных отборов проб. Начиная с XIX века, в основе гидробиологических исследований лежит принцип изъятия фрагмента биотопа с его населением и дальнейшего исследования в лабораторных условиях. Современная техника все более позволяет пе-

² Гладышев М.И., Сущик Н.Н., Артс М.Т. Глобальный экспорт незаменимых биохимических компонентов питания из водных экосистем в наземные экосистемы // X Съезд Гидробиол. общ-ва при РАН / Тез. докл. — Владивосток: Дальнаука, 2009. — С. 93.

реносить исследования «в природу», проводить их *in situ*, тем не менее, на этом пути еще предстоит решить много сложных методологических и методических проблем. Некоторая архаичность методической базы гидробиологии является, кстати, одной из причин слабого внимания к этим исследованиям чиновников от науки. Психология определения приоритетов в финансировании такова, что важнейшие открытия наиболее ожидаемы в лабораториях, оснащенных супердорогим оборудованием, а не в лодке, где гидробиолог черпает ведром воду, пропуская её через планктонную сеть образца 1845 года...

Несмотря на то, что в любом пособии по гидробиологии подчеркивается, что гидросфера едина, до сих пор существует серьезный разрыв между морскими и континентальноводными исследованиями. Отсутствует реальная парадигма гидробиологического единства гидросферы. Как ни парадоксально, но, возможно, именно принцип *выделения* гидробиомов позволит провести такое *объединение*, поскольку гидробиомы индивидуальны и характеристика этой индивидуальности требует единого подхода к разнотипным экосистемам. Одно из противоречий «биомного» подхода к изучению жизни в биосфере состоит в том, что различия в характере биомов наземных гораздо менее существенны, чем биомов в гидросфере. Таким образом, категории одного уровня приобретают несколько различное содержание. Само по себе снижение огромного разнообразия водных экосистем представляется весьма конструктивной для рассмотрения основных закономерностей организации гидросферной части биосферы, хотя я вполне осознаю, что этот вопрос требует дальнейшего рассмотрения.

Гидробиологи, несомненно, еще очень далеки от окончательного изучения богатства жизни в гидросфере. Применение современных методов микроскопических исследований открывает целый мир вирусов и других мельчайших организмов. Глубоководные исследования безусловно принесут новые данные о разнообразии жизни в неисследованных районах Мирового океана, однако и более доступные гидроэкосистемы исследованы пока недостаточно. Широкое описание, инвентаризация в духе естественной истории необходимы, однако важно и понимание роли разнообразия живого вещества в масштабах жизни на нашей планете. Огромное разнообразие жизни есть результат длительного эволюционного процесса, который происходит и сейчас, поэтому важно знать его тенденции сегодня.

Дальнейшему глубокому изучению подлежат трофо-энергетические отношения и взаимосвязи в экосистемах. Здесь следует учитывать гораздо большую, чем казалось раньше, распространенность симбиотических отношений на уров-

нях организмов, консорциев, сообществ, а также роль различного рода циклических процессов в биокосных системах разного уровня.

Гидробиология — одна из биологических наук, теснейшим образом связанная с жизнедеятельностью человека. Общество не может жить без возобновляемых ресурсов чистой воды, пищевых и технических продуктов гидросферы. Из этого вытекают задачи прикладных и частных разделов гидробиологии — санитарной, технической, производственной, природоохранной.

Гидробиология — обширная наука уже хотя бы потому, что она изучает различные проявления жизни в населенной части гидросферы, наибольшей по объему составляющей всей биосферы Земли. Гидробиология — наука вполне конкретная, поскольку может дать ответ на вопрос, как сохранить, рационально использовать ближайший пруд и Мировой океан. Гидробиология — наука важная, ибо она дает знание о значительной части окружающего нас мира. И наконец, гидробиология — наука интересная, в чем, надеюсь, читатель убедится по прочтении этой книги.

* * *

Мне посчастливилось провести несколько замечательных полевых сезонов на Конинских озерах в Польше, где, среди многих гидробиологических станций под разными номерами и условными обозначениями, была станция «у Бабки» на Лихеньском озере. Профессор Богуслав Здановски рассказал мне такую историю.

В старом доме на берегу озера жила пани Павлячкова. В этом доме всегда останавливались гидробиологи, приезжавшие работать на озеро. Собираясь в экспедицию, они говорили: «Поехали до «Бабки»! Озеро Лихеньское длинное и неширокое, с северо-западного берега закрыто лесом, в нем не бывает больших волн и сильных штормов. Однако осенью, когда день короткий, а погода сырая и промозглая, возвращаться было сумеречно и неудобно. Тогда «Бабка» ставила на окно свечку и огонек этот был путеводным для возвращающихся ученых.

Пани Павлячкову я уже не застал. И дом почти развалился. Но огонек по-прежнему указывал нам путь к берегу. Хорошо, когда есть кому зажечь такой огонек. Надежды.

ЛИТЕРАТУРА

- Абакумов В.А.* К истории контроля качества вод по гидробиологическим показателям // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. — Л.: Гидрометеиздат, 1981. — С. 46—74.
- Авакян А.Б.* Водохранилища — феномен XX столетия // Акт. пробл. рац. исп. биол. рес. водохранилищ. — Рыбинск : Рыбинский дом печати, 2005. — С. 7—17.
- Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шаранов В.А.* Водохранилища. — М.: Мысль, 1987. — 326 с.
- Азовский А.И.* Соотношение пространственно-временных диапазонов в экологических иерархиях различной природы // Журн. общ. биол. — 2001. — 62, № 6. — С. 451—459.
- Айзатуллин Т.А., Лебедев В.Л., Хайлов К.М.* Океан. Активные поверхности и жизнь. — Л.: Гидрометеиздат, 1979. — 192 с.
- Алеев Ю.Г.* О биогеодинамических различиях планктона и нектона // Зоол. журн. — 1972. — 51, № 1. — С. 5—12.
- Алеев Ю.Г.* Нектон. — К.: Наук. думка, 1976. — 391 с.
- Алеев Ю.Г.* Экоморфология. — К.: Наук. думка, 1986. — 423 с.
- Алеев Ю.Г.* Экоморфология и эволюция // Журн. общ. биол. — 1988. — 49, № 1. — С. 27—34.
- Алеев Ю.Г.* Топологические категории и экоморфы гидробионтов // Гидробиол. журн. — 1990. — 26, № 1. — С. 3—7.
- Алёкин О.А.* Основы гидрохимии. — Л.: Гидрометеиздат, 1953. — 296 с.
- Алёкин О.А.* Химия океана. — Л.: Гидрометеиздат, 1966. — 248 с.
- Алёкин О.А.* Основы гидрохимии. — Л.: Гидрометеиздат, 1970. — 444 с.
- Алёкин О.А., Ляхин Ю.И.* Химия океана. — Л.: Гидрометеиздат, 1984. — 343 с.
- Александр Р.* Биомеханика. — М.: Мир, 1970. — 339 с.
- Александров Б.Г.* Гидробиологические основы управления состоянием прибрежных экосистем Черного моря. — К.: Наук. думка, 2008. — 343 с.
- Алимов А.Ф.* Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. — Л.: Наука, 1981. — 248 с.
- Алимов А.Ф.* Исследование биотического баланса экосистем пресноводных водоемов СССР // Гидробиол. журн. — 1987. — 23, № 6. — С. 3—9.
- Алимов А.Ф.* Введение в продукционную гидробиологию. — Л.: Гидрометеиздат, 1989. — 152 с.
- Алимов А.Ф.* Сезонные и многолетние изменения биомассы зообентоса континентальных водоемов // Гидробиол. журн. — 1991. — 27, № 2. — С. 3—9.
- Алимов А.Ф.* Элементы теории функционирования водных экосистем. — СПб: Наука, 2000. — 147 с.
- Алимов А.Ф.* Продукционные характеристики озерных экосистем // Гидробиол. журн. — 2000 а. — 36, № 1. — С. 3—14.

- Алимов А.Ф.* Исследование биоразнообразия в сообществах планктона, бентоса, рыб и в экосистемах пресноводных водоемов разной продуктивности // Изв. АН СССР. — Сер. биол. — 2001. — № 1. — С. 87—95.
- Алимов А.Ф.* Об экологии всерьез // Вест. РАН. — 2002. — 77, № 12 — С. 1075—1080.
- Алимов А.Ф.* О теории функционирования водных экосистем // Акт. пробл. рац. исп. биол. ресурсов водохранилищ. — Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2005. — С. 18—25.
- Алимов А.Ф., Кудерский Л.А., Телеш И.В.* Объединение российских гидробиологов: идеи, планы, замыслы // Вест. РАН. — 2002. — 72, № 9. — С. 810—814 // www.zin.ru/societies/gbo/publications.
- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г., Орлова М.И. и др.* Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Ред. Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г. — М.;СПб.: Тов. науч. изд. КМК, 2004. — 436 с.
- Андреев Е.И., Пыляшенко-Новохатный А.И., Антоновская Н.С., Козлова И.А.* Ферросфера — зона формирования коррозионно-активного сообщества микроорганизмов // Доповіді НАН України. — 2002. — № 3. — С. 157—161.
- Андріяшев А.П.* Некоторые вопросы вертикальной зональности морской донной фауны // Биологические ресурсы Мирового океана. — М.: Наука, 1979. — С. 117—138.
- Апродов В.А.* Вулканы. — М.: Мысль, 1982. — 367 с.
- Афанасьев С.А.* Характеристика гидробиологического состояния разнотипных водоемов города Киева // Вест. экол. — 1996. — № 1—2. — С. 112—118.
- Афанасьев С.А.* Понятие «перифитон» применительно к горным рекам // Перифитон континентальных вод: современное состояние изученности и перспективы дальнейших исследований. Мат. междунар. симп. — Тюмень: Опцион-ТМ-Холдинг, 2003. — С. 6—8.
- Арефьев С.П.* Экоморфологический континуум как среда существования филемы (на примере афиллофоридных грибов) // Вест. экол., лесовод. и ландшафтовед. — 2008. — № 9. — С. 3—17.
- Баканов А.И.* Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии (Сб. науч. тр. памяти А.И. Баканова) / Ред. Г.С. Розенберг. — Тольятти: Самарский центр РАН, 2005. — С. 37—67.
- Баканов А.И., Столбунова В.Н., Жигарева Н.Н.* Животное население зарослей озера Неро: связи между компонентами экосистемы // Биол. внутр. вод. — 2001. — № 3. — С. 48—55.
- Баклановская Т.Н.* К познанию водорослей песчаного пляжа Учинского водохранилища // Учинское и Можайское водохранилища. — М.: Изд-во МГУ, 1963. — С. 56—70.
- Безносков В.Н., Суздалева А.Л.* Сукцессионное развитие экосистем техногенных водоемов // Антропогенное влияние на водные экосистемы. — М.: Тов. науч. изд. КМК, 2005. — 157 с.
- Бей-Биенко Г.Я.* Общая энтомология. — М.: Высш. шк., 1980. — 416 с.
- Беклемишев В.Н.* Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ // Тр. по защ. раст. — 1931. — 1, № 2—3. — С. 128—143.
- Беклемишев В.Н.* К проблеме индивидуальности в биологии // Успехи современной биологии. — 1950. — 29, № 1. — С. 91—120.
- Беклемишев В.Н.* О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП. — Отд. биол. — 1951. — 56, № 5. — С. 3—30.
- Беклемишев В.Н.* Биоценозы реки и речной долины в составе живого покрова Земли // Тр. ВГБО. — 1956. — VII. — С. 77—97.
- Беклемишев В.Н.* Пространственная и функциональная структура популяций // Бюлл. МОИП. — 1960. — LXV, № 2. — С. 41—49.
- Беклемишев В.Н.* Об общих принципах организации жизни // Бюлл. МОИП. — Отд. биол. — 1964. — 69, № 2. — С. 22—38.
- Беклемишев В.Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. — М.: Изд-во АН СССР, 1964 а. — 444 с.
- Беклемишев К.В.* Экология и биогеография пелагиали. — М.: Наука, 1969. — 291 с.
- Беклемишев К.В.* О возможных и осуществленных направлениях эволюции беспозвоночных // Журн. общ. биол. — 1974. — 35, № 2. — С. 209—222.
- Беклемишев К.В.* Биотопический подход к морским сообществам и его осуществление во время советских работ по Международной биологической программе // Изв. АН СССР. — Сер. биол. — 1976. — № 5. — С. 688—697.

- Беляев Г.М. Фауна ультраабиссали // Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. 2. Глубоководная донная фауна. Плейстон. — М.: Наука, 1969. — С. 217—234.
- Беляев Г.М. Распределение биомассы бентоса // Биологические ресурсы океана. — М.: Агропромиздат, 1985. — С. 112—121.
- Беляев Г.М. Глубоководные океанические желоба и их фауна. — М.: Наука, 1989. — 255 с.
- Беляев Г.М., Бирштейн Я.А., Богоров В.Г., Виноградова Н.Г., Виноградов М.Е., Зенкевич Л.А. О схеме вертикальной биологической зональности океана // Докл. АН СССР.— 1959. — **129**, № 3. — С. 658—661.
- Бенинг Л. К изучению придонной жизни реки Волги // Монографии Волжской биол. станции. — Саратов, 1924. — 398 с.
- Берг Л.С. Географические зоны Советского Союза. — М.: Гос. изд. геогр. лит. ОГИЗ, 1947. — 397 с.
- Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ / Ред. Г.И. Щербак. — К.: Наук. думка, 1989. — 248 с.
- Биологический энциклопедический словарь / Ред. С.М. Гиляров. — М.: Советская энциклопедия, 1986. — 831 с.
- Биология гидротермальных систем / Ред. А.В. Гебрук. — М.: КНК Press, 2002. — 543 с.
- Биоокеанографическая структура вод в районах подводных возвышенностей / Ред. В.Н. Грезе. — К.: Наук. думка, 1975. — 208 с.
- Биопродукционная система крупномасштабного океанического круговорота / Ред. В.Н. Грезе. — К.: Наук. думка, 1984. — 264 с.
- Бисвас А. Человек и вода. — Л.: Гидрометеиздат, 1975. — 288 с.
- Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління / Ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко. — К.: Наук. думка, 1999. — 703 с.
- Богатов В.В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1994. — 218 с.
- Богатов В.В., Никулина Т.В., Астахов М.В. Колонизация керамической плитки бентосными водорослями в р. Кедровая (Приморский край, Россия) // Вест. СВНЦ РАН. — 2009. — № 1. — С. 33—41.
- Богданов Ю.А. Гидротермальные источники как среда обитания // Биология гидротермальных систем / Ред. А.В. Гебрук. — М.: КНК Press, 2002. — С. 72—112.
- Богданов Ю.А., Каплин П.А., Николаев С.Д. Происхождение и развитие океана. — М.: Мысль, 1978. — 158 с.
- Богоров В.Г. Биологическая структура океана // ДАН СССР. — 1959. — **128**, № 4. — С. 819—822.
- Богоров В.Г. О единстве природы океана // Вест. МГУ. — Сер. географ. — 1959 а. — № 4. — С. 201—206.
- Богоров В.Г. Роль планктона в обмене веществ в океане // Океанология. — 1969. — **9**, № 1. — С. 156—161.
- Богоров В.Г. Планктон Мирового океана. — М.: Наука, 1974. — 320 с.
- Богоров В.Г., Зенкевич Л.А. Биологическая структура океана // Экология водных организмов. — М.: Наука, 1966. — С. 3—14.
- Богословский Б.Б. Озероведение. — М.: Изд-во МГУ, 1960. — 336 с.
- Болтачев А.Р. Аналитический обзор современного состояния мирового рыболовства и аквакультуры // Мор. экол. журн. — 2007. — **6**, № 4. — С. 5—17.
- Бонч-Осмоловская Е.А., Светличный В.А., Мирошниченко М.Л., Аксенова Е.Ю., Кострикина Н.А., Заварзин Г.А. Распространение и характеристика экстремально термофильных археобактерий из бухты Кратерной // Мелководные газогидротермы и экосистема бухты Кратерной. Владивосток: Изд-во ДВО РАН, 1991. — С. 20—31.
- Брайко В.Д. Обрастание в Черном море. — К.: Наук. думка, 1985. — 123 с.
- Брайко В.Д., Долгопольская М.А. Основные черты формирования ценоза обрастания // Гидробиол. журн. — 1974. — **10**, № 1. — С. 11—18.
- Броцкая В.А., Зенкевич Л.А. Количественный учет донной фауны Баренцева моря // Тр. ВНИИРО. — 1939. — **4**. — С. 5—126.
- Бруевич С.В. Распределение и динамика живого вещества в Каспийском море // ДАН СССР. — 1939. — **25**, № 2. — С. 139—143.

- Будыко М.И.* Глобальная экология. — М.: Мысль, 1977. — 327 с.
- Бульон В.В.* Взаимосвязь между содержанием хлорофилла *a* в планктоне и прозрачностью воды по диску Секки // ДАН СССР. — 1977. — **236**, № 2. — С. 505—508.
- Бульон В.В.* Первичная продукция планктона внутренних водоемов / Тр. ЗИН. — Л.: Наука, 1983. — **98**. — 150 с.
- Бульон В.В.* Общая характеристика некоторых озер южной Карелии, разнотипных по степени кислотности и гумифицированности // Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий / Тр. ЗИН РАН. — СПб, 1997. — **272**. — С. 5—28.
- Бульон В.В.* Структура и функция микробальной «петли» в планктоне озерных экосистем // Биол. внутр. вод, 2002. — № 2. — С. 5—14.
- Бульон В.В., Винберг Г.Г.* Соотношение между первичной продукцией и рыбопродуктивностью водоемов // Основы изучения водных экосистем. — Л., 1981. — С. 5—10.
- Бурковский И.В.* Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ (на примере беломорской песчаной литорали). — М.: Изд-во МГУ, 1992. — 208 с.
- Буторин Н.В., Кудрин В.Н., Зиминова Н.А.* Донные отложения верхневолжских водохранилищ. — Л.: Наука, 1975. — 159 с.
- Быков Б.А.* Геоботанический словарь. — Алма-Ата: Наука, 1973. — 216 с.
- Бюллетень* экологического состояния озер Нарочь, Мястро, Баторино / Ред. А.П. Остапеня. — Минск: БГУ, 2003. — № 1. — 96 с.
- Вальтер Г.* Растительность Земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Кн. 3. Тундры, луга, степи, внетропические пустыни. — М.: Прогресс, 1975. — 428 с.
- Васенко А.Г.* Екологічні основи водоохоронної діяльності в теплоенергетиці. — Харків: УкрНДІЕП, 2000. — 243 с.
- Василевич В.И.* Типы стратегий растений и фитоценоотипы // Журн. общ. биол. — 1987. — **48**, № 3. — С. 368—375.
- Вернадский В.И.* Живое вещество в химии моря. — Петроград: Науч. хим.-тех. изд-во, 1923. — 37 с.
- Вернадский В.И.* Живое вещество. — М.: Наука, 1978. — 358 с.
- Вернадский В.И.* Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. — М., 1987. — 339 с.
- Вернадский В.И.* Философские мысли натуралиста. — М., Наука, 1988. — 519 с.
- Викторов А.С.* Рисунок ландшафта. — М.: Мысль, 1986. — 178 с.
- Винберг Г.Г.* Первичная продукция водоемов. — Минск: Изд-во АН БССР, 1960. — 329 с.
- Винберг Г.Г.* Особенности водных экологических систем // Журн. общ. биол. — 1967. — **27**, № 5. — С. 538—545.
- Винберг Г.Г.* Общие особенности экологической системы оз. Дривяты // Биол. продуктивность эвтрофного озера. — М.: Наука, 1970. — С. 185—196.
- Винберг Г.Г.* Линейные размеры и масса тела животных // Журн. общ. биол. — 1971. — **32**, № 6. — С. 714—723.
- Винберг Г.Г.* Гидробиология // История биологии (с начала XX века до наших дней). — М.: Наука, 1975. — С. 231—248.
- Винберг Г.Г.* Гидробиология как экологическая наука // Гидробиол. журн. 1977. — **13**, № 5. — С. 5—15.
- Винберг Г.Г.* Многообразие и единство жизненных явлений и количественные методы в биологии // Журн. общ. биол. — 1981. — **42**, № 1. — С. 5—18.
- Винберг Г.Г.* Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общ. биол. — 1983. — **44**, № 1. — С. 31—42.
- Винберг Г.Г.* Взаимозависимость обшегидробиологических и рыбохозяйственно-гидробиологических исследований // Сб. науч. Тр. ГосНИОРХ. — 1984. — Вып. 223. — С. 3—10.
- Винберг Г.Г.* Предисловие // Гутельмахер Б.Л. Метаболизм планктона как единого целого. Трофо-метаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона. — Л.: Наука, 1986. — С. 3—4.
- Винберг Г.Г., Бауер О.Н.* Биологическая продуктивность континентальных вод СССР // Бюлл. МОИП. — 1971. — **47**, № 3. — С. 33—45.
- Виноградов А.П.* Введение в геохимию океана. — М.: Наука, 1967. — 214 с.
- Виноградов К.А.* Очерки по истории отечественных гидробиологических исследований на Черном море. — К.: Изд-во АН УССР, 1958. — 155 с.

- Виноградов К.А.* К истории гидробиологических исследований на Черном море за 60 лет советской власти // Гидробиол. журн. — 1977. — **13**, № 5. — С. 66—77.
- Виноградов М.Е.* Вертикальное распределение океанического зоопланктона. — М.: Наука, 1968. — 320 с.
- Виноградов М.Е.* Экосистемы океанской эпипелагиали и некоторые особенности их функционирования // Биологические ресурсы Мирового океана. — М.: Наука, 1979. — С. 83—102.
- Виноградов М.Е.* О современных задачах изучения экосистем океана // Вестник АН СССР. — 1990. — № 1. — С. 88—97.
- Виноградов М.Е., Милейковский С.А., Расс Т.С., Филатова З.А.* А.Л. Зенкевич и В.Г. Богоров — создатели учения о биологической структуре океана // Океанология. — 1973. — **13**, № 1. — С. 5—11.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.Л.* Сукцессия морского планктонного сообщества // Океанология. — 1983. — **23**, № 4. — С. 633—639.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.Л.* Продукция зоопланктона и распределение его биомассы по акватории океана // Биологические ресурсы океана. М.: Агропромиздат, 1985. — С. 86—107.
- Владимирова К.С.* Фитомикробентос Днепра, его водохранилищ и Днепро-Бугского лимана. К.: Наук. думка. — 1978. — 230 с.
- Водоросли.* Справочник / Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др. — К.: Наук. думка. — 1989. — 608 с.
- Возжинская В.Б.* Донная растительность // Океанология. Биология океана. — 1. Биологическая продуктивность океана. — М.: Наука, 1977. — С. 78—88.
- Войтов В.И.* Прозрачность вод восточной части Индийского океана в период летнего муссона // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. — 1965. — **77**. — С. 92—97
- Волвенко И.В.* Общие закономерности пространственно-временного распределения интегральных характеристик макрофауны пелагиали Северо-Западной Пацифики // Вест. ДВО РАН. — 2009. — № 3 (145). — С. 23—31 с.
- Воробьев В.П.* Бентос Азовского моря. — Симферополь: Крымиздат, 1949. — 193 с.
- Воробьева Л.В.* Мейобентос украинского шельфа Черного и Азовского морей. — К.: Наук. думка, 1999. — 300 с.
- Воронихин Н.Н.* Растительный мир континентальных водоемов. — М.;Л.: Изд. АН СССР. — 1953. — 356 с.
- Воронов А.Г.* К понятию о консорциях // Журн. общ. биол. — 1974. — **35**, № 2. — С. 236—241.
- Второв П.П., Дроздов Н.Н.* Биогеография. — М.: Просвещение, 1978. — 271 с.
- Вэсьер Р.* Человек и подводный мир. — Л.: Гидрометеиздат. — 1971. — 250 с.
- Гаевская А.В.* Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, *Mytilidae*). II. (Моллюски (*Mollusca*)). — Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. — 100 с.
- Гаевская А.В.* Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, *Mytilidae*). III. Грибы (*Fungi*), лишайники (*Mycophycophyta*), растения (*Plantae*). — Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2007. — 97 с.
- Гаевская А.В.* Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, *Mytilidae*). VIII. Губки (*Porifera*). — Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. — 101с.
- Гак Д.З.* Бактериопланктон и его роль в биологической продуктивности водохранилищ. — М.: Наука, 1975. — 251 с.
- Галазий Г.И.* Байкал в вопросах и ответах. — Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1984. — 368 с.
- Галкин С.В.* Донная фауна гидротермали бассейна Манус // Океанология. — 1992. — **32**, № 6. — С. 1102—1110.
- Гальченко В.Ф.* Микроорганизмы в гидротермальных сообществах // Биология гидротермальных систем / Ред. А.В. Гебрук. — М.: КНК Press, 2002. — С. 113—130.
- Гаузе Г.Ф.* Борьба за существование. — М: Ин-т зоологии МГУ, 1999. — Электронная версия www.gause.com
- Гебрук А.В., Галкин С.В.* Гидротермальный биотоп и гидротермальная фауна: общие положения // Биология гидротермальных систем / Ред. А.В. Гебрук. — М.: КНК Press, 2002. — С. 13—24.
- Гебрук А.В., Галкин С.В., Леин А.Ю.* Трофическая структура гидротермальных сообществ // Биология гидротермальных систем / Ред. А.В. Гебрук. — М.: КНК Press, 2002. — С. 351—362.

- Геккель Э.* Чудеса жизни. Общедоступные очерки биологической философии. — СПб, 1908. — 220 с.
- Герд С.В.* Биоценозы бентоса больших озер Карелии. — Петрозаводск: Изд-во Карело-Финского ГУ, 1949. — 197 с.
- Гершанович Д.Е., Елизаров А.А.* Условия среды и биологическая продуктивность Мирового океана // Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Наука, 1979. — С. 28—48.
- Гигевич Г.С., Власов Б.П., Вынаев Г.В.* Высшие водные растения Беларуси: экологическая характеристика, использование и охрана. — Минск: Изд-во БГУ, 2001. — 231 с.
- Гигиняк Ю.Г.* Температура воды в водоемах и ее связь с атмосферным давлением // Докл. НАН Беларуси. — 2001. — 47, № 4. — С. 77—80.
- Гидробиологический режим Днепра в условиях зарегулированного стока / Ред. Я.Я. Цееб.* — К.: Наук. думка, 1967. — 387 с.
- Гидроэкология украинского участка Дуная и сопредельных водоемов / Ред. В.Д. Романенко.* — К.: Наук. думка, 1993. — 328 с.
- Гиляров А.М.* Сосуществование близких видов рода *Daphnia* (Cladocera, Crustacea): еще одно проявление планктонного парадокса // Докл. АН СССР. — 1981. — 257, № 1. — С. 251—254.
- Гиляров А.М.* Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. — М.: Наука, 1987. — 191 с.
- Гиляров А.М.* Популяционная экология. — М.: Изд-во МГУ, 1990. — 191 с.
- Гиляров А.М.* Сто двадцать пять лет «экологии» Эрнста Геккеля // Журн. общ. биол. — 1992. — 53, № 1. — С. 5—17.
- Гиляров А.М.* Вернадский, дарвинизм и Гея. Критические заметки на полях «Биосферы» // Журн. общ. биол. — 1994. — 55, № 2. — С. 238—249.
- Гиляров А.М.* Мнимые и действительные проблемы биоразнообразия // Журн. общ. биол. — 1996. — 116, № 4. — С. 493—505.
- Гиляров А.М.* Виды сосуществуют в одной экологической нише // Природа. — 2002. — № 11. — С. 71—74.
- Гиляров А.М.* Феномен Винберга // Природа. — 2005. — № 12. — С. 47—60.
- Гиляров А.М.* Ариаднина нить эволюционизма // Вестник РАН. — 2007. — 77, № 6. — С. 508—519.
- Гиттельзон И.И., Левин Л.А., Утюшев Р.А., Черепанов О.А., Чугунов Ю.В.* Биолюминисценция в океане. — СПб.: Гидрометеиздат, 1992. — 284 с.
- Гидробиологічні дослідження континентальних водойм в Національній Академії наук України (до 90-річчя НАН України) / Ред В.Д. Романенко.* — К.: СПД Москаленко С.М., 2008. — 264 с.
- Гладышев М.И.* Нейстон континентальных водоемов (обзор) // Гидробиол. журн. 1986. — 22, № 5. — С. 12—19.
- Гладышев М.И.* Основы экологической биофизики водных систем. — Новосибирск: Наука, 1999. — 113 с.
- Голиков А.Н., Бабков А.И.* Особенности вертикального распределения литоральных экосистем на примере Белого моря // Океанология. — 1985. — 25, № 3. — С. 519—523.
- Голованов В.К., Смирнов А.К., Болдаков А.М.* Воздействие термального загрязнения водохранилищ верхней Волги на рыбное население: современное состояние и перспективы // Акт. пробл. рац. исп. биол. рес. водохранилищ. — Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2005. — С. 59—81.
- Голубець М.А.* Эволюция, сложный процесс развития органического мира // Методологические аспекты эволюционного учения. — К.: Наук. думка, 1986. — С. 35—48.
- Голубець М.А.* Экосистемологія. — Львів: Б.В., 2000. — 316 с.
- Гончаров В.Н.* Динамика русловых потоков. — Л.: Гидрометеиздат, 1962. — 376 с.
- Горбенко Ю.А.* Экология морских организмов перифитона. — К.: Наук. думка, 1977. — 252 с.
- Горленко В.М., Дубинина В.А., Кузнецов С.И.* Экология водных организмов. — М.: Наука, 1977. — 289 с.
- Горшков В.В., Горшков В.Г., Данилов-Данильян В.И., Лосев К.С., Макарьева А.М.* Биотическая регуляция окружающей среды // Экология. — 1999. — № 2. — С. 105—113.
- Грант В.* Эволюция организмов. — М.: Мир, 1980. — 407 с.
- Грезе В.Н.* Биопродукционная система Черного моря и ее функциональная характеристика // Гидробиол. журн. — 1979. — 15, № 4. — С. 3—9.

- Гумилев Л.Н. Этногенез и биосфера Земли. — М.: Изд-во «Институт ДИ-ДИК», 1997. — 638 с.
- Гусаков Б.Л., Петрова Н.А. Перед лицом великих озер. — Л.: Гидрометеоздат, 1987. — 125 с.
- Гутельмахер Б.Л. Метаболизм планктона как единого целого. Трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона. — Л.: Наука, 1986. — 155 с.
- Гутельмахер Б.Л., Алимов А.Ф. Количественные закономерности фильтрационного питания водных животных // Общие основы изучения водных экосистем. — Л.: Наука, 1979. — С. 57–78.
- Даган Дж. Человек в подводном мире. — М.: Мысль, 1965. — 451 с.
- Дарвин Дж. Г. Приливы и родственные им явления в солнечной системе. — М.: Гос. изд-во, 1923. — 328 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов // Иллюстрированное собрание сочинений. — М.: Издание Ю. Лепковского, 1907. — 1. — С. 65–435.
- Дарвин Ч. Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль». — М.: Мысль, 1983. — 431 с.
- Дарлингтон Ф. Зоогеография. Географическое распространение животных. — М.: Прогресс, 1966. — 520 с.
- Деяткин В.Г. Структура и продуктивность литоральных альгоценозов водохранилищ верхней Волги. — Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — М., 2003. — 44 с.
- Денисова А.И., Тимченко В.М., Нахшина Е.П., Новиков Б.И., Рябов А.К., Басс Я.И. Гидрология и гидрохимия Днепра и его водохранилищ. — К.: Наук. думка, 1989. — 216 с.
- Депенчук Н.П., Крисаченко В.С. Экология и теория эволюции (методологический аспект). — К.: Наук. думка, 1987. — 239 с.
- Деренговская Р.А., Остапеня А.П. Зоопланктон в седиментационных ловушках: сопоставление с сообществом открытой воды // Проблемы изучения, сохранения и использования биоразнообразия животного мира / Тез. докл. VII зоол. конф. — Минск: Навука і тэхніка, 1994. — С. 67–69.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. — М.: Мир, 1988. — 184 с.
- Довгаль И.В. Гидродинамические факторы эволюции пространственной структуры сообществ обрастания // Палеонтол. журн. — 1998. — № 6. — С. 12–15.
- Догель В.А. Общая протистология. — М.: Высш. шк., 1951. — 603 с.
- Догель В.А. Зоология беспозвоночных. — М.: Высш. шк., 1975. — 560 с.
- Долгих П.М., Гадинов А.Н., Заделенов В.А., Синельников Т.А. Расселение леща в бассейне р. Енисей // Проблемы и перспективы использования водных ресурсов Сибири в XIX веке. — Красноярск: ИПК СФУ, 2009. — С. 162–168.
- Дрейк Ч., Имбри Дж., Кнаус Дж., Турекиан К. Океан сам по себе и для нас. — М.: Прогресс, 1982. — 470 с.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение / Ред. Я.И. Старобогатов. — М.: Наука, 1994. — 240 с.
- Друшиц В.В. Палеонтология беспозвоночных. — М.: Изд-во МГУ, 1974. — 528 с.
- Дрюккер В.В., Дутова Н.В. Бактериофаги в экосистеме пресноводного озера Байкал как новое трофическое звено // X Съезд Гидробиол. общ-ва при РАН / Тез. докл. — Владивосток: Дальнаука, 2009. — С. 127.
- Дубовская О.П. Естественная смертность зоопланктона в водохранилищах бассейна Енисея. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — СПб., 2006. — 35 с.
- Дудка И.А. Водные несовершенные грибы СССР. — К.: Наук. думка, 1985. — 188 с.
- Дуплаков С.Н. Материалы к изучению перифитона // Тр. Лимнол. станции в Косине. — 1933. — Вып. 16. — С. 3–160.
- Дутова Н.В., Дрюккер В.В. Морфологические и размерные характеристики вирусов озера Байкал // Гидробиол. журн. — 2009. — 45, № 4. — С. 82–89.
- Дядичко В.Г. Водные плотоядные жуки (Coleoptera, Hydradephaga) Северо-Западного Причерноморья. — Одесса: Астропринт, 2009. — 204 с.
- Егоров В.Н., Поликарпов Г.Г., Гулин С.Б., Артемов Ю.Г., Стокозов Н.А., Костова С.К. Современные представления о средообразующей и экологической роли струйных метановых газовыделений со дна Черного моря // Морський екол. журн. — 2003. — 2, № 3. — С. 5–26.
- Емельянов И.Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. — К., 1999. — 167 с.

- Ерохин В.Е.* Растворенные углеводы некоторых биотопов прибрежной зоны моря // *Океанология*. 1972. — 12, вып. 2. — С. 291—298.
- Жадин В.И.* Закономерности массового развития жизни в водохранилищах // *Зоол. журн.* — 1947. — 26, № 5. — С. 403—414.
- Жадин В.И.* Донная фауна Волги от Свияги до Жигулей и ее возможные изменения // *Сб. работ по пробл. реконстр. фауны Волги / Тр. ЗИН АН СССР*. — 1948. — 8, № 3. — С. 413—466.
- Жадин В.И.* Общие вопросы, основные понятия и задачи гидробиологии // *Жизнь пресных вод СССР / Ред. Е.Н. Павловский, В.И. Жадин*. — М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1950. — 3 — С. 7—112.
- Жадин В.И.* Жизнь в реках // *Жизнь пресных вод СССР / Ред. Е.Н. Павловский, В.И. Жадин*. — М.;Л.: Изд-во АН СССР. — 1950а. — 3 — С. 113—256.
- Жадин. В.И.* Изучение донной фауны водоемов. — М.;Л.: Изд-во АН СССР, — 1950 б. — 32 с.
- Жизнь и среда полярных морей / Ред. О.А. Скарлато, Г.Г. Матишов*. — Л.: Наука, 1989. — 240 с.
- Жирков И.А.* (при участии А.И. Азовского и О.В. Максимовой) *Жизнь на дне. Био-география и био-экология бентоса*. — М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. — 454 с.
- Жукова Т.В., Остапеня А.П.* Влияние на экосистему Нарочанских озер вселенца моллюска-фильтратора *Dreissena polymorpha* Pallas // *Озерные экосистемы / Мат. II Науч. конф.* — Минск : Изд. центр БГУ, 2003. — С. 438—440.
- Жукова А.А., Остапеня А.П., Жукова Т.В.* Оценка значимости различных автотрофных компонентов в формировании продуктивности мезотрофного озера // *Озерные экосистемы / Мат. III Науч. конф.* — Минск : Изд. центр БГУ, 2007. — С. 55—56.
- Забелин И.И.* Очаг жизни. — М.: Гос. изд. геогр. лит., 1962. — 38 с.
- Заварзин Г.А.* Водородные бактерии и карбоксибактерии. — М.: Наука, 1978. — 204 с.
- Заварзин Г.А.* Микробная биогеография // *Журн. общ. биол.* — 1994. — 55, № 1. — С. 5—12.
- Заварзин Г.А.* Индивидуализм и системный анализ — два подхода к эволюции // *Природа*. — 1999. — № 1. — С. 23—34.
- Заварзин Г.А.* Лекции по природоведческой микробиологии. — М.: Наука, 2003. — 348 с.
- Заварзин Г.А.* Составляет ли эволюция смысл биологии? // *Вестник РАН*, 2006. — 76, № 6. — С. 522—543.
- Заварзин Г.А.* Бытие и развитие: эволюция, сукцессия, хаэссеитас // *Вестник РАН*. 2007. — 77, № 4. — С. 334—340.
- Заварзин Г.А.* Мегабиология // *Природа*. — 2008. — № 8. — С. 3—10.
- Завьялов Н.А., Дгебуадзе Ю.Ю., Иванов В.К., Крылов А.В.* Изменения в пищевых сетях малых рек в связи со средообразующей деятельностью бобров // *Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана / Тез. докл. II Все рос. конф.* — Борок, 2004. — С. 29.
- Задереев Е.С.* Химические взаимодействия среди планктонных ракообразных // *Журн. общ. биол.* — 2002. — 63, № 2. — С. 259—167.
- Заика В.Е.* Объект исследований и границы применимости некоторых концепций в синэкологии // *Структура и динамика водных сообществ и популяций. К.: Наук. думка, 1967.* — С. 5—15.
- Заика В.Е.* К столетию гидробиологии // *Экология моря*. — 2003. — Вып. 63. — С. 81—83.
- Зайцев Ю.П.* Морская нейстонология. — К.: Наук. думка. 1970. — 264 с.
- Зайцев Ю.П.* Жизнь морской поверхности. — К.: Наук. думка, 1974. — 110 с.
- Зайцев Ю.П.* Контуробионты в мониторинге океана // *Комплексный глобальный мониторинг Мирового океана. Тр. Междунар. симп.* — Л.: Гидрометеиздат, 1985. — 2. — С. 76—83.
- Зайцев Ю.П.* Сообщество микроорганизмов поровых вод песчаных пляжей Черного моря. Факты и гипотезы // *Микробиология і біотехнологія*. — 2008. — № 2 (3). — С. 8—19.
- Зайцев Ю.П.* Чорноморські берегі України. — К.: Академперіодика. 2008а. — 242 с.
- Законнов В.В.* Происхождение и трансформация грунтов водохранилищ Волги // *Природно-ресурсные, экологические и социально-экономические проблемы окружающей среды в крупных речных бассейнах*. — М.: Медиа-Прогресс, 2005. — С. 82—94.
- Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа / Ред. А.Ф. Алимов, М.Б. Иванова*. — М.: Научный мир, 2004. — 296 с.
- Звягинцев А.Ю.* Морское обрастание в северо-западной части Тихого океана. — Владивосток: Дальнаука, 2005. — 432 с.

- Звягинцев Д.Г.* Взаимодействие микроорганизмов с твердыми поверхностями. — М.: Изд-во МГУ, 1973. — 176 с.
- Зевина Г.Б.* Обрастания в морях СССР. — М.: Изд-во МГУ, 1972. — 219 с.
- Зенкевич Л.А.* О задачах, объекте и методе морской биогеографии // Зоол. журн. — 1947. — **26**, № 3. — С. 201—220.
- Зенкевич Л.А.* Биология морей СССР. — М.: Наука, 1963. — 739 с.
- Зенкевич Л.А.* Материалы к сравнительной биогеоценологии суши и океана // Журн. общ. биол. — 1967. — **27**, № 5. — С. 523—537.
- Зенкевич Л.А.* Биология северных и южных морей СССР. Избранные труды. Т. 1. — М.: Наука, 1977. — 339 с.
- Зенкевич Л.А., Бириштейн Я.А.* О геологической древности глубоководной фауны // Океанология. — 1961. — **1**, № 1. — С. 110—124.
- Зенкевич Л.А., Филатова З.А., Беляев Г.М., Лукьянова Т.С., Суетова И.А.* Количественное распределение зообентоса в Мировом океане // Бюлл. МОИП. — 1971. — **47**, № 3. — С. 27—32.
- Зернов С.А.* К вопросу об изучении жизни Черного моря // Зап. Акад. наук по физ.-мат. отд. — СПб, 1913. — **32**, № 1. — 299 с.
- Зернов С.А.* Опыт синхронической таблицы по развитию гидробиологии, ихтиологии и других ближайших наук // Рус. гидробиол. журн. — 1921. — **1**, № 1. — С. 1—6.
- Зернов С.А.* Общая гидробиология. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. — 587 с.
- Зеров К.К.* Вища водня рослинність заплавних водойм Верхнього та Середнього Дніпра // Тр. Ін-ту гідробіології. — К., 1941. — № 20. — С. 83—112.
- Зимбальевская Л.Н.* Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ (экологический очерк). — К.: Наук. думка, 1981. — 216 с.
- Знаменский В.А.* Гидрологические процессы и их роль в формировании качества воды. — Л.: Гидрометеиздат, 1981. — 248 с.
- Золотарев В.А., Косолатова Н.Г.* Фауна и экология гетеротрофных жгутиконосцев пресноводного перифитона // Вест. Тюмен. ун-та. — 2005. — № 5. — С. 62—70.
- Зуб Н.Н.* Эколого-ценотические особенности растительного покрова мелководий Среднего и Нижнего Днепра // Вест. экологии. — 1996. — № 1—2. — С. 78—111.
- Иванов А.В.* Новое подтверждение теории И.И. Мечникова о происхождении многоклеточных животных // Арх. анат., гистол. и эмбрион. — 1976. — **70**, № 3. — С. 53—57.
- Иванова М.Б.* Зависимость числа видов в зоопланктоне озер от общей минерализации воды и величины рН // Биол. внутр. вод. — 2005. — № 1. — С. 64—68.
- Ивашин М.В., Попов Л.А., Цанко А.С.* Морские млекопитающие (справочник). — М.: Пищевая пром-сть, 1972. — 303 с.
- Ивлев В.С.* Элементы физиологической гидробиологии // Экология моря. — 2006. — Вып. 71. — С. 15—46.
- Ильяш Л.В., Житина Л.С., Федоров В.Д.* Фитопланктон Белого моря. — М.: Изд-во «Янус-К», 2003. — 168 с.
- Истомина А.М.* Распределение и продуктивность сообществ бентоса Камского водохранилища // Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. — М.: Тов. науч. изд. КМК, 2006. — С. 136—144.
- Истошин Ю.В.* Океанология. — Л.: Гидрометеиздат, 1969. — 469 с.
- Камшилов М.М.* Организованность и эволюция // Журн. общ. биол. — 1970. — **31**, № 2. — С. 157—178.
- Камшилов М.М.* Эволюция биосферы. — М.: Наука, 1974. — 254 с.
- Каратаев А.Ю., Самойленко В.М., Вежновец Г.Г., Бойкова С.А.* К вопросу о создании информационной системы «Лимнофауна — лимнофлора Беларуси» // Пробл. изуч., сохр. и исп. биол. разнообразия животного мира / Тез. докл. VII зоол. конф. — Минск : Навука і тэхніка, 1994. — С. 76—77.
- Караушев А.В.* Речная гидравлика. — Л.: Гидрометеиздат, 1969. — 416 с.
- Карзинкин Г.С.* Попытка практического разрешения понятия «биоценоз». Ч. I. Зависимость характера биоценоза от общих экологических условий // Рус. зоол. журн. — 1926. — VI, вып. 4. — С. 97—133.

- Карзинкин Г.С.* Попытка практического разрешения понятия «биоценоз». Ч. II. Влияние различных факторов на биоценоз // Рус. зоол. журн. — 1927. — VII, вып. 2. — С. 34—76.
- Карзинкин Г.С.* К изучению бактериального перифитона // Тр. лимнол. ст. в Косине. — 1934. — Вып. 17. — С. 21—44.
- Карзинкин Г.С.* Основы биологической продуктивности водоемов. — М.: Пищепромиздат, 1952. — 342 с.
- Карпинский М.Г.* Еще раз к вопросу о глубоководной фауне Каспия // X съезд Гидробиол. общ. при РАН / Тез. докл. — Владивосток: Дальнаука, 2009. — С. 180—181.
- Карпинский М.Г.* Об особенностях вселения морских видов в Каспий // Рус. журн. биол. инвазий. — 2009а. — № 2. — С. 2—8.
- Карпов В.А., Ковальчук Ю.Л., Полтаруха О.П., Ильин И.Н.* Комплексный подход к защите от морского обрастания и коррозии. — М.: Тов. науч. изд. КМК, 2007. — 156 с.
- Карпова Г.А.* Ландшафтные комплексы и мезокомбинации высшей водной растительности аванделты Днепра // Вест. экол. — 1996. — № 1—2. — С. 69—77.
- Карташев Н.Н.* Систематика птиц. — М.: Высш. шк., 1974. — 362 с.
- Касьянов В.Л.* Морское биологическое разнообразие: изучение, охрана, ценность для человечества // Вест. РАН. — 2002. — 72, № 6. — С. 492—504.
- Кауфман З.С.* Седентарный образ жизни. — Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2000. — 42 с.
- Кауфман З.С.* Происхождение биоты пресноводных водоемов. — Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2005. — 260 с.
- Кафанов А.И.* Континуальность и дискретность геомериды: биномический и биотический аспекты // Журн. общ. биол. — 2004. — 56, № 6. — С. 486—512.
- Кафанов А.И.* Чарльз Лайель и становление исторической биогеографии // Общие вопросы морской биогеографии. Памяти академика О.Г. Кусакина. — Владивосток: Дальнаука, 2004а. — С. 8—48.
- Кафанов А.И.* Историко-методологические аспекты общей и морской биогеографии. — Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 2005. — 208 с.
- Кафанов А.И., Кудряшов В.А.* Морская биогеография. — М.: Наука, 2000. — 176 с.
- Кафтанникова О.Г.* Беспозвоночные каналов СССР. — К.: Наук. думка, 1975. — 164 с.
- Кашкаров Д.Н.* Среда и сообщество (основы синэкологии). — М.: Госмедиздат, 1933. — 244 с.
- Кемп П., Армс К.* Введение в биологию. — М.: Мир, 1988. — 671 с.
- Ким Г.В.* Элементы теории функционирования эпилимниона горных потоков // X Съезд Гидробиол. общ. при РАН / Тез. докл. — Владивосток: Дальнаука, 2009. — С. 182—183.
- Киселев И.А.* Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Вводные и общие вопросы планктологии. — Л.: Наука, 1969. — 658 с.
- Киселев И.А.* Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 2. Распределение, сезонная динамика, питание и значение. — Л.: Наука, 1980. — 440 с.
- Киселев И.А.* История планктологии // Морской и пресноводный планктон. — Л.: 1987. — С. 5—25.
- Китаев С.П.* Термические и оптические условия деления бентали на зоны // Озерные экосистемы: Биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Мат. II Междунар. конф. — Минск: Изд-во БГУ, 2003. — С. 147—152.
- Китаев С.П.* Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2007. — 395 с.
- Кобленц-Мишке О.И.* Величина продукции Тихого океана // Океанология. — 1965. — 5, № 2. — С. 325—337.
- Коваленко О.В.* Синьозелені водорості. Порядок хроококальні / Флора водоростей України. 2-е вид. — К., 2009. — 1, вып.1. — 397 с.
- Козлов В.И.* Аквакультура в истории народов с древнейших времен. — М.: ДФ АГТУ, 2002. — 349 с.
- Кокин К.А.* Экология высших водных растений. — М.: Изд-во МГУ, 1982. — 160 с.
- Комулайнен С.Ф.* Экология фитоперифитона малых рек Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2004. — 182 с.
- Кондратьева Н.В.* Флора водорослей континентальных водоемов Украины. Прокариотические водоросли (Procarophycobionta). — К., 1995. — 1, вып. 1. — 236 с.

- Константинов А.С. Общая гидробиология. — М.: Высш. шк., 1986. — 472 с.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Заботкина Е.А. Распределение вирусов и их влияние на бактериопланктон в эвтрофном и мезотрофном водохранилищах // Биол. внутр. вод. — 2008. — № 1. — С. 49—57.
- Корелякова И.Л., Горбик В.П. Факторы, определяющие зарастание водохранилищ и основные закономерности этого процесса // Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ. — К.: Наук. думка, 1989. — С. 27—32.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон Волги: разнообразие, структура сообществ, стратегия развития // Акт. пробл. рац. исп. биол. рес. водохранилищ. — Рыбинск : Рыбинский дом печати, 2005. — С. 119—141.
- Коротяев А.И., Бабичев С.А. Медицинская микробиология, иммунология и вирусология. — СПб.: Спецлит, 2002. — 591 с.
- Костикова Л.Е. Эпифитон Днепра и его водохранилищ // Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ. — К.: Наук. думка, 1989. — С. 48—76.
- Костоусов В.Г. Антропогенное эвтрофирование и продуктивность экосистем крупных озер Беларуси // Озерные экосистемы. Мат. III Науч. конф. — Минск : Изд. центр БГУ, 2007. — С. 101.
- Коуэн Р. История жизни. — К.: Наук. думка, 1982. — 215 с.
- Кравцова Л.С., Механикова И.В., Ижболдина Л.А. Роль фитоценозов водорослей в пространственном распределении макрозообентоса на каменистой литорали оз. Байкал // Гидробиол. журн. — 2007. — 43, № 5. — С. 17—26.
- Красноярское водохранилище: мониторинг, биота, качество вод / Ред. А.Ф. Алимов, М.Б. Иванова. — Красноярск: Сиб. федер. ун-т, 2008. — 538 с.
- Крисс А.Е. Морская микробиология (глубоководная). — М.: Изд-во АН СССР, 1959. — 455 с.
- Крисс А.Е., Мишустина И.Е., Мицкевич И.Н., Земцова Э.В. Микробное население мирового океана. Видовой состав, географическое распространение. — М.: Наука, 1964. — 297 с.
- Крылов А.В. Зоопланктон равнинных малых рек. — М.: Наука, 2005. — 263 с.
- Крылов П.И., Полякова Е.А., Галимов Я.Р. Зоопанктон кислотного озера: стратегии выживания в условиях дефицита пищи // Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий / Тр. ЗИН РАН. — СПб., 1997. — 272. — С. 87—106.
- Кузнецов А.П. Глубоководная фауна. Основы адаптаций к глубоководному образу жизни. История формирования // Адаптации организмов к глубоководному образу жизни. / Тр. Ин-та океанологии. — 1989. — 123. — С. 7—22.
- Кузнецов А.П. Происхождение и эволюция гидротермальной экосистемы океана // Биология гидротермальных систем / Ред. А.В. Гебрук. М.: КНК Press, 2002. — С. 456—474.
- Кузнецов А.П., Стрижов В.П., Кузин В.С. и др. Новое в природе Байкала. — Сообщество, основанное на бактериальном фотосинтезе // Изв. АН СССР. — Сер. биол. — 1991. — № 5. — С. 766—772.
- Кузнецов Е.А. Траухохитриевый гриб *Jaropochytrium marginum* в соленых водоемах на территории бывшего советского Союза. — М.: Асс. бот. садов и биол. учр. России, 1996. — 20 с.
- Кузнецов Е.А. Грибы водных экосистем / Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Москва, 2003. — 65 с.
- Кузнецов С.И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. — Л.: Наука, 1970. — 440 с.
- Куллини Дж. Леса моря. Жизнь и смерть на континентальном шельфе. — Л.: Гидрометеоздат, 1981. — 370 с.
- Кун Т. Структура научных революций. — М.: Прогресс, 1970. — 301 с.
- Курашов Е.А. Мейобентос как компонент озерной экосистемы. — СПб.: Алга-Фонд, 1994. — 224 с.
- Кусакин О.Г. Население литорали // Океанология. Биология океана. Т. 1. Биологическая продуктивность океана. — М.: Наука, 1977. — С. 174—178.
- Кухарев В.И. Структурно-функциональные изменения сообществ макрозообентоса водотоков Карелии при различных типах антропогенных воздействий // Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. — М.: Тов. науч. изд. КМК, 2006. — С. 242—252.
- Лавренко Е.М. Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова // Изв. АН СССР. — Сер. биол. — 1964. — № 1. — С. 32—46.
- Ладожское озеро. Атлас. — СПб.: Ин-т озераведения РАН, 2002. — 128 с.

- Лазарева В.И. Сукцессия экосистемы Рыбинского водохранилища: анализ за 1941—2001 гг. // Акт. пробл. рац. исп. биол. рес. водохранилищ. — Рыбинск : Рыбинский дом печати, 2005. — С. 162—177.
- Ламарк Ж.Б. Естественная история беспозвоночных животных / Избранные произведения. Т. 2. — М.: Изд-во АН СССР, 1963. — 737 с.
- Лапо А.В. Следы былых биосфер. — М.: Знание, 1987. — 208 с.
- Латыпов Ю.Я., Даутова Т.Н., Мощенко А.В. Принципы и методы классификации книдарий. — Владивосток : Дальнаука, 1998. — 244 с.
- Лебедев В.Л., Айзатуллин Т.А., Хайлов К.М. Океан как динамическая система. — Л.: Гидрометеиздат, 1974. — 204 с.
- Левин В.С., Коробков В.А. Под водой — биологи. — Л.: Гидрометеиздат, 1989. — 168 с.
- Левушкин С.И. К постановке вопроса об экологическом и фаунистическом комплексе // Журн. общ. биол. — 1974. — 35, № 5. — С. 692—709.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // Журн. общ. биол. — 1990. — 51, № 5. — С. 619—631.
- Леонтьев Д.В., Акулов А.Ю. Революция в мегатаксономии: предпосылки и результаты // Журн. общ. биол. — 2002. — 63, № 2. — С. 168—186.
- Леонтьев О.К. Дно океана. — М.: Мысль, 1968. — 316 с.
- Лепнева С.Г. Жизнь в озерах // Жизнь пресных вод СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. — III. — С. 257—552.
- Липина Н.Н., Черновский А.А. Семейство Tendipedidae (Chironomidae) // Жизнь пресных вод СССР / Ред. В.И. Жадин. — М.; Л.: Изд-во АН СССР. — 1940. — С. 264—273.
- Лобье Л. Оазисы на дне океана. — Л.: Гидрометеиздат, 1990. — 156 с.
- Лопатин И.К. Основы зоогеографии. — Минск: Вышэйш. шк., 1980. — 200 с.
- Лосовская Г.В. О трофической структуре черноморского бентоса // Гидробиол. журн. — 1982. — 18, № 3. — С. 48—53.
- Луферов В.П. Наблюдения по биологии пиявок рода *Herpobdella* // Мат. по биол. и гидробиол. волжских водохр. — Л.: Наука, 1963. — С. 61—65.
- Лысенко М.Л. Состав и физико-механические свойства грунтов. — М.: Недра, 1980. — 272 с.
- Львович М.И. Мировые водные ресурсы и их будущее. — М.: Мысль, 1974. — 448 с.
- Лялюк Н.М. Фитонейстон Азовского моря // Альгология. — 1999. — 9, № 2. — С. 77.
- Ляхнович В.П. Повышение естественной кормовой базы рыб в прудах путем удобрения // Вопросы гидробиологии / Тез. докл. I съезда Всес. гидробиол. общ., Москва. — М.: Наука, 1965. — С. 266—267.
- Ляшенко А.В., Харченко Т.А. Структурно-функциональная характеристика поселений дрейссены в связи с их участием в формировании качества воды в канале // Гидробиол. журн. — 1988. — 24, № 2. — С. 44—51.
- Мазинг В.В. Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов // Тр. МОИП. — 1966. — 26. — С. 117—127.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. — М.: Мир, 1974. — 460 с.
- Макаревич Т.А. Первичная продукция перифитона: проблемы и задачи // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Мат. междунар. конф. — Минск: БГУ, 2000. — С. 219—225.
- Макаревич Т.А. Вклад перифитона в суммарную первичную продукцию пресноводных экосистем // Вест. Тюмен. ун-та, 2005. — № 5. — С. 77—86.
- Макинтайр Ф. Почему море соленое // Наука об океане. — М.: Прогресс, 1981. — С. 137—145.
- Малахов В.В. Загадочные группы морских беспозвоночных. — М.: Изд-во МГУ, 1990. — 144 с.
- Малаховская Я.Е., Иванцов А.Ю. Вендские жители Земли. — Архангельск; Изд-во ПИН РАН, 2003. — 48 с.
- Малі річки України. Довідник / Ред. А.В. Яцик. — К.: Урожай, 1991. — 295 с.
- Мальцев В.И. Место консортивности в системе экологических отношений / Биологические науки. — 1987. — № 8. — С. 46—50.
- Мантейфель Б.П. Экология поведения животных. — М.: Наука, 1980. — 220 с.

- Маргалев Р. Облик биосферы. — М.: Наука, 1992. — 214 с.
- Марков А.В., Коротаев А.В. Гиперболический рост разнообразия морской и континентальной биот фанерозоя и эволюция сообществ // Журн. общ. биол. — 2008. — **69**, № 3. — С. 175—194.
- Марковский Ю.М. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины. Условия ее существования и пути использования. Ч. 1. Водоемы дельты Днестра и Днестровский лиман. — Киев : Изд-во АН УССР, 1953. — 196 с.
- Марченков А.В. Некоторые особенности взаимоотношений парзитических веслоногих и их беспозвоночных-хозяев // Паразитология. — 2001. — **35**, № 5. — С. 406—428.
- Масюк Н.П. Эволюционные аспекты морфологии эукариотических водорослей. — К.: Наук. думка, 1993. — 232 с.
- Масюк Н.П., Костиков І.Ю. Водорості в системі органічного світу. — К.: Академперіодика, 2002. — 178 с.
- Мелководья Кременчугского водохранилища / Ред. Л.Н. Зимбалевская. — К.: Наук. думка, 1979. — 284 с.
- Милейковский С.А. Постоянные массовые скопления и временные агрегации морских свободно-подвижных мелководных донных беспозвоночных и их биологическое значение // Океанология. — 1967. — **7**, № 4. — С. 655—664.
- Минеева Н.М. Формирование подводного светового режима водохранилищ Волги // Акт. пробл. рац. исп. биол. рес. водохранилищ. — Рыбинск : Рыбинский дом печати, 2005. — С. 213—223.
- Мир географии. География и географы. Природная среда / Ред. Г.И. Рогачев и др. — М.: Мысль, 1984. — 367 с.
- Миркин Б.М. Что такое растительные сообщества. — М.: Наука, 1986. — 164 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. Учебник. — М.: Логос, 2001. — 264 с.
- Миронов А.Н. Природа биотических границ // Общ. вопр. морской биогеогр. Памяти академика О.Г. Кусакина. — Владивосток: Дальнаука, 2004. — С. 67—97.
- Миронов А.Н. Проблемы «чистой» биогеографии и разграничения биотического и биоценотического подходов // Журн. общ. биол. — 1999. — **60**, № 2. — С. 213—228.
- Миронов А.Н., Гебрук А.В., Москалев Л.И. География гидротермальных сообществ и облигатных гидротермальных таксонов // Биология гидротермальных систем / Ред. А. В. Гебрук. — М.: КНК Press, 2002. — С. 410—434.
- Михайленко Л.Е. Бактериопланктон днепровских водохранилищ. — Киев: Ин-т гидробиологии НАН Украины, 1999. — 300 с.
- Михеева Т.М., Макаревич Т.А. Альгофлора, ассоциированная с колониями инфузорий рода *Orphidium* // Экологическая система Нарочанских озер. Минск : Изд-во БГУ, 1985. — С. 112—116.
- Михеева Т.М., Ковалевская Р.З., Лукьянова Е.В. Показатели количественного развития и функционирования фитопланктона Нарочанских озер в разные периоды эволюции их трофического статуса // Сб. науч. работ Международ. конф. к столетию Г.Г. Винберга. — Москва. 2006. — С. 199—211.
- Мовчан Ю.М. До характеристики різноманіття іхтіофауни прісноводних водойм України (таксономічний склад, розподіл по річкових системах, сучасний стан) // Зб. праць Зоол. музею. — 2005. — № 7. — С. 70—82.
- Мокиевский О.Б. Биогеоценотическая система литорали // Океанология. — 1969. — **9**, № 2. — С. 211—222.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. — М.: Ин-т ЭЭП, 1998. — 319 с.
- Монин А.С. Популяционная история Земли. — М.: Наука, 1980. — 224 с.
- Монченко В.И. Свободноживущие циклопообразные копеподы Понто-Каспийского бассейна. — К.: Наук. думка, 2003. — 350 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. К вопросу о формировании бентоса в крупных водохранилищах (на примере Рыбинского водохранилища) // Зоол. журн. — 1955. — **34**, № 5. — С. 975—985.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. — М.; Л.: Наука, 1960. — 286 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах // Тр. Ин-та биол. водохр. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. — Вып. 4 (7). — С. 49—177.

- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Проблема влияния тепловых и атомных электростанций на гидробиологический режим водоемов // Экология организмов водохранилищ-охладителей. — Л.: Наука, 1975. — С. 7—69.
- Мороз С.А.* История биосферы Земли. Кн. 1. Теоретико-методологические основы познания. — К.: Заповіт, 1996. — 440 с.
- Мороз С.А.* История биосферы Земли. Кн. 2. Геолого-палеонтологический життєпис. — К.: Заповіт, 1996. — 422 с.
- Мороз Т.Г.* Макрозообентос лиманов и низовьев рек северо-западного Причерноморья. — К.: Наук. думка, 1993. — 187 с.
- Морозова-Водяницкая Н.В.* Фитопланктон Черного моря. Ч. 1. Фитопланктон в районе Севастополя и общий обзор фитопланктона Черного моря // Тр. Севастоп. биол. ст. — 1948. — 6. — С. 39—172.
- Морское обрастание и борьба с ним* / Ред. В.Н. Никитин, Н.И. Старостин. — М.: Изд-во МО СССР, 1957. — 501 с.
- Москалев Л.И.* О биологических глубоководных исследованиях с помощью подводных обитаемых аппаратов // Лобье Л. Оазисы на дне океана. — Л.: Гидрометеоиздат, 1990. — Приложение 1. — С. 136—44.
- Москалев Л.И.* Открытие и исследование гидротерм и холодных высачиваний сероводорода и метана на дне Мирового океана // Биология гидротермальных систем / Ред. А.В. Гебрук. — М.: КНК Press, 2002. — С. 25—58.
- Москалев Л.И., Зезина О.Н., Кудинова-Пастернак Р.К., Муромцева Т.Л.* Количественная экологическая характеристика донного населения бентали залива Аляска // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. — 1973. — 91. — С. 73—79.
- Мощенко А.В.* Роль микромасштабной турбулентности в распределении и изменчивости бентосных животных. — Владивосток: Дальнаука, 2006. — 321 с.
- Муравейский С.В.* Пути построения теории биологической продуктивности водоемов. — Зоол. журн. 1936. — № 4. — С. 563—586.
- Наумов Д.В., Пропп Н.В., Рыбаков С.А.* Мир кораллов. — Л.: Гидрометеоиздат, 1985. — 359 с.
- Наумова Н.Б.* Археи в «неэкстремальных» экосистемах // Успехи совр. биол. — 2003. — 123, № 1. — С. 16—23.
- Несис К.Н.* Некоторые принципы строения и развития морских сообществ. Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континуум // Океанология. Биология океана. Т. 2. Биологическая продуктивность океана. — М.: Наука, 1977. — С. 5—13.
- Несис К.Н.* Биомасса пелагических головоногих моллюсков и ее распределение в Мировом океане // Биол. ресурсы океана. — М.: Агропромиздат, 1985. — С. 145—153.
- Несис К.Н.* Что может рассказать географическое распределение головоногих об их плио-плейстоценовых миграциях? // Общ. вопр. морской биогеографии. Памяти академика О.Г. Кусакина. — Владивосток: Дальнаука, 2004. — С. 112—130.
- Никитинский Я.Я.* Некоторые итоги в области санитарно-технической гидробиологии // Микробиология. — 1938. — VII, № 1. — С. 3—35.
- Николаев И.И.* О консорциях в лимническом зоопланктоне // Морской и пресноводный планктон. — Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 1987. — С. 134—141.
- Никольский Г.В.* Экология рыб. — М.: Высш. шк., 1974. — 367 с.
- Новиков Г.А.* Очерк истории экологии животных. — Л.: Наука, 1980. — 287 с.
- Одум Ю.* Основы экологии. — М.: Мир, 1975. — 740 с.
- Океанология.* Биология океана. Т. 1. Биологическая продуктивность океана / Ред. М.Е. Виноградов. — М.: Наука, 1977. — 398 с.
- Оксиук О.П.* Водоросли каналов мира. — К.: Наук. думка, 1973. — 207 с.
- Оксиук О.П.* К вопросу о типизации каналов // Гидробиология каналов СССР и биологические помехи в их эксплуатации. — К.: Наук. думка, 1976. — С. 13—33.
- Оксиук О.П., Стольберг Ф.В.* Управление качеством воды в каналах. — К.: Наук. думка, 1986. — 176 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий* / Ред. С.Я. Цаллохин. — СПб.: ЗИН РАН, 1998. — 1. — 395 с.

- Остапеня А.П.* Нарочанские озера: эволюция трофического статуса // Озерные экосистемы / Тез. I Междунар. науч. конф. — Минск: БГУ, 1999. — С. 65—66.
- Остапеня А.П.* Нарочанские озера: проблемы и прогнозы // Озерные экосистемы / Мат. Междунар. науч. конф. — Минск, 2000. — С. 282—292.
- Остапеня А.П.* Нарочанская биологическая станция и гидробиологические исследования в Беларуси // Озерные экосистемы / Мат. II Междунар. науч. конф. — Минск: БГУ, 2003. — С. 7—10.
- Остапеня А.П.* Деэвтрофикация или бентификация? // Озерные экосистемы / Мат. III Междунар. науч. конф. — Минск: БГУ, 2007. — С. 31—32.
- Очаковский Ю.Е., Копелевич О.В., Войтов В.И.* Свет в море. — М.: Наука, 1970. — 175 с.
- Ошурков В.В.* Динамика и структура некоторых сообществ обрастания и бентоса в Белом море // Экология обрастания в Белом море. — Л.: ЗИН АН СССР, 1985. — С. 44—59.
- Павлинов И.Я.* Концепции систематики и концепции биоразнообразия // Журн. общ. биол. — 2001. — 62, № 4. — С. 362—366.
- Павлов В.М.* Гречушников Б.Н. О некоторых положениях теории поляризации естественного света в море // Тр. Ин-та океанологии. — 1965. — 77. — С. 53—66.
- Павлов Д.С., Лунандин А.И., Костин В.В.* Явление покатной миграции рыб из водохранилищ (закономерности и механизмы) // Акт. пробл. рац. исп. биол. рес. водохранилищ. — Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2005. — С. 224—238.
- Паламарчук М.М., Загорчевна Н.Б.* Водний фонд України. Довідковий посібник. — К.: Ніка—Центр, 2001. — 392 с.
- Палаш А.Л.* Структура зоопланктонного сообщества в зарослях макрофитов водоемов разного типа // Озерные экосистемы / Мат. II Междунар. науч. конф. — Минск: БГУ, 2003. — С. 497—499.
- Пантелеев П.А.* Правило гидробионтности применительно к размерам тела мелких млекопитающих // Первый Междунар. конгр. по млекопитающим. — М.: ВИНТИ, 1974. — 2. — С. 101.
- Папченков В.Г.* Гибриды и малоизвестные виды водных растений. — Ярославль: Изд-во А. Рутман, 2007. — 72 с.
- Парин В.В.* Ихтиофауна океанской эпипелагиали. — М.: Наука, 1968. — 185 с.
- Парин Н.В.* Некоторые особенности пространственного распределения рыб океанской пелагиали // Биол. ресурсы Мирового океана. — М.: Наука, 1979. — С. 102—112.
- Парин Н.В., Тимонин А.Г.* Трофические отношения в пелагиали // Биол. ресурсы океана. — М.: Агропромиздат, 1985. — С. 132—144.
- Парсонс Т., Такахаши М., Харгрейв Б.* Биологическая океанография. — М.: Легкая и пищ. пром., 1982. — 432 с.
- Парталы Е.М.* Обрастание в Азовском море. — Мариуполь: Рената, 2003. — 378 с.
- Пелагиаль Средиземного моря как экологическая система / Ред. В.Н. Грезе.* — К.: Наук. думка, 1989. — 200 с.
- Пелешенко В.І., Хільчевський В.К.* Загальна гідрохімія. — К.: Либідь, 1997. — 384 с.
- Перес Ж.М.* Жизнь в океане. — Л.: Гидрометеиздат, 1969. — 288 с.
- Перфильев Б.В.* Микроразональное строение иловых озерных отложений и методы его исследования. — Л.: Наука, 1972. — 216 с.
- Петров К.М.* Ландшафтно-биономический принцип биогеографического районирования океана // Общие вопросы морской биогеографии. Памяти академика О.Г. Кусакина. — Владивосток: Дальнаука, 2004. — С. 49—66.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. — М.: Мир, 1981. — 399 с.
- Пивкин М.В.* Вторичные морские грибы Японского и Охотского морей. — Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — М., 2010. — 40 с.
- Пименов Н.В., Русанов И.И., Поглазова М.Н., Митюшина Л.Л., Сорокин Д.Ю., Хмеленина В.Н., Троценко Ю.А.* Бактериальные обрастания на коралловидных постройках в местах выхода метановых газовыделений в Черном море // Микробиология. — 1997. — 66, № 3. — С. 421—428.
- Пименов Н.В., Савинов А.С., Гебрук А.В., Москалев Л.И., Леин А.Ю., Иванов М.В.* Трофическая специализация креветок бразилиид в гидротермальном сообществе ТАГ // Доклады АН, 1992. — 323, № 3. — С. 567—571.

- Плигин Ю.В. Макрозообентос // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. — К.: Наук. думка, 1989. — С. 95—117.
- Плотников В.В. На перекрестках экологии. — М.: Мысль, 1985. — 208 с.
- Поддубная Т.Л. Материалы к питанию массовых видов тубифицид Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биол. водохранилищ. — 1961. — Вып. 4 (7). — С. 219—231.
- Пономаренко А.Г. Эволюция экосистем континентальных водоемов // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран. — Воронеж: Изд. центр. ВГУ, 2007. — С. 228—259.
- Потапов А.А. Фотосинтез погруженных растений в связи с зарастанием верховьев Цимлянского водохранилища // Тр. ВГБО. — 1956. — VII. — С. 52—66.
- Природные условия и естественные ресурсы СССР. Западная Сибирь. — М.: Изд-во АН СССР, 1963. — 375 с.
- Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. — М.: Мир, 1967. — 766 с.
- Протасов А.А. К вопросу о распространении *Urnatella gracilis* Leidy в связи со сбросами подогретых вод теплоэлектростанциями // Зоол. журн. — 1980. — № 10. — С. 1569—1571.
- Протасов А.А. О пространственной структуре поселений прикрепленных моллюсков-фильтраторов на примере дрейссены полиморфной // Кругооборот вещества и энергии в водоемах. — Иркутск, 1981. — С. 95—96.
- Протасов А.А. Перифитон: терминология и основные определения // Гидробиол. журн. — 1982. — 18, № 1. — С. 9—13.
- Протасов А.А. Классификация сообществ пресноводного перифитона // Гидробиол. журн. — 1989. — 25, № 6. — С. 3—9.
- Протасов А.А. Пресноводный перифитон. — Киев.: Наук. думка, 1994. — 307 с.
- Протасов А.А. Биоразнообразия и его оценка. Концептуальная диверсикология. — К.,: Ин-т гидробиологии НАН Украины. — 2002. — 105 с.
- Протасов А.А. Концепции перифитологии на фоне некоторых тенденций развития современной гидробиологии // Вест. Тюмен. ун-та. — 2005. — № 5. — С. 4—12.
- Протасов А.А. Старые и новые проблемы исследования перифитона // Биол. внутр. вод. — 2005а. — № 3. — С. 3—11.
- Протасов А.А. Биомы в гидросфере // Морск. экол. журн. — 2006. — V, № 3. — С. 31—44.
- Протасов А.А. О топических отношениях и консортивных связях в сообществах. — Сиб. экол. журн. — 2006а. — № 1. — С. 97—103.
- Протасов А.А., Афанасьев С.А. О пространственных типах поселений дрейссены в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС // Журн. общ. биол. — 1984. — 45, № 2. — С. 282—287.
- Протасов А.А., Сергеева О.А., Кошелева С.И., Кафтанникова О.Г., Ленчина Л.Г., Калиниченко Р.А., Виноградская Т.А., Новиков Б.И., Афанасьев С.А., Сеницына О.О. Гидробиология водоемов-охладителей тепловых и атомных электростанций Украины. — К.: Наук. думка, 1991. — 191 с.
- Протасов А.А., Сергеева О.А., Кошелева С.И., Калиниченко Р.А., Афанасьев С.А., Ленчина Л.Г. Гидробиологические исследования как научная основа для разработки принципов управления экосистемами водоемов-охладителей ТЭС и АЭС // Развитие гидробиологических исследований в Украине. — К.: Наук. думка, 1993. — С. 53—68.
- Протасов А.А., Силаева А.А. Сообщества беспозвоночных водоема-охладителя Чернобыльской АЭС. Сообщение 2. Сообщества зооперифитона, их состав и структура // Гидробиол. журн. — 1995. — 41, № 6. — С. 13—32.
- Протасов А.А., Сеницына О.О. О пространственной структуре перифитона // Гидробиол. журн. — 1996. — 32, № 2. — С. 11—22.
- Пучковский С.В. Эволюция биосистем. Факторы микроэволюции и филогенеза в эволюционном пространстве-времени. — Ижевск: Изд-во Удмуртского ун-та, 1994. — 340 с.
- Работнов Т.А. О консорциях // Бюлл. МОИП. — Отд. биол. — 1969. — 74, № 4. — С. 109—116.
- Работнов Т.А. Некоторые вопросы изучения консорций // Журн. общ. биол. — 1973. — 34, № 3. — С. 407—416.
- Работнов Т.А. Консорция как структурная единица биогеоценоза // Природа. — 1974. — № 2. — С. 26—35.
- Работнов Т.А. Фитоценология. — М.: Изд-во МГУ, 1978. — 384 с.

- Радаков Д.В.* Стайность рыб как экологическое явление. — М.: Наука, 1972. — 174 с.
- Раилкин А.И.* Процессы колонизации и защита от биообрастания. — СПб.: Изд-во СПб. ГУ, 1998. — 272 с.
- Раилкин А.И.* Бентос, перифитон и классификация экологических группировок // Вестник СПб ГУ. — 1998а. — Сер. 3, вып. 3. — № 17. — С. 10—12.
- Раилкин А.И.* Колонизация твердых тел бентосными организмами. — СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2008. — 427 с.
- Раймонт Дж.* Планктон и продуктивность океана. Т. 1. Фитопланктон. — М.: Легкая и пищ. пром., 1983. — 576 с.
- Раймонт Дж.* Планктон и продуктивность океана. Т. 2. Зоопланктон. — М.: Агропромиздат, 1988. — 356 с.
- Раменский Л.Г.* О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Советская ботаника. — 1935. — 4. — С. 25—42.
- Раменский Л.Г.* О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Бот. журн. — 1952. — 37, № 2. — С. 181—201.
- Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ* / Ред. Н.В. Кондратьева. — К.: Наук. думка, 1989. — 232 с.
- Раун Д., Стэнли А.* Основы палеонтологии. — М.: Мир, 1974. — 390 с.
- Резниченко О.Г.* Классификация и пространственно-масштабная характеристика биотопов обрастания // Биология моря. — 1978. — № 4. — С. 3—15.
- Резниченко О.Г., Солдатова И.Н., Цихон-Луканина Е.А.* Обрастание в Мировом океане. Итоги науки и техники. Т. 4. Зоология беспозвоночных. — М.: ВИНТИ. 1976. — 120 с.
- Реймерс Н.Ф.* Надежды на выживание человечества. Концептуальная экология. — М.: Россия молодая, 1992. — 365 с.
- Риклефс Р.* Основы общей экологии. — М.: Мир, 1979. — 424 с.
- Рифы и рифообразующие кораллы* / Ред. Б.С. Соколов, А.Б. Ивановский. — М.: Наука, 1987. — 293 с.
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашивили Д.Б.* Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии (учебное пособие). — Самара: Самарский науч. центр РАН, 2000. — 396 с.
- Романенко В.Д.* Основы гидроэкологии. — К.: Генеза, 2004. — 664 с.
- Романенко В.И., Распопов И.М., Гак Д.З.* Микроорганизмы и процессы продуцирования и деструкции органического вещества в озерах и водохранилищах // Гидробиол. журн. — 1982. — 18, № 4. — С. 3—13.
- Романенко В.Д., Жукінський В.М., Оксіюк О.П., Яцик А.В., Чернявська А.П.* Методика екологічної оцінки якості поверхневих вод за відповідними категоріями. — К.: Символ, 1998. — 28 с.
- Романенко В.Д., Афанасьев С.А., Петухова В.Б., Васенко А.Г.* Влияние рыбного хозяйства на биологическое разнообразие в бассейне реки Днепр. — К.: Академперіодика, 2003. — 188 с.
- Романовский В.В., Капитонов Н.М.* Методика и погрешности измерения расхода влекомых наносов по параметрам гряд // Тр. гос. гидролог. ин-та. — 1982. — Вып. 283. — С. 93—108.
- Россолимо Л.Л.* Антропогенное эвтрофирование водоемов, его сущность и задачи исследования // Гидробиол. журн. — 1971. — 7, № 3. — С. 98—108.
- Рулье К.Ф.* О влиянии наружных условий на жизнь животных // Избранные биологические произведения. — М.: Изд-во АН СССР, 1954. — С. 30—56.
- Рылов В.М.* Что понимать под «планктонным» организмом // Рус. гидробиол. журн. — 1922. — 1, № 8. — С. 241—247.
- Рычкова М.А.* Перифитон Онежского озера // Гидробиол. журн. — 1979. — 15, № 3. — С. 13—18.
- Рябушко Л.И.* Потенциально опасные микроводоросли Азово-Черноморского бассейна. — Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. — 288 с.
- Савилов А.И.* Плейстон Тихого океана // Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. 2. Глубоководная донная фауна. Плейстон. — М.: Наука, 1969. — С. 264—349.
- Сакевич О.Й., Усенко О.М.* Алелопатія в гідроекосистемах. — К.: Логос, 2008. — 341 с.
- Сасыкское водохранилище в условиях его опреснения* / Ред. Л.П. Брагинский. — К.: Наук. думка, 1990. — 276 с.
- Сафьянов Г.А.* Эстуарии. — М.: Мысль, 1987. — 189 с.

- Сахарова М.И.* Микробентос песчаных пляжей Учинского водохранилища // Учинское и Можайское водохранилища. — М.: Изд-во МГУ, 1963. — С. 39—55.
- Свешников В.А., Алигаджиев М.М.* Жизненные формы беспозвоночных мезобентоса Каспийского моря // Докл. АН СССР. — 1986. — **286**, № 2. — С. 482—486.
- Свешников В.А., Оленин С.Н.* Жизненные формы беспозвоночных мезобентоса Балтийского моря // Докл. АН СССР. — 1988. — **301**, № 5. — С. 1273—1276.
- Северо-западная часть Черного моря: биология и экология* / Ред. Ю.П. Зайцев, Б.Г. Александров, Г.Г. Миничева. — К.: Наук. думка, 2006. — 701 с.
- Семенченко В.П.* Роль макрофитов в изменчивости структуры сообщества зоопланктона в литоральной зоне мелководных озер // Сиб. экол. журн. — 2006. — **13**, № 1. — С. 89—96.
- Семерной В.П.* Санитарная гидробиология. — Ярославль: ЯрГУ, 2005. — 203 с.
- Сергеева Н.Г.* Структура и распределение мейобентоса в районе струйных метановых газовыделений со дна Черного моря // Гидробиол. журн. — 2004. — **40**. — № 4. — С. 45—53.
- Серебрякова Т.И.* Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. — Сер. ботаника. — М.: ВИНТИ, 1972. — **1**. — С. 85—169.
- Синицын В.О., Резниченко О.Г.* Обрастание малоразмерного плавника северо-западной части Тихого океана // Экология массовых видов океанического обрастания. — М.: Ин-т океанол. АН СССР, 1981. — С. 18—69.
- Скадовский С.Н.* Экологическая физиология водных организмов. — М.: Сов. наука, 1955. — 338 с.
- Скальская И.А.* Зооперифитон водоемов бассейна Верхней Волги. — Рыбинск, 2002. — 256 с.
- Скальская И.А., Баканов А.И., Флеров Б.А.* Концептуальные и методические проблемы совместного изучения зооперифитона и зообентоса // Биол. внутр. вод. — 2003. — № 4. — С. 3—9.
- Скальская И.А., Баканов А.И., Флеров Б.А.* Особенности формирования перифитонных и бентосных сообществ волжских водохранилищ // Биол. внутр. вод. — 2005. — № 1. — С. 3—10.
- Скальская И.А., Баканов А.И., Флеров Б.А.* Исследование зооперифитона и зообентоса малой реки // Биол. внутр. вод. — 2008. — № 1. — С. 89—98.
- Соколова М.Н.* Закономерности распределения глубоководных донных беспозвоночных в зависимости от способа и условий их питания // Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. 2. Глубоководная донная фауна. Плейстон. — М.: Наука, 1969. — С. 182—201.
- Соколова М.Н.* Трофическая зональность глубоководного макробентоса как элемент биологической структуры океана // Океанология. — 1976. — **16**, № 2. — С. 336—342.
- Солдатова И.Н., Резниченко О.Г., Цихон-Луканина Е.А.* Особенности обрастания установки марикультуры приморского гребешка // Океанология. — 1985. — **25**, № 3. — С. 513—518.
- Сон М.О.* Экзотические моллюски (Mollusca: Bivalvia, Gastropoda) в пресных и солоноватых водах Украины // Эколого-функціональні аспекти дослідження молюсків, їх роль в біоіндикації навколишнього середовища. — Житомир: Вид-во Житомир. держ. ун-ту, 2006. — С. 308—311.
- Сорокин Ю.И.* Вопросы продуктивности, трофологии и энергетического баланса экосистемы кораллового рифа // Биология моря. — 1986. — № 6. — С. 3—14.
- Сорокин Ю.И.* Экосистемы коралловых рифов. — М.: Наука, 1990. — 503 с.
- Стапанова О.А.* Экология аллохтонных и автохтонных вирусов Черного моря. — Севастополь: Экспресс-печать, 2004. — 307 с.
- Старобогатов Я.И.* Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. — Л.: Наука, 1970. — 372 с.
- Старобогатов Я.И.* Эволюция пресноводных экосистем // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1984. — Вып. 223. — С. 24—32.
- Старобогатов Я.И.* О биомах и их классификации // Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных. Памяти Я.И. Старобогатова. — М.: Тов. науч. изд. КМК, 2007. — С. 17—24.
- Степанов В.Н.* Мировой океан. Динамика и свойства вод. — М.: Знание, 1974. — 256 с.
- Сукачев В.Н.* Биогеоценология и ее современные задачи // Журн. общ. биол. — 1967. — **27**, № 5. — С. 504—509.
- Сушня Л.М.* Использование первичной продукции планктона в последующих звеньях пищевой цепи // Первичная продукция морей и внутренних вод. — Минск, 1961. — С. 386—396.

- Суцены Л.М. Эколого-физиологические особенности фильтрационного типа питания планктонных ракообразных // Тр. Севастоп. биол. ст. — 1963. — XVI. — С. 256—276.
- Сысова Е.А. Структура фитоперифитонных сообществ на начальной стадии обрастания ее связь с типом биотопа // Вест. Тюмен. ун-та. — 2005. — № 5. — С. 116—124.
- Тальских В.Н. Использование концепции инвариантных состояний биоценозов в экологическом мониторинге и нормировании загрязнения рек Средней Азии // Экологические модификации и критерии экологического нормирования / Тр. междунар. симп. Нальчик, 11—12 июня 1990 г. — Л.: Гидрометеиздат, 1991. — С. 163—184.
- Тарасов Н.И. О морском обрастании // Зоол. журн. — 1961. — 41, № 4. — С. 477—489.
- Тахтаджян А.Л. Древесные и травянистые цветковые растения и их эволюционные взаимоотношения // Жизнь растений. Т. 5. Цветковые растения / Ред. А.Л. Тахтаджян. — М.: Просвещение, 1980. — С. 8—11.
- Тимирязев К.А. Значение переворота, произведенного в современном естествознании Дарвином. Предисловие // Иллюстрированное собрание сочинений Чарльза Дарвина. Т. 1. — М.: Издание Ю. Лепковского, 1907. — С. VII—XVI.
- Тимм В.Я., Тимм Т.Е. О терминологии озерной бентали // Гидробиол. журн. — 1986. — 22, № 6. — С. 40—45.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. — М.: Наука, 1969. — 407 с.
- Тимченко В.М. Эколого-гидрологические исследования водоемов Северо-Западного Причерноморья. — К.: Наук. думка, 1990. — 240 с.
- Тимченко В.М. Экологическая гидрология водоемов Украины. — К.: Наук. думка, 2006. — 383 с.
- Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. 1. Планктон / Ред. В.Г. Богоров. — М.: Наука, 1967. — 268 с.
- Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. 2. Глубоководная донная фауна. Плейстон / Ред. Л.А. Зенкевич. — М.: Наука, 1969. — 354 с.
- Тихомиров В.Н. Очерк флоры Учинского водохранилища // Учинское и Можайское водохранилища. — М.: Изд-во МГУ, 1963. — С. 80—107.
- Тихоненков Д.В., Мазей Е.А., Ембулаева Е.А. Деградиционная сукцессия сообщества гетеротрофных жгутиконосцев в микрокосмах // Журн. общ. биол. — 2008. — 69, № 1. — С. 57—64.
- Топачевский А.В. Вопросы цитологии, морфологии, биологии и филогении водорослей. — К.: Изд-во АН УССР, 1962. — 236 с.
- Турпаева Е.П. Сообщества обрастания // Океанология. Биология океана. Т. 2. Биологическая продуктивность океана / Ред. М.Е. Виноградов. — М.: Наука, 1977. — С. 155—162.
- Тюрюканов А.Н., Александрова В.Д. Витасфера Земли // Бюлл. МОИП. — Отд. биол. — 1969. — 74, вып. 4. — С. 14—26.
- Узунов Й., Ковачев С. Хидробиология. — София; Москва: ПЕНСОФТ, 2002. — 342 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. — М.: Прогресс, 1980. — 327 с.
- Утевский Н.Л. Микробиология с техникой микробиологических исследований. — М.: Медицина, 1975. — 472 с.
- Федоров В.Д. Заметки о парадигме вообще и экологической парадигме в частности // Вест. МГУ. — 1977. — № 3. — С. 8—22.
- Федоров В.Д. Актуальное и неактуальное в гидробиологии // Биол. науки. — 1987. — № 8. — С. 6—26.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. — М.: Изд-во МГУ, 1980. — 464 с.
- Федоров В.Д., Ильяш Л.В. Роль адаптационных механизмов микроводорослей в осуществлении различных типов жизненных стратегий // Гидробиол. журн. — 1991. — 32, № 5. — С. 3—10.
- Филатова З.А. Количественное распределение глубоководной донной фауны // Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. 2. Глубоководная донная фауна. Плейстон. — М.: Наука, 1969. — С. 202—216.
- Финенко З.З. Современное состояние и прогресс в изучении первичной продукции мирового океана // Совр. пробл. гидроэкологии / Тез докл. 4-й Междун. науч. конф. памяти Г.Г. Винберга. — СПб., 2010. — С. 194.

- Франсэ Р.Г. Мир малых существ пресной воды. — М.: Изд-во «Природа», 1913. — 197 с.
- Хайлов К.М. Экологический метаболизм в море. — К.: Наук. думка, 1971. — 252 с.
- Хайлов К.М. Что такое жизнь на земле? — Одесса: Друк, 2001. — 238 с.
- Хайлов К.М., Празукин А.В., Ковардаков С.А., Рыгалов В.Е. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей. — К.: Наук. думка, 1992. — 280 с.
- Хайлов К.М., Юрченко Ю.Ю., Снигирев С.М. От растения к биосфере. Антиучебник. — Одесса: Друк, 2005. — 272 с.
- Халаман В.В. Долговременные изменения в мелководных сообществах обрастания Белого моря // Биология моря. — 2005. — **31**, № 6. — С. 406—413.
- Халаман В.В. Жизненные стратегии беломорских организмов-обрастателей // Перифитон и обрастание: теория и практика. Мат. междуна. науч.—пр. конф. — СПб., 2008. — С. 44—46.
- Харченко Т.А. Ценозы макрозообентоса Северо-Крымского канала // Гидробиол. журн. — 1983. — **49**, № 1. — С. 36—43.
- Харченко Т.А. Биоразнообразие понто-каспийской реликтовой фауны в дунайском бассейне // Гидробиол. журн. — 2004. — **40**, № 6. — С. 58—83.
- Харченко Т.А., Протасов А.А. О консорциях в водных экосистемах // Гидробиол. журн. — 1981. — **17**, № 4. — С. 15—20.
- Харченко, Т.А., Зорина-Сахарова Е.Е. Консорция двустворчатых моллюсков литорали равнинного водохранилища как структурно-функциональная совокупность гидробионтов // Гидробиол. журн. — 2000. — **36**, № 5. — С. 9—19.
- Хатчинсон Д. Лимнология. Географические, физические и химические характеристики озер. — М.: Прогресс, 1969. — 592 с.
- Хендерсон-Селлерс Б. Инженерная лимнология. — Л.: Гидрометеиздат, 1987. — 335 с.
- Хендерсон-Селлерс Б., Маркленд Х.Р. Умиряющие озера. Причины и контроль антропогенного эвтрофирования. — Л.: Гидрометеиздат, 1990. — 279 с.
- Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. — Л.: Наука, 1974. — 236 с.
- Хмелева Н.Н., Голубев А.П., Лаенко Т.М. Экология брюхоногих моллюсков из горячих источников Камчатки // Журн. общ. биол. — 1985. — **46**, № 2. — С. 230—240.
- Хохряков А.П. О взаимосвязи биохимической и биоморфологической эволюции растений // Бюлл. МОИП. — Отд. биол. — 1969. — **74**, вып. 4. — С. 37—49.
- Цалолыхин С.Я. Класс нематоды // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. — СПб: Изд-во ЗИН РАН, 1998. — **1**. — С. 83—100.
- Цеев Я.Я. Биогеоценология или эконология. Об основных понятиях и терминах // Гидробиол. журн. — 1976. — **12**, № 2. — С. 103—107.
- Цеев Я.Я., Чугунов Ю.А. Исследования по антропогенному эвтрофированию пресных водоемов в СССР // Круговорот веществ и биологическое самоочищение водоемов. — К.: Наук. думка, 1980. — С. 39—53.
- Цыбань А.В. Бактериоценоз и бактериопланктон шельфовой части Черного моря. — К.: Наук. думка, 1970. — 274 с.
- Чертопруд М.В. Анализ жизненных форм реофильного макробентоса: новый подход к классификации сообществ // Журн. общ. биол. — 2006. — **67**, № 3. — С. 190—197.
- Чесунов А.В. Новая свободноживущая нематода, связанная с морским льдом // Зоол. журн. — 1986. — **65**, вып. 12. — С. 1782—1787.
- Чуйков Ю.С. Методы экологического анализа состава и структуры сообществ водных животных. Экологическая классификация беспозвоночных, встречающихся в планктоне пресных вод // Экология. — 1981. — № 3. — С. 71—77.
- Шарапова Т.А. Зооперифитон внутренних водоемов Западной Сибири. — Новосибирск: Наука, 2007. — 167 с.
- Шарапова Т.А. К изучению зооперифитона бассейна р. Демьянки // Вест. экол., лесовед. и ландшафтовед. — 2008. — № 9. — С. 146—154.
- Шарова И.Х., Свешников В.А. Проблемы экологической морфологии. — М.: Знание, 1988. — 64 с.
- Шварц С.С. Экология и эволюция. — М.: Знание, 1974. — 64 с.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. — М.: Наука, 1980. — 277 с.

- Шварц С.С., Пястолова О.А., Добринская Л.А., Рункова Г.Г.* Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. — М.: Наука, 1976. — 152 с.
- Шевцова Л.В.* Донные животные каналов различных природных зон. — К.: Наук. думка, 1991. — 220 с.
- Шевченко Т.Ф.* Видовой состав водорослей перифитона водохранилищ днепровского каскада // Гидробиол. журн. — 2007. — 43, № 3. — С. 3—43.
- Шевчук В.Я., Васенко О.Г.* Екологічний стан басейну ріки Дніпро за результатами першої українсько-канадської експедиції. — Харків: УкрНДІЕП, 1999. — 54 с.
- Шеппард Ч.* Жизнь кораллового рифа. — Л.: Гидрометеоздат, 1987. — 183 с.
- Шерман И.М., Пилипенко Ю.В.* Ихтиологический русско-украинский словарь. — К.: Альтернативы, 1999. — 272 с.
- Шиганова Т.А.* Черное море как водоем-реципиент и донор для морских и солоноватоводных видов // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2). Тез. докл. Второго междунар. симп. по изуч. инвазийных видов. — Рыбинск; Борок, 2005. — С. 32—34.
- Шилов И.А.* Физиологическая экология животных. — М.: Высш. шк., 1985. — 328 с.
- Шилов И.А.* Экология. — М.: Высш. шк., 2000. — 512 с.
- Шиманский В.Н.* История развития биосферы // Эволюция и биоценотические кризисы. — М.: Наука, 1987. — С. 5—64.
- Ширишов П.П.* Нарис водоростей Дніпровських порогов // Вісник Дніпропетровської гідробіол. ст. — 1929. — 1. — С. 69—120.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.* Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. — Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. — 463 с.
- Шкарбатов Г.Л.* Общеэкологические понятия в гидробиологии и вопросы регуляции пресноводных экосистем // Гидробиол. журн. — 1975. — 11, № 6. — С. 98—102.
- Шлегель Г.* Общая микробиология. — М.: Мир, 1987. — 567 с.
- Шмальгаузен И.И.* Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. — М.: Наука, 1968 — 451 с.
- Шмидт-Ниельсен К.* Физиология животных. Приспособление и среда. — М.: Мир, 1982. — Кн. 1—2. — 800 с.
- Шмидт-Ниельсен К.* Размеры животных: почему они так важны? — М.: Мир, 1987. — 259 с.
- Шорыгин А.А.* О биоценозах // Бюлл. МОИП. — Отд. биол. — 1955. — 60, вып. 6. — С. 87—98.
- Шульман Г.Е.* Биохимические показатели особенностей энергетического пластического обмена у рыб // Проблемы морской биологии. — К.: Наук. думка, 1971. — С. 157—161.
- Шушкина Э.Л., Лебедева Л.П.* Продуктивность пелагических сообществ // Биологические ресурсы океана. — М.: Агропромиздат, 1985. — С. 122—132.
- Щербак В.И.* Многолетняя динамика «цветения» воды днепровских водохранилищ // Доповіді НАН України. — 1998. — № 7. — С. 187—190.
- Щербак Г.Й., Царічкова Д.Б.* Зоологія безхребетних. — К.: ВПЦ Київський ун-т, 2008. — 640 с.
- Щербаков А.П.* Продуктивность зоопланктона Глубокого озера // Тр. ВГБО. — 1956. — VII. — С. 235—270.
- Щербаков А.П.* Озеро Глубокое. Гидробиологический очерк. — М.: Наука, 1967. — 379 с.
- Щербаков В.П.* Эволюция как сопротивление энтропии. I. Механизмы видового гомеостаза // Журн. общ биол. — 2005. — 66, № 3. — С. 195—211.
- Щербаков В.П.* Эволюция как сопротивление энтропии. II. Консервативная роль полового размножения // Журн. общ биол. — 2005а. — 66, № 4. — С. 300—309.
- Эдмондсон Т.* Практика экологии. Об озере Вашингтон и не только о нем. — М.: Мир, 1998. — 299 с.
- Экологическая система Нарочанских озер* / Ред. Г.Г. Винберг. — Минск: Изд-во ун-та, 1985. — 303 с.
- Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы* / Ред. А.Ф. Алимов, С.М. Голубков. — СПб.; М.: Тов. научн. изд. КМК, 2008. — 477 с.
- Элтон Ч.* Экология нашествий животных и растений. — М.: Иностранная литература, 1960. — 230 с.
- Эпштейн В.М., Грешнер М.Ю.* Лекции по истории биологии. XIX век. — Харьков: РИП «Оригинал», 1997. — 240 с.
- Эпштейн И.М.* Фильтрация воды в пляжах Учинского водохранилища // Учинское и Можайское водохранилища. — М.: Изд-во МГУ, 1963. — С. 72—79.

- Юрахно В.М.* Севастопольская и Неаполитанская биологические станции — от основания до наших дней // Морск. экол. журн. — 2007. — 6, № 3. — С. 90—98.
- Яковлев В.А.* Пресноводный зообентос северной Фенноскандии (разнообразие, структура, антропогенная динамика). — Апатиты: Изд-во Кольского науч. центра РАН, 2005. — Ч. 1. 161 с.
- Яковлев В.А.* Пресноводный зообентос северной Фенноскандии (разнообразие, структура, антропогенная динамика). — Апатиты: Изд-во Кольского науч. центра РАН, 2005а. — Ч. 2. — 144 с.
- Adl S.M., Simpson A.G., Farmer M.A., Andersen R.A., Anderson O.R., Barta J.R., Bowser S.S., Brugerolle G., Fensome R.A., Fredericq S., James T.Y., Karpov S., Kugrens P., Krug J., Lane C.E., Lewis L.A., Lodge J., Lynn D.H., Mann D.G., McCourt R.M., Mendoza L., Moestrup O., Mozley-Standridge S.E., Nerad T.A., Shearer C.A., Smirnov A.V., Spiegel F.W., Taylor M.F.* The new higher level classification of Eukariotes with emphasis on the taxonomy of Protists // J. Eukariot. Microbiol. — 2005. — 52, N 5. — P. 399—451.
- Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi.* Tenth edition / Eds. Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A. — Wallingford: CABI Europe-UK, 2008. — 771 pp.
- Alexandrov B.* The role of navigation in the transfer of aquatic organisms and assessment of the risk of new biological invasions // A gateway to sustainable development. Proceed. 30th Intern. conf. Pacem in Maribus. October 27—30, 2003, Kiev, Ukraine. — Sevastopol, 2004. — P. 124—132.
- Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology, and geography.* — 1. // Eds. P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo. — Ruggell: Gantner Verlag, 2006. — 713 p.
- Algal ecology. Freshwater benthic ecosystems* / Eds. R. Stevensen, M. Dothwell, R. Lowe. — San Diego: Academic Press, 1996. — 735 p.
- Allan J.D.* Ekologia wod plynacych. — Warszawa: Wyd. Naukowe PWN, 1998. — 450 s.
- Alongi D.M.* Present state and future of the world's mangrove forests // Environ. Conserv.. — 2002. — 29, N 3. — P. 331—349.
- Anton A.* Long-term phytoplankton changes in a tropical reservoir // Mitt. Internat. Verein. Limnol. — 1994. — N 24. — P. 243—249.
- Arscott D., Tockner K., Nat D., Ward J.* Aquatic habitat dynamics along a braided alpine river ecosystem (Tagliamento river, Northern Italy) // Ecosystems. — 2002. — 5. — P. 802—814.
- Artificial substrates* / Ed. J. Cairns. — Coolingwood (Michigan): Ann. Arbor. Scie. Publ., 1982. — 279 p.
- Atlas R.M.* Principles of microbiology. — Boston: WCB/McGraw-Hill, 1997. — 1298 p.
- Baldy V., Gessner M., Chauvet E.* Bacteria, fungi and the breakdown of the leaf litter in a large river // Oikos. — 1995. — 74. — P. 93—102.
- Barnese L.E., Love R.L.* Effects of substrate, light, and benthic invertebrates on algal drift in small streams // J. N. Am. Benthol. Soc. — 1992. — 11, N 2. — P. 49—59.
- Barton D.* Distribution of some common benthic invertebrates in nearshore Lake Erie, with emphasis on depth and type of substratum // J. Great Lakes Res. — 1988. — 14, N 1. — P. 34—43.
- Beeton A.* Large freshwater lakes: present state, trends, and future // Environ. Conserv. — 2002. — 29 (1). — P. 21—38.
- Behning A.* Das Periphyton der Wolga // Das Leben der Wolga. — Stuttgart: E. Schweizerbartsche Verlag, 1928. — S. 133—141.
- Bellowood D.R., Hughes T.P.* Regional-scale assembly rules and biodiversity of coral reefs // Science. — 2001. — 292, N 5521. — P. 1532—1534.
- Beveridge T., Graham L., Kadurugamuwa J., Li Z.* Interactions between biofilms and the environment // FEMS Microbiol. Revue. — 1997. — 20, N 3—4. — P. 292—303.
- Bigs B.* New Zealand periphyton guideline: detaching, monitoring, and managing enrichment on streams. — Wellington: Min. Env. Protect., 2000. — 121 p.
- Bornette G., Amoros C., Lamouroux N.* Aquatic plant diversity in riverine wetlands: the role of connectivity // Freshwater Biol. — 1998. — 39, N 2. — P. 267—283.
- Boulton A.J.* Eucalypt leaf decomposition in an intermittent stream in south-eastern Australia // Hydrobiologia. — 1991. — 211. — P. 123—136.
- Boulton A.J.* The functional role of hyporheos // Verh. Internat. Verein. Limnol. — 2000. — 26, part 1. — P. 51—63.
- Brewer P.* Chemical oceanography // Earth systems. Processes and issues / Ed. W. Ernst. — Cambridge: Cambridge University press, 2000. — P. 182—193.

- Bronmark Ch., Hansson L.-A.* Environmental issues in lakes and ponds: current state and perspectives // Environ. Conserv. — 2002. — **29**, N 3. — P. 290—306.
- Buxton S.T., Ormerod S.J.* Global patterns of diversity among the specialist birds of riverine landscapes // Freshwater Biol. — 2002. — **47**, N 4. — P. 697—709.
- Burns C.W.* W(h)ither limnology? revisited // Verh. Internat. Verein. Limnol. — 2002. — 28, part 1. — P. 1—5.
- Cavalier-Smith T.* Protist phylogeny and the high level classification of Protozoa // Europ. J. Protistol. — 2003. — **39**. — P. 338—348.
- Cavanaugh C.M., Gardiner S.L., Jones M.L., Jannasch H.W., Waterbury J.B.* Procarotic cells in the hydrothermal vent tube worms // Science. — 1981. — **213**. — P. 340—342.
- Chin A.* The periodic nature of step-pool mountain streams // Amer. J. of Sci. — 2002. — **302**, N 2. — P. 144—167.
- Choinski A.* Jeziora kuli ziemskiej. — Warszawa: Wyd. Naukowe PWN, — 202 s.
- Clark W.J.* Eponic on, and peronic around, as useful descriptors in the aquatic habitat // The Texas J. of Sci. — 1981. — **33**. — P. 79—81.
- Connel J.* Diversity in tropical rainforests and coral reefs // Science. — 1978. — **199**. — P. 1302—1310.
- Connel J., Slatyer R.* Mechanisms of successions in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Natur. — 1977. — **111**, N 982. — P. 1119—1144.
- Costa H.H.* The status of limnology in Sri Lanka // Mitt. Internat. Verein. Limnol. — 1994. — **24**. — P. 73—85.
- Cover E., Harrel R.* Sequences of colonization, diversity, biomass, and productivity of macroinvertebrates on artificial substrates in freshwater canal // Hydrobiologia. — 1978. — **59**, N 1. — P. 81—95.
- Covich A.P.* Geographical and historical comparisons of neotropical streams: biotic diversity and detrital processing in highly variable habitats // J. N. Am. Benthol. Soc. — 1998. — **7**, N 4. — P. 361—386.
- Czeczuga B.* Studies of aquatic fungi. 17. Aquatic fungi of lake Hancza in the Suwalki Scenic Parc and of some adjacent lakes (northeastern Poland) // Acta Hydrobiol. — 1994. — **36**, N 3. — P. 371—385.
- Davic R.D.* Linking key stone species and functional groups: a new operational definition of the key stone species concept. // Conserv. Ecology. — 2003. — **7**, N 1. URL: www.consecol.org/vol7/iss1/resp11.
- Davis B.R., Walmsley R.D.* Perspectives in Southern hemisphere limnology: introduction // Perspectives in Southern hemisphere limnology. — Dordrecht: Dr. W. Junk Publ., 1985. — P. 31—46.
- Dodson S.I.* Zooplankton competition and predation: an experimental test of the size-efficiency hypothesis // Ecology. — 1974. — **55**, N 3. — P. 605—613.
- Brown A.C., McLachlan A.* Sandy shore ecosystems and the threats facing them: some predictions for the year 2025 // Environ. Conserv. — 2002. — **29**, N 1. — P. 62—77.
- Duarte C.M.* The future of sea grass meadows // Environ. Conserv. — 2002. — 29 (2). — P. 192—206.
- Duarte C.M., Chiscano C.L.* Sea grass biomass and production: a reassessment // Aquatic Botany. — 1999. — **65**. — P. 159—174.
- Earth systems. Processes and issues* / Ed. W. Ernst. — Cambridge: Cambridge University press. — 2000. — 566 p.
- Eaton Y., Carr N.* Observation on biology and mass occurrence of *Ophrydium versatile* (Muller) and associated algae in Lough Ree, Ireland. // Irish. Natur. J. — 1989. — **2**, N 2. — P. 55—60.
- Edwards K.B., Bond P., Gihring T., Banfield J.* An Archeal iron-oxidizing extreme acidophil important in acid mine drainage // Science. — 2000. — **287**, N 5459. — P. 1796—1799.
- Ejsmont-Karabin J.* Rotifer communities in hypolimnion: are they controlled by trophic state of upper layers? // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды / Мат. II Междунар. науч. конф. — Минск : БГУ, 2003. — С. 545—548.
- El-Hissy E.T., Khallil A.M.* Studies on aquatic fungi in delta region (Egypt) // Zentralbl. Microbiol. — 1989. — **144**, N 6. — P. 421—432.
- Falkowski G., Barber T., Smetacek V.* Biogeochemical Controls and Feedbacks on Ocean Primary Production // Science. — 1998 — **281**, N 5374. — P. 200—206.
- Farley R.* The Cambrian explosion exploded? // Science. — 2001. — **293**, N 5529. — P. 438—439.
- Farrel T.M.* Models and mechanisms of succession: an example from rocky intertidal community // Ecol. Monogr. — 1991. — **61**, N 1. — P. 95—113.

- Fedonkin M.A.* The origin of the Metazoa in the light of the Proterozoic fossil record // Paleontological Research. — 2003. — 7, N 1. — P. 9—41
- Feldec H.* Chemoautotrophic potential of the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptola* Jones (Vestimentifera) // Science. — 1981. — 213. — P. 336—338.
- Field C., Behrenfeld M., Randerson J.T., Falkowski P.* Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components // Science. — 1998. — 281, N 5374. — P. 237—240.
- Finlay B.J.* Global dispersal of free-living microbial eukaryote species // Science. — 2002. — 296, N 5570. — P. 1061—1063.
- Foissner W.* Biogeography and dispersal of micro organisms: a review emphasizing Protists // Acta Protozool. — 2006. — 45. — P. 111—136.
- Fokin S.* 4th Russian Biologists at Villafranca // Proc. Californ. Acad. Sci. Series. — 2008. — 59, N. 11. — P. 169—192.
- Fowler T.A., Holmes P.R., Crundwell F.K.* Mechanism of pyrite dissolution in the presence of *Thiobacillus ferrooxidans* // Appl. and environ. microbiol. — 1999. — 65, N 7. — P. 2987—2993.
- Frankignoulle M., Abril G., Borges A., Bourge I., Canon Ch., Delille B., Libert E., Theate J.-M.* Carbon dioxide emission from European estuaries // Science. — 1998. — 282, N 5. — P. 434—436.
- Freshwater biology.* Special Issue: Riverine landscapes / Ed. Tockner, J.V. Ward, J. Kollman, P. Edwards. — 2002. — 47, N 4. — P. 501—905.
- Fukuhara H., Torres G., Claro Montiero S., Sunaga T.* Migratory and non-migratory *Choaborus* species in tropical lake, Lake Dom Helvecio, Brazil // Verh. Internat. Verein. Limnol. — 1993. — 25, part 2. — P. 931—938.
- Gaino E., Lancioni T., La Porta G., Todini B.* The consortium of the sponge *Ephydatia fluviatilis* (L.) living on the common reed *Phragmites australis* in Lake Pidiluco (central Italy) // Hydrobiologia. — 2004. — 520, N 1. — P. 165—178.
- Garcia Gil L.J., Figueras J.B.* Spatial heterogeneity of chlorophyll in Lake Vilar (Banioles) // Verh. Internat. Verein. Limnol. — 1993. — 25, part 2. — P. 731—734.
- Ghilarov A.M.* The progress of ecology on the limnological road // Russ. Journ. of Aquat. Ecology. — 1994. — 3 (2). — P. 89—97.
- Gilebbi S., Cavolo F., Salmo N., Cordella P.* Underwater light measurements and phytoplankton content in Lake Garda // Verh. Internat. Verein. Limnol. — 2001. — 27, part 5. — P. 2908—2912.
- Gingerich P.D. Munir ul Hag, Zalmout I. Khan I., Malkani M.S.* Origin of whales from early Artiodactyls: hands and feet of Eocene Protocetidae from Pakistan // Science. — 2001. — 293, N 5538. — P. 2239—2245.
- Global Biodiversity Assessment* / Eds. V. Heywood, R. Watson. — Cambridge: Univ. Press (UNEP), 1995. — 1140 p.
- Glover A., Smith C.* The deep seafloor ecosystem: current status and prospects of anthropogenic change by the year 2025 // Environ. Conserv. — 2003. — 30, N 3. — P. 219—241.
- Gooday A.J., Levin L.A., Linke P. Hegger, T.* The role of benthic foraminifera in deep-sea food webs and carbon cycling // Deep-Sea Food Chains and the Global Carbon Cycle / Eds. G.T. Rowe, V. Pariente. — Dordrecht: Kluwer. — 1992. — P. 6392.
- Gopal B., Chauhan M.* Biodiversity and its conservation in the Sundarban mangrove ecosystem // Aquat. Sci. — 2006. — 68, N 3. — P. 338—354.
- Gorshkov V.G., Makarieva A.M., Gorshkov V.V.* Revising the fundamentals of ecological knowledge: the biota-environment interaction // Ecological complexity. — 2004. — 1. — P. 17—36.
- Gregg W.W., Conkright M.E., Ginoux P., O'Reilly J.E., Casey N.* Ocean primary production and climate: Global decadal changes // Geophys. Res. Lett. — 2003. — 30 (15). — P. 225—230.
- Grime J.P.* Evidence for the existence of three primary strategies in plant and its relevance to ecological and evolutionary theory // Am. Nat. — 1974. — 111. — P. 1169—1194.
- Growns I., Davis J.* Longitudinal changes in near-bed flows and macroinvertebrate communities in a western Australian stream // Journ. North Am. Benthol. Soc. — 1994. — 13, N 4. — P. 417—438.
- Gutierrez J., Jones C.* Ecosystem engineers / Encyclopedia of Life Sciences (ELS). — Chichester: John Wiley & Sons Ltd., 2008. — December. www.els.net.
- Haeckel E.* Generelle Morphologie der Organismen. 2 Bd. Berlin. — 1866. Bd. I Allgemeine Anatomie der Organismen. — 574 S; Bd. II Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Orgsnismen. — 462 S.

- Hall J. The continental shelf benthic ecosystem: current status, agents for change and future prospects // Environ. Conserv. — 2002. — **29**, N 3. — P. 350—374.
- Henderson P.A., Walker J. On the leaf litter community of the Amazonian blackwater stream Tarumazinho // J. of Tropical Ecology. — 1986. — **2**. — P. 1—17.
- Hepperle D., Schlegel I. Molecular diversity of eukaryotic picoalgae from tree lakes in Switzerland // Internat. Rev. Hydrobiol. — 2002. — **87**, N 1. — P. 1—10.
- Hopwood J.D., Mann S., Gooday A.J. The crystallography and possible origin of barium sulfate in deep rhipidopod protists (Xenophyophorea) // J. Mar. Biol. Assoc. — 1997. — **77**, N 4. — P. 969—987.
- Hovland M. Deep water coral reefs. Unique biodiversity hot-spot. — Chichester: Springer Praxis Publ., 2008. — 165 p.
- Huettel V., Forster S., Kloser S., Fossing H. Vertical migration in the sediment-dwelling sulfur bacteria *Thioploca* sp. in overcoming diffusion limitations // Appl. Environ. Microbiol. — 1996. — **62**, N 6. — P. 1863—1872.
- Hughes T.P., Baird A.H., Bellwood D.R., Card M., Connoly S.R., Folke C., Grosberg R., Hoegh-Gulberg O., Jaskson J.B.C., Kleypas J., Lough J.M., Marshall P., Mystrom M., Palumbi S.R., Pandolfi J.M., Rosen B., Roughgarden J. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs // Science. — 2003. — **301**, N 5635. — P. 929—933.
- Hunter D., Bailey J. Dreissena polymorpha (Zebra Mussel): colonization of soft substrata and some effects on Unionid bivalves // The Nautilus. — 1992. — **106**, N 2. — P. 60—67.
- Hutchinson G.E. The paradox of the plankton // Amer. Natur. — 1961. — **45**, N 882. — P. 137—145.
- Hutchinson G.E. A treatise on limnology. II. Introductions to lake biology and the limnoplankton. — New York: Willey, 1967. — 1115 p.
- Ingle J.C. Atmosphere-ocean coupling and surface circulation of the ocean // Earth systems. Processes and issues / Ed. W. Ernst. — Cambridge: Cambridge University press, 2000. — P. 152—168.
- Ivanova M.B. Relationship between zooplankton development and environmental conditions in different types of lakes in the zone of temperate climate // Int. Revue ges. Hydrobiol. — 1987. — **72**, N 6. — P. 669—684.
- Jenner H., Whitehouse J., Taylor C., Khalanski M. Cooling water management in European power stations // Biology and control of fouling // Hydroecologie appliqué. — 1998. — **10**, N 1—2. — P. 1—225.
- Jonasson P. Limits for life the lake ecosystem // Verh. Internat. Verein. Limnol. 1996. — 26, part 1. — P. 1—33.
- Jonasson P., Lindegaard C. Ecosystem studies of North Atlantic Ridge lake // Verh. Internat. Verein. Limnol. — 1988. — **23**, part 1. — P. 394—402.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // Oikos. — 1994. — **69**. — P. 373—386.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers // Ecology. — 1997. — **78**. — P. 1946—1957.
- Jones Y.C., Roth I.L., Sanders W. Electron microscopic study of slime layer // J. of Bacteriology. — 1969. — **99**, N 1. — P. 316—325.
- Junk W.J., Weber E. Amazonian floodplains: a limnological perspective // Verh. Internat. Verein. Limnol. — 1996. — **26**, part 1. — P. 149—157.
- Kajak Z. Bentos // Ekologia wod srodladowych / Red. K. Tarwid. — Warszawa : Panstwowe Wydawn. Naukowe, 1988. — S. 235—313.
- Kajak Z. Hydrobiologia-Limnologia. Ekosystemy wod srodladowych. — Warszawa: Wyd. Naukowe PWN, 1998. — 355 s.
- Karatayev A., Burlakova L., Padilla D. Impacts of Zebra mussels on aquatic communities and their role as ecosystem engineers // Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. — Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publ., 2002. — P. 433—446.
- Karl D.M., Bailiff M.D. The measurement and distribution of dissolved nucleic acids in aquatic environments // Limnol. Oceanogr. — 1989. — **34**. — P. 543—558.
- Karlson R.H. Dynamics of coral communities. — Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1999. — 250 p.
- Kennish M.J. Environmental threats and environmental future of estuaries // Environ. Conserv. — 2002. — **29**, N 1. — P. 78—107.

- King J.M., Henshall-Howard M.P., Day J.F., Davies B.R.* Leaf pack dynamics in a Southern African mountain stream // *Freshw. Biol.* — 1987. — **18**. — P. 325–340.
- Kitancharoen N., Hatai K., Yamamoto A.* Aquatic fungi developing on eggs of salmonids // *J. Aquat. Anim. Health.* — 1997. — **9**, N 4. — P. 314–316.
- Koehl M.A.* How do benthic organisms withstand moving water // *Amer. Zool.* — 1984. — **24**. — P. 57–70.
- Kolding J.A.* Summary of Lake Turkana: an ever-changing mixed environment // *Mitt. Internat. Verein. Limnol.* — 1992, N 23. — P. 25–35.
- Kublik D., Risk M.* Infestation of carbonate substratum by boring algae // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* — 1977. — **27**. — P. 107–115.
- Kukert H., Smith C.R.* Disturbance, colonization and succession in a deep-sea sediment community: artificial-mound experiments // *Deep-Sea.* — 1992. — **39**. — P. 1349–1371.
- Kupferberg S.* Hydrological and geomorphic factors affecting conservation of river-breeding frog (*Rana boylei*) // *Ecol. Applications.* — 1996. — **6**, N 4. — P. 1332–1344.
- Kushlan J.A., Hunt B.P.* Limnology of an alligator pond in south Florida // *Fla.-Science*, 1979. — 42 (2). — P. 65–84.
- Lake P.S.* Disturbance, patchiness, and diversity in streams // *J. N. Am. Benthol. Soc.* 2000. — 19, N 4. — P. 573–592.
- Lake Peipsi. Flora and fauna* / Eds. E. Pihu, J. Haberman. — Tartu: Sulemees Publishers, 2001. — 149 p.
- Lake Peipsi. Meteorology, hydrology, hydrochemistry* / Ed. Tiina Noges. — Tartu: Sulemees Publishers, 2001a. — 163 p.
- Lampert W., Sommer U.* *Ekologia wod sredladowych.* — Warszawa: Wyd. Naukowe PWN, 2001. — 415 s.
- Leach J.* Impacts of Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) on water quality and fish spawning reefs in western Lake Erie // *Zebra mussels: biology, impacts, and control.* — Boca Raton: Lewis Publ., 1993. — P. 381–497.
- Leppakoski E., Gollasch S., Olenin S.* Alien species in European waters // *Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management.* — Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publ., 2002. — P. 7–14.
- Levine N.D., Corliss J.O., Cox F.E., Deroux G., Grain J., Honigberg B.M., Leedale G.F., Loeblich A.R., Lom J., Lynn D., Merinfeld E.G., Page F.C., Poljansky G., Sprague V., Vavra J., Wallace F.G.* A newly revised classification of the Protozoa // *J. Protozool.* — 1980. — **27**, N. 1. — P. 37–58.
- Levinsen H., Nielsen T.G.* The role of marine pelagic ciliates and heterotrophic dinoflagellates in arctic and temperate coastal ecosystems: a cross-latitude comparison // *Limnol. Oceanogr.* — 2002. — **47**, 2. — P. 427–439.
- Lewandowski Z.* Structure and function of bacterial biofilms // *Corrosion.* — 1998. — **296**. — P. 1–15.
- Lincoln R.J., Boxshall G.A., Clark P.F.* *A dictionary of ecology, evolution and systematic.* — London, N.Y.: Cambridge Univ. Press, 1984. — 298 p.
- Lonsdale P.* Clustering of suspension-feeding macrobenthos of abyssal hydrothermal vents at oceanic spreading centres // *Deep sea researches.* — 1977. — **24**. — P. 857–863.
- Lovelock J.E.* *Gaia: a new look at life of the Earth.* — Oxford: Oxford University Press, 1979. — 157 p.
- Lubchenco J., Olson A., Brubaker L., Carpentrer S.R., Holland M.M., Hubbel S., Levin S.A., Macmahon J.A., Matson P.A., Melillo J.M., Moorrey.A., Peterson J.H., Pulliam R., Real L.A., Regal P.J., Risser P.G.* The sustainable biosphere initiative: an ecological research agenda // *Ecology.* — 1991. — **72**, N 2. — P. 371–412.
- MacArthur R.H.* On the relative abundance of species // *Amer. Natur.* — 1960. — **94**, N 1. — P. 25–36.
- MacArthur R., Wilson E.* *The theory of island biogeography.* — Princeton: Princeton University Press, 1967. — 203 p.
- Makarevich T.A., Mastitsky S.E., Savich I.V.* Phytoperiphyton on the shells of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in Lake Naroch // *Aquatic Invasions.* — 2008. — **3**. — P. 283–295.
- Malakoff D.* Death by suffocation in the Gulf of Mexico // *Science.* — 1998. — **281**, N 5374. — P. 190–192.
- Malmquist H., Antonsson T., Gudbergsson G., Skulason S., Snorrason S.* Biodiversity of macroinvertebrates on rocky substrate in the surf zone of Icelandic lakes // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* — 2000. — **27**, part 1. — P. 121–127.

- Malmquist B., Rundle S.* Threats to the running water ecosystems of the world // *Environ. Conserv.* — 2002. — **29**, N 2. — P. 134—153.
- Marine* fouling and its preventions. US Naval Inst. / Woods Hole Oceanogr. Inst. — 1952. — 388 p.
- Marshall H.G., Burchardt L.* Neuston: Its definition with a historical review regarding its concept and community structure // *Arch. Hydrobiol.* — 2005. — **164**, N 4. — P. 429—448.
- Maurice P.* The hydrological cycle // *Earth systems. Processes and issues.* — Cambridge: Camb. Univ. Press, 2000. — P. 135—151.
- May R.M.* What we do and do not know about the diversity of life on earth perspectives // *Perspectives in ecology. A glance from the VII International Congress of ecology, (Florence, 1925 July, 1998)* / Ed. A. Farina. — Leiden: Backhuys Publ., 1999. — P. 33—40.
- McLean J.H.* The Galapagos rift limpet *Neomphalus fretterea* relevance to understanding the evolution of major Paleozoic Mesozoic radiation // *Malacologia.* — 1981. — **21**, N 12. — P. 291—336.
- McClanahan T. R.* The near future of coral reefs // *Environ. Conserv.* — 2002. — **29**, N 4. — P. 460—483.
- Mermillon-Blondin F., Rosenberg R.* Ecosystem engineering: the impact of bioturbation on biogeochemical processes in marine and freshwater benthic habitats // *Aquat. Sci.* — 2006. — **68**, N 4. — P. 434—442.
- Meuche D.* Die Fauna im Algenbewuchs. Nach Untersuchungen im Littoral ostholsteinischer Seen // *Arch. Hydrobiol.* — 1939. — **34**, N 3. — S. 349—520.
- Michel A.E., Cohen A.S., West K., Johnston, Kat M.* Large African lakes as natural laboratories for evolution: examples from the endemic gastropod fauna of Lake Tanganyika // *Mitt. Internat. Verein. Limnol.* — 1992, N 23. — P. 85—99.
- Miller R.J., Smith C.R., DeMaster D.J., Fornes W.* Feeding selectivity and rapid particle processing rates by deep sea megafaunal deposit feeders: a ^{234}Th tracer approach // *J. Mar. Res.* — 2000. — **58**. — P. 1—22.
- Minchel G.W.* Stream ecosystem theory: a global perspectives // *J. N. Am. Benthol. Soc.* 1988. — **7**, N 4. — P. 263—288.
- Möbius K.* Die Auster und Austernwirtschaft. Berlin: Verlag Hempel, Parey, 1877. — 127 S.
- Naiman R., Decamps H., Pastor J., Johnston C.* The potential importance of boundaries to fluvial ecosystems // *J. N. Amer. Benthol. Soc.* — 1988. — **7**, N 4. — P. 289—306.
- Needham J.* Fragments of the history of Hydrobiology // *A symposium of Hydrobiology.* — Madison: The University of Wisconsin Press, 1941. — P. 3—11.
- Neiff J.J.* Large rivers of South America // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* — 1996. — **26**, part 1. — P. 167—180.
- Nontji A.* The status of limnology in Indonesia // *Mitt. Internat. Verein. Limnol.* — 1994. — **24**. — P. 95—113.
- Odinetz Collart O., Enriconi A., Tavares A.* Seasonal dynamics of the insect community associated with the aquatic macrophyte *Phyncholacis hydrocichorium* (Podostomaceae) in Amazonian waterfalls (Pitinga river, Brazil) // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* — 1998. — **26**, part 3. — P. 1083—1088.
- Otten J.H., Willemse M.T.* First steps to periphyton // *Arch. Hydrobiol.* — 1988. — **112**, N 2. — P. 177—195.
- Paine R.* Food web complexity and species diversity // *Amer. Natue.* — 1966. — **100**. — P. 65—77.
- Pasmore M., Costerton W.* Biofilm, bacterial signalling, and their ties to marine biology // *J. Industrial Microbiol. Biotechnol.* — 2003, N 1. — P. 87—90.
- Pavluk T.* The trophic structure of macroinvertebrate communities as an approach for estimation of river ecosystem condition. — Ekaterinburg: Rus. Res. Inst. CUPWR, 1997. — 62 p.
- Pavluk T., bij de Vaate A., Leslie H.* Development of an index of trophic completeness for benthic macroinvertebrate communities in flowing waters // *Hydrobiologia.* — 2000. — **427**. — P. 135—141.
- Pearse V.B., Pearse J.S.* Year-long settling plate study yields to Antarctic placozoans, and surprisingly little else // *Antarct. J.U.S.* — 1991. — **26**, N 5. — P. 149—150.
- Pieczynska E.* Periphyton in the trophic structure of the freshwater ecosystems // *Pol. archiv. hydrobiol.* — 1970, N 1—2. — P. 141—147.
- Pligin Y.V.* Long term changes in the composition and in the quantitative indices of the development of macrozoobenthos of the Kiev reservoir // *Hydrobiol. J.* — 2009. — **45**, N 1. — P. 16—31.
- Plisnier P.-D.* Recent climate and limnology changes in Lake Tanganyika // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* — 2001. — **27**, part 5. — P. 2670—2673.

- Prat N., Munne A., Rierabeivall M., Carceller F., Fons J., Chacon G., Ibanez J., Font X., Carmona J., Romo A. Biodiversity of Mediterranean stream network // Verh. Internat. Verein. Limnol. — 2000. — **27**, part 1. — P. 135—139.
- Protasov A.A. River and lake continua: an attempt at analysis and synthesis // Inland Water Biology. — 2008. — **1**, N 2. — P. 105—113.
- Protasov A.A., Afanasyev S.A. Structure of Periphytic Communities in Cooling Pond of Nuclear Power Plant // Int. Revue ges. Hydrobiol. — 1986, N 3. — P. 335—346.
- Protasov A., Afanasyev S., Zdanowski B. Znaczenie Anodonta sp. w procesach samooczyszczania wód jezior Koninских // XVI Zjazd Hydrobiologów Polskich. — Wrocław, 1994. — S. 119.
- Protasov A., Afanasyev S., Sinicyna O., Zdanowski B. Composition and functioning of benthic communities // Arch. Ryb. Pol. — 1994. — **2**, fas. 2. — P. 257—284.
- Protasov A.A., Panasenko G.A., Babariga S.P. Biological hindrances in power stations exploitation, their typization and main hydrobiological principles of control // Hydrobiol. J. — 2009. — **45**, N 1. — P. 32—45.
- Riedl R.J. How much seawater passes through sandy beaches // Int. Revue Ges. Hydrobiol. 1971. — **56**, N 6. — P. 923—946.
- Rogers A.D. The biology of seamounts // Advances in Marine Biology. — 1994. — **30**. — P. 306—350.
- Rosenberg R., McCully P., Pringle M. Global scale environmental effects of hydrological alteration // Bioscience. — 2000. — **50**, N 9. — P. 746—751.
- Rubinstein D., Koehl M. The mechanisms of filter feeding: some theoretical considerations // Amer. Natur. — 1977. — **111**, N 981. — P. 981—994.
- Salonen, V.P., Eriksson B., Groenlund T. Pleistocene stratigraphy in the Lappajaervi meteorite crater in Ostrobothnia, Finland. — BOREAS. — 1992. — **21**, N 3. — P. 253—269.
- Schneider D.W., Lyons J. Dynamics of upstream migration in two species of tropical freshwater snails // J. N. Am. Benthol. Soc. — 1993. — **12**, N 1. — P. 3—16.
- Schulz H., Jorgensen B., Fossing H., Ramsing N. Community structure of filamentous, sheath-building sulfur bacteria *Thioploca* spp. of the coast of Chile // Applied Environ. Microbiol. — 1996. — **62**, N 6. — P. 1855—1862.
- Shank T.M., Lutz R.A., Vrijenhoek R.C. Molecular systematics of shrimp (Decapoda: Briseiidae) from deep-sea hydrothermal vents // Molecular. Mar. Biol. and Biotechnol. — 1998. — **7**, N 1. — P. 88—96.
- Siebeck O. Researches on the behavior of planktonic crustaceans in the littoral // Verh. Internat. Verein. Limnol. — 1964. — **15**, part 3. — P. 746—751.
- Simberloff D.S. Experimental zoogeography of islands: a model of insular colonization // Ecology. — 1969. — **50**, N 2. — P. 296—314.
- Sladečková A. Limnological investigation methods for the periphyton («Aufwuchs») // The Botanical Review. — 1962. — **28**, N 2. — P. 286—350.
- Smith C.R., Hamilton S.C. Epibenthic megafauna of a bathyal basin off southern California: patterns of abundance biomass and dispersion // Deep-Sea Research. — 1983. — **30**. — P. 907—928.
- Smith C.R., Demopoulos F.W.J. The deep Pacific ocean floor // Ecosystems of the World. V. 28. Ecosystems of the Deep Ocean / Ed. P. Tyler. — Amsterdam: Elsevier, 2003. — P. 179—218.
- Stanczykowska A. Ekologia naszych wód. — Warszawa: Wyd. SiP, 1997. — 224 s.
- Stanford J.A., Ward J.V. The hyporheic habitats of river ecosystems // Nature. — 1988. — **335**, N 6185. — P. 64—66.
- Stanford J.A., Ward J.V. An ecosystem perspective of alluvial rivers: connectivity and the hyporheic corridor // J. N. Am. Benthol. Soc. — 1993. — **12**, N 1. — P. 48—60.
- Statzner B., Higl B. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns // Freshwater Biol. — 1986. — **16**. — P. 127—139.
- Steinman A.D., Doston H.L. The ecological role of aquatic bryophytes in a woodland stream // J. North Am. Benthol Soc. — 1993. — **12**, N 1. — P. 17—26
- Steneck R., Gracham M., Borque B. et al. Kelp forest ecosystems: biodiversity, resilience and future // Environ. Conserv. — 2002. — **29**, N 4. — P. 436—459.
- Stoddart D.R. Catastrophic storm effect on the British Honduras reefs and cays // Nature. — 1962. — **196**. — P. 512—515.

- Straškraba M.* Lake and reservoir management // Verh. Internat. Verein. Limnol. 1996. — **26**, part 1. — P. 193—209.
- Strayer D.L.* Effects of alien species on freshwater mollusks in North America // J. N. Am. Benthol. Soc. — 1999. — **18** (1). — P. 74—98.
- Stream Bryophyte Group.* Role of Bryophytes in stream ecosystems // J. North. Amer. Benthol. Soc. — 1999. — **18**, N 2. — P. 151—184.
- Tansley A.D.* The use and abuse of vegetational concepts and terms // Ecology. 1935. — **16**, N 4. — P. 284—307.
- Tendal O.S., Swinbanks D.D., Shirayama Y.* A New infaunal Xenophyophore (Xenophyophorea, Protozoa) with notes of its ecology and possible trace fossil analogues // Oceanol. Acta. — 1982. — **5**, N 3. — P. 325—329.
- Thiemann V., Ruthmann A.* Spherical forms of *Trichoplax adcherens* (Placozoa) // Zoomorphology. 1990. — **110**, N 1. — P. 37—45.
- Thompson R.C., Crowe T.P., Hawkins S.J.* Rocky intertidal communities: past environmental changes, present status and predictions for the next 25 years // Environ. Conserv. — 2002. — **29**, N 2. — P. 168—191.
- Thorson G.* Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates // Biol. Rev. — 1950. — **25**. — P. 1—45.
- Tockner K., Stanford J.A.* Riverine flood plains: present state and future trends // Environ. Conserv. — 2002. — **29**, N 3. — P. 308—330.
- Torsvik V., Ovreas L., Thingstad T.F.* Prokaryotic diversity magnitude, dynamics, and controlling factors // Science. — 2002. — **296**, N 5570. — P. 1064—1066.
- Townsend C.R.* The patch dynamics concept of stream community ecology // J. North. Amer. Benthol. Soc. 1989. — **8**, N 1. — P. 36—50.
- Townsend C., Scarbrook M.R., Doledec S.* The intermediate disturbance hypothesis, refugia, and biodiversity in streams // Limnol. Oceanogr. — 1997. — **42**, N 5. — P. 938—949.
- Van Dover S.L.* The ecology of deep-sea hydrothermal vents. — Princeton: Princeton Univ. Press, 2000. — 424 p.
- Van Dover C.L., Humphris S.E., Fornari D., Cavanaugh C.M., Collier R. et al.* Biogeography and ecological setting of Indian Ocean hydrothermal vents // Science. — 2001. — **294**. — P. 218—223.
- Van Dover C.L., German C.R., Speer K.G., Parson L.M., Vrejenhoek R.C.* Evolution and biogeography of deep-sea vent and seep invertebrates // Science. — 2002. — **295**, N 5558. — P. 1253—1257.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell I.R., Cushing C.E.* The river continuum concept // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1980. — **37**, N 1. — P. 130—137.
- Varricchione J.T., Thomas S.A., Minchal G.W.* Vertical and seasonal distribution of hyporheic invertebrates in streams with different glacial histories // Aquat. Sci. — 2005. — **67**, N 4. — P. 434—453.
- Verity P., Smentacek V., Smayda T.* Status, trends and the future of the marine pelagic ecosystem // Environ. Conserv. — 2002. — **29**, N 2. — P. 207—237.
- Vernadsky V.I.* The Biosphere and the Noosphere // Executive Intelligence Review. — 2005, February 18. www.larouchepub.com.
- Vinson M.R., Hawkins Ch.P.* Biodiversity of stream insects: variation at local, basin, and regional scales // Annu. Rev. Entomol. — 1998. — **43**. — P. 271—293.
- Vorosmary C.* Global water assessment and potential contributions from Earth System science // Aquat. Sci. — 2002. — **64**, N 4. — P. 328—351.
- Ward J.V.* Thermal characteristics of running water // Perspectives in Southern hemisphere limnology. — Dordrecht: Dr W. Junk Publ, 1985. — P. 31—46.
- Ward J.V.* The four-dimensional nature of lotic ecosystems // J. N. Am. Benthol. Soc. — 1989. — **8**, N 1. — P. 2—8.
- Ward J.V.* Riverine landscapes: biodiversity patterns, disturbance regimes and aquatic conservations // Biol. Conserv. — 1998. — **83**, N 3. — P. 269—278.
- Ward J.V., Stanford J.A.* Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects // Ann. Rev. Entomol. — 1982. — **27**. — P. 97—117.
- Ward J.V., Stanford J.A.* The serial discontinuity concept: extending the model to floodplane rivers // Regulated rivers. — 1995. — **10**. — P. 1598.

- Ward J.V., Bretschko G., Brunke M. et al.* The boundaries of river systems: the metazoan perspective // *Freshw. Biol.* 1998. — **40**. — P. 531–569.
- Ward J., Wiens J.* Ecotones of riverine ecosystems: role and typology, spatio-temporal dynamics, and river regulation // *Ecohydrology & Hydrobiology*. — 2001. — **1**, N 1–2. — P. 25–36.
- Ward J.V., Tockner K., Arscott D.B., Claret C.* Riverine landscape diversity // *Freshwater biology*. — 2002. — **47**, N 4. — P. 517–539.
- Wetzel R.* *Limnology*. — Philadelphia, New York, Chicago: Saunders College Publ., 1983. — 1005 p.
- Wetzel R.G.* Opening remarks // *Periphyton of freshwater ecosystems*. — The Hague: Dr. W. Junk Publ., 1983a. — P. 34.
- Wetzel R.* Land-water interface end metabolic and limnological regulators // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* — 1990. — **24**, part 1. — P. 6–24.
- Wetzel R.* *Limnology. Lake and river systems*. — San Diego: Academic Press, 2001. — 1006 p.
- Williams W.D.* The largest, highest and lowest lakes of the world: saline lakes // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* — 1996. — **26**, part. 1. — P. 61–79.
- Winberg G.G.* Some interim results of Soviet IBP investigation on lakes. Productivity problems of freshwaters // *Proc. IBP UNESCO Symp. on Productivity problems of freshwaters*. — Warszawa, 1972. — P. 363–381.
- Wong M.K.M., Goh T., Hodgkiss I.J., Hyde, K.D., Ranghoo, V.M., Tsui, C.K.M., Ho, W., Wong W.S.W., Yuen T.* Role of fungi in freshwater ecosystems // *Biodiv. and Conserv.* — 1998. — **7**, N 9. — P. 1187–1206.
- Wright J., Jones C.* The concept of organisms as ecosystems engineers ten years on: progress, limitations, and challenges // *BioScience*. — 2006. — **56**, N 3. — P. 203–209.
- Zaitsev Yu., Mamaev V.* *Biological diversity in the Black Sea. A study of change and decline*. — New York: United Nations Publications, 1997. — 208 p.
- Zebra mussels. Biology, impacts, and control* / Eds. Nalepa T., Schloesser D. — Boca Raton: Lewis Publ., 1993. — 810 p.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Абиссаль 178, 531
Автобион 290
Автотрофы 495, 553, 617
Адаптация 5, 37, 66, 88, 288, 290, 321, 376, 423
 фабрическая 293, 341, 348
 морфологическая 298, 341, 348
 трофическая 304, 307
Адаптогенез 290
Адсобионты 300, 301, 302, 313
Адсон 290, 300, 322, 345
Адсотрофное питание 296
Адсотрофы 301
Аквакультура 615, 657
Акклимация 326
 галинная 326
Аксоподии 101, 123, 124, 310
Альбедо 213
Амебоидная форма 122
Анавтобион 290
Апвеллинг 189, 200, 203, 392, 457, 488, 497,
 503, 530, 617
Ареал 85, 175, 176, 178, 486, 528
 вида (видовой) 37, 166—171, 398, 488
 воспроизводства 169, 170
 переживания 170
 потенциальный 169
Арена жизни 12, 13, 46, 179
Архей 56, 81
Асинператы 177
Ассимиляция 438, 479, 480, 611
Атмобиология 12, 14, 39
Атмобионт 5, 145, 154, 159, 341, 481, 619, 660
Аутэкология 29
Аэробионт 13, 95
Аэробиос 13
- Бактериально-детритные агрегаты 347
Бактерии 52, 56, 76, 90—95
Бактериопланктон 19, 393, 458, 461, 478, 501, 596
Бактериофаги 89, 304, 379
Бактериохлорофилл 92, 99
Батиально-абиссальные равнины 205
Бенталь 334, 397, 407, 410, 412, 538
Бентонты 348, 604
Бентонейстон 343
Бентопелагиобионты 294
Бентопотенциал 403
Бентос 6, 16, 66, 332, 334, 335
 в контуробионе 335, 346
 жизненные формы 294, 341, 347
 инбентос 336
 морской 57, 89, 349
 нектобентос 336, 346
 нехищный 478
 пресноводный 302, 349
 размеры 350
 разнообразие 83
 состав 349
 эндобентос 346
 энергосодержание 303
 эпибентос 336, 346
Бентофаги 152, 309, 576
Биогеография 30, 165—167, 170, 176, 631
Биогеоценоз 474—476, 485, 488, 617, 618
Биогидросфера 16, 52,
Биогидроценоз 474, 618, 619
Биокванты 73
Биокосное тело 328
Биолимнология 33, 34
Биологическое время 329
Биом 486—490
 батиально-абиссальный 538
 биогермовый 489, 538, 539, 546, 549
 гидротермально-сиповый 489, 550
 пелагический океанический 489
 прибрежно-шельфовый 489, 490, 505, 508
Биомасса
 средняя за вегетационный сезон 383, 478
Биопленки 182, 360, 369, 574
Биосестон 410
Биосфера 14—17, 20, 23, 58, 78, 81, 218, 329
Биосферология 14
Биота 35, 66, 70, 167, 518, 563, 632, 673
 континентальных вод 167
Биотическая регуляция 668
Биотические границы 176
Биотический баланс 478, 479, 653
Биотическое взаимодействие 27, 29
Биотопогенная деятельность организмов 483
Биотурбация 335
Биоценоз 26, 336
 плосковершинный 427
 островерхий 427
Ближайшее жизненное пространство 329, 442
- Венд 46, 54—56, 147, 527
Вертикация 380
Ветленд 107
Ветровые волны 263
Вещество
 автохтонное 210, 268, 481
 аллохтонное 268

- биогенное 17
 биокосное 17
 живое 6, 17, 18, 20—23, 26, 27, 69, 165, 299, 419, 632
 косное 17, 455
 Видовое богатство 83, 85, 86, 106, 263, 350, 582
 Виды
 вселенцы 84, 484
 мигранты 85
 термофильные 100, 552
 экосистемные инженеры 299, 423, 435
 эмблемные 411
 эндемичные 554, 581
 Виоленты 445, 446, 448, 450, 453
 Витасфера 15, 166, 681
 Вода, свойства 14
 Водоёмы
 естественные 231, 232, 246
 искусственные 231, 232
 охладители энергетических станций 249
 эпифитные 231
 Воды
 поверхностные суши 34, 50, 167
 подземные 183—185, 230, 245, 573
 речные 183, 517
 стоячие 488
 текучие 34, 255, 488
 Водный гумус 202
 Водные объекты 38, 183, 227—231, 235, 238, 253, 274
 лентические 34, 256, 266, 482, 488, 581
 лотические 256, 488
 суши 227—229
 Водообмен 185, 195, 483, 489
 Водоросли 21, 53, 56, 57, 64, 67, 87, 98—107
 Водосборная территория 243, 269
 Водотоки 231, 234, 241, 253, 255, 259, 262, 349, 564, 568, 579, 618
 Водохранилища 365, 374, 381, 458, 467, 479, 580, 601, 604
 Вязкость воды 317, 318

 Габтеры 112
 Газообмен 135, 139, 272, 327, 328, 345
 Гайоты 204, 501
 Гелеопланктон 380
 Геном 90, 658
 Геомериды 15, 166
 Геосфера 15
 Геоэкология 29
 Гетеробатмия 76
 Гетеротрофы 66, 491
 Гигрофиты 299
 Гидравлический радиус 261, 262
 Гидробиология 5, 7, 11—14, 16—40
 континентальных вод 33
 Гидробиом 488, 489
 Гидробионт 5, 7, 12, 13, 14, 19, 40
 Гидробионтность 295
 Гидробиос 13, 334, 335, 346
 Гидробиота 58

 Гидробиоценоз 141, 336, 406, 582
 Гидрология 184
 Гидромикота 96
 Гидросфера 6, 7, 15, 16
 Гидротерма 44, 93, 215, 297, 457, 483, 550—562
 Гидротермальная активность 550, 552
 Гидротермальные флюиды 44, 195, 216, 550
 Гидрофильность 144
 Гидрофиты 116, 120, 299
 Гидроэкология 32, 116, 668, 683
 Гиполимнион 450, 583, 595
 Гипонейстон 335, 338, 339, 341—344, 499
 Глубоководные желоба 207
 Голопланктон 381
 Гомеостаз 288, 322, 325, 474
 Градиент температуры 249
 горизонтальный 249
 вертикальный 250, 569, 608
 Грибы 87, 90, 95—98
 водные 95, 511
 морские 96, 343, 677
 Грунтоеды 350
 Грунтозаглатыватели 351
 Грунты
 коренные донные 208
 лёссовые 265
 осадочные донные 208
 Группа
 эколого-функциональная 289
 экоморфологическая 289

 Даунвеллинг 257, 490
 Движение
 поступательное гидробионтов 260, 313
 турбулентное воды 190, 256, 261
 Движитель 139, 140, 147, 155
 аксокимальный 292
 аксоподиальный 314, 319
 волновой 153, 156, 161, 191, 315
 гидравлический 147, 319, 320, 330
 гидроэкоболический 127, 140, 307, 317
 диплокопиальный 316
 кимальный 153, 156, 292, 315, 319, 380, 396
 копиальный 155, 315, 317, 380
 кратероэкоболический 316
 мастигокимальный 315
 миоподиальный 319
 мириокопиальный 316
 мириоподиальный 320
 перифокимальный 315, 316
 полидиплокопиальный 316
 псевдоподиальный 296, 319
 сифоноэкоболический 316
 холокимальный 315
 эуподиальный 307, 319—321
 Деградационная сукцессия 468
 Демэкология 29
 Денитрификация 94
 Деструкторы 395, 478, 610
 Деструкция 20, 457, 478, 565, 577
 Детерминант консорции 440

- Детрит 17
 в бентали 346, 348, 517, 529, 543
 в консортивных связях 443
 в нейстали 340, 343
 в обрастании 409
 в озерах 584
 в пелагиали 414, 503, 529
 в перифитоне 410
 в реках 577
 в сестоне 383
 как пища 131, 137, 142, 148, 149, 303, 480
 поверхность 220, 414
- Детритно-бактериальная пленка 346
- Детритофаги 64, 132, 304, 348, 351, 491, 505, 559, 607
- Диск Секки 214, 254, 382
- Дискретность 11, 12, 28, 481, 524
- Дифференциация тканей 127, 298
- Древоточсы 138, 139, 336, 363
- Железо-марганцевые конкреции** 210
- Жизненная стратегия** 29, 445—453
 Е-стратегия 450
 г-стратегия 447, 448, 450
 К-стратегия 447, 448, 450
 S-стратегия 448, 450
- Жизненная форма** 32, 290, 291, 487
- Закон**
 Бугера-Ламберта 213
 Генри 276, 277
- Зона**
 батиальная 205, 218, 515, 525, 537, 554
 выноса 207
 гипорейная 265, 573
 глубоководная 174, 199, 207, 505, 525, 561
 граничная 176, 218, 223
 неритическая 218, 458, 494, 495, 517
 пелагическая 174, 218, 583
 рифтовая 26, 44, 195, 206, 233, 491, 550
 сероводородная 95, 200, 217, 510, 560, 626, 642
 фотическая 217, 346, 354, 508, 524, 527
- Зональность**
 распределения живых организмов 166, 486
 циркумконтинентальная 82, 173, 510
 широтная 82, 83, 174, 486, 490, 491
- Зообентос**
 водохранилищ 586
 каналов 580
 континентальных вод 349
 морей 610
 обилие 354, 356, 357, 534, 614
 озер 356, 582, 590, 591, 595
 океана 532, 611, 613, 614
 различных грунтов 353
 рек 571
 состав 511, 582
- Зоонейстон** 343
- Зоопланктон** 501—505
 водоемов-охладителей 379
 в трофических связях 394, 395, 480, 496, 503
- миграции 390, 502, 594
 морей 386, 361, 393, 497, 498, 610
 обилие 129, 383, 384, 388, 497, 498, 611
 озер 388, 594
 продукция 478, 496
 рек 379, 581
 состав 381, 82, 429, 511, 582
 фильтраторы 350, 478, 607
 хищники 350, 468, 478, 480, 504
 энергосодержание 614
 эстуариев 516
- Зоофитос** 405
- Иерархичность** 12, 222
- Изолирующие барьеры** 171
- Илофаги** 351
- Илы**
 биогенные 210
 глобигериновые 62, 123, 209
 диатомовые 62, 75, 209—211, 589
 птероподовые 209
 радиоляриевые 209
 фораминиферовые 209—211
- Индекс Шеннона** 68, 410, 505, 531
- Инпагон** 335
- Интрабентонты** 347
- Интрабионты** 294, 347—349
- Интрамиелон** 335, 336, 346, 404, 407
- Интрасклерон** 335, 336, 346, 362, 407
- Интрасклеронты** 364
- Ионный состав** 197, 223, 272, 284, 336
- Ископаемые формы** 135
- Ихтиомасса** 399, 400
- Камнеточсы** 138, 139, 336
- Каналы** 369, 579
- Карбонатное равновесие** 200, 201, 224
- Катагенез** 296
- Квантум жизни** 419, 421, 424
- Климат** 454, 456, 458, 483, 484
- Кольца Гольфстрима** 190
- Комменсализм** 430, 433
- Конкуренция** 427, 430, 470, 513, 569, 600, 651
- Консорты** 437—444
- Консорциогенез** 437, 443, 444
- Консорция** 437—444, 451, 618
 эндобионтная 439
- Консументы** 395, 424, 599, 611, 617
- Контуробион** 334—338, 346, 359, 404, 407
- Концепция**
 биоценоза-сообщества 336, 419
 биоценотического градиента 424
 видов-экосистемных инженеров 423
- Геи** 27
 гипорейного коридора 573
 динамики пятен 564, 569
 жизненных стратегий 445—453
 индивидуалистская 423, 424
 континуума 424, 508
 ключевых видов 432
 лимнического континуума 606

- поликлимакса 454
 речного континуума 564—566, 572—574, 606, 607
 техно-экологической системы 484
 ферросферы 360
 четырехмерной природы лотических экосистем 564, 566, 569, 608
 экологической группировки 333
 экотопической группировки 336
Коралловые
 постройки 204, 548
 рифы 128, 405, 406, 538, 548
Космополитизм 171
Коэффициент рассеяния 213
Кренопланктон 381
Криптическое состояние организма 22, 122, 131, 146, 327
Криптозой 51, 52, 54—56
Криптон 290, 293
Круговорот
 воды 19, 181, 184, 188, 393, 395, 581
 вещества 76, 395, 476, 678
Кружево ареала 167

Ламинарный поток 190, 261, 262
Ларватон 322, 382, 429, 540, 619
Лимнобиом 489, 580—585, 596, 600—609
Лимнология 33, 34, 590, 626, 632
Лимнопланктон 380, 575
Лимносфера 183
Линия Уоллеса 167
Линнеевский подход 32
Литораль 178, 520, 524, 584, 590, 592
Литосфера 15, 47, 360
Ложе океана 203, 205, 525
Локомоторный аппарат 123, 296, 462
Лоцмонирование 314, 433

Макробентос 349, 350, 353, 355, 582
Макрозообентос 349, 511, 532, 570, 586
Макронейстон 335, 339
Макроперифитон 364, 425, 451, 462, 464
Макропланктон 163, 309, 379, 389, 396, 499, 502
Макрофиты 56, 170, 300, 303, 476, 490, 522,
Маргиналь 334, 412
Маты
 водорослево-бактериальные 408
 цианобактериальные 53, 65, 215, 408, 562
Материковая отмель 205, 206
Материковый склон 204, 205, 206, 217
Меандрирование 234, 568, 579, 607
Мегалопланктон 379
Мегабиология 610, 615, 616
Мезонейстон 339
Мезопланктон 379
Мейобентос 348—50, 353, 355, 561, 582
Мерогипонейстон 343
Меронейстон 343, 413
Меропланктон 381, 407
Метазой 53, 54
Метановые сипы 217

Миграции
 анадромные 398
 катадромные 398
 покатные 398, 677
Микроперифитон 364, 375, 414, 574
Микропланктон 379
Микрофитобентос 349, 350, 358, 603, 609
Минерализация 20, 186, 228, 271, 272, 281, 282, 284, 563, 617
 атмосферных осадков 272
 водных масс 228
 органических веществ 94, 617
Многоклеточные 23, 53, 101, 125
Модель
 «барьер для всех» 176, 177
 континуума 176, 422, 424
 обеднения на границах 176
 планетарная консорций 440
 синперат 176, 178
 Экмана 190, 646
Морская биология 33, 683
MP-градиент 427
Мутуализм 428, 429, 433

Нанопланктон 379, 644, 647
Нейсталь 334, 338—345, 409, 410, 413, 415, 448
Нейстон 66, 104, 397, 403, 411, 415, 631
 гипонейстон 335, 338, 342
 инфранейстон 338
 морей 338
 пиконейстон 339
 состав 341
 супранейстон 338
 эпинеястон 335, 338
Нейстонофаги 343
Нектобентонты 346
Нектобентос 336, 346
Нектон 333, 335, 377, 395,
 биомасса 399, 610, 611
 континентальных вод 397
 миграции 389
 продукция 613
 скорость плавания 396
 состав 391
Нектонты 415, 395

Область
 Австралийская 172, 173
 Арктоатлантическая 175
 Байкальская 172, 173
 Восточноатлантическая 174
 Восточнотихоокеанская 174
 граничная 220, 223, 494
 Западноатлантическая 174
 Западноафриканская 174
 Индоветспацифическая 174
 зоогеографическая 172—174
 Неарктическая 172, 173
 Неотропическая 172, 173
 океаническая 85
 Палеарктическая 172, 173

- Понто-Каспийская 172, 173, 175
 Североатлантическая 175
 Северотихоокеанская 175
 Средиземноморско-Лузитанская 175
 Танганьиканская 172
 Уоллеса 167, 169
- Образ жизни**
 амфибионтный 111
 гидробионтный 155
 наземный 292
 пелагический 148, 153
 плейстонный 127
 паразитический 142
 подвижный 56, 75, 145, 310,
 полуводный 156, 162
 прикрепленный 55, 103, 141, 147, 288, 312,
 321, 428, 544
 хищный 94, 132, 146
- Обрастатели** 361, 365, 414
Обтекаемая форма тела 151, 292
Объем гидросферы 44, 45, 182, 580
- Озера**
 арктические 477
 африканские 477, 479
 Большеземельской тундры 477
 Латгалии и Беларуси 477
 мезотрофные 169, 357, 597
 олиготрофные 96, 281, 357, 388, 597, 598
 пресные 183
 соленые 183, 234, 238
 старичные 234
 тектонические 235
 ультраолиготрофные 356
- Океан** 23, 33, 46, 227
 биогеография 167, 174,
 водообмен 85
 глубина 50
 границы 187, 219
 дно 47, 51, 62, 203, 209, 551
 ионный состав 197
 кислородный режим 199
 Мировой 5, 13, 44, 47, 57, 84, 183, 186, 205,
 225, 491
 объем 19, 182, 183
 площадь 19, 186,
 течения 188, 189
- Океанический**
 круговорот 225, 505
 пояс переноса водных масс 225
- Океанология** 33, 203, 511, 513, 528
Океаносфера 223, 482
Окислительно-восстановительный потенциал 281
- Организмы**
 анаэробные 52, 355
 аэробные 52, 91, 328, 355, 519, 561
 бентоплейстонные 334
 гомойоосмотические 325, 326
 гомойотермные 288, 323, 327
 колониальные 11, 104, 124, 134, 295, 310
 пойкилоосмотические 325
 пойкилотермные 288
 пресноводные 37, 63, 83, 101, 132, 150, 167,
 325
 прокариотические 52, 90, 298
 псаммофильные 131
 седентарные 132, 288, 310, 436, 462, 491, 618
 эктотермные 323
 эндотермные 323, 324
- Освещенность** 111, 212, 251, 354, 369, 372, 374,
 502, 510
Осмотический баланс 325
Отлив 191, 192, 511
- Пагон** 335
Пагоноперифитон 335
Палеогеография 47
Пангея 47, 48, 58, 61
Паразитизм 88, 98, 430, 432
Парение в воде 123, 131, 377, 407, 414
Парциальное давление 201, 276, 277, 327, 613
Пацифика 390, 552
Пелагиаль 178, 334, 404, 410, 415, 494, 592, 608
Пелагиобион 334, 338
Пелагос 335, 376, 395, 499
Первичнопродукенты 343, 478, 481, 496, 529, 561
Перифиталь 144, 365, 407, 525, 584
 антропогенная 362
 биогенная 414
 зоогенная 294, 405
 нейстальная 500
 фитогенная 335
- Перифитология** 360
Перифитон 66, 335—337, 359—373, 407, 414, 570,
 607, 615
 биотопы 361
 в контуробионе 335
 континентальных вод 364
 морей 364, 365
 обилие 367
 рек 359, 364
 состав 293, 363, 366
 терминология 360
- Пикноклин** 393, 496, 501, 502, 508
Пиконейстон 339
Пикопланктон 89, 297, 344
Плавник, антропогенный, естественный 500
Плавучесть 313—315, 341, 376, 396
Планктёры 376, 377
Планктон 333, 335, 337, 376—395
 биотоп 333
 обилие 383
 размеры 379
 состав 378, 381
 терминология 337, 376, 377
- Планктонный парадокс** 430
Планктонты 377, 380, 381, 393, 396
Планктопотенциал 403
Планктофаги 309, 393, 394, 397
Планоадсон 312, 380
Планон 290, 312, 322, 345, 364
Планофагон 312, 380

- Плейстон 335, 342, 495
 Плотность
 воды 181, 212, 225, 251, 261
 организмов 340, 341, 376
 популяций 353, 354, 369, 427, 495, 536
 Пневматофор 64, 127—129, 314, 519
 Пограничный слой 23, 264, 318, 415, 433
 Полифаги 468, 505
 Полои 234
 Потамология 34
 Потамопланктон 380, 575
 Поток жизни 72, 73
 Почвенная влага 183, 360
 Правило
 гидробионтности 176
 Жордана 176
 Уоллеса — Гумбольдта 82
 Предельно допустимые концентрации (ПДК) 273
 Прилив 191, 192, 511
 Принцип
 всюдности жизни В.И. Вернадского 657
 Гаузе 74, 88
 иерархичности 12, 222
 Олли 427, 439
 Тинемана-Раменского 74
 эмерджентности 72, 221, 429, 488
 Продуктивность 278, 495, 520
 Продукция
 биосферы 480, 612
 первичная 59, 60, 272, 457, 477, 480, 498,
 610—612, 614,
 вторичная 359, 402, 502
 Прозрачность воды 253—255, 395, 580, 589,
 595, 603
 Протерозой 56, 64
 Протокооперация 429, 433
 Профундаль 584
 Процесс 465, 554, 569, 578
 колонизации 169
 инвазионный 28, 56, 69—77, 292, 295
 эволюционный 465, 554, 569, 578
 Пруды 156, 231
 Псевдоабиссаль 205
 Псевдоподии 101, 296, 304, 536
 Псевдоэфптон 345
 Псилофиты 58
 Птицы водные 156

 Размельчители 351, 565
 Разнообразие 21, 29, 68, 83, 219, 288, 302,
 333, 346, 351, 354, 365, 410
 Растения
 высшие водные 119, 120
 травянистые 239—241, 580
 Расход воды 239, 580
 Регрессия моря 48, 49, 57
 Режим
 гидрооптический 251
 кислородный 199, 528, 570, 576
 термический 195, 196, 244—247, 526—528, 576
 Реки 183, 209, 240, 243, 282, 283, 517, 523, 566, 572

 Рельеф дна 51, 186, 192, 203, 207, 225, 556
 Реобиом 489, 490, 562—564
 Ризоиды 102, 105, 106, 109, 321, 548
 Ризоподии 101, 123, 296
 Рифостроящие кораллы 128, 174, 538
 Рифовая долина 203, 206
 Рудералы 447
 Рыбопродуктивность 479, 603, 635
 Рыбы
 мирные 478
 хищные 478

 Сапропель 266
 Сапрофаги 141, 304
 Сбросовые уступы 203
 Стгушение
 биоценозное 444
 живого вещества 21, 23, 26, 81, 218
 планктонное 389, 393, 502, 592
 Седентарность 322
 Седиментаторы 56, 304
 Седиментация 256, 267, 269, 302
 Сестон 353, 403, 410
 Сестонофаги 306, 351, 358, 532
 Сила Кориолиса 190, 225
 Симбиотрофия 311, 322, 483, 491, 500, 559
 Симметрия
 билатеральная 102, 129, 311, 605-609
 лучевая 102, 129, 302, 311
 осевая 128, 129, 311, 322
 радиальная 127, 147
 Симфизиология 433, 434, 437
 Система
 биоцентрическая 227
 надорганизменная 6, 12, 29, 32, 35, 36
 Склеросфера 360
 Слоевище 55, 104, 112, 298, 299
 Собиратели 350, 351, 468, 565, 607
 Солевая масса океана 196
 Соленость 197, 198, 212, 225, 229, 325
 Сообщество
 биотическое 6, 419, 429
 М-типа 468-470
 Р-типа 468-470
 консортивное 437, 451, 452, 588, 609
 Соры 234
 Спрединг 206, 550
 Стая рыб 400, 401
 Сток
 поверхностный 51, 59, 65, 185, 230, 243
 подземный 230
 Стресс-толеранты 446, 448
 Субдукция 47, 207, 560
 Сублитораль 205, 584
 Сукцессия 385, 403, 454-470
 Супраконсорты 444
 Супралитораль 205, 512, 521

 Таллом 102, 105, 106, 298
 Таллус 112
 Тельматопланктон 381

- Температура 323
 акклимации 324
 водных масс 225
 в водоемах 246,249,354
 в водотоках 248
 в морях 518,539
 в охладителях 244,250,274
 поверхностных слоев океана 193,194
 средняя океана 224
 флюида, гидротерм 216,550,551
- Термобар 251, 257, 260
 Термокарст 233
 Термоклин 224, 258
 Термофронт 251, 257
 Течение Западных Ветров 191
 Течения
 антициклонические 188, 189
 ветровые 190, 191, 256, 257
 геострофические 190
 дрейфовые 191
 морские 189
 муссонные 191
 океанические 188
 пассатные 191
 плотностные 251, 256, 257
 поверхностные 188, 189
 приливно-отливные 189
 стонно-нагонные 191
 циклонические 188, 189
- Тип стереотрофический
 базотрофный 321
 гигробазотрофный 321
 гигротрофный 321
- Тип структуры
 амебоидный 295
 гемимонадный 296
 гетеротрихальный 297
 коккоидный 296
 монадный 295
 паренхиматозный 298
 разнонитчатый 297
 сарциноидный 298
 сифонокладальный 299
 тканевой 298
 трихальный 297
- Топические связи 393, 434, 443
- Точка
 гипоксии 200
 Пастера 46
 Юри 46
- Трансгрессия моря 48, 49, 57, 232
- Тренд
 абиотический 65
 биоценотический 65, 66
 видовой 65, 66
 диверсификационный 68
 физиолого-биохимический 65
 экоморфный 65, 66
 экосистемный 65, 66
- Триангулярная классификация Раменского 445, 446, 450
- Триотроф 287
 Тропосфера 16
 Трофическая
 структура 263, 343, 351, 428, 489, 532
 специализация 294, 309
- Трофические
 группы 56, 350, 351, 468, 534,607
 связи 178, 434, 436, 440, 443, 444, 488, 507
 сети 66, 89, 505
 уровни 343, 428, 433, 505
 цепи 66, 89, 343, 458, 483, 617
- Трофность водоема 63, 356, 582, 595, 597, 598—600
- Трофосимбиоз 139, 147
- Турбулентный поток 190, 261, 262
- Убиквисты 171
 Ультраабиссаль 174
 Ультрананопланктон 379
- Условия
 восстановительные 215, 281, 482, 489, 526, 550, 557, 560
 окислительные 215, 341, 413, 483, 489, 526, 559
- Фабрические связи 443
 Фагобионты 292, 300, 310, 313, 318
 Фагон 290, 300, 322
 Фаготрофия 312
 Фаготрофы 303, 393, 396, 473
 Фанерозой 57
- Факторы
 абиотические 29, 288,
 антропогенные 67, 83-86, 242, 259
- Фанерон 290
- Фауна
 вендская 54, 56
 понто-каспийская 85
 эдиакарская 54, 56
- Ферросфера 182, 360
 Физитоп 412
 Фильтраторы 263, 304—306, 351, 442, 478, 491, 607
 Фильтрация 302—305, 322, 351, 380
 Фитобентос 359, 610, 611
 Фитонейстон 344
 Фитопланктон 381, 385, 386, 395, 476, 495, 586, 610, 617
 Фитофаги-глотатели 161, 351, 480
 Фитоценоз 60, 299, 371, 435, 475, 618
 Форические связи 434, 434,
 Формы бактерий 90, 91
 Фотический слой океана 214, 495
 Фотоавтотрофы 52, 66, 476, 491, 617
 Фотодиссоциация воды 45
 Фотосинтетика 300
 Функции живого вещества 20, 545
- Хвататели 304
 активные 304, 307
 Хемосинтез 477, 557, 611, 642

- Хемосинтетики 300, 481, 560
 Хищники 129, 132, 145, 304, 343, 350, 478, 534, 565
 Хлорность 197
 Холоцен 473
 Хорология 166, 170, 489
 Хребет срединно-океанический 205, 206
- Царство**
 Абиссальное 174
 биогеографическое 171, 172
 Литоральное 174
- Цветение воды 101, 103, 376, 385, 638, 651, 652
 Ценоадсон 293
 Ценоклин 425
 Ценокриптон 293
 Ценотип 425, 435, 446
 Ценофагон 293
 Ценофанерон 293
 Ценоэкоморфа 429, 438, 489,
 Ценоэфаптон 409
- Цепи питания
 пастбищные 442, 479, 491
 детритные 442, 479, 491
- Цикл
 гидрологический 184, 188, 227
 жизненный 29, 76, 113, 122, 140
 развития 139
- Циркуляция Лэнгмюра 258, 593
- Черный курильщик** 216
- Число
 Рейнольдса 261-264, 293, 317
 Фруда 262-264
- Шельф** 205, 206, 515
 гляциальный 517
 континентальный 201, 488, 502, 508, 525
- Эвапориты 48
 Эволюция 43, 65, 69, 70, 74, 77
 Эврибионтность 327, 449
 Эдификаторы 420, 435
 Экологическая
 группировка 32, 73, 295
 ниша 431, 647
 Экологические изотопы 333
- Экоморфа 5, 66, 71, 289, 290-294, 300, 312, 321
 Экоморфогенез 66, 291, 292, 301, 415
 Экосистемы
 водные 483
 гидротермальные 482, 550, 552-660, 627
 мангровые 519, 520
 пелагические океана 389, 457, 475, 481, 492
 рифовые 26, 128, 457, 482, 483, 539-549
 шельфовые 510
 экотонные 58, 60
 Экосфера 19, 20
 Экологическая группировка гидробионтов 335, 409
 Эксплеренты 446, 450, 453
 Экспоненциальный рост популяций 30
 Экстремалы 450—453
 Эктоконсорция 444
 Эмфаль 377, 412
 Эмфибион 334, 335, 376
 Эмфитон 404,
 Эндемизм 165, 166, 499, 536
 Эндосимбионты 93, 559
 Эпибентос 335, 346
 Эпибиоз 371
 Эпибионты 294
 Эпизоон 361
 Эпиксилон 361
 Эпилимнион 249, 260, 278, 281, 595, 608
 Эпилидон 361
 Эпимелон 335, 346
 Эпинеuston 335, 338, 339, 499, 500
 Эпипагон (пагоноперифитон) 335
 Эписклерон 362
 Эписклеронты 364
 Эпифитон 361
 Эпихолон 361
 Эпон 336
 Эстуарий 349, 488, 516
 Эулитораль 205
 Эунейстон 343
 Эфаптоадсон 312
 Эфаптобионты 300, 320, 321
 Эфаптон 290, 312, 321, 322
 Эфаптофагон 312
 Эффект Ремане 177
- Ювенильный раствор** 44

ОГЛАВЛЕНИЕ

	ПРЕДИСЛОВИЕ	5
ЧАСТЬ 1	ГИДРОБИОЛОГИЯ И СВЯЗЬ ЕЁ С ДРУГИМИ НАУЧНЫМИ ДИСЦИПЛИНАМИ	9
	Гидробиология как биологическая наука	11
	Гидробиология и атмобриология	12
	Гидробиология и биосферология	14
	Живое вещество в гидросфере	17
	Неоднородность живого вещества в гидросфере	21
	Гидробиология и экология	28
	Некоторые замечания по терминологии	33
	Гидробиология с точки зрения деления наук на фундаментальные и прикладные	34
	Гидробиология как целостная наука о структурированном живом ве- ществе в гидросфере	39
ЧАСТЬ 2	ИСТОРИЯ ГИДРОСФЕРЫ И ЖИЗНИ В НЕЙ	41
	Происхождение и эволюция гидросферы	43
	Палеогеография мирового океана	47
	Условия в гидросфере, благоприятствовавшие возникновению жизни	50
	Общий взгляд на развитие жизни в гидросфере. Эпоха скрытой жизни — Криптозой	51
	Общий взгляд на развитие жизни в гидросфере. Эпоха явной жиз- ни — Фанерозой	57
	Связь эволюционного процесса и экологических явлений в гидро- сфере	69
ЧАСТЬ 3	НАСЕЛЕНИЕ СОВРЕМЕННОЙ ГИДРОСФЕРЫ	79
	Некоторые закономерности формирования таксономического богатст- ва гидросферы	81
	Обзор таксономического богатства современной гидробиоты	86
	Вирусы	88
	Водные микроорганизмы	89
	Водные грибы	95
	Водоросли	98
	Высшие водные растения	107
	Простейшие и многоклеточные животные-гидробионты	122
	Биогеография гидросферы	165

ЧАСТЬ 4

ГИДРОСФЕРА КАК АРЕНА ЖИЗНИ

179

Количественные характеристики гидросферы	181
Глобальный круговорот воды	184
Океаносфера. Мировой океан	186
Динамика водных масс океанов и морей	188
Температурный режим морей и океанов	192
Химическая характеристика океанических вод	196
Рельеф дна океанов и морей	203
Донные отложения и грунты океана	208
Зональность, неоднородность условий в океане	212
Восстановительные биотопы и условия обитания в них	215
Контактные и граничные зоны в океане	218
Океан как система	221
Поверхностные воды суши	227
Происхождение водоемов	229
История существования водоемов	235
Размеры водоемов	236
Морфологические структуры, связанные с береговой линией.	241
Связь с водосборной территорией	243
Термический режим водоемов	244
Гидрооптический режим водоемов	251
Гидродинамические условия поверхностных вод суши	255
Физические и химические характеристики ложа водоема	265
Гидрохимические характеристики поверхностных вод	271

ЧАСТЬ 5

АДАПТАЦИИ ГИДРОБИОНТОВ. ОРГАНИЗМ В ВОДНОЙ СРЕДЕ

285

Основные функции и адаптации гидробионтов	288
Экоморфы, ценоэкоморфы и жизненные формы гидробионтов.	289
Получение питательных веществ гидробионтами. Адсобионты и фагобионты	300
Подвижность и седентарный образ жизни гидробионтов.	312
Поддержание гомеостаза внутренней среды организма	322
Характер адаптаций, определяющих место организмов в экосистемах.	328

ЧАСТЬ 6

ЭКОТОПИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ ГИДРОБИОНТОВ

331

Контуробион. Нейстон	337
Контуробион. Бентос.	346
Контуробион. Перифитон	359
Эмфибион. Пелагос. Планктон	376
Эмфибион. Пелагос. Нектон	395
Сравнительная характеристика ЭГГ и связи между ними.	403
Эволюция экологических группировок (ЭГГ в эволюционном и историческом времени).	412

ЧАСТЬ 7

СООБЩЕСТВА ГИДРОБИОНТОВ

417

Концепция биоценоза-сообщества	419
Консорции и консортивные отношения	437
Значимость видов в сообществах. Концепция жизненных стратегий.	445
Изменение сообществ в экологическом времени. Сукцессии	454

ЧАСТЬ 8	ЭКОСИСТЕМА, БИОГИДРОЦЕНОЗ, ГИДРОБИОМ	471
	Биомы в гидросфере.	485
	Пелагический биом океана и морей	492
	Прибрежно-шельфовый биом	508
	Донный батимально-абиссальный биом океана	525
	Биогермовый биом	538
	Гидротермально-сиповый биом. Экосистемы восстановительных условий	550
	Реобиом	562
	Лимнобиом	580
	Мегабиология гидросферы	610
	Сравнительная биогеоценология гидросферы и суши (Сравнение ха- рактера экосистем)	616
ЧАСТЬ 9	ОЧЕРК ИСТОРИИ ГИДРОБИОЛОГИИ	621
	История гидробиологии в датах.	637
	ЗАКЛЮЧЕНИЕ	657
	ЛИТЕРАТУРА	663
	ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ, ИЛЛЮСТРАЦИИ	693

Наукове видання

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ГІДРОБІОЛОГІЇ

ПРОТАСОВ Олександр Олексійович

ЖИТТЯ В ГІДРОСФЕРІ

Нариси із загальної гідробіології

Російською мовою

Редактор *Є.К. Харченко*

Художнє оформлення *Є.О. Льницького*

Технічні редактори *Т.М. Шендерович,*
О.А. Лук'янчук

Комп'ютерна верстка *О.А. Лук'янчук*

Підписано до друку 22.11.11. Формат 70 × 108/16.
Папір офсетний. Гарн. Ньютон. Друк офсетний.
Ум. друк. арк. 61,60 + 1,75 вкл. на крейд. папері.
Обл.-вид. арк. 52,12. Тираж 300 прим. Зам. № 3132.

Видавець і виготовлювач

Видавничий дім «Академперіодика» НАН України
01004, Київ, вул. Терещенківська, 4

Свідоцтво про внесення до Державного реєстру суб'єктів
видавничої справи серії ДК № 544 від 27.07.2001

ЛИТЕРАТУРА

- Абакумов В.А.* К истории контроля качества вод по гидробиологическим показателям // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. — Л.: Гидрометеиздат, 1981. — С. 46—74.
- Авакян А.Б.* Водохранилища — феномен XX столетия // Акт. пробл. рац. исп. биол. рес. водохранилищ. — Рыбинск : Рыбинский дом печати, 2005. — С. 7—17.
- Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шаранов В.А.* Водохранилища. — М.: Мысль, 1987. — 326 с.
- Азовский А.И.* Соотношение пространственно-временных диапазонов в экологических иерархиях различной природы // Журн. общ. биол. — 2001. — 62, № 6. — С. 451—459.
- Айзатуллин Т.А., Лебедев В.Л., Хайлов К.М.* Океан. Активные поверхности и жизнь. — Л.: Гидрометеиздат, 1979. — 192 с.
- Алеев Ю.Г.* О биогеодинамических различиях планктона и нектона // Зоол. журн. — 1972. — 51, № 1. — С. 5—12.
- Алеев Ю.Г.* Нектон. — К.: Наук. думка, 1976. — 391 с.
- Алеев Ю.Г.* Экоморфология. — К.: Наук. думка, 1986. — 423 с.
- Алеев Ю.Г.* Экоморфология и эволюция // Журн. общ. биол. — 1988. — 49, № 1. — С. 27—34.
- Алеев Ю.Г.* Топологические категории и экоморфы гидробионтов // Гидробиол. журн. — 1990. — 26, № 1. — С. 3—7.
- Алёкин О.А.* Основы гидрохимии. — Л.: Гидрометеиздат, 1953. — 296 с.
- Алёкин О.А.* Химия океана. — Л.: Гидрометеиздат, 1966. — 248 с.
- Алёкин О.А.* Основы гидрохимии. — Л.: Гидрометеиздат, 1970. — 444 с.
- Алёкин О.А., Ляхин Ю.И.* Химия океана. — Л.: Гидрометеиздат, 1984. — 343 с.
- Александр Р.* Биомеханика. — М.: Мир, 1970. — 339 с.
- Александров Б.Г.* Гидробиологические основы управления состоянием прибрежных экосистем Черного моря. — К.: Наук. думка, 2008. — 343 с.
- Алимов А.Ф.* Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. — Л.: Наука, 1981. — 248 с.
- Алимов А.Ф.* Исследование биотического баланса экосистем пресноводных водоемов СССР // Гидробиол. журн. — 1987. — 23, № 6. — С. 3—9.
- Алимов А.Ф.* Введение в продукционную гидробиологию. — Л.: Гидрометеиздат, 1989. — 152 с.
- Алимов А.Ф.* Сезонные и многолетние изменения биомассы зообентоса континентальных водоемов // Гидробиол. журн. — 1991. — 27, № 2. — С. 3—9.
- Алимов А.Ф.* Элементы теории функционирования водных экосистем. — СПб: Наука, 2000. — 147 с.
- Алимов А.Ф.* Продукционные характеристики озерных экосистем // Гидробиол. журн. — 2000 а. — 36, № 1. — С. 3—14.

- Алимов А.Ф.* Исследование биоразнообразия в сообществах планктона, бентоса, рыб и в экосистемах пресноводных водоемов разной продуктивности // Изв. АН СССР. — Сер. биол. — 2001. — № 1. — С. 87—95.
- Алимов А.Ф.* Об экологии всерьез // Вест. РАН. — 2002. — 77, № 12 — С. 1075—1080.
- Алимов А.Ф.* О теории функционирования водных экосистем // Акт. пробл. рац. исп. биол. ресурсов водохранилищ. — Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2005. — С. 18—25.
- Алимов А.Ф., Кудерский Л.А., Телеш И.В.* Объединение российских гидробиологов: идеи, планы, замыслы // Вест. РАН. — 2002. — 72, № 9. — С. 810—814 // www.zin.ru/societies/gbo/publications.
- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г., Орлова М.И. и др.* Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Ред. Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г. — М.;СПб.: Тов. науч. изд. КМК, 2004. — 436 с.
- Андрюк Е.И., Пшляшенко-Новохатный А.И., Антоновская Н.С., Козлова И.А.* Ферросфера — зона формирования коррозионно-активного сообщества микроорганизмов // Доповіді НАН України. — 2002. — № 3. — С. 157—161.
- Андріяшев А.П.* Некоторые вопросы вертикальной зональности морской донной фауны // Биологические ресурсы Мирового океана. — М.: Наука, 1979. — С. 117—138.
- Апродов В.А.* Вулканы. — М.: Мысль, 1982. — 367 с.
- Афанасьев С.А.* Характеристика гидробиологического состояния разнотипных водоемов города Киева // Вест. экол. — 1996. — № 1—2. — С. 112—118.
- Афанасьев С.А.* Понятие «перифитон» применительно к горным рекам // Перифитон континентальных вод: современное состояние изученности и перспективы дальнейших исследований. Мат. междунар. симп. — Тюмень: Опцион-ТМ-Холдинг, 2003. — С. 6—8.
- Арефьев С.П.* Экоморфологический континуум как среда существования филемы (на примере афиллофоридных грибов) // Вест. экол., лесовод. и ландшафтовед. — 2008. — № 9. — С. 3—17.
- Баканов А.И.* Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии (Сб. науч. тр. памяти А.И. Баканова) / Ред. Г.С. Розенберг. — Тольятти: Самарский центр РАН, 2005. — С. 37—67.
- Баканов А.И., Столбунова В.Н., Жигарева Н.Н.* Животное население зарослей озера Неро: связи между компонентами экосистемы // Биол. внутр. вод. — 2001. — № 3. — С. 48—55.
- Баклановская Т.Н.* К познанию водорослей песчаного пляжа Учинского водохранилища // Учинское и Можайское водохранилища. — М.: Изд-во МГУ, 1963. — С. 56—70.
- Безносков В.Н., Суздалева А.Л.* Сукцессионное развитие экосистем техногенных водоемов // Антропогенное влияние на водные экосистемы. — М.: Тов. науч. изд. КМК, 2005. — 157 с.
- Бей-Биенко Г.Я.* Общая энтомология. — М.: Высш. шк., 1980. — 416 с.
- Беклемишев В.Н.* Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ // Тр. по защ. раст. — 1931. — 1, № 2—3. — С. 128—143.
- Беклемишев В.Н.* К проблеме индивидуальности в биологии // Успехи современной биологии. — 1950. — 29, № 1. — С. 91—120.
- Беклемишев В.Н.* О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП. — Отд. биол. — 1951. — 56, № 5. — С. 3—30.
- Беклемишев В.Н.* Биоценозы реки и речной долины в составе живого покрова Земли // Тр. ВГБО. — 1956. — VII. — С. 77—97.
- Беклемишев В.Н.* Пространственная и функциональная структура популяций // Бюлл. МОИП. — 1960. — LXV, № 2. — С. 41—49.
- Беклемишев В.Н.* Об общих принципах организации жизни // Бюлл. МОИП. — Отд. биол. — 1964. — 69, № 2. — С. 22—38.
- Беклемишев В.Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. — М.: Изд-во АН СССР, 1964 а. — 444 с.
- Беклемишев К.В.* Экология и биогеография пелагиали. — М.: Наука, 1969. — 291 с.
- Беклемишев К.В.* О возможных и осуществленных направлениях эволюции беспозвоночных // Журн. общ. биол. — 1974. — 35, № 2. — С. 209—222.
- Беклемишев К.В.* Биотопический подход к морским сообществам и его осуществление во время советских работ по Международной биологической программе // Изв. АН СССР. — Сер. биол. — 1976. — № 5. — С. 688—697.

- Беляев Г.М. Фауна ультраабиссали // Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. 2. Глубоководная донная фауна. Плейстон. — М.: Наука, 1969. — С. 217—234.
- Беляев Г.М. Распределение биомассы бентоса // Биологические ресурсы океана. — М.: Агропромиздат, 1985. — С. 112—121.
- Беляев Г.М. Глубоководные океанические желоба и их фауна. — М.: Наука, 1989. — 255 с.
- Беляев Г.М., Бирштейн Я.А., Богоров В.Г., Виноградова Н.Г., Виноградов М.Е., Зенкевич Л.А. О схеме вертикальной биологической зональности океана // Докл. АН СССР.— 1959. — **129**, № 3. — С. 658—661.
- Бенинг Л. К изучению придонной жизни реки Волги // Монографии Волжской биол. станции. — Саратов, 1924. — 398 с.
- Берг Л.С. Географические зоны Советского Союза. — М.: Гос. изд. геогр. лит. ОГИЗ, 1947. — 397 с.
- Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ / Ред. Г.И. Щербак. — К.: Наук. думка, 1989. — 248 с.
- Биологический энциклопедический словарь / Ред. С.М. Гиляров. — М.: Советская энциклопедия, 1986. — 831 с.
- Биология гидротермальных систем / Ред. А.В. Гебрук. — М.: КНК Press, 2002. — 543 с.
- Биоокеанографическая структура вод в районах подводных возвышенностей / Ред. В.Н. Грезе. — К.: Наук. думка, 1975. — 208 с.
- Биопродукционная система крупномасштабного океанического круговорота / Ред. В.Н. Грезе. — К.: Наук. думка, 1984. — 264 с.
- Бисвас А. Человек и вода. — Л.: Гидрометеиздат, 1975. — 288 с.
- Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління / Ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко. — К.: Наук. думка, 1999. — 703 с.
- Богатов В.В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1994. — 218 с.
- Богатов В.В., Никулина Т.В., Астахов М.В. Колонизация керамической плитки бентосными водорослями в р. Кедровая (Приморский край, Россия) // Вест. СВНЦ РАН. — 2009. — № 1. — С. 33—41.
- Богданов Ю.А. Гидротермальные источники как среда обитания // Биология гидротермальных систем / Ред. А.В. Гебрук. — М.: КНК Press, 2002. — С. 72—112.
- Богданов Ю.А., Каплин П.А., Николаев С.Д. Происхождение и развитие океана. — М.: Мысль, 1978. — 158 с.
- Богоров В.Г. Биологическая структура океана // ДАН СССР. — 1959. — **128**, № 4. — С. 819—822.
- Богоров В.Г. О единстве природы океана // Вест. МГУ. — Сер. географ. — 1959 а. — № 4. — С. 201—206.
- Богоров В.Г. Роль планктона в обмене веществ в океане // Океанология. — 1969. — **9**, № 1. — С. 156—161.
- Богоров В.Г. Планктон Мирового океана. — М.: Наука, 1974. — 320 с.
- Богоров В.Г., Зенкевич Л.А. Биологическая структура океана // Экология водных организмов. — М.: Наука, 1966. — С. 3—14.
- Богословский Б.Б. Озероведение. — М.: Изд-во МГУ, 1960. — 336 с.
- Болтачев А.Р. Аналитический обзор современного состояния мирового рыболовства и аквакультуры // Мор. экол. журн. — 2007. — **6**, № 4. — С. 5—17.
- Бонч-Осмоловская Е.А., Светличный В.А., Мирошниченко М.Л., Аксенова Е.Ю., Кострикина Н.А., Заварзин Г.А. Распространение и характеристика экстремально термофильных археобактерий из бухты Кратерной // Мелководные газогидротермы и экосистема бухты Кратерной. Владивосток: Изд-во ДВО РАН, 1991. — С. 20—31.
- Брайко В.Д. Обрастание в Черном море. — К.: Наук. думка, 1985. — 123 с.
- Брайко В.Д., Долгопольская М.А. Основные черты формирования ценоза обрастания // Гидробиол. журн. — 1974. — **10**, № 1. — С. 11—18.
- Броцкая В.А., Зенкевич Л.А. Количественный учет донной фауны Баренцева моря // Тр. ВНИИРО. — 1939. — **4**. — С. 5—126.
- Бруевич С.В. Распределение и динамика живого вещества в Каспийском море // ДАН СССР. — 1939. — **25**, № 2. — С. 139—143.

- Будыко М.И. Глобальная экология. — М.: Мысль, 1977. — 327 с.
- Бульон В.В. Взаимосвязь между содержанием хлорофилла *a* в планктоне и прозрачностью воды по диску Секки // ДАН СССР. — 1977. — 236, № 2. — С. 505—508.
- Бульон В.В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов / Тр. ЗИН. — Л.: Наука, 1983. — 98. — 150 с.
- Бульон В.В. Общая характеристика некоторых озер южной Карелии, разнотипных по степени кислотности и гумифицированности // Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий / Тр. ЗИН РАН. — СПб, 1997. — 272. — С. 5—28.
- Бульон В.В. Структура и функция микробальной «петли» в планктоне озерных экосистем // Биол. внутр. вод, 2002. — № 2. — С. 5—14.
- Бульон В.В., Винберг Г.Г. Соотношение между первичной продукцией и рыбопродуктивностью водоемов // Основы изучения водных экосистем. — Л., 1981. — С. 5—10.
- Бурковский И.В. Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ (на примере беломорской песчаной литорали). — М.: Изд-во МГУ, 1992. — 208 с.
- Буторин Н.В., Кудрин В.Н., Зиминова Н.А. Донные отложения верхневолжских водохранилищ. — Л.: Наука, 1975. — 159 с.
- Быков Б.А. Геоботанический словарь. — Алма-Ата: Наука, 1973. — 216 с.
- Бюллетень экологического состояния озер Нарочь, Мястро, Баторино / Ред. А.П. Остапеня. — Минск: БГУ, 2003. — № 1. — 96 с.
- Вальтер Г. Растительность Земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Кн. 3. Тундры, луга, степи, внетропические пустыни. — М.: Прогресс, 1975. — 428 с.
- Васенко А.Г. Екологічні основи водоохоронної діяльності в теплоенергетиці. — Харків: УкрНДІЕП, 2000. — 243 с.
- Василевич В.И. Типы стратегий растений и фитоценоотипы // Журн. общ. биол. — 1987. — 48, № 3. — С. 368—375.
- Вернадский В.И. Живое вещество в химии моря. — Петроград: Науч. хим.-тех. изд-во, 1923. — 37 с.
- Вернадский В.И. Живое вещество. — М.: Наука, 1978. — 358 с.
- Вернадский В.И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. — М., 1987. — 339 с.
- Вернадский В.И. Философские мысли натуралиста. — М., Наука, 1988. — 519 с.
- Викторов А.С. Рисунок ландшафта. — М.: Мысль, 1986. — 178 с.
- Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. — Минск: Изд-во АН БССР, 1960. — 329 с.
- Винберг Г.Г. Особенности водных экологических систем // Журн. общ. биол. — 1967. — 27, № 5. — С. 538—545.
- Винберг Г.Г. Общие особенности экологической системы оз. Дривяты // Биол. продуктивность эвтрофного озера. — М.: Наука, 1970. — С. 185—196.
- Винберг Г.Г. Линейные размеры и масса тела животных // Журн. общ. биол. — 1971. — 32, № 6. — С. 714—723.
- Винберг Г.Г. Гидробиология // История биологии (с начала XX века до наших дней). — М.: Наука, 1975. — С. 231—248.
- Винберг Г.Г. Гидробиология как экологическая наука // Гидробиол. журн. 1977. — 13, № 5. — С. 5—15.
- Винберг Г.Г. Многообразие и единство жизненных явлений и количественные методы в биологии // Журн. общ. биол. — 1981. — 42, № 1. — С. 5—18.
- Винберг Г.Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общ. биол. — 1983. — 44, № 1. — С. 31—42.
- Винберг Г.Г. Взаимозависимость обшегидробиологических и рыбохозяйственно-гидробиологических исследований // Сб. науч. Тр. ГосНИОРХ. — 1984. — Вып. 223. — С. 3—10.
- Винберг Г.Г. Предисловие // Гутельмахер Б.Л. Метаболизм планктона как единого целого. Трофо-метаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона. — Л.: Наука, 1986. — С. 3—4.
- Винберг Г.Г., Бауер О.Н. Биологическая продуктивность континентальных вод СССР // Бюлл. МОИП. — 1971. — 47, № 3. — С. 33—45.
- Виноградов А.П. Введение в геохимию океана. — М.: Наука, 1967. — 214 с.
- Виноградов К.А. Очерки по истории отечественных гидробиологических исследований на Черном море. — К.: Изд-во АН УССР, 1958. — 155 с.

- Виноградов К.А.* К истории гидробиологических исследований на Черном море за 60 лет советской власти // Гидробиол. журн. — 1977. — **13**, № 5. — С. 66—77.
- Виноградов М.Е.* Вертикальное распределение океанического зоопланктона. — М.: Наука, 1968. — 320 с.
- Виноградов М.Е.* Экосистемы океанской эпипелагиали и некоторые особенности их функционирования // Биологические ресурсы Мирового океана. — М.: Наука, 1979. — С. 83—102.
- Виноградов М.Е.* О современных задачах изучения экосистем океана // Вестник АН СССР. — 1990. — № 1. — С. 88—97.
- Виноградов М.Е., Милейковский С.А., Расс Т.С., Филатова З.А.* А.Л. Зенкевич и В.Г. Богоров — создатели учения о биологической структуре океана // Океанология. — 1973. — **13**, № 1. — С. 5—11.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.Л.* Сукцессия морского планктонного сообщества // Океанология. — 1983. — **23**, № 4. — С. 633—639.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.Л.* Продукция зоопланктона и распределение его биомассы по акватории океана // Биологические ресурсы океана. М.: Агропромиздат, 1985. — С. 86—107.
- Владимирова К.С.* Фитомикробентос Днепра, его водохранилищ и Днепро-Бугского лимана. К.: Наук. думка. — 1978. — 230 с.
- Водоросли.* Справочник / Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др. — К.: Наук. думка. — 1989. — 608 с.
- Возжинская В.Б.* Донная растительность // Океанология. Биология океана. — 1. Биологическая продуктивность океана. — М.: Наука, 1977. — С. 78—88.
- Войтов В.И.* Прозрачность вод восточной части Индийского океана в период летнего муссона // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. — 1965. — **77**. — С. 92—97
- Волвенко И.В.* Общие закономерности пространственно-временного распределения интегральных характеристик макрофауны пелагиали Северо-Западной Пацифики // Вест. ДВО РАН. — 2009. — № 3 (145). — С. 23—31 с.
- Воробьев В.П.* Бентос Азовского моря. — Симферополь: Крымиздат, 1949. — 193 с.
- Воробьева Л.В.* Мейобентос украинского шельфа Черного и Азовского морей. — К.: Наук. думка, 1999. — 300 с.
- Воронихин Н.Н.* Растительный мир континентальных водоемов. — М.;Л.: Изд. АН СССР. — 1953. — 356 с.
- Воронов А.Г.* К понятию о консорциях // Журн. общ. биол. — 1974. — **35**, № 2. — С. 236—241.
- Второв П.П., Дроздов Н.Н.* Биогеография. — М.: Просвещение, 1978. — 271 с.
- Вэсьер Р.* Человек и подводный мир. — Л.: Гидрометеиздат. — 1971. — 250 с.
- Гаевская А.В.* Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, *Mytilidae*). II. (Моллюски (*Mollusca*)). — Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. — 100 с.
- Гаевская А.В.* Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, *Mytilidae*). III. Грибы (*Fungi*), лишайники (*Mycophycophyta*), растения (*Plantae*). — Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2007. — 97 с.
- Гаевская А.В.* Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, *Mytilidae*). VIII. Губки (*Porifera*). — Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. — 101с.
- Гак Д.З.* Бактериопланктон и его роль в биологической продуктивности водохранилищ. — М.: Наука, 1975. — 251 с.
- Галазий Г.И.* Байкал в вопросах и ответах. — Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1984. — 368 с.
- Галкин С.В.* Донная фауна гидротермали бассейна Манус // Океанология. — 1992. — **32**, № 6. — С. 1102—1110.
- Гальченко В.Ф.* Микроорганизмы в гидротермальных сообществах // Биология гидротермальных систем / Ред. А.В. Гебрук. — М.: КНК Press, 2002. — С. 113—130.
- Гаузе Г.Ф.* Борьба за существование. — М: Ин-т зоологии МГУ, 1999. — Электронная версия www.gause.com
- Гебрук А.В., Галкин С.В.* Гидротермальный биотоп и гидротермальная фауна: общие положения // Биология гидротермальных систем / Ред. А.В. Гебрук. — М.: КНК Press, 2002. — С. 13—24.
- Гебрук А.В., Галкин С.В., Леин А.Ю.* Трофическая структура гидротермальных сообществ // Биология гидротермальных систем / Ред. А.В. Гебрук. — М.: КНК Press, 2002. — С. 351—362.

- Геккель Э.* Чудеса жизни. Общедоступные очерки биологической философии. — СПб, 1908. — 220 с.
- Герд С.В.* Биоценозы бентоса больших озер Карелии. — Петрозаводск: Изд-во Карело-Финского ГУ, 1949. — 197 с.
- Гершанович Д.Е., Елизаров А.А.* Условия среды и биологическая продуктивность Мирового океана // Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Наука, 1979. — С. 28—48.
- Гигевич Г.С., Власов Б.П., Вынаев Г.В.* Высшие водные растения Беларуси: экологическая характеристика, использование и охрана. — Минск: Изд-во БГУ, 2001. — 231 с.
- Гигиняк Ю.Г.* Температура воды в водоемах и ее связь с атмосферным давлением // Докл. НАН Беларуси. — 2001. — 47, № 4. — С. 77—80.
- Гидробиологический режим Днепра в условиях зарегулированного стока / Ред. Я.Я. Цееб.* — К.: Наук. думка, 1967. — 387 с.
- Гидроэкология украинского участка Дуная и сопредельных водоемов / Ред. В.Д. Романенко.* — К.: Наук. думка, 1993. — 328 с.
- Гиляров А.М.* Сосуществование близких видов рода *Daphnia* (Cladocera, Crustacea): еще одно проявление планктонного парадокса // Докл. АН СССР. — 1981. — 257, № 1. — С. 251—254.
- Гиляров А.М.* Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. — М.: Наука, 1987. — 191 с.
- Гиляров А.М.* Популяционная экология. — М.: Изд-во МГУ, 1990. — 191 с.
- Гиляров А.М.* Сто двадцать пять лет «экологии» Эрнста Геккеля // Журн. общ. биол. — 1992. — 53, № 1. — С. 5—17.
- Гиляров А.М.* Вернадский, дарвинизм и Гея. Критические заметки на полях «Биосферы» // Журн. общ. биол. — 1994. — 55, № 2. — С. 238—249.
- Гиляров А.М.* Мнимые и действительные проблемы биоразнообразия // Журн. общ. биол. — 1996. — 116, № 4. — С. 493—505.
- Гиляров А.М.* Виды сосуществуют в одной экологической нише // Природа. — 2002. — № 11. — С. 71—74.
- Гиляров А.М.* Феномен Винберга // Природа. — 2005. — № 12. — С. 47—60.
- Гиляров А.М.* Ариаднина нить эволюционизма // Вестник РАН. — 2007. — 77, № 6. — С. 508—519.
- Гиттельзон И.И., Левин Л.А., Утюшев Р.А., Черепанов О.А., Чугунов Ю.В.* Биолюминисценция в океане. — СПб.: Гидрометеиздат, 1992. — 284 с.
- Гидробиологічні дослідження континентальних водойм в Національній Академії наук України (до 90-річчя НАН України) / Ред В.Д. Романенко.* — К.: СПД Москаленко С.М., 2008. — 264 с.
- Гладышев М.И.* Нейстон континентальных водоемов (обзор) // Гидробиол. журн. 1986. — 22, № 5. — С. 12—19.
- Гладышев М.И.* Основы экологической биофизики водных систем. — Новосибирск: Наука, 1999. — 113 с.
- Голиков А.Н., Бабков А.И.* Особенности вертикального распределения литоральных экосистем на примере Белого моря // Океанология. — 1985. — 25, № 3. — С. 519—523.
- Голованов В.К., Смирнов А.К., Болдаков А.М.* Воздействие термального загрязнения водохранилищ верхней Волги на рыбное население: современное состояние и перспективы // Акт. пробл. рац. исп. биол. рес. водохранилищ. — Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2005. — С. 59—81.
- Голубець М.А.* Эволюция, сложный процесс развития органического мира // Методологические аспекты эволюционного учения. — К.: Наук. думка, 1986. — С. 35—48.
- Голубець М.А.* Экосистемологія. — Львів: Б.В., 2000. — 316 с.
- Гончаров В.Н.* Динамика русловых потоков. — Л.: Гидрометеиздат, 1962. — 376 с.
- Горбенко Ю.А.* Экология морских организмов перифитона. — К.: Наук. думка, 1977. — 252 с.
- Горленко В.М., Дубинина В.А., Кузнецов С.И.* Экология водных организмов. — М.: Наука, 1977. — 289 с.
- Горшков В.В., Горшков В.Г., Данилов-Данильян В.И., Лосев К.С., Макарьева А.М.* Биотическая регуляция окружающей среды // Экология. — 1999. — № 2. — С. 105—113.
- Грант В.* Эволюция организмов. — М.: Мир, 1980. — 407 с.
- Грезе В.Н.* Биопродукционная система Черного моря и ее функциональная характеристика // Гидробиол. журн. — 1979. — 15, № 4. — С. 3—9.

- Гумилев Л.Н. Этногенез и биосфера Земли. — М.: Изд-во «Институт ДИ-ДИК», 1997. — 638 с.
- Гусаков Б.Л., Петрова Н.А. Перед лицом великих озер. — Л.: Гидрометеоздат, 1987. — 125 с.
- Гутельмахер Б.Л. Метаболизм планктона как единого целого. Трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона. — Л.: Наука, 1986. — 155 с.
- Гутельмахер Б.Л., Алимов А.Ф. Количественные закономерности фильтрационного питания водных животных // Общие основы изучения водных экосистем. — Л.: Наука, 1979. — С. 57–78.
- Даган Дж. Человек в подводном мире. — М.: Мысль, 1965. — 451 с.
- Дарвин Дж. Г. Приливы и родственные им явления в солнечной системе. — М.: Гос. изд-во, 1923. — 328 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов // Иллюстрированное собрание сочинений. — М.: Издание Ю. Лепковского, 1907. — 1. — С. 65–435.
- Дарвин Ч. Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль». — М.: Мысль, 1983. — 431 с.
- Дарлингтон Ф. Зоогеография. Географическое распространение животных. — М.: Прогресс, 1966. — 520 с.
- Десяткин В.Г. Структура и продуктивность литоральных альгоценозов водохранилищ верхней Волги. — Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — М., 2003. — 44 с.
- Денисова А.И., Тимченко В.М., Нахшина Е.П., Новиков Б.И., Рябов А.К., Басс Я.И. Гидрология и гидрохимия Днепра и его водохранилищ. — К.: Наук. думка, 1989. — 216 с.
- Депенчук Н.П., Крисаченко В.С. Экология и теория эволюции (методологический аспект). — К.: Наук. думка, 1987. — 239 с.
- Деренговская Р.А., Остапеня А.П. Зоопланктон в седиментационных ловушках: сопоставление с сообществом открытой воды // Проблемы изучения, сохранения и использования биоразнообразия животного мира / Тез. докл. VII зоол. конф. — Минск: Навука і тэхніка, 1994. — С. 67–69.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. — М.: Мир, 1988. — 184 с.
- Довгаль И.В. Гидродинамические факторы эволюции пространственной структуры сообществ обростающих // Палеонтол. журн. — 1998. — № 6. — С. 12–15.
- Догель В.А. Общая протистология. — М.: Высш. шк., 1951. — 603 с.
- Догель В.А. Зоология беспозвоночных. — М.: Высш. шк., 1975. — 560 с.
- Долгих П.М., Гадинов А.Н., Заделенов В.А., Синельников Т.А. Расселение леща в бассейне р. Енисей // Проблемы и перспективы использования водных ресурсов Сибири в XIX веке. — Красноярск: ИПК СФУ, 2009. — С. 162–168.
- Дрейк Ч., Имбри Дж., Кнаус Дж., Турекиан К. Океан сам по себе и для нас. — М.: Прогресс, 1982. — 470 с.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение / Ред. Я.И. Старобогатов. — М.: Наука, 1994. — 240 с.
- Друшиц В.В. Палеонтология беспозвоночных. — М.: Изд-во МГУ, 1974. — 528 с.
- Дрюккер В.В., Дутова Н.В. Бактериофаги в экосистеме пресноводного озера Байкал как новое трофическое звено // X Съезд Гидробиол. общ-ва при РАН / Тез. докл. — Владивосток: Дальнаука, 2009. — С. 127.
- Дубовская О.П. Естественная смертность зоопланктона в водохранилищах бассейна Енисея. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — СПб., 2006. — 35 с.
- Дудка И.А. Водные несовершенные грибы СССР. — К.: Наук. думка, 1985. — 188 с.
- Дуплаков С.Н. Материалы к изучению перифитона // Тр. Лимнол. станции в Косине. — 1933. — Вып. 16. — С. 3–160.
- Дутова Н.В., Дрюккер В.В. Морфологические и размерные характеристики вирусов озера Байкал // Гидробиол. журн. — 2009. — 45, № 4. — С. 82–89.
- Дядичко В.Г. Водные плотоядные жуки (Coleoptera, Hydradephaga) Северо-Западного Причерноморья. — Одесса: Астропринт, 2009. — 204 с.
- Егоров В.Н., Поликарпов Г.Г., Гулин С.Б., Артемов Ю.Г., Стокозов Н.А., Костова С.К. Современные представления о средообразующей и экологической роли струйных метановых газовыделений со дна Черного моря // Морський екол. журн. — 2003. — 2, № 3. — С. 5–26.
- Емельянов И.Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. — К., 1999. — 167 с.

- Ерохин В.Е.* Растворенные углеводы некоторых биотопов прибрежной зоны моря // *Океанология*. 1972. — 12, вып. 2. — С. 291—298.
- Жадин В.И.* Закономерности массового развития жизни в водохранилищах // *Зоол. журн.* — 1947. — 26, № 5. — С. 403—414.
- Жадин В.И.* Донная фауна Волги от Свияги до Жигулей и ее возможные изменения // *Сб. работ по пробл. реконстр. фауны Волги / Тр. ЗИН АН СССР*. — 1948. — 8, № 3. — С. 413—466.
- Жадин В.И.* Общие вопросы, основные понятия и задачи гидробиологии // *Жизнь пресных вод СССР / Ред. Е.Н. Павловский, В.И. Жадин*. — М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1950. — 3 — С. 7—112.
- Жадин В.И.* Жизнь в реках // *Жизнь пресных вод СССР / Ред. Е.Н. Павловский, В.И. Жадин*. — М.;Л.: Изд-во АН СССР. — 1950а. — 3 — С. 113—256.
- Жадин. В.И.* Изучение донной фауны водоемов. — М.;Л.: Изд-во АН СССР, — 1950 б. — 32 с.
- Жизнь и среда полярных морей / Ред. О.А. Скарлато, Г.Г. Матишов*. — Л.: Наука, 1989. — 240 с.
- Жирков И.А.* (при участии А.И. Азовского и О.В. Максимовой) *Жизнь на дне. Био-география и био-экология бентоса*. — М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. — 454 с.
- Жукова Т.В., Остапеня А.П.* Влияние на экосистему Нарочанских озер вселенца моллюска-фильтратора *Dreissena polymorpha* Pallas // *Озерные экосистемы / Мат. II Науч. конф.* — Минск : Изд. центр БГУ, 2003. — С. 438—440.
- Жукова А.А., Остапеня А.П., Жукова Т.В.* Оценка значимости различных автотрофных компонентов в формировании продуктивности мезотрофного озера // *Озерные экосистемы / Мат. III Науч. конф.* — Минск : Изд. центр БГУ, 2007. — С. 55—56.
- Забелин И.И.* Очаг жизни. — М.: Гос. изд. геогр. лит., 1962. — 38 с.
- Заварзин Г.А.* Водородные бактерии и карбоксибактерии. — М.: Наука, 1978. — 204 с.
- Заварзин Г.А.* Микробная биогеография // *Журн. общ. биол.* — 1994. — 55, № 1. — С. 5—12.
- Заварзин Г.А.* Индивидуализм и системный анализ — два подхода к эволюции // *Природа*. — 1999. — № 1. — С. 23—34.
- Заварзин Г.А.* Лекции по природоведческой микробиологии. — М.: Наука, 2003. — 348 с.
- Заварзин Г.А.* Составляет ли эволюция смысл биологии? // *Вестник РАН*, 2006. — 76, № 6. — С. 522—543.
- Заварзин Г.А.* Бытие и развитие: эволюция, сукцессия, хаэссеитас // *Вестник РАН*. 2007. — 77, № 4. — С. 334—340.
- Заварзин Г.А.* Мегабиология // *Природа*. — 2008. — № 8. — С. 3—10.
- Завьялов Н.А., Дгебуадзе Ю.Ю., Иванов В.К., Крылов А.В.* Изменения в пищевых сетях малых рек в связи со средообразующей деятельностью бобров // *Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана / Тез. докл. II Все рос. конф.* — Борок, 2004. — С. 29.
- Задереев Е.С.* Химические взаимодействия среди планктонных ракообразных // *Журн. общ. биол.* — 2002. — 63, № 2. — С. 259—167.
- Заика В.Е.* Объект исследований и границы применимости некоторых концепций в синэкологии // *Структура и динамика водных сообществ и популяций*. К.: Наук. думка, 1967. — С. 5—15.
- Заика В.Е.* К столетию гидробиологии // *Экология моря*. — 2003. — Вып. 63. — С. 81—83.
- Зайцев Ю.П.* Морская нейстонология. — К.: Наук. думка. 1970. — 264 с.
- Зайцев Ю.П.* Жизнь морской поверхности. — К.: Наук. думка, 1974. — 110 с.
- Зайцев Ю.П.* Контуробионты в мониторинге океана // *Комплексный глобальный мониторинг Мирового океана. Тр. Междунар. симп.* — Л.: Гидрометеоздат, 1985. — 2. — С. 76—83.
- Зайцев Ю.П.* Сообщество микроорганизмов поровых вод песчаных пляжей Черного моря. Факты и гипотезы // *Микробиология і біотехнологія*. — 2008. — № 2 (3). — С. 8—19.
- Зайцев Ю.П.* Чорноморські берегі України. — К.: Академперіодика. 2008а. — 242 с.
- Законнов В.В.* Происхождение и трансформация грунтов водохранилищ Волги // *Природно-ресурсные, экологические и социально-экономические проблемы окружающей среды в крупных речных бассейнах*. — М.: Медиа-Прогресс, 2005. — С. 82—94.
- Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа / Ред. А.Ф. Алимов, М.Б. Иванова*. — М.: Научный мир, 2004. — 296 с.
- Звягинцев А.Ю.* Морское обрастание в северо-западной части Тихого океана. — Владивосток: Дальнаука, 2005. — 432 с.

- Звягинцев Д.Г.* Взаимодействие микроорганизмов с твердыми поверхностями. — М.: Изд-во МГУ, 1973. — 176 с.
- Зевина Г.Б.* Обрастания в морях СССР. — М.: Изд-во МГУ, 1972. — 219 с.
- Зенкевич Л.А.* О задачах, объекте и методе морской биогеографии // Зоол. журн. — 1947. — **26**, № 3. — С. 201—220.
- Зенкевич Л.А.* Биология морей СССР. — М.: Наука, 1963. — 739 с.
- Зенкевич Л.А.* Материалы к сравнительной биогеоценологии суши и океана // Журн. общ. биол. — 1967. — **27**, № 5. — С. 523—537.
- Зенкевич Л.А.* Биология северных и южных морей СССР. Избранные труды. Т. 1. — М.: Наука, 1977. — 339 с.
- Зенкевич Л.А., Бириштейн Я.А.* О геологической древности глубоководной фауны // Океанология. — 1961. — **1**, № 1. — С. 110—124.
- Зенкевич Л.А., Филатова З.А., Беляев Г.М., Лукьянова Т.С., Суетова И.А.* Количественное распределение зообентоса в Мировом океане // Бюлл. МОИП. — 1971. — **47**, № 3. — С. 27—32.
- Зернов С.А.* К вопросу об изучении жизни Черного моря // Зап. Акад. наук по физ.-мат. отд. — СПб, 1913. — **32**, № 1. — 299 с.
- Зернов С.А.* Опыт синхронической таблицы по развитию гидробиологии, ихтиологии и других ближайших наук // Рус. гидробиол. журн. — 1921. — **1**, № 1. — С. 1—6.
- Зернов С.А.* Общая гидробиология. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. — 587 с.
- Зеров К.К.* Вища водня рослинність заплавних водойм Верхнього та Середнього Дніпра // Тр. Ін-ту гідробіології. — К., 1941. — № 20. — С. 83—112.
- Зимбальевская Л.Н.* Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ (экологический очерк). — К.: Наук. думка, 1981. — 216 с.
- Знаменский В.А.* Гидрологические процессы и их роль в формировании качества воды. — Л.: Гидрометеиздат, 1981. — 248 с.
- Золотарев В.А., Косолатова Н.Г.* Фауна и экология гетеротрофных жгутиконосцев пресноводного перифитона // Вест. Тюмен. ун-та. — 2005. — № 5. — С. 62—70.
- Зуб Н.Н.* Эколого-ценотические особенности растительного покрова мелководий Среднего и Нижнего Днепра // Вест. экологии. — 1996. — № 1—2. — С. 78—111.
- Иванов А.В.* Новое подтверждение теории И.И. Мечникова о происхождении многоклеточных животных // Арх. анат., гистол. и эмбрион. — 1976. — **70**, № 3. — С. 53—57.
- Иванова М.Б.* Зависимость числа видов в зоопланктоне озер от общей минерализации воды и величины рН // Биол. внутр. вод. — 2005. — № 1. — С. 64—68.
- Ивашин М.В., Попов Л.А., Цанко А.С.* Морские млекопитающие (справочник). — М.: Пищевая пром-сть, 1972. — 303 с.
- Ивлев В.С.* Элементы физиологической гидробиологии // Экология моря. — 2006. — Вып. 71. — С. 15—46.
- Ильяш Л.В., Житина Л.С., Федоров В.Д.* Фитопланктон Белого моря. — М.: Изд-во «Янус-К», 2003. — 168 с.
- Истомина А.М.* Распределение и продуктивность сообществ бентоса Камского водохранилища // Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. — М.: Тов. науч. изд. КМК, 2006. — С. 136—144.
- Истошин Ю.В.* Океанология. — Л.: Гидрометеиздат, 1969. — 469 с.
- Камшилов М.М.* Организованность и эволюция // Журн. общ. биол. — 1970. — **31**, № 2. — С. 157—178.
- Камшилов М.М.* Эволюция биосферы. — М.: Наука, 1974. — 254 с.
- Каратаев А.Ю., Самойленко В.М., Вежновец Г.Г., Бойкова С.А.* К вопросу о создании информационной системы «Лимнофауна — лимнофлора Беларуси» // Пробл. изуч., сохр. и исп. биол. разнообразия животного мира / Тез. докл. VII зоол. конф. — Минск : Навука і тэхніка, 1994. — С. 76—77.
- Караушев А.В.* Речная гидравлика. — Л.: Гидрометеиздат, 1969. — 416 с.
- Карзинкин Г.С.* Попытка практического разрешения понятия «биоценоз». Ч. I. Зависимость характера биоценоза от общих экологических условий // Рус. зоол. журн. — 1926. — VI, вып. 4. — С. 97—133.

- Карзинкин Г.С.* Попытка практического разрешения понятия «биоценоз». Ч. II. Влияние различных факторов на биоценоз // Рус. зоол. журн. — 1927. — VII, вып. 2. — С. 34—76.
- Карзинкин Г.С.* К изучению бактериального перифитона // Тр. лимнол. ст. в Косине. — 1934. — Вып. 17. — С. 21—44.
- Карзинкин Г.С.* Основы биологической продуктивности водоемов. — М.: Пищепромиздат, 1952. — 342 с.
- Карпинский М.Г.* Еще раз к вопросу о глубоководной фауне Каспия // X съезд Гидробиол. общ. при РАН / Тез. докл. — Владивосток: Дальнаука, 2009. — С. 180—181.
- Карпинский М.Г.* Об особенностях вселения морских видов в Каспий // Рус. журн. биол. инвазий. — 2009а. — № 2. — С. 2—8.
- Карпов В.А., Ковальчук Ю.Л., Полтаруха О.П., Ильин И.Н.* Комплексный подход к защите от морского обрастания и коррозии. — М.: Тов. науч. изд. КМК, 2007. — 156 с.
- Карпова Г.А.* Ландшафтные комплексы и мезокомбинации высшей водной растительности аванделты Днепра // Вест. экол. — 1996. — № 1—2. — С. 69—77.
- Карташев Н.Н.* Систематика птиц. — М.: Высш. шк., 1974. — 362 с.
- Касьянов В.Л.* Морское биологическое разнообразие: изучение, охрана, ценность для человечества // Вест. РАН. — 2002. — 72, № 6. — С. 492—504.
- Кауфман З.С.* Седентарный образ жизни. — Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2000. — 42 с.
- Кауфман З.С.* Происхождение биоты пресноводных водоемов. — Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2005. — 260 с.
- Кафанов А.И.* Континуальность и дискретность геомериды: биомический и биотический аспекты // Журн. общ. биол. — 2004. — 56, № 6. — С. 486—512.
- Кафанов А.И.* Чарльз Лайель и становление исторической биогеографии // Общие вопросы морской биогеографии. Памяти академика О.Г. Кусакина. — Владивосток: Дальнаука, 2004а. — С. 8—48.
- Кафанов А.И.* Историко-методологические аспекты общей и морской биогеографии. — Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 2005. — 208 с.
- Кафанов А.И., Кудряшов В.А.* Морская биогеография. — М.: Наука, 2000. — 176 с.
- Кафтанникова О.Г.* Беспозвоночные каналов СССР. — К.: Наук. думка, 1975. — 164 с.
- Кашкаров Д.Н.* Среда и сообщество (основы синэкологии). — М.: Госмедиздат, 1933. — 244 с.
- Кемп П., Армс К.* Введение в биологию. — М.: Мир, 1988. — 671 с.
- Ким Г.В.* Элементы теории функционирования эпилимниона горных потоков // X Съезд Гидробиол. общ. при РАН / Тез. докл. — Владивосток: Дальнаука, 2009. — С. 182—183.
- Киселев И.А.* Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Вводные и общие вопросы планктологии. — Л.: Наука, 1969. — 658 с.
- Киселев И.А.* Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 2. Распределение, сезонная динамика, питание и значение. — Л.: Наука, 1980. — 440 с.
- Киселев И.А.* История планктологии // Морской и пресноводный планктон. — Л.: 1987. — С. 5—25.
- Китаев С.П.* Термические и оптические условия деления бентали на зоны // Озерные экосистемы: Биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Мат. II Междунар. конф. — Минск: Изд-во БГУ, 2003. — С. 147—152.
- Китаев С.П.* Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2007. — 395 с.
- Кобленц-Мишке О.И.* Величина продукции Тихого океана // Океанология. — 1965. — 5, № 2. — С. 325—337.
- Коваленко О.В.* Синьозелені водорості. Порядок хроококальні / Флора водоростей України. 2-е вид. — К., 2009. — 1, вып. 1. — 397 с.
- Козлов В.И.* Аквакультура в истории народов с древнейших времен. — М.: ДФ АГТУ, 2002. — 349 с.
- Кокин К.А.* Экология высших водных растений. — М.: Изд-во МГУ, 1982. — 160 с.
- Комулайнен С.Ф.* Экология фитоперифитона малых рек Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2004. — 182 с.
- Кондратьева Н.В.* Флора водорослей континентальных водоемов Украины. Прокариотические водоросли (Procarophycobionta). — К., 1995. — 1, вып. 1. — 236 с.

- Константинов А.С. Общая гидробиология. — М.: Высш. шк., 1986. — 472 с.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Заботкина Е.А. Распределение вирусов и их влияние на бактериопланктон в эвтрофном и мезотрофном водохранилищах // Биол. внутр. вод. — 2008. — № 1. — С. 49—57.
- Корелякова И.Л., Горбик В.П. Факторы, определяющие зарастание водохранилищ и основные закономерности этого процесса // Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ. — К.: Наук. думка, 1989. — С. 27—32.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон Волги: разнообразие, структура сообществ, стратегия развития // Акт. пробл. рац. исп. биол. рес. водохранилищ. — Рыбинск : Рыбинский дом печати, 2005. — С. 119—141.
- Коротяев А.И., Бабичев С.А. Медицинская микробиология, иммунология и вирусология. — СПб.: Спецлит, 2002. — 591 с.
- Костикова Л.Е. Эпифитон Днепра и его водохранилищ // Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ. — К.: Наук. думка, 1989. — С. 48—76.
- Костоусов В.Г. Антропогенное эвтрофирование и продуктивность экосистем крупных озер Беларуси // Озерные экосистемы. Мат. III Науч. конф. — Минск : Изд. центр БГУ, 2007. — С. 101.
- Коуэн Р. История жизни. — К.: Наук. думка, 1982. — 215 с.
- Кравцова Л.С., Механикова И.В., Ижболдина Л.А. Роль фитоценозов водорослей в пространственном распределении макрозообентоса на каменистой литорали оз. Байкал // Гидробиол. журн. — 2007. — 43, № 5. — С. 17—26.
- Красноярское водохранилище: мониторинг, биота, качество вод / Ред. А.Ф. Алимов, М.Б. Иванова. — Красноярск: Сиб. федер. ун-т, 2008. — 538 с.
- Крисс А.Е. Морская микробиология (глубоководная). — М.: Изд-во АН СССР, 1959. — 455 с.
- Крисс А.Е., Мишустина И.Е., Мицкевич И.Н., Земцова Э.В. Микробное население мирового океана. Видовой состав, географическое распространение. — М.: Наука, 1964. — 297 с.
- Крылов А.В. Зоопланктон равнинных малых рек. — М.: Наука, 2005. — 263 с.
- Крылов П.И., Полякова Е.А., Галимов Я.Р. Зоопанктон кислотного озера: стратегии выживания в условиях дефицита пищи // Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий / Тр. ЗИН РАН. — СПб., 1997. — 272. — С. 87—106.
- Кузнецов А.П. Глубоководная фауна. Основы адаптаций к глубоководному образу жизни. История формирования // Адаптации организмов к глубоководному образу жизни. / Тр. Ин-та океанологии. — 1989. — 123. — С. 7—22.
- Кузнецов А.П. Происхождение и эволюция гидротермальной экосистемы океана // Биология гидротермальных систем / Ред. А.В. Гебрук. М.: КНК Press, 2002. — С. 456—474.
- Кузнецов А.П., Стрижов В.П., Кузин В.С. и др. Новое в природе Байкала. — Сообщество, основанное на бактериальном фотосинтезе // Изв. АН СССР. — Сер. биол. — 1991. — № 5. — С. 766—772.
- Кузнецов Е.А. Траухохитриевый гриб *Jaropochytrium marginum* в соленых водоемах на территории бывшего советского Союза. — М.: Асс. бот. садов и биол. учр. России, 1996. — 20 с.
- Кузнецов Е.А. Грибы водных экосистем / Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Москва, 2003. — 65 с.
- Кузнецов С.И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. — Л.: Наука, 1970. — 440 с.
- Куллини Дж. Леса моря. Жизнь и смерть на континентальном шельфе. — Л.: Гидрометеоздат, 1981. — 370 с.
- Кун Т. Структура научных революций. — М.: Прогресс, 1970. — 301 с.
- Курашов Е.А. Мейобентос как компонент озерной экосистемы. — СПб.: Алга-Фонд, 1994. — 224 с.
- Кусакин О.Г. Население литорали // Океанология. Биология океана. Т. 1. Биологическая продуктивность океана. — М.: Наука, 1977. — С. 174—178.
- Кухарев В.И. Структурно-функциональные изменения сообществ макрозообентоса водотоков Карелии при различных типах антропогенных воздействий // Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. — М.: Тов. науч. изд. КМК, 2006. — С. 242—252.
- Лавренко Е.М. Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова // Изв. АН СССР. — Сер. биол. — 1964. — № 1. — С. 32—46.
- Ладожское озеро. Атлас. — СПб.: Ин-т озераведения РАН, 2002. — 128 с.

- Лазарева В.И. Сукцессия экосистемы Рыбинского водохранилища: анализ за 1941—2001 гг. // Акт. пробл. рац. исп. биол. рес. водохранилищ. — Рыбинск : Рыбинский дом печати, 2005. — С. 162—177.
- Ламарк Ж.Б. Естественная история беспозвоночных животных / Избранные произведения. Т. 2. — М.: Изд-во АН СССР, 1963. — 737 с.
- Лапо А.В. Следы былых биосфер. — М.: Знание, 1987. — 208 с.
- Латыпов Ю.Я., Даутова Т.Н., Мощенко А.В. Принципы и методы классификации книдарий. — Владивосток : Дальнаука, 1998. — 244 с.
- Лебедев В.Л., Айзатуллин Т.А., Хайлов К.М. Океан как динамическая система. — Л.: Гидрометеиздат, 1974. — 204 с.
- Левин В.С., Коробков В.А. Под водой — биологи. — Л.: Гидрометеиздат, 1989. — 168 с.
- Левушкин С.И. К постановке вопроса об экологическом и фаунистическом комплексе // Журн. общ. биол. — 1974. — 35, № 5. — С. 692—709.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // Журн. общ. биол. — 1990. — 51, № 5. — С. 619—631.
- Леонтьев Д.В., Акулов А.Ю. Революция в мегатаксономии: предпосылки и результаты // Журн. общ. биол. — 2002. — 63, № 2. — С. 168—186.
- Леонтьев О.К. Дно океана. — М.: Мысль, 1968. — 316 с.
- Лепнева С.Г. Жизнь в озерах // Жизнь пресных вод СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. — III. — С. 257—552.
- Липина Н.Н., Черновский А.А. Семейство Tendipedidae (Chironomidae) // Жизнь пресных вод СССР / Ред. В.И. Жадин. — М.; Л.: Изд-во АН СССР. — 1940. — С. 264—273.
- Лобье Л. Оазисы на дне океана. — Л.: Гидрометеиздат, 1990. — 156 с.
- Лопатин И.К. Основы зоогеографии. — Минск: Вышэйш. шк., 1980. — 200 с.
- Лосовская Г.В. О трофической структуре черноморского бентоса // Гидробиол. журн. — 1982. — 18, № 3. — С. 48—53.
- Луферов В.П. Наблюдения по биологии пиявок рода *Herpobdella* // Мат. по биол. и гидробиол. волжских водохр. — Л.: Наука, 1963. — С. 61—65.
- Лысенко М.Л. Состав и физико-механические свойства грунтов. — М.: Недра, 1980. — 272 с.
- Львович М.И. Мировые водные ресурсы и их будущее. — М.: Мысль, 1974. — 448 с.
- Лялюк Н.М. Фитонейстон Азовского моря // Альгология. — 1999. — 9, № 2. — С. 77.
- Ляхнович В.П. Повышение естественной кормовой базы рыб в прудах путем удобрения // Вопросы гидробиологии / Тез. докл. I съезда Всес. гидробиол. общ., Москва. — М.: Наука, 1965. — С. 266—267.
- Ляшенко А.В., Харченко Т.А. Структурно-функциональная характеристика поселений дрейссены в связи с их участием в формировании качества воды в канале // Гидробиол. журн. — 1988. — 24, № 2. — С. 44—51.
- Мазинг В.В. Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов // Тр. МОИП. — 1966. — 26. — С. 117—127.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. — М.: Мир, 1974. — 460 с.
- Макаревич Т.А. Первичная продукция перифитона: проблемы и задачи // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Мат. междунар. конф. — Минск: БГУ, 2000. — С. 219—225.
- Макаревич Т.А. Вклад перифитона в суммарную первичную продукцию пресноводных экосистем // Вест. Тюмен. ун-та, 2005. — № 5. — С. 77—86.
- Макинтайр Ф. Почему море соленое // Наука об океане. — М.: Прогресс, 1981. — С. 137—145.
- Малахов В.В. Загадочные группы морских беспозвоночных. — М.: Изд-во МГУ, 1990. — 144 с.
- Малаховская Я.Е., Иванцов А.Ю. Вендские жители Земли. — Архангельск; Изд-во ПИН РАН, 2003. — 48 с.
- Малі річки України. Довідник / Ред. А.В. Яцик. — К.: Урожай, 1991. — 295 с.
- Мальцев В.И. Место консортивности в системе экологических отношений / Биологические науки. — 1987. — № 8. — С. 46—50.
- Мантейфель Б.П. Экология поведения животных. — М.: Наука, 1980. — 220 с.

- Маргалев Р. Облик биосферы. — М.: Наука, 1992. — 214 с.
- Марков А.В., Коротаев А.В. Гиперболический рост разнообразия морской и континентальной биот фанерозоя и эволюция сообществ // Журн. общ. биол. — 2008. — **69**, № 3. — С. 175—194.
- Марковский Ю.М. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины. Условия ее существования и пути использования. Ч. 1. Водоемы дельты Днестра и Днестровский лиман. — Киев : Изд-во АН УССР, 1953. — 196 с.
- Марченков А.В. Некоторые особенности взаимоотношений паразитических веслоногих и их беспозвоночных-хозяев // Паразитология. — 2001. — **35**, № 5. — С. 406—428.
- Масюк Н.П. Эволюционные аспекты морфологии эукариотических водорослей. — К.: Наук. думка, 1993. — 232 с.
- Масюк Н.П., Костиков І.Ю. Водорості в системі органічного світу. — К.: Академперіодика, 2002. — 178 с.
- Мелководья Кременчугского водохранилища / Ред. Л.Н. Зимбалевская. — К.: Наук. думка, 1979. — 284 с.
- Милейковский С.А. Постоянные массовые скопления и временные агрегации морских свободно-подвижных мелководных донных беспозвоночных и их биологическое значение // Океанология. — 1967. — **7**, № 4. — С. 655—664.
- Минеева Н.М. Формирование подводного светового режима водохранилищ Волги // Акт. пробл. рац. исп. биол. рес. водохранилищ. — Рыбинск : Рыбинский дом печати, 2005. — С. 213—223.
- Мир географии. География и географы. Природная среда / Ред. Г.И. Рогачев и др. — М.: Мысль, 1984. — 367 с.
- Миркин Б.М. Что такое растительные сообщества. — М.: Наука, 1986. — 164 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. Учебник. — М.: Логос, 2001. — 264 с.
- Миронов А.Н. Природа биотических границ // Общ. вопр. морской биогеогр. Памяти академика О.Г. Кусакина. — Владивосток: Дальнаука, 2004. — С. 67—97.
- Миронов А.Н. Проблемы «чистой» биогеографии и разграничения биотического и биоценотического подходов // Журн. общ. биол. — 1999. — **60**, № 2. — С. 213—228.
- Миронов А.Н., Гебрук А.В., Москалев Л.И. География гидротермальных сообществ и облигатных гидротермальных таксонов // Биология гидротермальных систем / Ред. А. В. Гебрук. — М.: КНК Press, 2002. — С. 410—434.
- Михайленко Л.Е. Бактериопланктон днепровских водохранилищ. — Киев: Ин-т гидробиологии НАН Украины, 1999. — 300 с.
- Михеева Т.М., Макаревич Т.А. Альгофлора, ассоциированная с колониями инфузорий рода *Orphidium* // Экологическая система Нарочанских озер. Минск : Изд-во БГУ, 1985. — С. 112—116.
- Михеева Т.М., Ковалевская Р.З., Лукьянова Е.В. Показатели количественного развития и функционирования фитопланктона Нарочанских озер в разные периоды эволюции их трофического статуса // Сб. науч. работ Международ. конф. к столетию Г.Г. Винберга. — Москва. 2006. — С. 199—211.
- Мовчан Ю.М. До характеристики різноманіття іхтіофауни прісноводних водойм України (таксономічний склад, розподіл по річкових системах, сучасний стан) // Зб. праць Зоол. музею. — 2005. — № 7. — С. 70—82.
- Мокиевский О.Б. Биогеоценотическая система литорали // Океанология. — 1969. — **9**, № 2. — С. 211—222.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. — М.: Ин-т ЭЭП, 1998. — 319 с.
- Монин А.С. Популяционная история Земли. — М.: Наука, 1980. — 224 с.
- Монченко В.И. Свободноживущие циклопообразные копеподы Понто-Каспийского бассейна. — К.: Наук. думка, 2003. — 350 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. К вопросу о формировании бентоса в крупных водохранилищах (на примере Рыбинского водохранилища) // Зоол. журн. — 1955. — **34**, № 5. — С. 975—985.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. — М.; Л.: Наука, 1960. — 286 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах // Тр. Ин-та биол. водохр. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. — Вып. 4 (7). — С. 49—177.

- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Проблема влияния тепловых и атомных электростанций на гидробиологический режим водоемов // Экология организмов водохранилищ-охладителей. — Л.: Наука, 1975. — С. 7—69.
- Мороз С.А.* История биосферы Земли. Кн. 1. Теоретико-методологические основы познания. — К.: Заповіт, 1996. — 440 с.
- Мороз С.А.* История биосферы Земли. Кн. 2. Геолого-палеонтологический життєпис. — К.: Заповіт, 1996. — 422 с.
- Мороз Т.Г.* Макрозообентос лиманов и низовьев рек северо-западного Причерноморья. — К.: Наук. думка, 1993. — 187 с.
- Морозова-Водяницкая Н.В.* Фитопланктон Черного моря. Ч. 1. Фитопланктон в районе Севастополя и общий обзор фитопланктона Черного моря // Тр. Севастоп. биол. ст. — 1948. — 6. — С. 39—172.
- Морское обрастание и борьба с ним* / Ред. В.Н. Никитин, Н.И. Старостин. — М.: Изд-во МО СССР, 1957. — 501 с.
- Москалев Л.И.* О биологических глубоководных исследованиях с помощью подводных обитаемых аппаратов // Лобье Л. Оазисы на дне океана. — Л.: Гидрометеоиздат, 1990. — Приложение 1. — С. 136—44.
- Москалев Л.И.* Открытие и исследование гидротерм и холодных высачиваний сероводорода и метана на дне Мирового океана // Биология гидротермальных систем / Ред. А.В. Гебрук. — М.: КНК Press, 2002. — С. 25—58.
- Москалев Л.И., Зезина О.Н., Кудинова-Пастернак Р.К., Муромцева Т.Л.* Количественная экологическая характеристика донного населения бентали залива Аляска // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. — 1973. — 91. — С. 73—79.
- Мощенко А.В.* Роль микромасштабной турбулентности в распределении и изменчивости бентосных животных. — Владивосток: Дальнаука, 2006. — 321 с.
- Муравейский С.В.* Пути построения теории биологической продуктивности водоемов. — Зоол. журн. 1936. — № 4. — С. 563—586.
- Наумов Д.В., Пропп Н.В., Рыбаков С.А.* Мир кораллов. — Л.: Гидрометеоиздат, 1985. — 359 с.
- Наумова Н.Б.* Археи в «неэкстремальных» экосистемах // Успехи совр. биол. — 2003. — 123, № 1. — С. 16—23.
- Несис К.Н.* Некоторые принципы строения и развития морских сообществ. Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континуум // Океанология. Биология океана. Т. 2. Биологическая продуктивность океана. — М.: Наука, 1977. — С. 5—13.
- Несис К.Н.* Биомасса пелагических головоногих моллюсков и ее распределение в Мировом океане // Биол. ресурсы океана. — М.: Агропромиздат, 1985. — С. 145—153.
- Несис К.Н.* Что может рассказать географическое распределение головоногих об их плио-плейстоценовых миграциях? // Общ. вопр. морской биогеографии. Памяти академика О.Г. Кусакина. — Владивосток: Дальнаука, 2004. — С. 112—130.
- Никитинский Я.Я.* Некоторые итоги в области санитарно-технической гидробиологии // Микробиология. — 1938. — VII, № 1. — С. 3—35.
- Николаев И.И.* О консорциях в лимническом зоопланктоне // Морской и пресноводный планктон. — Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 1987. — С. 134—141.
- Никольский Г.В.* Экология рыб. — М.: Высш. шк., 1974. — 367 с.
- Новиков Г.А.* Очерк истории экологии животных. — Л.: Наука, 1980. — 287 с.
- Одум Ю.* Основы экологии. — М.: Мир, 1975. — 740 с.
- Океанология.* Биология океана. Т. 1. Биологическая продуктивность океана / Ред. М.Е. Виноградов. — М.: Наука, 1977. — 398 с.
- Оксиук О.П.* Водоросли каналов мира. — К.: Наук. думка, 1973. — 207 с.
- Оксиук О.П.* К вопросу о типизации каналов // Гидробиология каналов СССР и биологические помехи в их эксплуатации. — К.: Наук. думка, 1976. — С. 13—33.
- Оксиук О.П., Стольберг Ф.В.* Управление качеством воды в каналах. — К.: Наук. думка, 1986. — 176 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий* / Ред. С.Я. Цаллохин. — СПб.: ЗИН РАН, 1998. — 1. — 395 с.

- Остапеня А.П.* Нарочанские озера: эволюция трофического статуса // Озерные экосистемы / Тез. I Междунар. науч. конф. — Минск: БГУ, 1999. — С. 65—66.
- Остапеня А.П.* Нарочанские озера: проблемы и прогнозы // Озерные экосистемы / Мат. Междунар. науч. конф. — Минск, 2000. — С. 282—292.
- Остапеня А.П.* Нарочанская биологическая станция и гидробиологические исследования в Беларуси // Озерные экосистемы / Мат. II Междунар. науч. конф. — Минск: БГУ, 2003. — С. 7—10.
- Остапеня А.П.* Деэвтрофикация или бентификация? // Озерные экосистемы / Мат. III Междунар. науч. конф. — Минск: БГУ, 2007. — С. 31—32.
- Очаковский Ю.Е., Копелевич О.В., Войтов В.И.* Свет в море. — М.: Наука, 1970. — 175 с.
- Ошурков В.В.* Динамика и структура некоторых сообществ обрастания и бентоса в Белом море // Экология обрастания в Белом море. — Л.: ЗИН АН СССР, 1985. — С. 44—59.
- Павлинов И.Я.* Концепции систематики и концепции биоразнообразия // Журн. общ. биол. — 2001. — 62, № 4. — С. 362—366.
- Павлов В.М.* Гречушников Б.Н. О некоторых положениях теории поляризации естественного света в море // Тр. Ин-та океанологии. — 1965. — 77. — С. 53—66.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В.* Явление покатной миграции рыб из водохранилищ (закономерности и механизмы) // Акт. пробл. рац. исп. биол. рес. водохранилищ. — Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2005. — С. 224—238.
- Паламарчук М.М., Загорчевна Н.Б.* Водний фонд України. Довідковий посібник. — К.: Ніка—Центр, 2001. — 392 с.
- Палаш А.Л.* Структура зоопланктонного сообщества в зарослях макрофитов водоемов разного типа // Озерные экосистемы / Мат. II Междунар. науч. конф. — Минск: БГУ, 2003. — С. 497—499.
- Пантелеев П.А.* Правило гидробионтности применительно к размерам тела мелких млекопитающих // Первый Междунар. конгр. по млекопитающим. — М.: ВИНТИ, 1974. — 2. — С. 101.
- Папченков В.Г.* Гибриды и малоизвестные виды водных растений. — Ярославль: Изд-во А. Рутман, 2007. — 72 с.
- Парин В.В.* Ихтиофауна океанской эпипелагиали. — М.: Наука, 1968. — 185 с.
- Парин Н.В.* Некоторые особенности пространственного распределения рыб океанской пелагиали // Биол. ресурсы Мирового океана. — М.: Наука, 1979. — С. 102—112.
- Парин Н.В., Тимонин А.Г.* Трофические отношения в пелагиали // Биол. ресурсы океана. — М.: Агропромиздат, 1985. — С. 132—144.
- Парсонс Т., Такахаши М., Харгрейв Б.* Биологическая океанография. — М.: Легкая и пищ. пром., 1982. — 432 с.
- Парталы Е.М.* Обрастание в Азовском море. — Мариуполь: Рената, 2003. — 378 с.
- Пелагиаль Средиземного моря как экологическая система / Ред. В.Н. Грезе.* — К.: Наук. думка, 1989. — 200 с.
- Пелешенко В.І., Хільчевський В.К.* Загальна гідрохімія. — К.: Либідь, 1997. — 384 с.
- Перес Ж.М.* Жизнь в океане. — Л.: Гидрометеиздат, 1969. — 288 с.
- Перфильев Б.В.* Микроразональное строение иловых озерных отложений и методы его исследования. — Л.: Наука, 1972. — 216 с.
- Петров К.М.* Ландшафтно-биономический принцип биогеографического районирования океана // Общие вопросы морской биогеографии. Памяти академика О.Г. Кусакина. — Владивосток: Дальнаука, 2004. — С. 49—66.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. — М.: Мир, 1981. — 399 с.
- Пивкин М.В.* Вторичные морские грибы Японского и Охотского морей. — Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — М., 2010. — 40 с.
- Пименов Н.В., Русанов И.И., Поглазова М.Н., Митюшина Л.Л., Сорокин Д.Ю., Хмеленина В.Н., Троценко Ю.А.* Бактериальные обрастания на коралловидных постройках в местах выхода метановых газовыделений в Черном море // Микробиология. — 1997. — 66, № 3. — С. 421—428.
- Пименов Н.В., Савинов А.С., Гебрук А.В., Москалев Л.И., Леин А.Ю., Иванов М.В.* Трофическая специализация креветок бразилиид в гидротермальном сообществе ТАГ // Доклады АН, 1992. — 323, № 3. — С. 567—571.

- Плигин Ю.В. Макрозообентос // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. — К.: Наук. думка, 1989. — С. 95—117.
- Плотников В.В. На перекрестках экологии. — М.: Мысль, 1985. — 208 с.
- Поддубная Т.Л. Материалы к питанию массовых видов тубифицид Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биол. водохранилищ. — 1961. — Вып. 4 (7). — С. 219—231.
- Пономаренко А.Г. Эволюция экосистем континентальных водоемов // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран. — Воронеж: Изд. центр. ВГУ, 2007. — С. 228—259.
- Потапов А.А. Фотосинтез погруженных растений в связи с зарастанием верховьев Цимлянского водохранилища // Тр. ВГБО. — 1956. — VII. — С. 52—66.
- Природные условия и естественные ресурсы СССР. Западная Сибирь. — М.: Изд-во АН СССР, 1963. — 375 с.
- Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. — М.: Мир, 1967. — 766 с.
- Протасов А.А. К вопросу о распространении *Urnatella gracilis* Leidy в связи со сбросами подогретых вод теплоэлектростанциями // Зоол. журн. — 1980. — № 10. — С. 1569—1571.
- Протасов А.А. О пространственной структуре поселений прикрепленных моллюсков-фильтраторов на примере дрейссены полиморфной // Кругооборот вещества и энергии в водоемах. — Иркутск, 1981. — С. 95—96.
- Протасов А.А. Перифитон: терминология и основные определения // Гидробиол. журн. — 1982. — 18, № 1. — С. 9—13.
- Протасов А.А. Классификация сообществ пресноводного перифитона // Гидробиол. журн. — 1989. — 25, № 6. — С. 3—9.
- Протасов А.А. Пресноводный перифитон. — Киев.: Наук. думка, 1994. — 307 с.
- Протасов А.А. Биоразнообразия и его оценка. Концептуальная диверсикология. — К.,: Ин-т гидробиологии НАН Украины. — 2002. — 105 с.
- Протасов А.А. Концепции перифитологии на фоне некоторых тенденций развития современной гидробиологии // Вест. Тюмен. ун-та. — 2005. — № 5. — С. 4—12.
- Протасов А.А. Старые и новые проблемы исследования перифитона // Биол. внутр. вод. — 2005а. — № 3. — С. 3—11.
- Протасов А.А. Биомы в гидросфере // Морск. экол. журн. — 2006. — V, № 3. — С. 31—44.
- Протасов А.А. О топических отношениях и консортивных связях в сообществах. — Сиб. экол. журн. — 2006а. — № 1. — С. 97—103.
- Протасов А.А., Афанасьев С.А. О пространственных типах поселений дрейссены в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС // Журн. общ. биол. — 1984. — 45, № 2. — С. 282—287.
- Протасов А.А., Сергеева О.А., Кошелева С.И., Кафтанникова О.Г., Ленчина Л.Г., Калиниченко Р.А., Виноградская Т.А., Новиков Б.И., Афанасьев С.А., Сеницына О.О. Гидробиология водоемов-охладителей тепловых и атомных электростанций Украины. — К.: Наук. думка, 1991. — 191 с.
- Протасов А.А., Сергеева О.А., Кошелева С.И., Калиниченко Р.А., Афанасьев С.А., Ленчина Л.Г. Гидробиологические исследования как научная основа для разработки принципов управления экосистемами водоемов-охладителей ТЭС и АЭС // Развитие гидробиологических исследований в Украине. — К.: Наук. думка, 1993. — С. 53—68.
- Протасов А.А., Силаева А.А. Сообщества беспозвоночных водоема-охладителя Чернобыльской АЭС. Сообщение 2. Сообщества зооперифитона, их состав и структура // Гидробиол. журн. — 1995. — 41, № 6. — С. 13—32.
- Протасов А.А., Сеницына О.О. О пространственной структуре перифитона // Гидробиол. журн. — 1996. — 32, № 2. — С. 11—22.
- Пучковский С.В. Эволюция биосистем. Факторы микроэволюции и филогенеза в эволюционном пространстве-времени. — Ижевск: Изд-во Удмуртского ун-та, 1994. — 340 с.
- Работнов Т.А. О консорциях // Бюлл. МОИП. — Отд. биол. — 1969. — 74, № 4. — С. 109—116.
- Работнов Т.А. Некоторые вопросы изучения консорций // Журн. общ. биол. — 1973. — 34, № 3. — С. 407—416.
- Работнов Т.А. Консорция как структурная единица биогеоценоза // Природа. — 1974. — № 2. — С. 26—35.
- Работнов Т.А. Фитоценология. — М.: Изд-во МГУ, 1978. — 384 с.

- Радаков Д.В.* Стайность рыб как экологическое явление. — М.: Наука, 1972. — 174 с.
- Раилкин А.И.* Процессы колонизации и защита от биообрастания. — СПб.: Изд-во СПб. ГУ, 1998. — 272 с.
- Раилкин А.И.* Бентос, перифитон и классификация экологических группировок // Вестник СПб ГУ. — 1998а. — Сер. 3, вып. 3. — № 17. — С. 10—12.
- Раилкин А.И.* Колонизация твердых тел бентосными организмами. — СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2008. — 427 с.
- Раймонт Дж.* Планктон и продуктивность океана. Т. 1. Фитопланктон. — М.: Легкая и пищ. пром., 1983. — 576 с.
- Раймонт Дж.* Планктон и продуктивность океана. Т. 2. Зоопланктон. — М.: Агропромиздат, 1988. — 356 с.
- Раменский Л.Г.* О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Советская ботаника. — 1935. — 4. — С. 25—42.
- Раменский Л.Г.* О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Бот. журн. — 1952. — 37, № 2. — С. 181—201.
- Растительность* и бактериальное население Днепра и его водохранилищ / Ред. Н.В. Кондратьева. — К.: Наук. думка, 1989. — 232 с.
- Раун Д., Стэнли А.* Основы палеонтологии. — М.: Мир, 1974. — 390 с.
- Резниченко О.Г.* Классификация и пространственно-масштабная характеристика биотопов обрастания // Биология моря. — 1978. — № 4. — С. 3—15.
- Резниченко О.Г., Солдатова И.Н., Цихон-Луканина Е.А.* Обрастание в Мировом океане. Итоги науки и техники. Т. 4. Зоология беспозвоночных. — М.: ВИНТИ. 1976. — 120 с.
- Реймерс Н.Ф.* Надежды на выживание человечества. Концептуальная экология. — М.: Россия молодая, 1992. — 365 с.
- Риклефс Р.* Основы общей экологии. — М.: Мир, 1979. — 424 с.
- Рифы* и рифообразующие кораллы / Ред. Б.С. Соколов, А.Б. Ивановский. — М.: Наука, 1987. — 293 с.
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашивили Д.Б.* Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии (учебное пособие). — Самара: Самарский науч. центр РАН, 2000. — 396 с.
- Романенко В.Д.* Основы гидроэкологии. — К.: Генеза, 2004. — 664 с.
- Романенко В.И., Распопов И.М., Гак Д.З.* Микроорганизмы и процессы продуцирования и деструкции органического вещества в озерах и водохранилищах // Гидробиол. журн. — 1982. — 18, № 4. — С. 3—13.
- Романенко В.Д., Жукінський В.М., Оксіюк О.П., Яцик А.В., Чернявська А.П.* Методика екологічної оцінки якості поверхневих вод за відповідними категоріями. — К.: Символ, 1998. — 28 с.
- Романенко В.Д., Афанасьев С.А., Петухова В.Б., Васенко А.Г.* Влияние рыбного хозяйства на биологическое разнообразие в бассейне реки Днепр. — К.: Академперіодика, 2003. — 188 с.
- Романовский В.В., Капитонов Н.М.* Методика и погрешности измерения расхода влекомых наносов по параметрам гряд // Тр. гос. гидролог. ин-та. — 1982. — Вып. 283. — С. 93—108.
- Россолимо Л.Л.* Антропогенное эвтрофирование водоемов, его сущность и задачи исследования // Гидробиол. журн. — 1971. — 7, № 3. — С. 98—108.
- Рулье К.Ф.* О влиянии наружных условий на жизнь животных // Избранные биологические произведения. — М.: Изд-во АН СССР, 1954. — С. 30—56.
- Рылов В.М.* Что понимать под «планктонным» организмом // Рус. гидробиол. журн. — 1922. — 1, № 8. — С. 241—247.
- Рычкова М.А.* Перифитон Онежского озера // Гидробиол. журн. — 1979. — 15, № 3. — С. 13—18.
- Рябушко Л.И.* Потенциально опасные микроводоросли Азово-Черноморского бассейна. — Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. — 288 с.
- Савилов А.И.* Плейстон Тихого океана // Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. 2. Глубоководная донная фауна. Плейстон. — М.: Наука, 1969. — С. 264—349.
- Сакевич О.Й., Усенко О.М.* Алелопатия в гидроекосистемах. — К.: Логос, 2008. — 341 с.
- Сасыкское водохранилище* в условиях его опреснения / Ред. Л.П. Брагинский. — К.: Наук. думка, 1990. — 276 с.
- Сафьянов Г.А.* Эстуарии. — М.: Мысль, 1987. — 189 с.

- Сахарова М.И.* Микробентос песчаных пляжей Учинского водохранилища // Учинское и Можайское водохранилища. — М.: Изд-во МГУ, 1963. — С. 39—55.
- Свешников В.А., Алигаджиев М.М.* Жизненные формы беспозвоночных мезобентоса Каспийского моря // Докл. АН СССР. — 1986. — **286**, № 2. — С. 482—486.
- Свешников В.А., Оленин С.Н.* Жизненные формы беспозвоночных мезобентоса Балтийского моря // Докл. АН СССР. — 1988. — **301**, № 5. — С. 1273—1276.
- Северо-западная часть Черного моря: биология и экология* / Ред. Ю.П. Зайцев, Б.Г. Александров, Г.Г. Миничева. — К.: Наук. думка, 2006. — 701 с.
- Семенченко В.П.* Роль макрофитов в изменчивости структуры сообщества зоопланктона в литоральной зоне мелководных озер // Сиб. экол. журн. — 2006. — **13**, № 1. — С. 89—96.
- Семерной В.П.* Санитарная гидробиология. — Ярославль: ЯрГУ, 2005. — 203 с.
- Сергеева Н.Г.* Структура и распределение мейобентоса в районе струйных метановых газовыделений со дна Черного моря // Гидробиол. журн. — 2004. — **40**. — № 4. — С. 45—53.
- Серебрякова Т.И.* Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. — Сер. ботаника. — М.: ВИНТИ, 1972. — **1**. — С. 85—169.
- Синицын В.О., Резниченко О.Г.* Обрастание малоразмерного плавника северо-западной части Тихого океана // Экология массовых видов океанического обрастания. — М.: Ин-т океанол. АН СССР, 1981. — С. 18—69.
- Скадовский С.Н.* Экологическая физиология водных организмов. — М.: Сов. наука, 1955. — 338 с.
- Скальская И.А.* Зооперифитон водоемов бассейна Верхней Волги. — Рыбинск, 2002. — 256 с.
- Скальская И.А., Баканов А.И., Флеров Б.А.* Концептуальные и методические проблемы совместного изучения зооперифитона и зообентоса // Биол. внутр. вод. — 2003. — № 4. — С. 3—9.
- Скальская И.А., Баканов А.И., Флеров Б.А.* Особенности формирования перифитонных и бентосных сообществ волжских водохранилищ // Биол. внутр. вод. — 2005. — № 1. — С. 3—10.
- Скальская И.А., Баканов А.И., Флеров Б.А.* Исследование зооперифитона и зообентоса малой реки // Биол. внутр. вод. — 2008. — № 1. — С. 89—98.
- Соколова М.Н.* Закономерности распределения глубоководных донных беспозвоночных в зависимости от способа и условий их питания // Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. 2. Глубоководная донная фауна. Плейстон. — М.: Наука, 1969. — С. 182—201.
- Соколова М.Н.* Трофическая зональность глубоководного макробентоса как элемент биологической структуры океана // Океанология. — 1976. — **16**, № 2. — С. 336—342.
- Солдатова И.Н., Резниченко О.Г., Цихон-Луканина Е.А.* Особенности обрастания установки марикультуры приморского гребешка // Океанология. — 1985. — **25**, № 3. — С. 513—518.
- Сон М.О.* Экзотические моллюски (Mollusca: Bivalvia, Gastropoda) в пресных и солоноватых водах Украины // Эколого-функціональні аспекти дослідження молюсків, їх роль в біоіндикації навколишнього середовища. — Житомир: Вид-во Житомир. держ. ун-ту, 2006. — С. 308—311.
- Сорокин Ю.И.* Вопросы продуктивности, трофологии и энергетического баланса экосистемы кораллового рифа // Биология моря. — 1986. — № 6. — С. 3—14.
- Сорокин Ю.И.* Экосистемы коралловых рифов. — М.: Наука, 1990. — 503 с.
- Степанова О.А.* Экология аллохтонных и автохтонных вирусов Черного моря. — Севастополь: Экспресс-печать, 2004. — 307 с.
- Старобогатов Я.И.* Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. — Л.: Наука, 1970. — 372 с.
- Старобогатов Я.И.* Эволюция пресноводных экосистем // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1984. — Вып. 223. — С. 24—32.
- Старобогатов Я.И.* О биомах и их классификации // Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных. Памяти Я.И. Старобогатова. — М.: Тов. науч. изд. КМК, 2007. — С. 17—24.
- Степанов В.Н.* Мировой океан. Динамика и свойства вод. — М.: Знание, 1974. — 256 с.
- Сукачев В.Н.* Биогеоценология и ее современные задачи // Журн. общ. биол. — 1967. — **27**, № 5. — С. 504—509.
- Сушняя Л.М.* Использование первичной продукции планктона в последующих звеньях пищевой цепи // Первичная продукция морей и внутренних вод. — Минск, 1961. — С. 386—396.

- Сушня Л.М. Эколого-физиологические особенности фильтрационного типа питания планктонных ракообразных // Тр. Севастоп. биол. ст. — 1963. — XVI. — С. 256—276.
- Сысова Е.А. Структура фитоперифитонных сообществ на начальной стадии обрастания ее связь с типом биотопа // Вест. Тюмен. ун-та. — 2005. — № 5. — С. 116—124.
- Тальских В.Н. Использование концепции инвариантных состояний биоценозов в экологическом мониторинге и нормировании загрязнения рек Средней Азии // Экологические модификации и критерии экологического нормирования / Тр. междунар. симп. Нальчик, 11—12 июня 1990 г. — Л.: Гидрометеиздат, 1991. — С. 163—184.
- Тарасов Н.И. О морском обрастании // Зоол. журн. — 1961. — 41, № 4. — С. 477—489.
- Тахтаджян А.Л. Древесные и травянистые цветковые растения и их эволюционные взаимоотношения // Жизнь растений. Т. 5. Цветковые растения / Ред. А.Л. Тахтаджян. — М.: Просвещение, 1980. — С. 8—11.
- Тимирязев К.А. Значение переворота, произведенного в современном естествознании Дарвином. Предисловие // Иллюстрированное собрание сочинений Чарльза Дарвина. Т. 1. — М.: Издание Ю. Лепковского, 1907. — С. VII—XVI.
- Тимм В.Я., Тимм Т.Е. О терминологии озерной бентали // Гидробиол. журн. — 1986. — 22, № 6. — С. 40—45.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. — М.: Наука, 1969. — 407 с.
- Тимченко В.М. Эколого-гидрологические исследования водоемов Северо-Западного Причерноморья. — К.: Наук. думка, 1990. — 240 с.
- Тимченко В.М. Экологическая гидрология водоемов Украины. — К.: Наук. думка, 2006. — 383 с.
- Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. 1. Планктон / Ред. В.Г. Богоров. — М.: Наука, 1967. — 268 с.
- Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. 2. Глубоководная донная фауна. Плейстон / Ред. Л.А. Зенкевич. — М.: Наука, 1969. — 354 с.
- Тихомиров В.Н. Очерк флоры Учинского водохранилища // Учинское и Можайское водохранилища. — М.: Изд-во МГУ, 1963. — С. 80—107.
- Тихоненков Д.В., Мазей Е.А., Ембулаева Е.А. Деградиционная сукцессия сообщества гетеротрофных жгутиконосцев в микрокосмах // Журн. общ. биол. — 2008. — 69, № 1. — С. 57—64.
- Топачевский А.В. Вопросы цитологии, морфологии, биологии и филогении водорослей. — К.: Изд-во АН УССР, 1962. — 236 с.
- Турпаева Е.П. Сообщества обрастания // Океанология. Биология океана. Т. 2. Биологическая продуктивность океана / Ред. М.Е. Виноградов. — М.: Наука, 1977. — С. 155—162.
- Тюрюканов А.Н., Александрова В.Д. Витасфера Земли // Бюлл. МОИП. — Отд. биол. — 1969. — 74, вып. 4. — С. 14—26.
- Узунов Й., Ковачев С. Хидробиология. — София; Москва: ПЕНСОФТ, 2002. — 342 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. — М.: Прогресс, 1980. — 327 с.
- Утевский Н.Л. Микробиология с техникой микробиологических исследований. — М.: Медицина, 1975. — 472 с.
- Федоров В.Д. Заметки о парадигме вообще и экологической парадигме в частности // Вест. МГУ. — 1977. — № 3. — С. 8—22.
- Федоров В.Д. Актуальное и неактуальное в гидробиологии // Биол. науки. — 1987. — № 8. — С. 6—26.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. — М.: Изд-во МГУ, 1980. — 464 с.
- Федоров В.Д., Ильяш Л.В. Роль адаптационных механизмов микроводорослей в осуществлении различных типов жизненных стратегий // Гидробиол. журн. — 1991. — 32, № 5. — С. 3—10.
- Филатова З.А. Количественное распределение глубоководной донной фауны // Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. 2. Глубоководная донная фауна. Плейстон. — М.: Наука, 1969. — С. 202—216.
- Финенко З.З. Современное состояние и прогресс в изучении первичной продукции мирового океана // Совр. пробл. гидроэкологии / Тез докл. 4-й Междун. науч. конф. памяти Г.Г. Винберга. — СПб., 2010. — С. 194.

- Франсэ Р.Г. Мир малых существ пресной воды. — М.: Изд-во «Природа», 1913. — 197 с.
- Хайлов К.М. Экологический метаболизм в море. — К.: Наук. думка, 1971. — 252 с.
- Хайлов К.М. Что такое жизнь на земле? — Одесса: Друк, 2001. — 238 с.
- Хайлов К.М., Празукин А.В., Ковардаков С.А., Рыгалов В.Е. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей. — К.: Наук. думка, 1992. — 280 с.
- Хайлов К.М., Юрченко Ю.Ю., Снигирев С.М. От растения к биосфере. Антиучебник. — Одесса: Друк, 2005. — 272 с.
- Халаман В.В. Долговременные изменения в мелководных сообществах обрастания Белого моря // Биология моря. — 2005. — **31**, № 6. — С. 406—413.
- Халаман В.В. Жизненные стратегии беломорских организмов-обрастателей // Перифитон и обрастание: теория и практика. Мат. междуна. науч.—пр. конф. — СПб., 2008. — С. 44—46.
- Харченко Т.А. Ценозы макрозообентоса Северо-Крымского канала // Гидробиол. журн. — 1983. — **49**, № 1. — С. 36—43.
- Харченко Т.А. Биоразнообразие понто-каспийской реликтовой фауны в дунайском бассейне // Гидробиол. журн. — 2004. — **40**, № 6. — С. 58—83.
- Харченко Т.А., Протасов А.А. О консорциях в водных экосистемах // Гидробиол. журн. — 1981. — **17**, № 4. — С. 15—20.
- Харченко, Т.А., Зорина-Сахарова Е.Е. Консорция двустворчатых моллюсков литорали равнинного водохранилища как структурно-функциональная совокупность гидробионтов // Гидробиол. журн. — 2000. — **36**, № 5. — С. 9—19.
- Хатчинсон Д. Лимнология. Географические, физические и химические характеристики озер. — М.: Прогресс, 1969. — 592 с.
- Хендерсон-Селлерс Б. Инженерная лимнология. — Л.: Гидрометеиздат, 1987. — 335 с.
- Хендерсон-Селлерс Б., Маркленд Х.Р. Умиряющие озера. Причины и контроль антропогенного эвтрофирования. — Л.: Гидрометеиздат, 1990. — 279 с.
- Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. — Л.: Наука, 1974. — 236 с.
- Хмелева Н.Н., Голубев А.П., Лаенко Т.М. Экология брюхоногих моллюсков из горячих источников Камчатки // Журн. общ. биол. — 1985. — **46**, № 2. — С. 230—240.
- Хохряков А.П. О взаимосвязи биохимической и биоморфологической эволюции растений // Бюлл. МОИП. — Отд. биол. — 1969. — **74**, вып. 4. — С. 37—49.
- Цалолихин С.Я. Класс нематоды // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. — СПб: Изд-во ЗИН РАН, 1998. — **1**. — С. 83—100.
- Цееб Я.Я. Биогеоценология или экоценология. Об основных понятиях и терминах // Гидробиол. журн. — 1976. — **12**, № 2. — С. 103—107.
- Цееб Я.Я., Чугунов Ю.А. Исследования по антропогенному эвтрофированию пресных водоемов в СССР // Круговорот веществ и биологическое самоочищение водоемов. — К.: Наук. думка, 1980. — С. 39—53.
- Цыбань А.В. Бактериоценоз и бактериопланктон шельфовой части Черного моря. — К.: Наук. думка, 1970. — 274 с.
- Чертопруд М.В. Анализ жизненных форм реофильного макробентоса: новый подход к классификации сообществ // Журн. общ. биол. — 2006. — **67**, № 3. — С. 190—197.
- Чесунов А.В. Новая свободноживущая нематода, связанная с морским льдом // Зоол. журн. — 1986. — **65**, вып. 12. — С. 1782—1787.
- Чуйков Ю.С. Методы экологического анализа состава и структуры сообществ водных животных. Экологическая классификация беспозвоночных, встречающихся в планктоне пресных вод // Экология. — 1981. — № 3. — С. 71—77.
- Шарапова Т.А. Зооперифитон внутренних водоемов Западной Сибири. — Новосибирск: Наука, 2007. — 167 с.
- Шарапова Т.А. К изучению зооперифитона бассейна р. Демьянки // Вест. экол., лесовед. и ландшафтовед. — 2008. — № 9. — С. 146—154.
- Шарова И.Х., Свешников В.А. Проблемы экологической морфологии. — М.: Знание, 1988. — 64 с.
- Шварц С.С. Экология и эволюция. — М.: Знание, 1974. — 64 с.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. — М.: Наука, 1980. — 277 с.

- Шварц С.С., Пястолова О.А., Добринская Л.А., Рункова Г.Г.* Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. — М.: Наука, 1976. — 152 с.
- Шевцова Л.В.* Донные животные каналов различных природных зон. — К.: Наук. думка, 1991. — 220 с.
- Шевченко Т.Ф.* Видовой состав водорослей перифитона водохранилищ днепровского каскада // Гидробиол. журн. — 2007. — 43, № 3. — С. 3—43.
- Шевчук В.Я., Васенко О.Г.* Екологічний стан басейну ріки Дніпро за результатами першої українсько-канадської експедиції. — Харків: УкрНДІЕП, 1999. — 54 с.
- Шеппард Ч.* Жизнь кораллового рифа. — Л.: Гидрометеоздат, 1987. — 183 с.
- Шерман И.М., Пилипенко Ю.В.* Ихтиологический русско-украинский словарь. — К.: Альтернативы, 1999. — 272 с.
- Шиганова Т.А.* Черное море как водоем-реципиент и донор для морских и солоноватоводных видов // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2). Тез. докл. Второго междунар. симп. по изуч. инвазийных видов. — Рыбинск; Борок, 2005. — С. 32—34.
- Шилов И.А.* Физиологическая экология животных. — М.: Высш. шк., 1985. — 328 с.
- Шилов И.А.* Экология. — М.: Высш. шк., 2000. — 512 с.
- Шиманский В.Н.* История развития биосферы // Эволюция и биоценотические кризисы. — М.: Наука, 1987. — С. 5—64.
- Ширишов П.П.* Нарис водоростей Дніпровських порогов // Вісник Дніпропетровської гідробіол. ст. — 1929. — 1. — С. 69—120.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.* Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. — Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. — 463 с.
- Шкарбатов Г.Л.* Общеэкологические понятия в гидробиологии и вопросы регуляции пресноводных экосистем // Гидробиол. журн. — 1975. — 11, № 6. — С. 98—102.
- Шлегель Г.* Общая микробиология. — М.: Мир, 1987. — 567 с.
- Шмальгаузен И.И.* Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. — М.: Наука, 1968 — 451 с.
- Шмидт-Ниельсен К.* Физиология животных. Приспособление и среда. — М.: Мир, 1982. — Кн. 1—2. — 800 с.
- Шмидт-Ниельсен К.* Размеры животных: почему они так важны? — М.: Мир, 1987. — 259 с.
- Шорыгин А.А.* О биоценозах // Бюлл. МОИП. — Отд. биол. — 1955. — 60, вып. 6. — С. 87—98.
- Шульман Г.Е.* Биохимические показатели особенностей энергетического пластического обмена у рыб // Проблемы морской биологии. — К.: Наук. думка, 1971. — С. 157—161.
- Шушкина Э.Л., Лебедева Л.П.* Продуктивность пелагических сообществ // Биологические ресурсы океана. — М.: Агропромиздат, 1985. — С. 122—132.
- Щербак В.И.* Многолетняя динамика «цветения» воды днепровских водохранилищ // Доповіді НАН України. — 1998. — № 7. — С. 187—190.
- Щербак Г.Й., Царічкова Д.Б.* Зоологія безхребетних. — К.: ВПЦ Київський ун-т, 2008. — 640 с.
- Щербаков А.П.* Продуктивность зоопланктона Глубокого озера // Тр. ВГБО. — 1956. — VII. — С. 235—270.
- Щербаков А.П.* Озеро Глубокое. Гидробиологический очерк. — М.: Наука, 1967. — 379 с.
- Щербаков В.П.* Эволюция как сопротивление энтропии. I. Механизмы видового гомеостаза // Журн. общ биол. — 2005. — 66, № 3. — С. 195—211.
- Щербаков В.П.* Эволюция как сопротивление энтропии. II. Консервативная роль полового размножения // Журн. общ биол. — 2005а. — 66, № 4. — С. 300—309.
- Эдмондсон Т.* Практика экологии. Об озере Вашингтон и не только о нем. — М.: Мир, 1998. — 299 с.
- Экологическая система Нарочанских озер* / Ред. Г.Г. Винберг. — Минск: Изд-во ун-та, 1985. — 303 с.
- Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы* / Ред. А.Ф. Алимов, С.М. Голубков. — СПб.; М.: Тов. научн. изд. КМК, 2008. — 477 с.
- Элтон Ч.* Экология нашествий животных и растений. — М.: Иностранная литература, 1960. — 230 с.
- Эпштейн В.М., Грешнер М.Ю.* Лекции по истории биологии. XIX век. — Харьков: РИП «Оригинал», 1997. — 240 с.
- Эпштейн И.М.* Фильтрация воды в пляжах Учинского водохранилища // Учинское и Можайское водохранилища. — М.: Изд-во МГУ, 1963. — С. 72—79.

- Юрахно В.М.* Севастопольская и Неаполитанская биологические станции — от основания до наших дней // Морск. экол. журн. — 2007. — 6, № 3. — С. 90—98.
- Яковлев В.А.* Пресноводный зообентос северной Фенноскандии (разнообразие, структура, антропогенная динамика). — Апатиты: Изд-во Кольского науч. центра РАН, 2005. — Ч. 1. 161 с.
- Яковлев В.А.* Пресноводный зообентос северной Фенноскандии (разнообразие, структура, антропогенная динамика). — Апатиты: Изд-во Кольского науч. центра РАН, 2005а. — Ч. 2. — 144 с.
- Adl S.M., Simpson A.G., Farmer M.A., Andersen R.A., Anderson O.R., Barta J.R., Bowser S.S., Brugerolle G., Fensome R.A., Fredericq S., James T.Y., Karpov S., Kugrens P., Krug J., Lane C.E., Lewis L.A., Lodge J., Lynn D.H., Mann D.G., McCourt R.M., Mendoza L., Moestrup O., Mozley-Standridge S.E., Nerad T.A., Shearer C.A., Smirnov A.V., Spiegel F.W., Taylor M.F.* The new higher level classification of Eukariotes with emphasis on the taxonomy of Protists // J. Eukariot. Microbiol. — 2005. — 52, N 5. — P. 399—451.
- Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi.* Tenth edition / Eds. Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A. — Wallingford: CABI Europe-UK, 2008. — 771 pp.
- Alexandrov B.* The role of navigation in the transfer of aquatic organisms and assessment of the risk of new biological invasions // A gateway to sustainable development. Proceed. 30th Intern. conf. Pacem in Maribus. October 27—30, 2003, Kiev, Ukraine. — Sevastopol, 2004. — P. 124—132.
- Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology, and geography.* — 1. // Eds. P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo. — Ruggell: Gantner Verlag, 2006. — 713 p.
- Algal ecology. Freshwater benthic ecosystems* / Eds. R. Stevensen, M. Dothwell, R. Lowe. — San Diego: Academic Press, 1996. — 735 p.
- Allan J.D.* Ekologia wod plynacych. — Warszawa: Wyd. Naukowe PWN, 1998. — 450 s.
- Alongi D.M.* Present state and future of the world's mangrove forests // Environ. Conserv.. — 2002. — 29, N 3. — P. 331—349.
- Anton A.* Long-term phytoplankton changes in a tropical reservoir // Mitt. Internat. Verein. Limnol. — 1994. — N 24. — P. 243—249.
- Arscott D., Tockner K., Nat D., Ward J.* Aquatic habitat dynamics along a braided alpine river ecosystem (Tagliamento river, Northern Italy) // Ecosystems. — 2002. — 5. — P. 802—814.
- Artificial substrates* / Ed. J. Cairns. — Coolingwood (Michigan): Ann. Arbor. Scie. Publ., 1982. — 279 p.
- Atlas R.M.* Principles of microbiology. — Boston: WCB/McGraw-Hill, 1997. — 1298 p.
- Baldy V., Gessner M., Chauvet E.* Bacteria, fungi and the breakdown of the leaf litter in a large river // Oikos. — 1995. — 74. — P. 93—102.
- Barnese L.E., Love R.L.* Effects of substrate, light, and benthic invertebrates on algal drift in small streams // J. N. Am. Benthol. Soc. — 1992. — 11, N 2. — P. 49—59.
- Barton D.* Distribution of some common benthic invertebrates in nearshore Lake Erie, with emphasis on depth and type of substratum // J. Great Lakes Res. — 1988. — 14, N 1. — P. 34—43.
- Beeton A.* Large freshwater lakes: present state, trends, and future // Environ. Conserv. — 2002. — 29 (1). — P. 21—38.
- Behning A.* Das Periphyton der Wolga // Das Leben der Wolga. — Stuttgart: E. Schweizerbartsche Verlag, 1928. — S. 133—141.
- Bellowood D.R., Hughes T.P.* Regional-scale assembly rules and biodiversity of coral reefs // Science. — 2001. — 292, N 5521. — P. 1532—1534.
- Beveridge T., Graham L., Kadurugamuwa J., Li Z.* Interactions between biofilms and the environment // FEMS Microbiol. Revue. — 1997. — 20, N 3—4. — P. 292—303.
- Bigs B.* New Zealand periphyton guideline: detaching, monitoring, and managing enrichment on streams. — Wellington: Min. Env. Protect., 2000. — 121 p.
- Bornette G., Amoros C., Lamouroux N.* Aquatic plant diversity in riverine wetlands: the role of connectivity // Freshwater Biol. — 1998. — 39, N 2. — P. 267—283.
- Boulton A.J.* Eucalypt leaf decomposition in an intermittent stream in south-eastern Australia // Hydrobiologia. — 1991. — 211. — P. 123—136.
- Boulton A.J.* The functional role of hyporheos // Verh. Internat. Verein. Limnol. — 2000. — 26, part 1. — P. 51—63.
- Brewer P.* Chemical oceanography // Earth systems. Processes and issues / Ed. W. Ernst. — Cambridge: Cambridge University press, 2000. — P. 182—193.

- Bronmark Ch., Hansson L.-A.* Environmental issues in lakes and ponds: current state and perspectives // Environ. Conserv. — 2002. — **29**, N 3. — P. 290—306.
- Buston S.T., Ormerod S.J.* Global patterns of diversity among the specialist birds of riverine landscapes // Freshwater Biol. — 2002. — **47**, N 4. — P. 697—709.
- Burns C.W.* W(h)ither limnology? revisited // Verh. Internat. Verein. Limnol. — 2002. — 28, part 1. — P. 1—5.
- Cavalier-Smith T.* Protist phylogeny and the high level classification of Protozoa // Europ. J. Protistol. — 2003. — **39**. — P. 338—348.
- Cavanaugh C.M., Gardiner S.L., Jones M.L., Jannasch H.W., Waterbury J.B.* Procarotic cells in the hydrothermal vent tube worms // Science. — 1981. — **213**. — P. 340—342.
- Chin A.* The periodic nature of step-pool mountain streams // Amer. J. of Sci. — 2002. — **302**, N 2. — P. 144—167.
- Choinski A.* Jeziora kuli ziemskiej. — Warszawa: Wyd. Naukowe PWN, — 202 s.
- Clark W.J.* Eponic on, and peronic around, as useful descriptors in the aquatic habitat // The Texas J. of Sci. — 1981. — **33**. — P. 79—81.
- Connel J.* Diversity in tropical rainforests and coral reefs // Science. — 1978. — **199**. — P. 1302—1310.
- Connel J., Slatyer R.* Mechanisms of successions in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Natur. — 1977. — **111**, N 982. — P. 1119—1144.
- Costa H.H.* The status of limnology in Sri Lanka // Mitt. Internat. Verein. Limnol. — 1994. — **24**. — P. 73—85.
- Cover E., Harrel R.* Sequences of colonization, diversity, biomass, and productivity of macroinvertebrates on artificial substrates in freshwater canal // Hydrobiologia. — 1978. — **59**, N 1. — P. 81—95.
- Covich A.P.* Geographical and historical comparisons of neotropical streams: biotic diversity and detrital processing in highly variable habitats // J. N. Am. Benthol. Soc. — 1998. — **7**, N 4. — P. 361—386.
- Czeczuga B.* Studies of aquatic fungi. 17. Aquatic fungi of lake Hancza in the Suwalki Scenic Parc and of some adjacent lakes (northeastern Poland) // Acta Hydrobiol. — 1994. — **36**, N 3. — P. 371—385.
- Davic R.D.* Linking key stone species and functional groups: a new operational definition of the key stone species concept. // Conserv. Ecology. — 2003. — **7**, N 1. URL: www.consecol.org/vol7/iss1/resp11.
- Davis B.R., Walmsley R.D.* Perspectives in Southern hemisphere limnology: introduction // Perspectives in Southern hemisphere limnology. — Dordrecht: Dr. W. Junk Publ., 1985. — P. 31—46.
- Dodson S.I.* Zooplankton competition and predation: an experimental test of the size-efficiency hypothesis // Ecology. — 1974. — **55**, N 3. — P. 605—613.
- Brown A.C., McLachlan A.* Sandy shore ecosystems and the threats facing them: some predictions for the year 2025 // Environ. Conserv. — 2002. — **29**, N 1. — P. 62—77.
- Duarte C.M.* The future of sea grass meadows // Environ. Conserv. — 2002. — 29 (2). — P. 192—206.
- Duarte C.M., Chiscano C.L.* Sea grass biomass and production: a reassessment // Aquatic Botany. — 1999. — **65**. — P. 159—174.
- Earth systems. Processes and issues* / Ed. W. Ernst. — Cambridge: Cambridge University press. — 2000. — 566 p.
- Eaton Y., Carr N.* Observation on biology and mass occurrence of *Ophrydium versatile* (Muller) and associated algae in Lough Ree, Ireland. // Irish. Natur. J. — 1989. — **2**, N 2. — P. 55—60.
- Edwards K.B., Bond P., Gihring T., Banfield J.* An Archeal iron-oxidizing extreme acidophil important in acid mine drainage // Science. — 2000. — **287**, N 5459. — P. 1796—1799.
- Ejlsmont-Karabin J.* Rotifer communities in hypolimnion: are they controlled by trophic state of upper layers? // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды / Мат. II Междунар. науч. конф. — Минск : БГУ, 2003. — С. 545—548.
- El-Hissy E.T., Khallil A.M.* Studies on aquatic fungi in delta region (Egypt) // Zentralbl. Microbiol. — 1989. — **144**, N 6. — P. 421—432.
- Falkowski G., Barber T., Smetacek V.* Biogeochemical Controls and Feedbacks on Ocean Primary Production // Science. — 1998 — **281**, N 5374. — P. 200—206.
- Farley R.* The Cambrian explosion exploded? // Science. — 2001. — **293**, N 5529. — P. 438—439.
- Farrel T.M.* Models and mechanisms of succession: an example from rocky intertidal community // Ecol. Monogr. — 1991. — **61**, N 1. — P. 95—113.

- Fedonkin M.A.* The origin of the Metazoa in the light of the Proterozoic fossil record // Paleontological Research. — 2003. — 7, N 1. — P. 9—41
- Feldec H.* Chemoautotrophic potential of the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptola* Jones (Vestimentifera) // Science. — 1981. — 213. — P. 336—338.
- Field C., Behrenfeld M., Randerson J.T., Falkowski P.* Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components // Science. — 1998. — 281, N 5374. — P. 237—240.
- Finlay B.J.* Global dispersal of free-living microbial eukaryote species // Science. — 2002. — 296, N 5570. — P. 1061—1063.
- Foissner W.* Biogeography and dispersal of micro organisms: a review emphasizing Protists // Acta Protozool. — 2006. — 45. — P. 111—136.
- Fokin S.* 4th Russian Biologists at Villafranca // Proc. Californ. Acad. Sci. Series. — 2008. — 59, N. 11. — P. 169—192.
- Fowler T.A., Holmes P.R., Crundwell F.K.* Mechanism of pyrite dissolution in the presence of *Thiobacillus ferrooxidans* // Appl. and environ. microbiol. — 1999. — 65, N 7. — P. 2987—2993.
- Frankignoulle M., Abril G., Borges A., Bourge I., Canon Ch., Delille B., Libert E., Theate J.-M.* Carbon dioxide emission from European estuaries // Science. — 1998. — 282, N 5. — P. 434—436.
- Freshwater biology.* Special Issue: Riverine landscapes / Ed. Tockner, J.V. Ward, J. Kollman, P. Edwards. — 2002. — 47, N 4. — P. 501—905.
- Fukuhara H., Torres G., Claro Montiero S., Sunaga T.* Migratory and non-migratory *Choaborus* species in tropical lake, Lake Dom Helvecio, Brazil // Verh. Internat. Verein. Limnol. — 1993. — 25, part 2. — P. 931—938.
- Gaino E., Lancioni T., La Porta G., Todini B.* The consortium of the sponge *Ephydatia fluviatilis* (L.) living on the common reed *Phragmites australis* in Lake Pidiluco (central Italy) // Hydrobiologia. — 2004. — 520, N 1. — P. 165—178.
- Garcia Gil L.J., Figueras J.B.* Spatial heterogeneity of chlorophyll in Lake Vilar (Banioles) // Verh. Internat. Verein. Limnol. — 1993. — 25, part 2. — P. 731—734.
- Ghilarov A.M.* The progress of ecology on the limnological road // Russ. Journ. of Aquat. Ecology. — 1994. — 3 (2). — P. 89—97.
- Gilebbi S., Cavolo F., Salmoso N., Cordella P.* Underwater light measurements and phytoplankton content in Lake Garda // Verh. Internat. Verein. Limnol. — 2001. — 27, part 5. — P. 2908—2912.
- Gingerich P.D., Munir ul Hag, Zalmout I., Khan I., Malkani M.S.* Origin of whales from early Artiodactyls: hands and feet of Eocene Protocetidae from Pakistan // Science. — 2001. — 293, N 5538. — P. 2239—2245.
- Global Biodiversity Assessment* / Eds. V. Heywood, R. Watson. — Cambridge: Univ. Press (UNEP), 1995. — 1140 p.
- Glover A., Smith C.* The deep seafloor ecosystem: current status and prospects of anthropogenic change by the year 2025 // Environ. Conserv. — 2003. — 30, N 3. — P. 219—241.
- Gooday A.J., Levin L.A., Linke P., Hegger, T.* The role of benthic foraminifera in deep-sea food webs and carbon cycling // Deep-Sea Food Chains and the Global Carbon Cycle / Eds. G.T. Rowe, V. Pariente. — Dordrecht: Kluwer. — 1992. — P. 6392.
- Gopal B., Chauhan M.* Biodiversity and its conservation in the Sundarban mangrove ecosystem // Aquat. Sci. — 2006. — 68, N 3. — P. 338—354.
- Gorshkov V.G., Makarieva A.M., Gorshkov V.V.* Revising the fundamentals of ecological knowledge: the biota-environment interaction // Ecological complexity. — 2004. — 1. — P. 17—36.
- Gregg W.W., Conkright M.E., Ginoux P., O'Reilly J.E., Casey N.* Ocean primary production and climate: Global decadal changes // Geophys. Res. Lett. — 2003. — 30 (15). — P. 225—230.
- Grime J.P.* Evidence for the existence of three primary strategies in plant and its relevance to ecological and evolutionary theory // Am. Nat. — 1974. — 111. — P. 1169—1194.
- Growns I., Davis J.* Longitudinal changes in near-bed flows and macroinvertebrate communities in a western Australian stream // Journ. North Am. Benthol. Soc. — 1994. — 13, N 4. — P. 417—438.
- Gutierrez J., Jones C.* Ecosystem engineers / Encyclopedia of Life Sciences (ELS). — Chichester: John Wiley & Sons Ltd., 2008. — December. www.els.net.
- Haeckel E.* Generelle Morphologie der Organismen. 2 Bd. Berlin. — 1866. Bd. I Allgemeine Anatomie der Organismen. — 574 S; Bd. II Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Orgsnismen. — 462 S.

- Hall J. The continental shelf benthic ecosystem: current status, agents for change and future prospects // Environ. Conserv. — 2002. — **29**, N 3. — P. 350—374.
- Henderson P.A., Walker J. On the leaf litter community of the Amazonian blackwater stream Tarumazinho // J. of Tropical Ecology. — 1986. — **2**. — P. 1—17.
- Hepperle D., Schlegel I. Molecular diversity of eukaryotic picoalgae from tree lakes in Switzerland // Internat. Rev. Hydrobiol. — 2002. — **87**, N 1. — P. 1—10.
- Hopwood J.D., Mann S., Gooday A.J. The crystallography and possible origin of barium sulfate in deep rhizopod protists (Xenophyophorea) // J. Mar. Biol. Assoc. — 1997. — **77**, N 4. — P. 969—987.
- Hovland M. Deep water coral reefs. Unique biodiversity hot-spot. — Chichester: Springer Praxis Publ., 2008. — 165 p.
- Huettel V., Forster S., Kloser S., Fossing H. Vertical migration in the sediment-dwelling sulfur bacteria *Thioploca* sp. in overcoming diffusion limitations // Appl. Environ. Microbiol. — 1996. — **62**, N 6. — P. 1863—1872.
- Hughes T.P., Baird A.H., Bellwood D.R., Card M., Connoly S.R., Folke C., Grosberg R., Hoegh-Gulberg O., Jaskson J.B.C., Kleypas J., Lough J.M., Marshall P., Mystrom M., Palumbi S.R., Pandolfi J.M., Rosen B., Roughgarden J. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs // Science. — 2003. — **301**, N 5635. — P. 929—933.
- Hunter D., Bailey J. Dreissena polymorpha (Zebra Mussel): colonization of soft substrata and some effects on Unionid bivalves // The Nautilus. — 1992. — **106**, N 2. — P. 60—67.
- Hutchinson G.E. The paradox of the plankton // Amer. Natur. — 1961. — **45**, N 882. — P. 137—145.
- Hutchinson G.E. A treatise on limnology. II. Introductions to lake biology and the limnoplankton. — New York: Willey, 1967. — 1115 p.
- Ingle J.C. Atmosphere-ocean coupling and surface circulation of the ocean // Earth systems. Processes and issues / Ed. W. Ernst. — Cambridge: Cambridge University press, 2000. — P. 152—168.
- Ivanova M.B. Relationship between zooplankton development and environmental conditions in different types of lakes in the zone of temperate climate // Int. Revue ges. Hydrobiol. — 1987. — **72**, N 6. — P. 669—684.
- Jenner H., Whitehouse J., Taylor C., Khalanski M. Cooling water management in European power stations // Biology and control of fouling // Hydroecologie appliqué. — 1998. — **10**, N 1—2. — P. 1—225.
- Jonasson P. Limits for life the lake ecosystem // Verh. Internat. Verein. Limnol. 1996. — 26, part 1. — P. 1—33.
- Jonasson P., Lindegaard C. Ecosystem studies of North Atlantic Ridge lake // Verh. Internat. Verein. Limnol. — 1988. — **23**, part 1. — P. 394—402.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // Oikos. — 1994. — **69**. — P. 373—386.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers // Ecology. — 1997. — **78**. — P. 1946—1957.
- Jones Y.C., Roth I.L., Sanders W. Electron microscopic study of slime layer // J. of Bacteriology. — 1969. — **99**, N 1. — P. 316—325.
- Junk W.J., Weber E. Amazonian floodplains: a limnological perspective // Verh. Internat. Verein. Limnol. — 1996. — **26**, part 1. — P. 149—157.
- Kajak Z. Bentos // Ekologia wod srodladowych / Red. K. Tarwid. — Warszawa : Panstwowe Wydawn. Naukowe, 1988. — S. 235—313.
- Kajak Z. Hydrobiologia-Limnologia. Ekosystemy wod srodladowych. — Warszawa: Wyd. Naukowe PWN, 1998. — 355 s.
- Karatayev A., Burlakova L., Padilla D. Impacts of Zebra mussels on aquatic communities and their role as ecosystem engineers // Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. — Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publ., 2002. — P. 433—446.
- Karl D.M., Bailiff M.D. The measurement and distribution of dissolved nucleic acids in aquatic environments // Limnol. Oceanogr. — 1989. — **34**. — P. 543—558.
- Karlson R.H. Dynamics of coral communities. — Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1999. — 250 p.
- Kennish M.J. Environmental threats and environmental future of estuaries // Environ. Conserv. — 2002. — **29**, N 1. — P. 78—107.

- King J.M., Henshall-Howard M.P., Day J.F., Davies B.R.* Leaf pack dynamics in a Southern African mountain stream // *Freshw. Biol.* — 1987. — **18**. — P. 325–340.
- Kitancharoen N., Hatai K., Yamamoto A.* Aquatic fungi developing on eggs of salmonids // *J. Aquat. Anim. Health.* — 1997. — **9**, N 4. — P. 314–316.
- Koehl M.A.* How do benthic organisms withstand moving water // *Amer. Zool.* — 1984. — **24**. — P. 57–70.
- Kolding J.A.* Summary of Lake Turkana: an ever-changing mixed environment // *Mitt. Internat. Verein. Limnol.* — 1992, N 23. — P. 25–35.
- Kublik D., Risk M.* Infestation of carbonate substratum by boring algae // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* — 1977. — **27**. — P. 107–115.
- Kukert H., Smith C.R.* Disturbance, colonization and succession in a deep-sea sediment community: artificial-mound experiments // *Deep-Sea.* — 1992. — **39**. — P. 1349–1371.
- Kupferberg S.* Hydrological and geomorphic factors affecting conservation of river-breeding frog (*Rana boylei*) // *Ecol. Applications.* — 1996. — **6**, N 4. — P. 1332–1344.
- Kushlan J.A., Hunt B.P.* Limnology of an alligator pond in south Florida // *Fla.-Science*, 1979. — 42 (2). — P. 65–84.
- Lake P.S.* Disturbance, patchiness, and diversity in streams // *J. N. Am. Benthol. Soc.* 2000. — 19, N 4. — P. 573–592.
- Lake Peipsi. Flora and fauna / Eds. E. Pihu, J. Haberman.* — Tartu: Sulemees Publishers, 2001. — 149 p.
- Lake Peipsi. Meteorology, hydrology, hydrochemistry / Ed. Tiina Noges.* — Tartu: Sulemees Publishers, 2001a. — 163 p.
- Lampert W., Sommer U.* *Ekologia wod sredladowych.* — Warszawa: Wyd. Naukowe PWN, 2001. — 415 s.
- Leach J.* Impacts of Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) on water quality and fish spawning reefs in western Lake Erie // *Zebra mussels: biology, impacts, and control.* — Boca Raton: Lewis Publ., 1993. — P. 381–497.
- Leppakoski E., Gollasch S., Olenin S.* Alien species in European waters // *Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management.* — Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publ., 2002. — P. 7–14.
- Levine N.D., Corliss J.O., Cox F.E., Deroux G., Grain J., Honigberg B.M., Leedale G.F., Loeblich A.R., Lom J., Lynn D., Merinfeld E.G., Page F.C., Poljansky G., Sprague V., Vavra J., Wallace F.G.* A newly revised classification of the Protozoa // *J. Protozool.* — 1980. — **27**, N. 1. — P. 37–58.
- Levinsen H., Nielsen T.G.* The role of marine pelagic ciliates and heterotrophic dinoflagellates in arctic and temperate costal ecosystems: a cross-latitude comparison // *Limnol. Oceanogr.* — 2002. — **47**, 2. — P. 427–439.
- Lewandowski Z.* Structure and function of bacterial biofilms // *Corrosion.* — 1998. — **296**. — P. 1–15.
- Lincoln R.J., Boxshall G.A., Clark P.F.* *A dictionary of ecology, evolution and systematic.* — London, N.Y.: Cambridge Univ. Press, 1984. — 298 p.
- Lonsdale P.* Clustering of suspension-feeding macrobenthos of abyssal hydrothermal vents at oceanic spreading centres // *Deep sea researches.* — 1977. — **24**. — P. 857–863.
- Lovelock J.E.* *Gaia: a new look at life of the Earth.* — Oxford: Oxford University Press, 1979. — 157 p.
- Lubchenco J., Olson A., Brubaker L., Carpentrer S.R., Holland M.M., Hubbel S., Levin S.A., Macmahon J.A., Matson P.A., Melillo J.M., Moorrey.A., Peterson J.H., Pulliam R., Real L.A., Regal P.J., Risser P.G.* The sustainable biosphere initiative: an ecological research agenda // *Ecology.* — 1991. — **72**, N 2. — P. 371–412.
- MacArthur R.H.* On the relative abundance of species // *Amer. Natur.* — 1960. — **94**, N 1. — P. 25–36.
- MacArthur R., Wilson E.* *The theory of island biogeography.* — Princeton: Princeton University Press, 1967. — 203 p.
- Makarevich T.A., Mastitsky S.E., Savich I.V.* Phytoperiphyton on the shells of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in Lake Naroch // *Aquatic Invasions.* — 2008. — **3**. — P. 283–295.
- Malakoff D.* Death by suffocation in the Gulf of Mexico // *Science.* — 1998. — **281**, N 5374. — P. 190–192.
- Malmquist H., Antonsson T., Gudbergsson G., Skulason S., Snorrason S.* Biodiversity of macroinvertebrates on rocky substrate in the surf zone of Icelandic lakes // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* — 2000. — **27**, part 1. — P. 121–127.

- Malmquist B., Rundle S.* Threats to the running water ecosystems of the world // *Environ. Conserv.* — 2002. — **29**, N 2. — P. 134—153.
- Marine* fouling and its preventions. US Naval Inst. / Woods Hole Oceanogr. Inst. — 1952. — 388 p.
- Marshall H.G., Burchardt L.* Neuston: Its definition with a historical review regarding its concept and community structure // *Arch. Hydrobiol.* — 2005. — **164**, N 4. — P. 429—448.
- Maurice P.* The hydrological cycle // *Earth systems. Processes and issues.* — Cambridge: Camb. Univ. Press, 2000. — P. 135—151.
- May R.M.* What we do and do not know about the diversity of life on earth perspectives // *Perspectives in ecology. A glance from the VII International Congress of ecology, (Florence, 1925 July, 1998)* / Ed. A. Farina. — Leiden: Backhuys Publ., 1999. — P. 33—40.
- McLean J.H.* The Galapagos rift limpet *Neomphalus fretterea* relevance to understanding the evolution of major Paleozoic Mesozoic radiation // *Malacologia.* — 1981. — **21**, N 12. — P. 291—336.
- McClanahan T. R.* The near future of coral reefs // *Environ. Conserv.* — 2002. — **29**, N 4. — P. 460—483.
- Mermillon-Blondin F., Rosenberg R.* Ecosystem engineering: the impact of bioturbation on biogeochemical processes in marine and freshwater benthic habitats // *Aquat. Sci.* — 2006. — **68**, N 4. — P. 434—442.
- Meuche D.* Die Fauna im Algenbewuchs. Nach Untersuchungen im Littoral ostholsteinischer Seen // *Arch. Hydrobiol.* — 1939. — **34**, N 3. — S. 349—520.
- Michel A.E., Cohen A.S., West K., Johnston, Kat M.* Large African lakes as natural laboratories for evolution: examples from the endemic gastropod fauna of Lake Tanganyika // *Mitt. Internat. Verein. Limnol.* — 1992, N 23. — P. 85—99.
- Miller R.J., Smith C.R., DeMaster D.J., Fornes W.* Feeding selectivity and rapid particle processing rates by deep sea megafaunal deposit feeders: a ²³⁴Th tracer approach // *J. Mar. Res.* — 2000. — **58**. — P. 1—22.
- Minchel G.W.* Stream ecosystem theory: a global perspectives // *J. N. Am. Benthol. Soc.* 1988. — **7**, N 4. — P. 263—288.
- Möbius K.* Die Auster und Austernwirtschaft. Berlin: Verlag Hempel, Parey, 1877. — 127 S.
- Naiman R., Decamps H., Pastor J., Johnston C.* The potential importance of boundaries to fluvial ecosystems // *J. N. Amer. Benthol. Soc.* — 1988. — **7**, N 4. — P. 289—306.
- Needham J.* Fragments of the history of Hydrobiology // *A symposium of Hydrobiology.* — Madison: The University of Wisconsin Press, 1941. — P. 3—11.
- Neiff J.J.* Large rivers of South America // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* — 1996. — **26**, part 1. — P. 167—180.
- Nontji A.* The status of limnology in Indonesia // *Mitt. Internat. Verein. Limnol.* — 1994. — **24**. — P. 95—113.
- Odinetz Collart O., Enriconi A., Tavares A.* Seasonal dynamics of the insect community associated with the aquatic macrophyte *Phyncholacis hydrocichorium* (Podostomaceae) in Amazonian waterfalls (Pitinga river, Brazil) // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* — 1998. — **26**, part 3. — P. 1083—1088.
- Otten J.H., Willemse M.T.* First steps to periphyton // *Arch. Hydrobiol.* — 1988. — **112**, N 2. — P. 177—195.
- Paine R.* Food web complexity and species diversity // *Amer. Natue.* — 1966. — **100**. — P. 65—77.
- Pasmore M., Costerton W.* Biofilm, bacterial signalling, and their ties to marine biology // *J. Industrial Microbiol. Biotechnol.* — 2003, N 1. — P. 87—90.
- Pavluk T.* The trophic structure of macroinvertebrate communities as an approach for estimation of river ecosystem condition. — Ekaterinburg: Rus. Res. Inst. CUPWR, 1997. — 62 p.
- Pavluk T., bij de Vaate A., Leslie H.* Development of an index of trophic completeness for benthic macroinvertebrate communities in flowing waters // *Hydrobiologia.* — 2000. — **427**. — P. 135—141.
- Pearse V.B., Pearse J.S.* Year-long settling plate study yields to Antarctic placozoans, and surprisingly little else // *Antarct. J.U.S.* — 1991. — **26**, N 5. — P. 149—150.
- Pieczynska E.* Periphyton in the trophic structure of the freshwater ecosystems // *Pol. archiv. hydrobiol.* — 1970, N 1—2. — P. 141—147.
- Pligin Y.V.* Long term changes in the composition and in the quantitative indices of the development of macrozoobenthos of the Kiev reservoir // *Hydrobiol. J.* — 2009. — **45**, N 1. — P. 16—31.
- Plisnier P.-D.* Recent climate and limnology changes in Lake Tanganyika // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* — 2001. — **27**, part 5. — P. 2670—2673.

- Prat N., Munne A., Rierabeivall M., Carceller F., Fons J., Chacon G., Ibanez J., Font X., Carmona J., Romo A. Biodiversity of Mediterranean stream network // Verh. Internat. Verein. Limnol. — 2000. — **27**, part 1. — P. 135—139.
- Protasov A.A. River and lake continua: an attempt at analysis and synthesis // Inland Water Biology. — 2008. — **1**, N 2. — P. 105—113.
- Protasov A.A., Afanasyev S.A. Structure of Periphytic Communities in Cooling Pond of Nuclear Power Plant // Int. Revue ges. Hydrobiol. — 1986, N 3. — P. 335—346.
- Protasov A., Afanasyev S., Zdanowski B. Znaczenie Anodonta sp. w procesach samooczyszczania wód jezior Koninских // XVI Zjazd Hydrobiologów Polskich. — Wrocław, 1994. — S. 119.
- Protasov A., Afanasyev S., Sinicyna O., Zdanowski B. Composition and functioning of benthic communities // Arch. Ryb. Pol. — 1994. — **2**, fas. 2. — P. 257—284.
- Protasov A.A., Panasenko G.A., Babariga S.P. Biological hindrances in power stations exploitation, their typization and main hydrobiological principles of control // Hydrobiol. J. — 2009. — **45**, N 1. — P. 32—45.
- Riedl R.J. How much seawater passes through sandy beaches // Int. Revue Ges. Hydrobiol. 1971. — **56**, N 6. — P. 923—946.
- Rogers A.D. The biology of seamounts // Advances in Marine Biology. — 1994. — **30**. — P. 306—350.
- Rosenberg R., McCully P., Pringle M. Global scale environmental effects of hydrological alteration // Bioscience. — 2000. — **50**, N 9. — P. 746—751.
- Rubinstein D., Koehl M. The mechanisms of filter feeding: some theoretical considerations // Amer. Natur. — 1977. — **111**, N 981. — P. 981—994.
- Salonen, V.P., Eriksson B., Groenlund T. Pleistocene stratigraphy in the Lappajaervi meteorite crater in Ostrobothnia, Finland. — BOREAS. — 1992. — **21**, N 3. — P. 253—269.
- Schneider D.W., Lyons J. Dynamics of upstream migration in two species of tropical freshwater snails // J. N. Am. Benthol. Soc. — 1993. — **12**, N 1. — P. 3—16.
- Schulz H., Jorgensen B., Fossing H., Ramsing N. Community structure of filamentous, sheath-building sulfur bacteria *Thioploca* spp. of the coast of Chile // Applied Environ. Microbiol. — 1996. — **62**, N 6. — P. 1855—1862.
- Shank T.M., Lutz R.A., Vrijenhoek R.C. Molecular systematics of shrimp (Decapoda: Briseiidae) from deep-sea hydrothermal vents // Molecular. Mar. Biol. and Biotechnol. — 1998. — **7**, N 1. — P. 88—96.
- Siebeck O. Researches on the behavior of planktonic crustaceans in the littoral // Verh. Internat. Verein. Limnol. — 1964. — **15**, part 3. — P. 746—751.
- Simberloff D.S. Experimental zoogeography of islands: a model of insular colonization // Ecology. — 1969. — **50**, N 2. — P. 296—314.
- Sladečková A. Limnological investigation methods for the periphyton («Aufwuchs») // The Botanical Review. — 1962. — **28**, N 2. — P. 286—350.
- Smith C.R., Hamilton S.C. Epibenthic megafauna of a bathyal basin off southern California: patterns of abundance biomass and dispersion // Deep-Sea Research. — 1983. — **30**. — P. 907—928.
- Smith C.R., Demopoulos F.W.J. The deep Pacific ocean floor // Ecosystems of the World. V. 28. Ecosystems of the Deep Ocean / Ed. P. Tyler. — Amsterdam: Elsevier, 2003. — P. 179—218.
- Stanczykowska A. Ekologia naszych wód. — Warszawa: Wyd. SiP, 1997. — 224 s.
- Stanford J.A., Ward J.V. The hyporheic habitats of river ecosystems // Nature. — 1988. — **335**, N 6185. — P. 64—66.
- Stanford J.A., Ward J.V. An ecosystem perspective of alluvial rivers: connectivity and the hyporheic corridor // J. N. Am. Benthol. Soc. — 1993. — **12**, N 1. — P. 48—60.
- Statzner B., Higl B. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns // Freshwater Biol. — 1986. — **16**. — P. 127—139.
- Steinman A.D., Doston H.L. The ecological role of aquatic bryophytes in a woodland stream // J. North Am. Benthol Soc. — 1993. — **12**, N 1. — P. 17—26
- Steneck R., Gracham M., Borque B. et al. Kelp forest ecosystems: biodiversity, resilience and future // Environ. Conserv. — 2002. — **29**, N 4. — P. 436—459.
- Stoddart D.R. Catastrophic storm effect on the British Honduras reefs and cays // Nature. — 1962. — **196**. — P. 512—515.

- Straškraba M.* Lake and reservoir management // Verh. Internat. Verein. Limnol. 1996. — **26**, part 1. — P. 193—209.
- Strayer D.L.* Effects of alien species on freshwater mollusks in North America // J. N. Am. Benthol. Soc. — 1999. — **18** (1). — P. 74—98.
- Stream Bryophyte Group.* Role of Bryophytes in stream ecosystems // J. North. Amer. Benthol. Soc. — 1999. — **18**, N 2. — P. 151—184.
- Tansley A.D.* The use and abuse of vegetational concepts and terms // Ecology. 1935. — **16**, N 4. — P. 284—307.
- Tendal O.S., Swinbanks D.D., Shirayama Y.* A New infaunal Xenophyophore (Xenophyophorea, Protozoa) with notes of its ecology and possible trace fossil analogues // Oceanol. Acta. — 1982. — **5**, N 3. — P. 325—329.
- Thiemann V., Ruthmann A.* Spherical forms of *Trichoplax adcherens* (Placozoa) // Zoomorphology. 1990. — **110**, N 1. — P. 37—45.
- Thompson R.C., Crowe T.P., Hawkins S.J.* Rocky intertidal communities: past environmental changes, present status and predictions for the next 25 years // Environ. Conserv. — 2002. — **29**, N 2. — P. 168—191.
- Thorson G.* Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates // Biol. Rev. — 1950. — **25**. — P. 1—45.
- Tockner K., Stanford J.A.* Riverine flood plains: present state and future trends // Environ. Conserv. — 2002. — **29**, N 3. — P. 308—330.
- Torsvik V., Ovreas L., Thingstad T.F.* Prokaryotic diversity magnitude, dynamics, and controlling factors // Science. — 2002. — **296**, N 5570. — P. 1064—1066.
- Townsend C.R.* The patch dynamics concept of stream community ecology // J. North. Amer. Benthol. Soc. 1989. — **8**, N 1. — P. 36—50.
- Townsend C., Scarbrook M.R., Doledec S.* The intermediate disturbance hypothesis, refugia, and biodiversity in streams // Limnol. Oceanogr. — 1997. — **42**, N 5. — P. 938—949.
- Van Dover S.L.* The ecology of deep-sea hydrothermal vents. — Princeton: Princeton Univ. Press, 2000. — 424 p.
- Van Dover C.L., Humphris S.E., Fornari D., Cavanaugh C.M., Collier R. et al.* Biogeography and ecological setting of Indian Ocean hydrothermal vents // Science. — 2001. — **294**. — P. 218—223.
- Van Dover C.L., German C.R., Speer K.G., Parson L.M., Vrejenhoek R.C.* Evolution and biogeography of deep-sea vent and seep invertebrates // Science. — 2002. — **295**, N 5558. — P. 1253—1257.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell I.R., Cushing C.E.* The river continuum concept // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1980. — **37**, N 1. — P. 130—137.
- Varricchione J.T., Thomas S.A., Minchal G.W.* Vertical and seasonal distribution of hyporheic invertebrates in streams with different glacial histories // Aquat. Sci. — 2005. — **67**, N 4. — P. 434—453.
- Verity P., Smentacek V., Smayda T.* Status, trends and the future of the marine pelagic ecosystem // Environ. Conserv. — 2002. — **29**, N 2. — P. 207—237.
- Vernadsky V.I.* The Biosphere and the Noösphere // Executive Intelligence Review. — 2005, February 18. www.larouchepub.com.
- Vinson M.R., Hawkins Ch.P.* Biodiversity of stream insects: variation at local, basin, and regional scales // Annu. Rev. Entomol. — 1998. — **43**. — P. 271—293.
- Vorosmary C.* Global water assessment and potential contributions from Earth System science // Aquat. Sci. — 2002. — **64**, N 4. — P. 328—351.
- Ward J.V.* Thermal characteristics of running water // Perspectives in Southern hemisphere limnology. — Dordrecht: Dr W. Junk Publ, 1985. — P. 31—46.
- Ward J.V.* The four-dimensional nature of lotic ecosystems // J. N. Am. Benthol. Soc. — 1989. — **8**, N 1. — P. 2—8.
- Ward J.V.* Riverine landscapes: biodiversity patterns, disturbance regimes and aquatic conservations // Biol. Conserv. — 1998. — **83**, N 3. — P. 269—278.
- Ward J.V., Stanford J.A.* Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects // Ann. Rev. Entomol. — 1982. — **27**. — P. 97—117.
- Ward J.V., Stanford J.A.* The serial discontinuity concept: extending the model to floodplane rivers // Regulated rivers. — 1995. — **10**. — P. 1598.

- Ward J.V., Bretschko G., Brunke M. et al.* The boundaries of river systems: the metazoan perspective // *Freshw. Biol.* 1998. — **40**. — P. 531–569.
- Ward J., Wiens J.* Ecotones of riverine ecosystems: role and typology, spatio-temporal dynamics, and river regulation // *Ecohydrology & Hydrobiology.* — 2001. — **1**, N 1–2. — P. 25–36.
- Ward J.V., Tockner K., Arscott D.B., Claret C.* Riverine landscape diversity // *Freshwater biology.* — 2002. — **47**, N 4. — P. 517–539.
- Wetzel R.* *Limnology.* — Philadelphia, New York, Chicago: Saunders College Publ., 1983. — 1005 p.
- Wetzel R.G.* Opening remarks // *Periphyton of freshwater ecosystems.* — The Hague: Dr. W. Junk Publ., 1983a. — P. 34.
- Wetzel R.* Land-water interface end metabolic and limnological regulators // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* — 1990. — **24**, part 1. — P. 6–24.
- Wetzel R.* *Limnology. Lake and river systems.* — San Diego: Academic Press, 2001. — 1006 p.
- Williams W.D.* The largest, highest and lowest lakes of the world: saline lakes // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* — 1996. — **26**, part. 1. — P. 61–79.
- Winberg G.G.* Some interim results of Soviet IBP investigation on lakes. Productivity problems of freshwaters // *Proc. IBP UNESCO Symp. on Productivity problems of freshwaters.* — Warszawa, 1972. — P. 363–381.
- Wong M.K.M., Goh T., Hodgkiss I.J., Hyde, K.D., Ranghoo, V.M., Tsui, C.K.M., Ho, W., Wong W.S.W., Yuen T.* Role of fungi in freshwater ecosystems // *Biodiv. and Conserv.* — 1998. — **7**, N 9. — P. 1187–1206.
- Wright J., Jones C.* The concept of organisms as ecosystems engineers ten years on: progress, limitations, and challenges // *BioScience.* — 2006. — **56**, N 3. — P. 203–209.
- Zaitsev Yu., Mamaev V.* *Biological diversity in the Black Sea. A study of change and decline.* — New York: United Nations Publications, 1997. — 208 p.
- Zebra mussels. Biology, impacts, and control / Eds. Nalepa T., Schloesser D.* — Boca Raton: Lewis Publ., 1993. — 810 p.



В книге доктора биологических наук,
профессора

Александра Протасова,

автора более 270 научных работ,
исследователя разнообразных
континентальных водоемов, читатель
познакомится

с основными концепциями
гидробиологии — науки о жизни
в гидросфере, среды, в которой
зародилась и многие миллионы лет
развивается жизнь планеты Земля.

Гидробиология — обширная наука,
поскольку она изучает наибольшую
часть биосферы Земли. Гидробиология
— наука вполне конкретная,
поскольку может дать ответ на вопрос,
как человеку сохранить
и рационально использовать
ближайший пруд и Мировой океан.
Гидробиология — наука важная, ибо
она дает знание
о значительной части окружающего
нас мира.

И, наконец, гидробиология — наука
интересная, в чем, надеемся, читатель
убедится
по прочтении этой книги.

