МОРСЬКИЙ ЕКОЛОГІЧНИЙ ЖУРНАЛ

УДК [574.6:574.58]:001.11

А. А. Протасов, д. б. н., профессор, зав. лабораторией

Институт гидробиологии Национальной академии наук Украины, Киев, Украина

О КОНЦЕПЦИИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ГРУППИРОВКИ ГИДРОБИОНТОВ

Рассмотрены основные положения концепции экологической группировки гидробионтов. Предложена их уточнённая классификация. Обсуждается вопрос о взаимосвязи группировок, облигатных и случайных или временных представителях группировок на основе адаптационного градиента. Рассмотрены вопросы эволюции экологических группировок.

Ключевые слова: экологические группировки гидробионтов**,** бентос, планктон, перифитон, нейстон, гидробиология, биом, гидросфера

На современном этапе развития гидробиологии
чёткое 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…
Ю. Г. Алеев [5, с. 3]

Слова, написанные Ю. Г. Алеевым более 15 лет назад, не потеряли своей актуальности. Вопрос об экологических группировках гидробионтов (ЭГГ), выделение и изучение которых и стало, собственно, началом гидробиологии как самостоятельной науки со своими особыми объектами и предметом исследований [9] до сих пор окончательно не разработан. Обсуждаются в основном частные аспекты отдельных группировок [27, 28, 29, 34, 35].

История исследования ЭГГ. Первой выделенной экологической группировкой гидробионтов был планктон; термин и само понятие ввёл немецкий исследователь В. Гензен в 1887 г. [8]. По-видимому, это было не случайно, поскольку именно планктон является своеобразной, не имеющей аналогов на суше группировкой организмов. Затем Э. Геккель в 1890 г. разделил население водоёмов, как он называл «холобиос», на планктон и бентос, связывая первый с водной толщей, а второй – с дном водоёмов [13]. При этом среди обитающих в толще воды организмов он выделает группу «нектон» – активных пловцов, противостоящих течению [3]. В 1905 г. А. Селиго выделяет ещё одну группировку, которую называет «Aufwuchs» – обрастание, объединив в ней микроскопические организмы на твёрдых субстратах, в первую очередь, антропогенного характера [13]. Для обозначения особой группы микроскопических организмов, связанных в своей жизни с поверхностной плёнкой воды, в 1917 г. Э. Науман вводит термин «нейстон» [15]. И, наконец, в 1924 г. А. Л. Бенинг вводит в гидробиологию термин «перифитон» (от греч. περιφύω – расти вокруг, обрастать), выделив группировку организмов, обитающих на твёрдых субстратах, подчёркивая их происхождение – именно на антропогенных [7]. Довольно удивительным на фоне распространённого в гидробиологии терминотворчества и ревизий понятийного аппарата выглядит то, что большинство из предложенных ещё на разделе 19 и 20 веков терминов и понятий, связанных с эко-

© А. А. Протасов, 2008

логическими группировками, в основном сохранили заложенные в них авторами смысл и принципы. Важно то, что сама идея специфичности экологической группировки гидробионтов прочно вошла в концептуальную базу гидробиологии.

Экологическая дивергенция и конвергенция, связанные с ЭГГ. Ю. Г. Алеев совершенно справедливо указывает на два взаимосвязанных, но противоположных процесса в эволюции гидробиоты – экологическую дивергенцию и конвергенцию [5]. Первый приводит к формированию различных топоэкологических группировок, второй – к определённой целостности этих группировок, сходству различных адаптаций на базе не только близкородственных организмов, но и весьма генетически далёких. Присутствие в планктоне или в бентосе тех или иных организмов возможно только при достаточной адаптированности к специфическому комплексу условий в данном типе биотопов. Конвергенция морфоадаптаций на уровне общей конструкции тела приводит к формированию близких экоморф, ценоэкоморф и жизненных форм.

Экоморфы, ценоэкоморфы и жизненные формы гидробионтов. Концепция экоморфы в значительной мере разработана и обобщена в фундаментальном труде Ю. Г. Алеева [4]. Под экоморфой он понимал целостную систему взаимообусловленных адаптаций, определяющих общую конструкцию тела организма. Им же разработана обширная система экоморф всего органического мира. Однако, по нашему мнению, для экологических классификаций категории экоморфы недостаточно, поэтому нами предложена дополняющая её категория ценоэкоморфа [25], под которой понимается совокупность адаптаций организменного и надорганизменного уровней, рассматриваемая в системе биоценотических отношений. Ценоэкоморфа включает адаптации собственно морфологические, фабрические и конгрегационные. Если понятие жизненной формы у растений связано с их габитусом [33], то есть, по сути, аналогично экоморфе, то для животных, особенно подвижных, оно гораздо сложнее, должно включать и другие, в частности, определённые поведенческие адаптации, на что указывал ещё Д. Н. Кашкаров [20]. Жизненная форма есть характеристика образа жизни организма, выраженная в основном в морфологических, однако и некоторых дополнительных характеристиках. Экологические группировки включают близкие, но не одинаковые экоморфы, ценоэкоморфы и жизненные формы. Знания таксономического состава организмов в сообществах явно недостаточно для синэкологического исследования [18, 31, 32]. Основой экологической классификации должна быть экоморфа, жизненная форма.

Концептуально важно выделение специфических для гидробионтов нетаксономических категорий, которые, отнюдь, не «упраздняют» описание населения и биоценотической структуры водоёмов, а взаимодополняют друг друга. Например, Л. Н. Зимбалевская отмечала, что «…синэкологическим исследованиям, включающим разнообразие таксономических категорий и выполняемых на примере отдельных биомов и их подразделений, почти всегда сопутствуют экологическая классификация растений и животных» [18, с. 46]. Сравнительная оценка структуры жизненных форм донных сообществ в Каспийском и Балтийском морях [31, 32] показала их значительное сходство при совершенно различных доминантах: *Macoma baltica* и *Abra ovata* на мягких грунтах, *Mytilus edulis* и *Mytilaster lineatus* на твёрдых, в Балтике и Каспии, соответственно. Наши исследования ценоэкоморфных спектров перифитона в водоёмах умеренной зоны и тропиках также показали значительное сходство ценоэкоморфной структуры в однотипных водоёмах и водотоках [26]. Таким образом, следует, видимо, говорить о многоуровневости топоэкологических отношений, основанной на дивергентных и конвергентных процессах.

Топическая дифференциация гидросферы. Видовые популяции занимают наиболее узкие по условиям, характерные биотопы (их можно назвать биотопами 1 порядка), группы сходных биотопов (2 порядка) занимают сходные экоморфы, ЦЭМ и жизненные формы. Например, песчаные грунты могут быть заселены различными популяциями донных животных в зависимости от довольно тонких различий в содержании органического вещества [10]. В то же время, на разных по своей тонкой структуре рыхлых грунтах состав жизненных форм очень близок.

Насколько нам известно, разработанной биотопической классификации гидросферы не существует. Причиной тому является, в первую очередь, огромное разнообразие биотопов. Можно сказать, что биотопическая классификация начала разрабатываться от общего к частному. Примером тому выделение крупных биотопических единиц – контурных и внутренних топических зон [16]. Контурные биотопы и местообитания в относительно сплошной среде являются наиболее крупными топическими единицами гидросферы. Исходя из этого, можно выделить следующие глобальные биотопы (биотопы 3 порядка) экологических группировок:

Контурные:

Нейсталь – раздел, пограничная область вода - атмосфера;

Перифиталь – раздел вода - твёрдые субстраты различного происхождения;

Бенталь – раздел вода - донные отложения, рыхлые, пронизанные водой грунты.

Внутренние:

Пелагиаль – водная толща.

Классификация экологических группировок. Мы уже отмечали, что Э. Геккель в своё время выделял всего три группировки – планктон, нектон и бентос. По Ю. Г. Алееву, классификация экологических (топоэкологических) группировок выглядит следующим образом. Гидробиота делится на две больших *системы* – пелагобион и контуробион. Первый (*комплекс* биосестон) включает две *группы* – планктон и нектон, второй – *комплекс* бентос с двумя *группами* – эпибентос и эндобентос и *комплекс* плейстон с двумя *группами* – эуплейстон и нейстон [5].

Чисто топологический подход, однако, не может быть универсальным при классификации экологических группировок. Так, Ю. Г. Алеев указывал, что «многие аналогичные или даже те же самые бентосные виды заселяют и любые плавающие погруженные твёрдые субстраты, из чего следует, что бентосные организмы обитают не только в бентали» [5, с. 4]. Таким образом, не выходя, правда, за пределы контуробиона часть эпибентоса делит биотоп с нейстоном! Выглядит довольно странным, что такое противоречие не заставило Ю. Г. Алеева обратить внимание на концептуальные положения, высказанные ещё А. Л. Бенингом относительно специфики биотопов перифитона. Ведь именно аналогичное наблюдение привело А. Л. Бенинга к необходимости выделения перифитона как самостоятельной группировки (подчеркнём – именно эта специфика локализации биотопов, а не происхождение субстратов, как он сам подчёркивал).

Биотопически бенталь явно более неоднородна, чем пелагиаль. В первом приближении можно выделить мягкие (рыхлые) грунты и твёрдые. Для населения первых А. И. Раилкин предложил термин «эмфитон» (от греч. έμφύ – внутри) «в отличие от термина «перифитон» – расти вокруг». Таким образом, по А. И. Раилкину, бентос должен объединять две указанные группировки. Автор приходит к трёхуровневой схеме экологических группировок [28, 29]. Группировка первого уровня – гидробиос (биотоп – гидросфера). Группировки второго уровня – афрос (от греч. άφροω – пена), бентос и пелагос, которые включают по две группировками третьего уровня, соответственно, нейстон и плейстон, эмфитон и перифитон, планктон и нектон. Хотя автор утверждает, что в основу его классификации

положены жизненные формы гидробионтов, собственно жизненные формы отдельных экологических группировок им не обсуждаются. Он придерживается точки зрения, что каждой экологической группировке соответствует специфическая жизненная форма. Так, сообщества перифитона (обрастания) «составляют одинаковые экоморфы, адаптированные к жизни на границе раздела твёрдая поверхность – вода» [28, с. 7].

Вопрос о содержании понятия экологической группировки был рассмотрен нами в связи с особенностями одной из них [25]. С топологической точки зрения представляется необходимым выделение в гидросфере двух классов группировок гидробионтов – контуробион и пелагобион (лучше использовать приставку, предложенного А. И. Раилкиным термина – эмфибион – внутренний). В основе такого деления лежат представления о существенном различии среды обитания гидробионтов и их сообществ на разделе фаз и в относительно сплошной среде [1, 11, 16, 36]. Для разделов фаз может быть установлен масштабный градиент. Очевидно, что к одному классу явлений сложно относить как раздел поверхности песчинки и окружающей водной среды, так и раздел атмосфера - поверхность океана. В данном случае для выделения контуробиона следует принимать масштаб, сопоставимый с масштабами самого водного объекта. В этом случае следует пренебречь различиями в свойствах донных грунтов, наличием плавающих твердых предметов на поверхности воды, даже существенными биоптическими различиями между разделами вода-дно и вода-атмосфера.

Эмфибион включает всего одну группировку пелагос с двумя группировками следующего уровня – нектон и планктон (табл. 1).

Табл. 1 Классификация экологических группировок
Table 1 Classification of ecological groups

I	II	III	IV
Гидробиос	Контуробион	Нейстон	Эпинейстон
			Гипонейстон
		Бентос	Эпибентос (эпимиелон)
			Инбентос (интрамиелон)
		Перифитон	Эписклерон
			Интрасклерон
		Пагон	Эпипагон (пагоноперифитон)
			Инпагон
	Эмфибион	Пелагос	Планктон
			Нектон

Система контуробиона более сложная: он включает четыре топологические группировки III уровня, основные из которых нейстон, бентос и перифитон. К группировкам этого уровня следует, вероятно, отнести и пагон или комплекс организмов, связанных в своей жизнедеятельности со льдом, группировку в большинстве водоёмов временную, к тому же, в целом, мало изученную. Можно лишь отметить, что есть определённые основания выделять эпипагон или пагоноперифитон на разделе вода – лёд и инпагон или организмы в толще льда, хотя сложно предположить, что они составляют собой целостную взаимосвязанную систему.

Далее следуют группировки IV уровня. Их выделение связано с ещё более частными топическими характеристиками. Нейстон или группировка гидробионтов, связанная с биотопом «раздел вода - атмосфера» разделяется на две группы – эпинейстон и гипонейстон [15]. Плейстон можно рассматривать как частный случай эпинейстона – мегалонейстон. В силу того, что тела обычно относимых к плейстону организмов, таких, как *Velella*, *Physalia* [30], находятся как на поверхности, так и

проникают вглубь и за пределы зоны нейстали, чёткое отнесение их к определённой группировке затруднительно. Здесь следует отметить естественную сложность в чёткости классификации контуробиона, вернее, сложности, связанные с отнесением некоторых форм к той или иной экологической группировке. Зоны разделов, контурные биотопы по своей природе тяготеют к двухмерности, поэтому крупные организмы, вроде макроводорослей, высших растений, тела которых выходят за приделы придонного слоя воды, сложно однозначно отнести к бентосу, более того, они сами могут рассматриваться как новый биотоп – фитогенная перифиталь. Также следует учитывать «проникновение» контурных по сути биотопов в пелагиаль – огромная поверхность взвешенных частиц детрита, поверхность тела крупных гидробионтов или зоогенная перифиталь.

Бентос – экологическая группировка гидробионтов, связанная с бенталью, биотопом, представляющим собой рыхлые различной дисперсности преимущественно донные грунты, пронизанные водой рыхлые осадки. Последние обладают определённой подвижностью при воздействии как гидродинамических, так и биологических (роющая деятельность гидробионтов) факторов. Рыхлость, податливость к механическому воздействию определяет заселённость бентали не только выше раздела дно - вода – эпибентос но и ниже – инбентос. (Учитывая основное свойство биотопа, эти группировки можно назвать эпи- и интрамиелон от греч. *μυέλινοζ* – мягкий). Поскольку фракционный состав грунтов представляет собой непрерывный ряд с размерами частиц от долей мм до метров, необходимо применение масштабного принципа в характеристике этой экологической группировки. Очевидно, что проникновение организмов в грунт возможно при условии: 1) значительно больших линейных размеров бентонтов относительно размеров частиц грунта, которые они могут раздвигать при собственных перемещениях и 2) микроскопических размеров организмов, сопоставимых с размером полостей между частицами грунта. В жизни организмов эпибентоса существенны не только механические опорные свойства грунтов, процессы накопления и деструкции органических веществ, которые приводят к обеднению придонных слоев воды кислородом, но и гидродинамические процессы в придонном слое [24].

Раздел твёрдый субстрат - вода представляет собой биотоп экологической группировки перифитон. Твёрдые субстраты перифитали, по размерам существенно больше организмов и могут иметь различное происхождение и местоположение в водоёме. Находясь на дне, они должны быть в условиях, противодействующих накоплению на них оседающих из толщи воды взвесей, то есть находиться вне процессов трансформации перифитали в бенталь. Если для бентоса более характерны экоморфы планона, подвижные, то для перифитона – экоморфы эфаптона, седентарные, прикреплённые. Проникновение в твёрдый субстрат организмов возможно только при его разрушении. Это доступно немногим формам минирующих организмов, древоточцам, камнеточцам. Эту небольшую группу можно назвать интрасклероном, от греческого *σκληρός* – твёрдый, в отличие от основной части перифитона – эписклерона.

Экологические группировки и биоценозы. О сложности формирования концепции экологической группировки можно судить при анализе подхода к этому вопросу С. А. Зернова [17]. В первую очередь он выделяет «основные», с его точки зрения, биотопы – бенталь (дно бассейна) и пелагиаль (толща воды). Далее определяет, что каждому из этих биотопов соответствуют группы организмов, приспособленных к обитанию в них, и подчеркивает сходство, «выражающееся часто и в наружной форме» организмов, далёких таксономически, населяющих сходные по своему характеру биотопы. «Каждая из этих

групп заключает в себе ряды конвергентных организмов, т.е. организмов разного происхождения, из разных систематических групп, но в силу одинаковых приспособлений, имеющих сходную форму или сходные органы…» [17, с. 43].

Справедливо указывая на неоднородность биотопов, С. А. Зернов выделил зоны и биотопические области (например, литоральная зона), то есть определённые однородности уже меньшего масштаба, которые, в свою очередь, распадаются на биотопы, лежащие в пределах одной зоны. Население же каждого биотопа «…состоит из ряда организмов разных жизненных форм, которые все вместе образуют биоценоз» [17,с.49]. Если признать существование двух типов биоценозов – водных и воздушных, то основными классами первых являются бентос и планктон! Такие построения привели С. А. Зернова к схеме, в которой бентос и планктон являются одновременно и классами биоценозов, и группами организмов, ведущих сходный образ жизни и конвергентно близких морфологически, то есть экологическими группировками. Таким образом, биоценотическая структура водной экосистемы формируется в рамках экологических группировок.

Принципы выделения биоценозов, рассматриваемые С. А. Зерновым, учитывали положения концепции экологических группировок, предложенной А. Л. Бенингом, который, в первую очередь, указывал на биотопическую неоднородность гидросферы: «Происходит то, что мы видим везде в окружающей природе: развитие определённых сообществ в зависимости от окружающей их в данном месте среды. А так как во всяком водоёме можно различить целый ряд различных по своим свойствам сред – то, следовательно, здесь также всегда можно найти различные по своему составу жизненные сообщества» [7, с. 289].

Хотя А. Л. Бенинг [7] рассматривал только жизнь реки, или «потамобиос», он полагал, что *во всяком более или менее значительном водоёме* существует следующие группы организмов: планктон, нектон, нейстон, бентос, перифитон.

Следует подчеркнуть, что и Бенинг, и Зернов рассматривали биоценотическую структуру гидроэкосистем (согласно современной терминологии) в рамках выделения больших надбиоценотических группировок, таких как планктон, бентос и т.д. Такой подход при строгом ему следовании «запрещает» выделение биоценотических группировок, выходящих за пределы экологических группировок.

Именно существование экологических группировок определяет существование характерных биоценозов – бентических, планктических, однако ставить знак равенства между экологическими группировками и классами биоценозов вряд ли правомерно. Эти категории – гидробиологическая и экологическая – имеют различное содержание.

Существует мнение, что экологические группировки представляют собой совокупности организмов одинаковых жизненных форм, то есть организмов, имеющих одни и те же морфологические адаптации [28]. Экологические группировки является совокупностью организмов, сходных в своих основных адаптациях, при этом относительное сходство адаптационного облика есть отражение основных условий обитания. Таким образом, вопрос о выделении, дифференциации экологических группировок становится, на первый взгляд, вопросом только о классификации глобальных и локальных биотопов. Однако это не так. По своей сути экологические группировки являются топо-экологическими (если оставить при таком уточнении в стороне определённую смысловую тавтологию, поскольку, используя характеристику «экологические», мы уже подразумеваем определённую связь организмов и среды их обитания). Ю. Г. Алеев указывает на их двойственность – они содержат и топологические и биологические аспекты.

Выделение в пелагосе двух экологических группировок – планктона и нектона, как было показано Ю. Г. Алеевым, основано на важных биогидродинамических характеристиках, а именно, обитания первого в условиях ламинарного, второго – турбулентного обтекания [2]. Эти различия существенны как в морфологическом, так и биоэнергетическом отношениях.

Экологические группировки гидробионтов есть продукт взаимодействия биотопа и биологических систем. В каждом биотопе продолжительное время обитают только те организмы, которые адаптированы к данным условиям. Вся гидробиота дифференцирована на крупные группировки в соответствие с их адаптациями к наиболее общим, основным характеристикам условий глобальных биотопов.

Проблема эу- и факультативных членов экологических группировок. Выделение «истинных» и «случайных» представителей ЭГГ было предметом неоднократных дискуссий [21, 27, 34, 35]. Хотя оценка большей или меньшей приспособленности тех или иных форм к условиям данного глобального биотопа всегда несёт значительную долю волюнтаризма и антропоморфизма, очевидно, что существует определённый градиент в такой системе адаптаций. При этом следует учитывать широту адаптационных спектров. На примере различных организмов можно показать условность жёсткого отнесения гидробионтов к той или иной экологической группировке. Организмы можно расположить в условном адаптационном градиенте [27]. Важно отметить, что одни и те же виды на разных стадиях онтогенеза могут входить в различные экологические группировки (рис. 1).

Рис. 1. Адаптационный градиент в экологических группировках гидробионтов [27]. Концентрические круги представляют зоны адаптации в каждой группировке, повышение специализации которых увеличивается по направлению стрелок: 1 - мшанки; 2 - личинки насекомых (Chironomidae); 3 - прикрепленные моллюски (*Dreissena, Mytilus*); 4 - роющие моллюски (*Anodonta, Mya*); 5 - брюхоногие моллюски; 6 – кефаль (*Mugil*).

Fig. 1. The adaptive gradient in ecological groups of hydrobionts [27]. Concentric circles represent adaptation zones in each groups that increase of specialization in a direction of arrows. 1 - bryozoans; 2 - larvae of insects (Chironomidae); 3 - the attached molluscs (*Dreissena, Mytilus*); 4 - digging molluscs (*Anodonta, Mya*); 5 - snails; 6 - mullet (*Mugil*).

Так, большое количество седентарных животных, то есть адаптированных к жизни в перифитали и бентали, имеют типично планктонные личиночные стадии. Взрослые кефали – типичные представители нектона, в то время как их икра и самые ранние стадии личинок обитают в нейстали.

Очень широкий спектр адаптивных свойств демонстрируют некоторые брюхоногие моллюски. Можно, наблюдая за поведением прудовика *Lymnaea stagnalis* увидеть, что этот моллюск активно перемещается по поверхности твёрдого и рыхлого субстрата (перифитали и бентали), всплывая к

поверхности, перемещается по нижней поверхности пленки натяжения (нейсталь), а также может некоторое время перемещаться в толще воды (пелагиаль). Очевидно, что этот организм в разной степени приспособлен к обитанию в разных биотопах. Абсолютно «универсальных» форм в гидросфере, как и в биосфере в целом, не существует, как было, очевидно во все периоды жизни.

Таким образом, вопрос об облигатности или факультативности таксономического состава экологических группировок лишён однозначного ответа, здесь, как и во многих экологических закономерностях важен градиентный принцип. В определённом смысле это размывает границы экологических группировок. Однако, то, что экологические группировки гидробионтов не состоят из строго адаптированных к определённым условиям видов, отнюдь, не является причиной ставить под сомнение реальность их существования [35].

Экологические группировки являются специфической для гидросферы формой организации живого. Если экоморфа – понятие и явление общебиологическое (нет ни одного организма, который бы не принадлежал к какому-то таксону и не представлял собой какую-то экоморфу), то экологическая группировка – понятие гидробиологическое, поскольку является результатом взаимодействия специфических условий среды в гидросфере и комплекса адаптаций гидробионтов к этим условиям.

Эволюция экологических группировок. Говорить об эволюции группировок можно в нескольких аспектах. Во-первых, изменялся в течение длительного времени состав группировок, как таксономически, так и в плане состава экоморф, ценоэкоморф и жизненных форм. В целом, в эволюционном времени можно говорить, видимо, об усложнении их как систем. Второй аспект – это взаимная эволюция группировок и связь между ними. Можно так поставить вопрос: какая группировка «более древняя» и могли ли быть более "молодые» производными от более «старых»? Важным вопросом также является вопрос о роли антропогенного влияния на современное глобальное изменение экологических группировок. Эволюция гидросферы и её населения – это не только эволюция отдельных видов, изменения экосистем, но и эволюционные изменения экологических группировок гидробионтов.

Достаточно развёрнутую концепцию становления одной из группировок – перифитона («биообрастания») представляет А. И. Раилкин [28]. Ещё предбиологическая, химическая эволюция протекала более интенсивно на разделах фаз – на границах вода - атмосфера, в поверхностной пленке и морской пене, на границе твёрдый субстрат - вода. Таким образом, перифитон и нейстон были самыми первыми группировками гидробионтов (и единственными в биосфере). В доказательство этого положения А. И. Раилкин приводит данные о том, что начальной стадией предформирования сообщества перифитона является адсорбция молекул и ионов на твёрдом субстрате, а уже затем – оседание и прикрепление прокариотических организмов. Он выделяет 4 стадии эволюции перифитона. На первой – вся жизнь морского дна была представлена только обрастанием, поскольку единственным биотопом были различные минеральные твёрдые поверхности. (Это представляется маловероятным, поскольку процессы выветривания, формирования осадков разного фракционного состава происходили ещё задолго до биотической эволюции). Преобладали, вероятно, подвижные формы гидробионтов, однако, в условиях, где менее высоки гидродинамические нагрузки, формировались и прикреплённые формы. Рыхлые грунты появились позже твёрдых, 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 же автор полагает нужным сделать важное замечание о том, что «в это время детрит становится полноправным компонентом водной толщи». Это должно означать, что уже появилось достаточное количество органического вещества, а также то, что появился новый масштабный субстрат для развития микроперифитона – поверхность частиц детрита. Третий этап эволюции перифитона связан с появлением крупных форм многоклеточных организмов, которые не только стали новым компонентом его сообществ, но сами стали субстратом для более мелких форм, то есть сформировалась биогенная перифиталь. Далее «начинается длительная эволюция эпибиотических, а через них – симбиотических и паразитических отношений между организмами». Между сообществами перифитона и бентоса осуществляется обмен расселительными стадиями через планктон, в котором формируется мероланктон – временные стадии контуробионтов.

Новым фактором эволюции биообрастания, по А. И. Раилкину, становится появление в гидросфере поверхностей антропогенного характера и экспоненциальный рост их площади. Таким образом, согласно концепции этого автора, перифитон эволюционно был «родоначальником» всех группировок.

Кроме того, что в эволюционном времени экологические группировки включали различные виды гидробионтов, они пополнялись различными экоморфами и жизненными формами. Определённое увеличение их разнообразия, усложнение организации неизбежно отражались на структуре сообществ той или иной группировки, в частности, пространственной структуре.

Как наиболее важную характеристику эволюции группировок на твёрдых поверхностях И. В. Довгаль рассматривает изменение пространственной структуры сообществ: «оправданным является представление о том, что сообщества как таковые не эволюционируют. Допустимо рассматривать процесс формирования подобных сообществ в историческом аспекте как процесс эволюции их пространственной структуры.» [12, с. 12]. В отличие от А. И. Раилкина, он считает, что некоторые из прокариот «перешли к прикреплённому образу жизни, не требующему адаптаций к парению в толще воды» (с. 13). Мелкие прокариоты оказались в пределах пограничного присубстратного слоя, где питательные вещества можно было получать только за счёт молекулярной диффузии. Следующая стадия связана с появлением прокариотных или эукариотных форм, которые могли выйти за пределы погранслоя за счёт стебельков, слизистых тяжей и т.п. Структура становится трёхмерной и ярусной. Третий этап связан с появлением метазойных крупных форм, пространственная структура ещё более усложняется, в сообществах вы-ражена не только ярусность, но и стратификация. Характер обтекания субстрата, заселённого макроформами, значительно усложняется.

Планктон континентальных вод, как полагал В. И. Жадин, свое происхождение ведёт от дрифта бентических форм [14]. Таким образом, им рассматривается возможность независимого происхождения и формирования экологических группировок в галосфере и континентальных водах. Необоснованность такой точки зрения очевидна. Не вызывает сомнения, что экологические группировки в континентальных водах, целостные биоценозы обладают значительной специфичностью, имеют свои особенности генезиса, тем не менее, общая система экологических группировок едина для всей гидросферы. Если принять гипотезу «солевых пульсаций», согласно которой жизнь в прибрежноморских континентальных водоёмах формировалась в условиях переменной солености, и то, что «большинство форм, перешедших в пресные водоёмы, рассматриваются как реликты, остатки фауны прибрежного морского водоёма» [19, с. 230] , то очевидна связь экологических группировок галосферы и континентальных вод. Гораздо более сложно про-

исходила интеграция в группировки гидробионтов наземных атмобионтных форм, тем не менее, и они заняли своё место не только в инбентосе, как некоем аналоге почвы, но и планктоне.

В настоящее время отсутствуют прямые палеонтологические данные о последовательном формировании экологических группировок. Мало вероятно, что они появятся вообще. Скорее всего, биотическая эволюция уже на самых ранних этапах происходила в гидросфере, где её глобальные биотопы – нейсталь, пелагиаль, бенталь и перифиталь – существовали и принципиально, а не в частных деталях, не отличались от современных. В силу этого, и экологические группировки в геологическом и макроэволюционном времени появились и начали формироваться одновременно при взаимодействии и взаимном влиянии. Безусловно, отношения и пространственное распространение экологических группировок на начальных стадиях эволюции гидробиосферы (а тогда это было = биосфере) было иным, чем в настоящее время, тем не менее, её общая «биотопическая конструкция» и распределение экологические группировки были сходными. При этом следует принять во внимание точку зрения К. В. Беклемишева, что «жизнь в планктоне не даёт такой возможности для прогрессивной эволюции, какие даёт жизнь на дне: первичные планктонные формы в качестве высшего известного нам этапа имеют всего лишь организацию гребневиков» [6, с. 221]. То есть, эволюционные судьбы группировок были различными. Экологические группировки существовали с самого зарождения жизни в водной среде.

Вопрос о первичности той или иной экологической группировки, по всей видимости, лишён необходимой корректности. В любом случае он должен решаться двояко: с точки зрения биотопического становления, развития биосферы, и с точки зрения закономерностей биологической генетической и экоморфной эволюции, дивергентных и конвергентных процессов в развитии жизни. Нет достаточных оснований полагать, что одни группировки были в целом предшественниками других, однако в разных условиях, различных типах водоёмов существовали условия для большего или меньшего развития тех или других.

Заключение. Экологическая группировка гидробионтов является специфической формой организации живого в гидросфере и представляет собой совокупность организмов, имеющих комплексы конвергентных адаптаций к условиям в биотопах высокого порядка (глобальных биотопах). Они включают различные экоморфы и жизненные формы организмов, многие из которых являются сходными или общими для разных экологических группировок. Организмы некоторых таксонов обитают в самых разнообразных условиях и могут быть включёнными в различные группировки, однако комплексы их адаптаций не бывают абсолютно универсальными; организмы (и их онтогенетические стадии) всегда более адаптированы к определённому комплексу условий среды. Концепция экологической группировки гидробионтов, наряду с концепцией живого вещества в гидросфере и концепцией гидробиома является одной из ключевых в гидробиологии.

1. *Айзатуллин Т. А., Лебедев В. Л., Хайлов К. М.* Океан. Активные поверхности и жизнь. – Л.: Гидрометеоиздат, 1979. – 192 с.
2. *Алеев Ю. Г.* О биогидродинамических различиях планктона и нектона // Зоол. журн. – 1972. – **51**, вып.1. – С. 5 – 12.
3. *Алеев Ю.Г.* Нектон. – К.: Наук. думка, 1976.-391 с
4. *Алеев Ю. Г.* Экоморфология. – Киев: Наук. думка, 1986. – 423с.
5. *Алеев Ю. Г.* Топологические категории и экоморфы гидробионтов // Гидробиол. журн. – 1990.- **26**, №1.- С. 3 - 7
6. *Беклемишев К. В*. О возможных и осуществленных направлениях эволюции беспозвоночных // Журн. общ. биол.- 1974. - **35,** № 2.- С. 209 - 222.
7. *Бенинг А. Л.* К изучению придонной жизни реки Волги // Монографии Волжской биологической станции. – Саратов, 1924. - 398 с.

8. *Винберг Г. Г.* Гидробиология // История биологии (с начала XX века до наших дней). - М.: Наука, 1975. - С. 231 - 248.
9. *Винберг Г. Г.* Гидробиология как экологическая наука. // Гидробиол. журн. -1977. - **13**, № 5. - С. 5 - 15.
10. *Герд С. В.* Биоценозы бентоса больших озер Карелии. - Петрозаводск: Изд-во Карело-Финского гос. ун-та, 1949. - 197 с.
11. *Гладышев М. И., Малышевский К. Г.* О понятии «нейстон» // Гидробиол. журн. - 1982. - **18**, №3. - С. 19 - 23.
12. *Довгаль И. В*. Гидродинамические факторы эволюции пространственной структуры сообществ обрастания // Палентол. журн. - 1998. - № 6. - С. 12 – 15.
13. *Дуплаков С. Н.* Материалы к изучению перифитона //Тр. Лимнологической станции в Косине. – 1933. – Вып.16. – С.3 - 160.
14. *Жадин В. И.* Общие вопросы, основные понятия и задачи гидробиологии // Жизнь пресных вод СССР.- М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. - Т. 3 / под ред. Е. Н. Павловского, В. И. Жадина. - С. 7 – 112.
15. *Зайцев Ю. П*. Морская нейстонология. - Киев: Наук. думка, 1970. - 264 с.
16. *Зайцев Ю. П.* Контуробионты в мониторинге океана // Комплексный глобальный мониторинг Мирового океана. Тр. Междунар. симпоз. т. 2, Л.: Гидрометеоиздат. - 1985. - С. 76 - 83.
17. *Зернов С. А*. Общая гидробиология. - М.-Л.: Изд-во АН СССР,1949. – 587 с.
18. *Зимбалевская Л. Н*. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ (экологический очерк). - Киев.: Наук. думка, 1981. – 216 с.
19. *Кауфман З. С*. Происхождение биоты пресноводных водоёмов. - Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2005. - 260 с.
20. *Кашкаров Д. Н*. Среда и сообщество (Основы синэкологии). – М.: Госмедиздат, 1933. - 244 с.
21. *Киселев И. А.* Планктон морей и континентальных водоёмов. Т.1. Вводные и общие вопросы планктологии.- Л.: Наука, 1969. – 658 с.
22. *Лысенко М. Л.* Состав и физико-механические свойства грунтов. - М.: Недра, 1980. - 272 с.
23. *Макаревич Т. А*. Вклад перифитона в суммарную первичную продукцию пресноводных экосистем // Вестн. Тюменск. ун-та. - 2005. - № 5.- С. 77 - 86.
24. *Мощенко А. В* Роль микромасштабной турбулентности в распределении и изменчивости бентосных животных. - Владивосток: Дальнаука, 2006. - 321 с.
25. *Протасов А. А.* Пресноводный перифитон. - Киев: Наук. думка, 1994. - 307 с.
26. *Протасов А. А.*. Ценоэкоморфная структура сообществ перифитона // Гидробиол. журн. - 1994.- **30**, № 1.-С. 10 - 19.
27. *Протасов А. А.*. Старые и новые проблемы исследования перифитона // Биология внутренних вод.- 2005. - № 3. - С. 3 - 11.
28. *Раилкин А. И.* Процессы колонизации и защита от биообрастания. - СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского гос. ун-та, 1998. - 272 с.
29. *Раилкин А. И.* Бентос, перифитон и классификация экологических группировок // Вестник СПбГУ. Сер.3. -1998. - Вып.3, № 17. - С. 10 – 12.
30. *Савилов А. И.* Плейстон Тихого океана // Тихий океан. Биология Тихого океана. кн.2. Глубоководная донная фауна. Плейстон. - М.: Наука, 1969. - С. 264 - 349.
31. *Свешников В. А., Алигаджиев М. М.* Жизненные формы беспозвоночных мезобентоса Каспийского моря // Докл. АН СССР. - 1986. - **286**, № 2. - С. 482 - 486.
32. *Свешников В. А.*., *Оленин С. Н.* Жизненные формы беспозвоночных мезобентоса Балтийского моря // Докл. АН СССР. - 1988. - **301**, № 5. - С. 1273 - 1276.
33. *Серебрякова Т. И.* Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. - **1**.- М.: ВИНИТИ, 1972. - С. 85 - 169.
34. *Скальская И. А*. Зооперифитон водоёмов бассейна Верхней Волги. – Рыбинск, 2002. – 256 с.
35. *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.
36. *Хайлов К. М., Празукин А. В., Ковардаков С. А., Рыгалов В. Е*. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей. - Киев: Наук. думка, 1992. – 280 с.

Поступила 24 ноября 2007 г.

Щодо концепції екологічної угрупованні гідробіонтів. О. О. Протасов. Обговорено основні положення концепції екологічної угрупованні гідробіонтів. Запропоновано їх уточнена класифікація. Обговорено питання щодо взаємозв'язку угруповань, облігатних и факультативних або тимчасових представників угруповань на основі адаптаційного градієнту. Розглянуто питання еволюції екологічних угруповань гідробіонтів.

Ключові слова: екологічні угруповання гідробіонтів**,** бентос, планктон, перифітон, нейстон, гідробіологія, біом, гідросфера

On the concept of ecological groups of hydrobionts. A. A. Protasov. The basic concept dealing with of ecological groups of hydrobionts have been discussed. Their elaborated classification was offered. The question about intercoupling of the groups, obligate and casual or temporary representatives of the groups on base adaptative gradient have been discussed. The possibility of evolution of the hydrobionts' ecological groups have been discussed.

Key words: ecological groups of hydrobionts, benthos, plankton, periphyton, neuston, hydrobiology, biome, hydrosphere