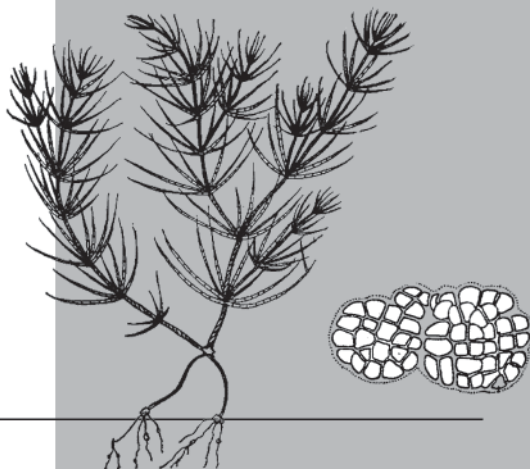
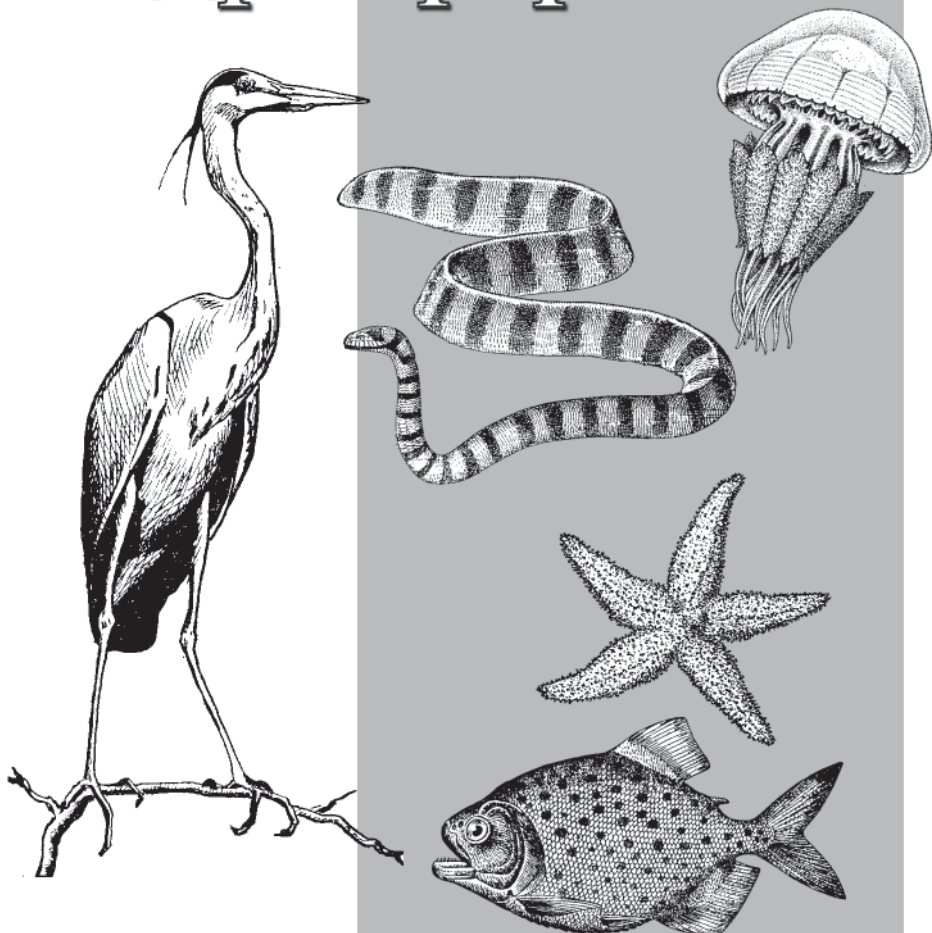


Часть
3



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 фаун, 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.

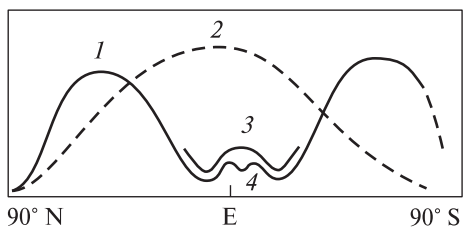


Рис. 3.1. Схема изменений обилия (1) и видового богатства (2) в пелагиали Мирового океана на меридиональном разрезе с севера (N) на юг (S) через экватор (E). Зоны повышения продуктивности в приэкваториальном поясе: восточная часть океана — 3, западная часть — 4 (по Кафанов, Кудряшов, 2000)

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

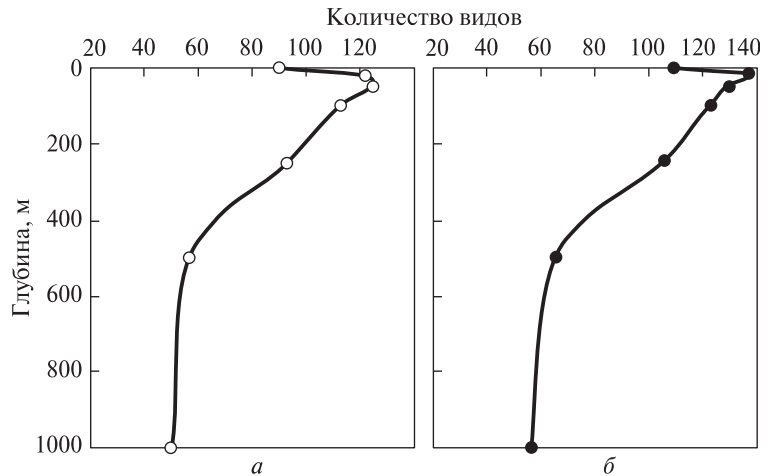


Рис. 3.2. Изменение видового богатства бочоплаво в северной (а) и южной (б) частях озера Байкал с глубиной (по Старобогатов, 1970)

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.

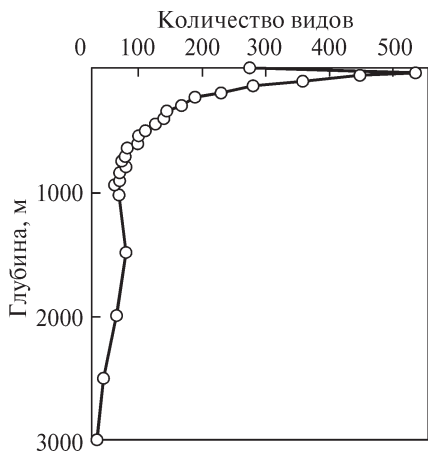


Рис. 3.3. Изменение видового богатства моллюсков с глубиной в северной части Тихого океана (по Кафанов, Кудряшов, 2000)

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

(Procarayota) 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, метанобразующие, 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 lacticum*, *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*, *Sulfobacillus*) 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 аэробные, 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 траустохитриевые 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

ВОДОРΟΣЛИ

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.

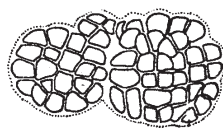
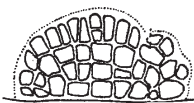
Исследования последнего времени показали (Масюк, Костіков, 2002), что по происхождению водоросли представляют собой гетерогенную группу преимущественно неродственных таксонов, связанных с разными группами лишенных пигментов гетеротрофных организмов, от которых они и произошли. Независимо от своего таксономического 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).

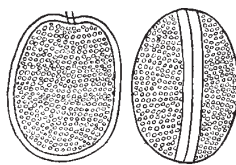
«...вряд ли правильно решать вопрос об уровне обособленности Cyanophyta от Bacteria путем формального подсчета признаков сходства и различия. Правильнее обсуждать его с позиций учения ...о ходе развития жизни на Земле и значимости появления конкретных свойств у организмов для развития всей ее биосферы. 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).

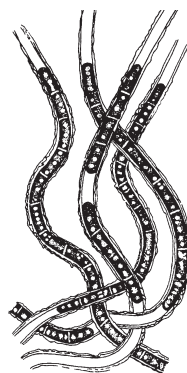
Синезеленые водоросли обычно делятся на три класса²: Chroococcophyceae, Normogoniophyceae, Chamaesiphonophyceae (Водоросли...1989). Известно около 2000 видов синезеленых. В их клетках есть хлорофилл **a**, каротиноиды и особые пигменты фикобилипротеиды, которые обнаружены также у красных водорослей и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



Xenococcus kernerii

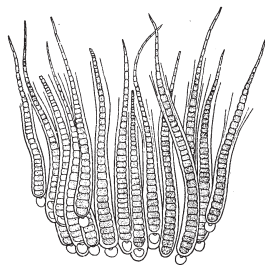


Exuviella compressa

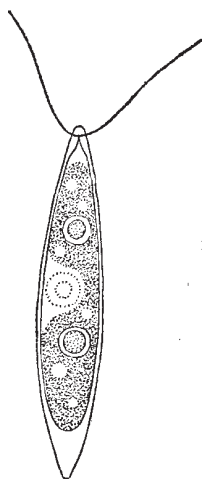


Symploca dubia

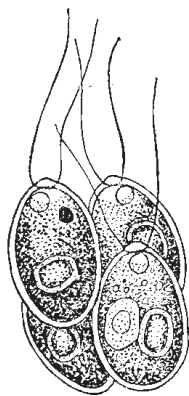
² В некоторых системах признают два первых класса (Algae of Ukraine...2006) или только один (Коваленко, 2009).



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 Еусагуота 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 scherffellii*) или стебельком (*Rhizaster crinoides*).

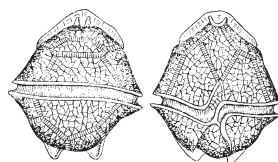
У некоторых золотистых образуются ризоподии, псевдоподии или аксоподии. Первые представляют собой длинные нитевидные образования до 140 мкм длиной, другие — более короткие и толстые. Для золотистых характерно образование цист размером до 20 мкм с толстыми стенками. Обитают преимущественно в пресных водах. 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 диско-видных 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.

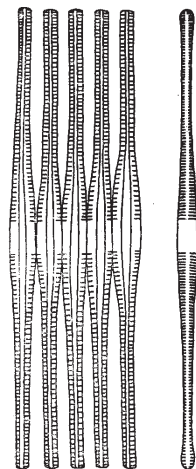
Колонии, как правило, образуются клетками, не способные к самостоятельному движению. Колонии могут быть нитевидными (*Melosira*, *Nitzschia*), лентовидными (*Fragillaria*, *Achnanthes*), веерообразными (*Licmophora*, *Meridion*), зигзагообразными (*Tabellaria*, *Diatoma*), звездчатыми (*Synedra*, *Asterionella*),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

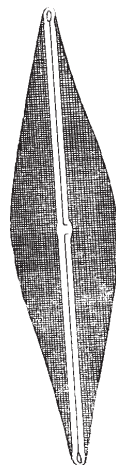
О значении диатомовых водорослей в биосфере свидетельствует и то, что около ¼ мировой первичной продукции, создаваемой растениями, приходится именно на диатомовые (Биол. энциклопедич. словарь, 1986). Значительную биогеохимическую роль диатомовых водорослей определяет их активное участие в круговороте 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).

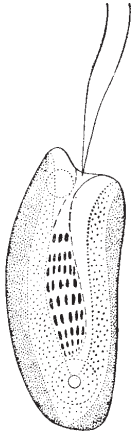


Fragillaria crotonensis



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).

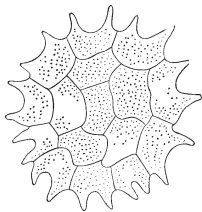
Криптофитовые водоросли (Cryptophyta) объединяют около 200 видов водорослей, в основном пресноводных и солоноватоводных. Размеры клеток около 5—20 мкм. Имеется пара жгутиков. Питаются не только автотрофно, сапрофитно, но и фаготрофно. Большинство криптофитовых обитает в небольших малопроточных водоемах, 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).

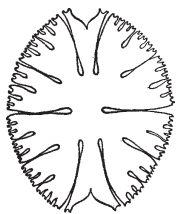
Красные водоросли (Rhodophyta) или багрянки — преимущественно морские растения. В этом отделе около 4000 видов, более 600 родов. В пресных и слабосоленых водоемах обитает немногим более 50 видов. Морские багрянки в большинстве своем — крупные многоклеточные формы, размером порядка сантиметров, десятков 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

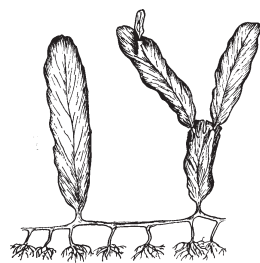


Micrasterias rotata

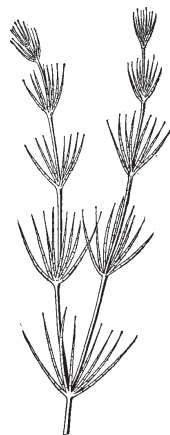
ференциация на вегетативные и генеративные. Водоросли порядков тетраспоровых, хлорококковых, сфероплеевых, хлорелловых, хлоросарциновых представлены в основном микроскопическими неподвижными прикрепленными и неприкрепленными формами. Тетраспоровые, сфероплеевые и хлорококковые — обычные обитатели пресноводных 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



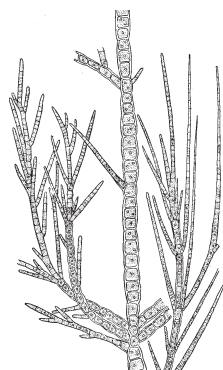
Nitella syncarpa

Таблица 3.3. Видовое богатство и биотопическая приуроченность современных водорослей

Отделы водорослей	Число видов	Море	Континентальные воды
Procaryota			
Суанопхита = Суанопрокарyota	2000	+	+
Eucaryota			
Еугленопхита	900	+	+
Хризопхита	1000	+	
Хантопхита	1600		+
Рафидопхита	20		+
Фаеопхита	1500 (900—1500)	+	
Бацилларioпхита	12000 (25000)	+	+
Динопхита	3000	+	+
Криптопхита	200		+
Глаукоцистопхита	10		+
Родопхита	4000	+	
Хлоропхита	4000	+	+
Стрептопхита	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 запаса 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).

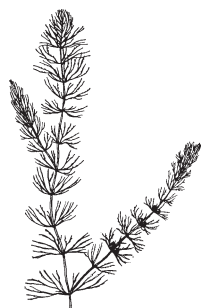
Заросли нимфейных на мелководьях водоемов бывают очень плотными, плавающие листья иногда полностью покрывают поверхность воды, что значительно снижает подводную освещенность.

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.

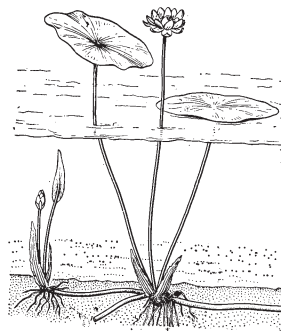
Семейство лотосовых (*Nelumbonaceae*) распространено в тропических и субтропических областях: Индии, Юго-Восточной Азии, на севере Австралии, Дальнем Востоке, в дельте Волги (*Nelumbo nucifera*, лотос орехоносный) и в Новом Свете (*N. lutea*, лотос желтый). Это растение имеет как плавающие, так и поднимающиеся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

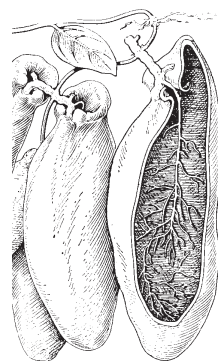
Представители семейства ризофоровых (*Rhizophoraceae*) из родов *Rhizophora*, *Bruguiera*, *Ceriops* и *Kandelia* играют важнейшую роль в формировании мангровых экосистем, поскольку именно эти растения образуют основу зарослей на границе суши и моря в тропиках и субтропиках. Во время высоких приливов 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.

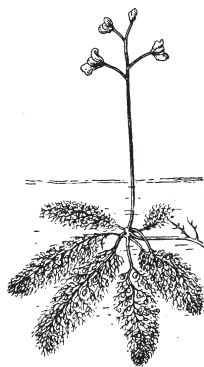
Из подкласса астерид (*Asteridae*) следует упомянуть очень оригинальное растение семейства ластовневых (*Asclepiadaceae*) — дисхидию Раффлеза (*Dischidia rafflesiana*). Эта эпифитная лиана создает своеобразные фитогенные микроводоемы из мешковидных листьев, куда в накапливающуюся в них воду проникают 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 сусактовых 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 Хемп-риха (*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 флета. 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).



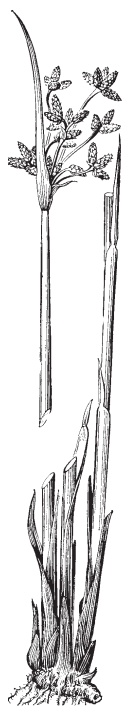
Stratiotes aloides

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 околоводных 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 околоводных, 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

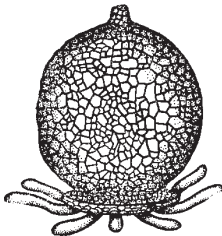
ПРОСТЕЙШИЕ И МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ-ГИДРОБИОНТЫ

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.



Diffflugia sp.

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

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

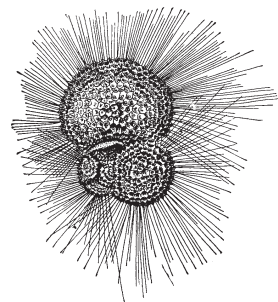
и около 4000 современных видов. Эти простейшие имеют раковину, состоящую из органической основы, пропитанной CaCO_3 , и инкрустированную песчинками, спикулами губок и другими минеральными частицами. Раковины размером от 20 мкм до 5—6 см и у большинства видов пронизаны порами (лат. — *foramen* — отверстие, *foreo* — несю). Сквозь них проходят тонкие ризоподии, которые могут анастомозировать, 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).

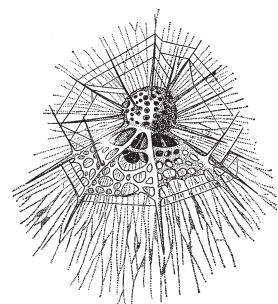
Морских планктических животных Radiolaria размером от 40—50 мкм до 1 мм известно около 8000 видов. Характерная морфологическая (или, скорее, анатомическая) особенность **радиолярий** — наличие внутриклеточного скелета, центральной капсулы. Длинные и тонкие аксоподии создают обширную ловчую сеть. Большинство радиолярий имеет внешний скелет, подчас очень сложной ажурной конструкции. Материалом служит диоксид кремния или сульфат стронция. Внешний скелет, напр. у *Arachnocyclus 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).

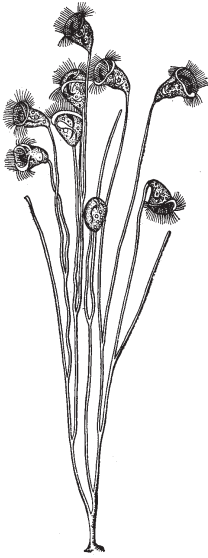


Globigerina bulloides

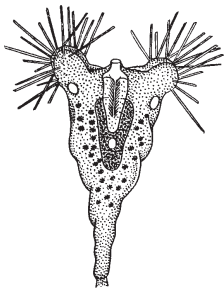


Arachnocyclus circumtexta

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 nubelifera*, 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 неполноты 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 adchaerens*) 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.

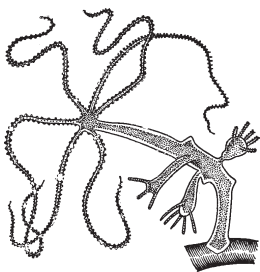
Сферическая, размером 20—40 мкм, бродяжка трихоплакса напоминает гастролу, а после оседания на субстрат — бластулу, более мелкие бродяжки — это скопления клеток без внутренней полости. Обитает трихоплакс на мелководьях тропических морей, однако встречается и в приантарктических водах (Pearse, Pearse,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

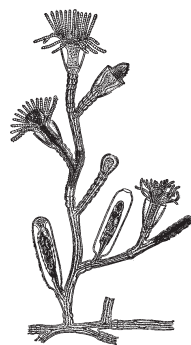
мешка и относятся к настоящим многоклеточным животными (Eumetazoa). В морях и континентальных водоемах обитает свыше 10 000 видов кишечнорастворимых. Основные морфологические типы — полип (у прикрепляющихся видов или стадий) и медуза (у свободноплавающих). Своеобразны формы колоний, в частности организмов, 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*.

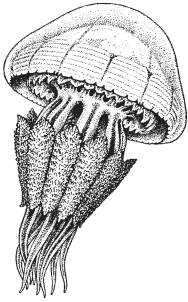
К классу Scyphozoa принадлежат кишечнорастворимые, в большей части своего жизненного цикла представленные медузоидными формами. От гидромедуз они отличаются отсутствием паруса — своеобразной перепонки вдоль внутреннего края колокола, и большими размерами. Колокол выполняет функцию «парашюта» и специфического 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.

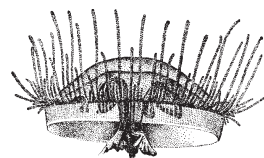
В субтропических зонах океанов широко распространены *Physalia* из Siphonophora и *Veleva* и *Porpita* из Chondrophora. Эти хищные животные, благодаря характерной конструкции пневматофора в виде паруса, могут довольно быстро перемещаться по поверхности океана. При легком ветре (2—3 м/с) *Veleva* может 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.

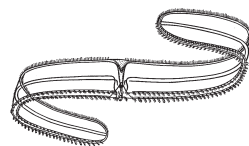
При всем многообразии, кишечнополостные в целом анатомически довольно сходные и просто устроенные организмы. Их разнообразие основано на дифференциации прикрепленных и подвижных форм, а также развитой в некоторых таксонах колониальности. Будучи одними из древнейших морских животных, кишечнополостные 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 leidyi*. 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 гребневики — 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).

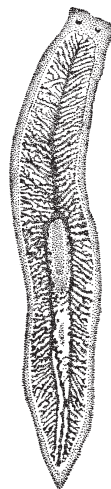


Craspedacusta sowerbii



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 Priapulida обитают на дне океанов. При размерах от нескольких миллиметров до 10—15 см они охотятся на мелких беспозвоночных (полихет, голотурий, офиур и т.п.).

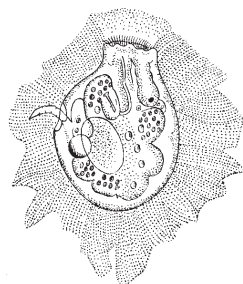
Бентосными морскими животными являются также **киноринхи** (Kinorhyncha). Питаются они детритом и одноклеточными водорослями.

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.

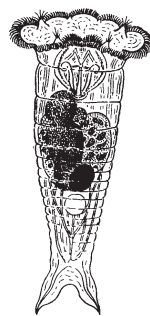
Коловратки распространены во всех пресных водоемах (более 2000 видов), а также в прибрежье морей (более 100 видов). Способность некоторых видов (*Phylodina roseola*) находиться долгое время в высохшем криптоическом состоянии позволяет им заселять эфемерные водоемы. Пелофильные коловратки (*Encentrum 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



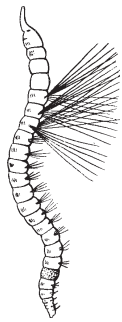
Tetramastix opoliensis



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 Sabellidae, 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.

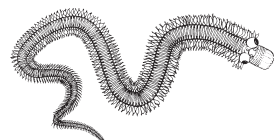
Сходный с эхиуридами образ жизни ведут и **сипункулиды** (тип Sipunculida), которые обитают в морях и океанах до глубин 5000 м. Червеобразной формы, тело без признаков метамерии, ротовое отверстие находится на конце длинного хобота. Личинки сипункулид ведут планктонный образ жизни, что обеспечивает их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

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



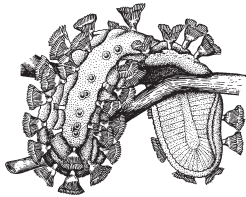
Serpula sp.



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.

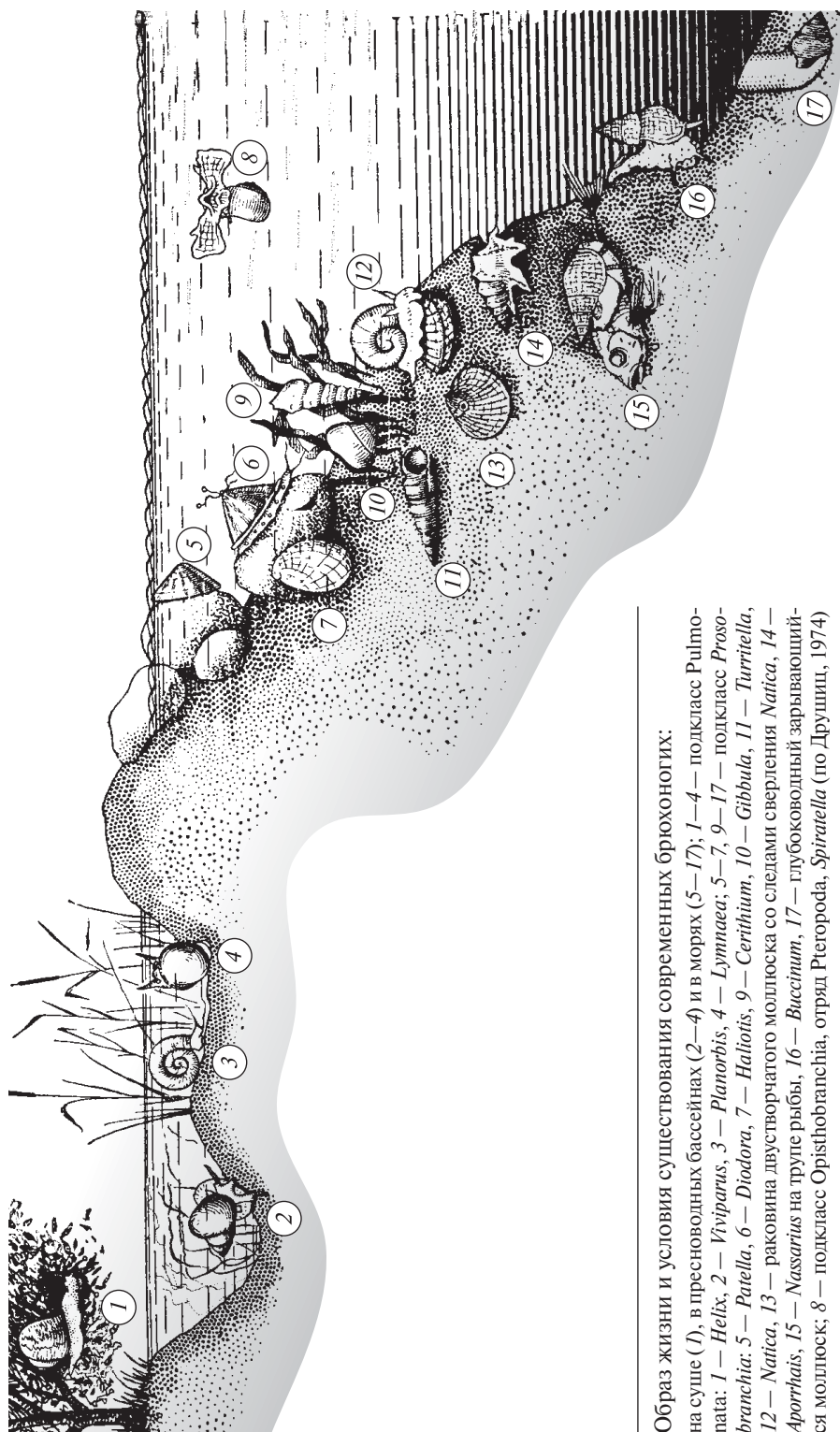
Огромное таксономическое разнообразие (по разным оценкам, более 115—130 тысяч ныне живущих видов и около 45 000 ископаемых) **моллюсков** (тип Mollusca) или мягкотелых базируется на относительно небольшом числе морфологических вариаций. Наиболее широко распространены классы: панцирные или хитоны, беспанцирные,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

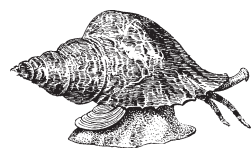
на суше (1), в пресноводных бассейнах (2—4) и в морях (5—17); 1—4 — подкласс Pulmonata: 1 — *Helix*, 2 — *Viviparus*, 3 — *Planorbis*, 4 — *Lymnaea*; 5—7, 9—17 — подкласс Prosobranchia: 5 — *Patella*, 6 — *Diodora*, 7 — *Haliotis*, 9 — *Cerithium*, 10 — *Gibbula*, 11 — *Turritella*, 12 — *Natica*, 13 — 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.

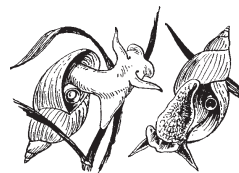
Брюхоногие (Gastropoda) — наиболее многочисленный класс моллюсков: около 90 000 современных видов. Это единственный класс, представители которого обитают не только в воде, но и на суше. В отличие от остальных моллюсков, тело брюхоногих асимметрично. У большинства брюхоногих имеется известковая раковина, 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.

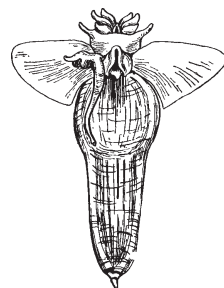
Таким образом, брюхоногие приспособились к обитанию на поверхности субстрата, в водной толще, на разделе атмосфера-вода (моллюск *Jantina*, который плавает на поверхности, строя поплавок из пузырящейся слизи), мало их в толще грунта.



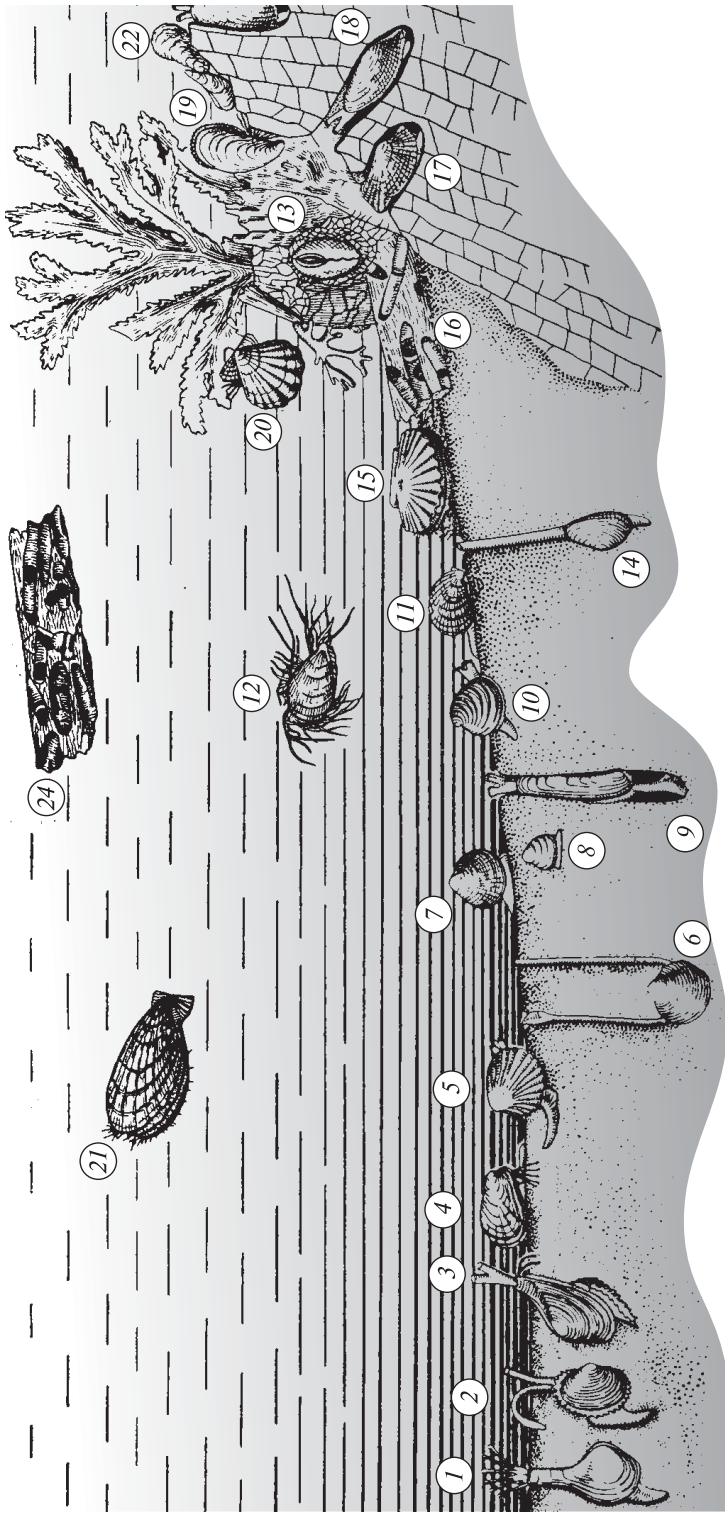
Tritonium sp.



Limnea stagnalis



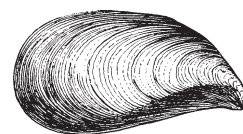
Clione limacina



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).



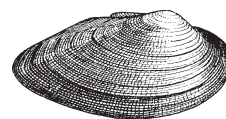
Mytilus edulis

«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).

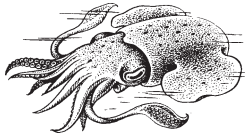
К камнеточцам относятся моллюски семейств *Petricolidae* и *Pholadidae*. Они обитают в мягких породах (ракушечник, сланец, глины), а также могут повреждать раковины других моллюсков (Гаевская, 2006). Фильтрационная деятельность двустворчатых моллюсков является существенным элементом системы самоочистки 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.

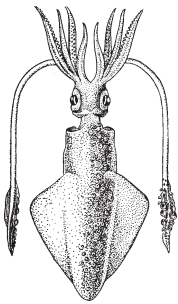
Головоногие моллюски (класс *Cephalopoda*) — исключительно морские животные, насчитывают более 700 современных видов (Несис, 2004). Занимают разнообразные местообитания. Выделяется несколько морфологически хорошо различимых отрядов: наутилусы, каракатицы, кальмары, осьминоги. Первый, очень богатый в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



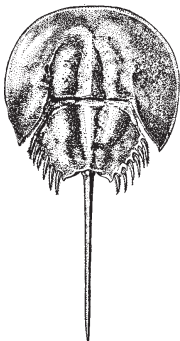
Unio tumidus



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 гидроэктоблический (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 *Vampiremorph*, 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.

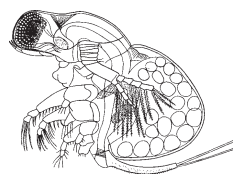
Из паукообразных (Arachnida) немногие связаны в своей жизнедеятельности с водной средой. Хорошо известен паук серебрянка *Argyroneta aquatica*, строящий из паутины подводный воздушный колокол. К числу широко распространенных обитателей водоемов принадлежат водяные клещи Hydracarina — сборная экологическая, 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*.

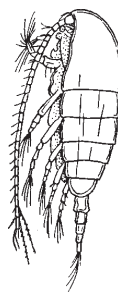
Усоногие ракообразные (подкласс Cerigipedia) напротив — обитатели соленых и редко солоноватых вод. Морские желуди (*Balanus*, *Chtamalus*) и морские уточки *Lepas* ведут прикрепленный образ жизни. Морские желуди имеют мощную известковую раковину, домик, состоящий из нескольких неподвижных и подвижных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



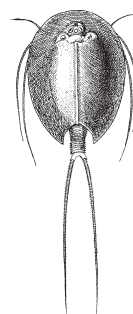
Polyphemus pediculus



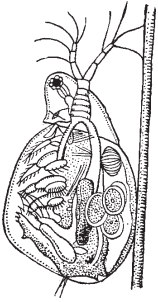
Bythotrephes longimanus



Calanus finmarchicus



Triops cancriformes

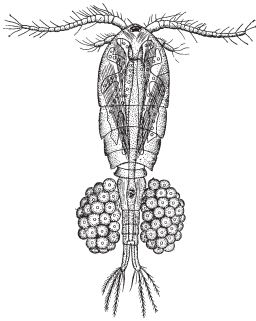


Simocephalus vetulus

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.

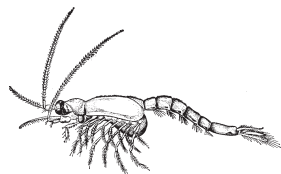
Широко распространены ракушковые раки (класс Ostracoda). Зона обитания большинства из них — придонные слои воды, поверхность грунта, есть и закапывающиеся формы. Питаются водорослями, детритом, некоторые виды — хищники.

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 Суамиды 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).

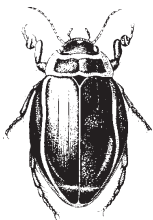
«В целом свыше 90 % видов всех насекомых в тот или иной период своей жизни обязательно связаны с водой или почвой как средами обитания и, следовательно, являются частью или полностью водными или почвенными организмами. Поэтому среди насекомых чисто наземные формы составляют, как это ни кажется необычным,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

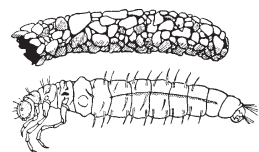
эпинея стали на поверхности воды, передвигаясь по поверхностной пленке. Они широко распространены в небольших пресных водоемах, однако встречаются и морские, даже океанические формы (*Halobates*). Дышат обитающие в воде клопы атмосферным воздухом, подымаясь к поверхности.

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.

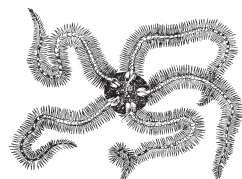
«Из всех новых форм животных, открытых в гидротермальных сообществах, большой трубчатый «червь», названный в 1981 г. Riftia pachyptila, является сегодня наиболее известным. Его длина может превышать 1,5 м. По биомассе эта погонофора во много раз превосходит все другие виды гидротермальных сообществ. 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).



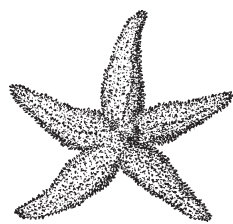
Hygrosoma luculentum

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 «фронт» 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 шупалец — 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 особью 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 (Aspasia) — 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.

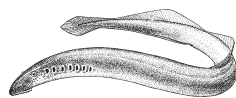
Круглоротые (класс Cyclostomata) — немногочисленная в настоящее время группа бесчелюстных позвоночных. Око-



Ascidia mentula



Salpa fusiformes



Lampetra japonica

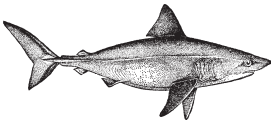
ло 10 видов миксин обитают в Северной Атлантике, в прибрежных водах Дальнего Востока, Южной Америки и Африки. Миноги, проходные пресноводные организмы, широко распространены в континентальных водах Северного полушария, на юге Южно-Американского субконтинента и в Австралии. И миксины, и миноги по типу 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 *Muxine glutinosa* и минога *Petromyson 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.

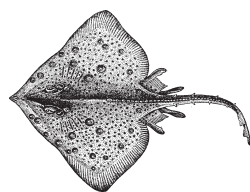
Хрящевые рыбы имеют хрящевой, иногда частично обызвествленный скелет, покрытый плакоидной чешуей или голой кожей, с 5—7 парами жаберных щелей. Из 730 видов хрящевых рыб большинство обитает в море. К хрящевым относятся акулы, скаты и химеры.

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.

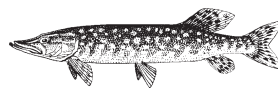


Raja clavata

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.

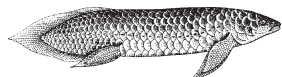
Костные рыбы имеют скелет, состоящий из костной ткани, костную чешую, плавательный пузырь, у них наружное оплодотворение. Костные рыбы, которых насчитывается около 20 000 видов, населяют практически все типы водоемов при очень широком спектре адаптаций. Очень велик диапазон размеров — от 0,7—1 см до 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.

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



Esox lucius

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



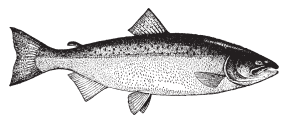
Neoceratodus forsteri

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.

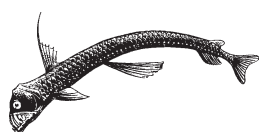
Для костистых рыб (Teleostei) характерен полностью костный скелет, отсутствие спирального клапана в кишечнике, наличие луковицы аорты, костная чешуя, плавательный пузырь (у большинства). Значительное богатство видов базируется на морфологических вариациях довольно сходной конструкции тела.

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*).

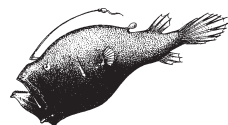
Выделяют около 10 типов формы тела рыб, связанных с образом жизни, характером перемещения: стреловидный тип (сарган), торпедовидный (скумбрия, тунец), змеевидный (угорь), плоский (скат) и др. (Никольский, 1974). В более общем виде можно выделить рыб, у которых роль движителя выполняет хвостовой плавник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



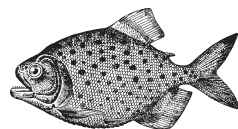
Gastrostomus bairdii



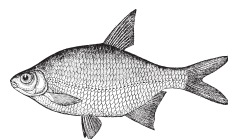
Chaulioides sloanei



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



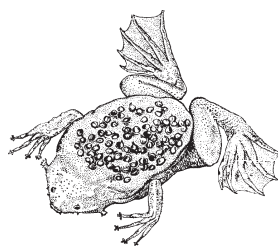
Eureicea bislineata

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 атмобионты, 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 атмобионтному 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.



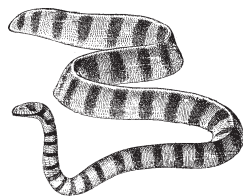
Pipa pipa

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.

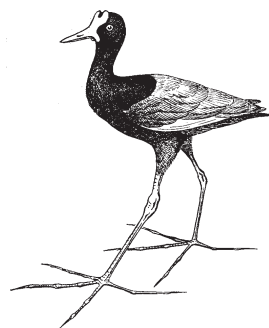
Среди птиц (класс *Aves*) многие в своей жизни связаны с водной средой, однако полностью отсутствуют (и отсутствовали, вероятно, в прошлые эпохи) формы, постоянно обитающие в воде. В целом, класс птиц очень однороден по морфологии, отличия связаны со строением клюва, задних конечностей, некоторых элементов 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.

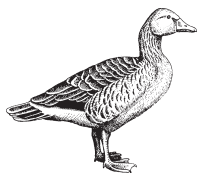
Образ жизни птиц, в частности водных, использовался и для таксономической систематики. Так, Р. Ферхейн в 1961 г. предложил классификацию птиц, где в классе *Aves* выделял



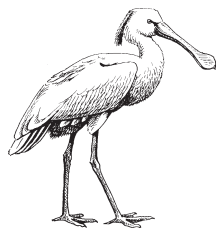
Ardea cinerea



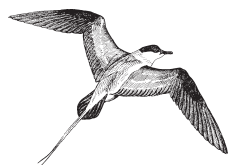
Jacana jacana



Anser anser



Platalea leucorodia



Stercorarius longicaudatus



Rinchorops flavirostris



Anhinga anhinga

надотряд Hydroornithes — водные птицы, куда относил пингвинов, трубконосых, чистиковых; надотряд озерных, околородных Limnornithes (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.

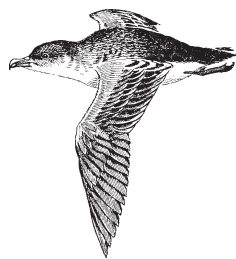
Альбатросы *Diomedea*, крупные птицы с размахом крыльев 3—4 м, добывают пищу только с поверхности моря (рыба, беспозвоночные). Некоторые буревестники из сем. *Procellariidae* могут нырять с лёта, а ныряющие буревестники *Pelecanoides* ныряют как с лёта, так и с поверхности воды, перемещаясь под водой 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 частичковых *Lari* 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.

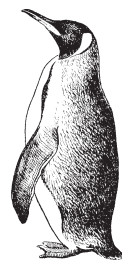
В первую очередь к этой группе следует отнести пингвинов. Они плохо передвигаются по суше с помощью задних (скорее нижних) конечностей, не летают. Передние конечности представляют собой ласты, прекрасно приспособленные для плавания и управления движением под водой. Ныряют до глубины несколько десятков 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.

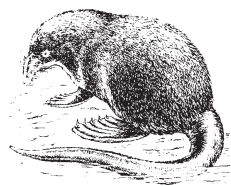
Наземно-водные или околотовные млекопитающие довольно разнообразны. Представитель яйцекладущих — утконос (*Ornithorhynchus anatinus*) и представитель насекомоядных — выхухоль (*Desmana moschata*) питаются донными беспозвоночными.

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 (Миرون, 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-

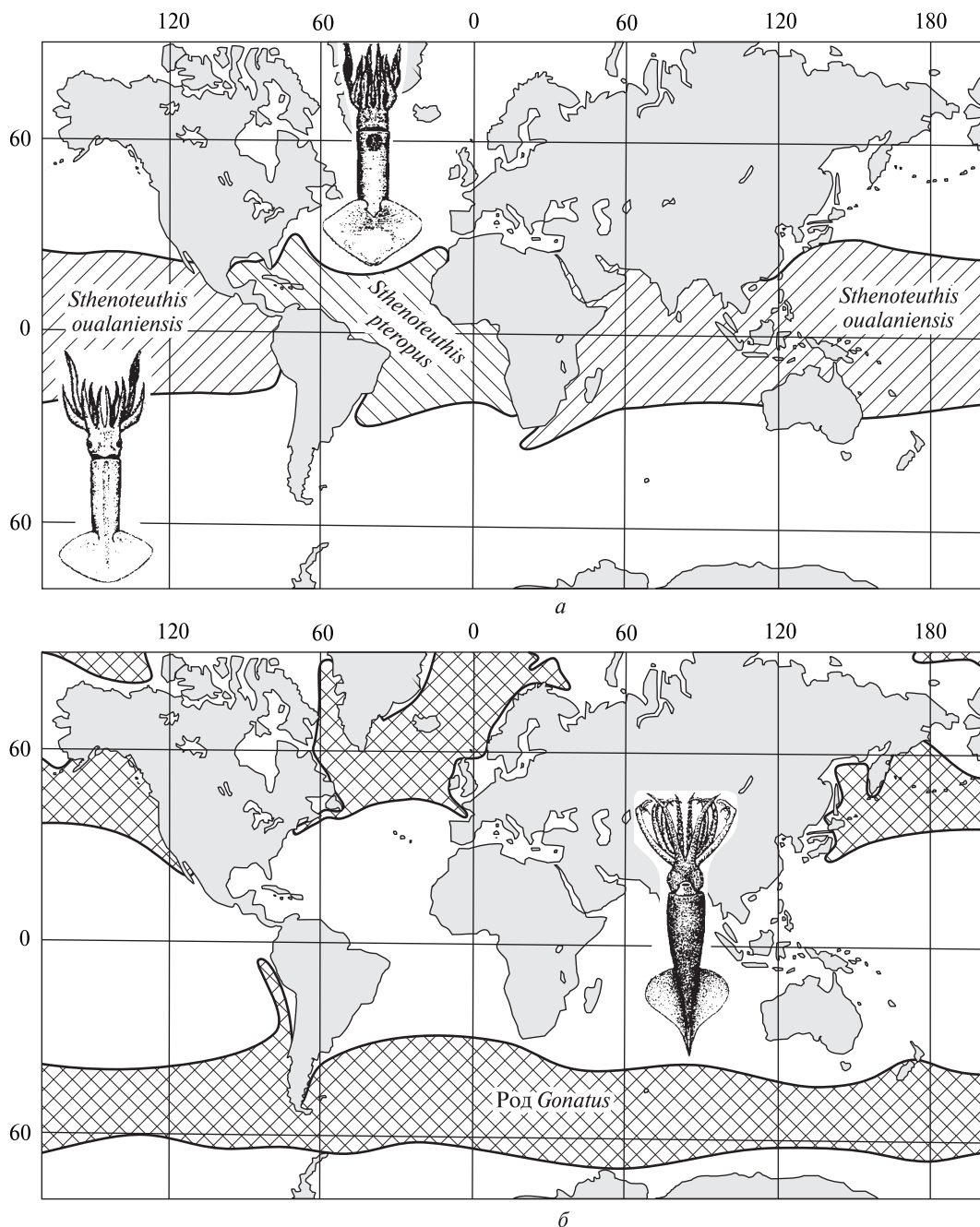


Рис. 3.4. Ареалы узкотропических видов кальмаров рода *Sthenoteuthis*: *S. pteropus* (Атлантика) и *S. oualaniensis* в Индо-Пацифике (а), внетропическое распространение рода *Gonatus* (б) (по Несис, 2004)

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

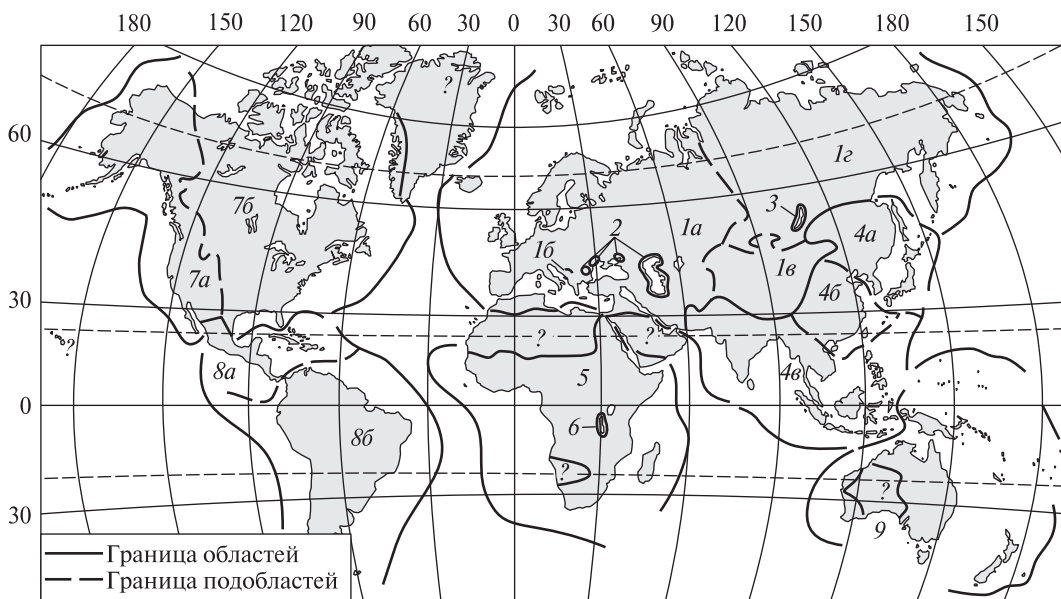


Рис. 3.6. Зоогеографические области фауны континентальных водоемов Земного шара (по Старобогатов, 1970):

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 — Амуро-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-

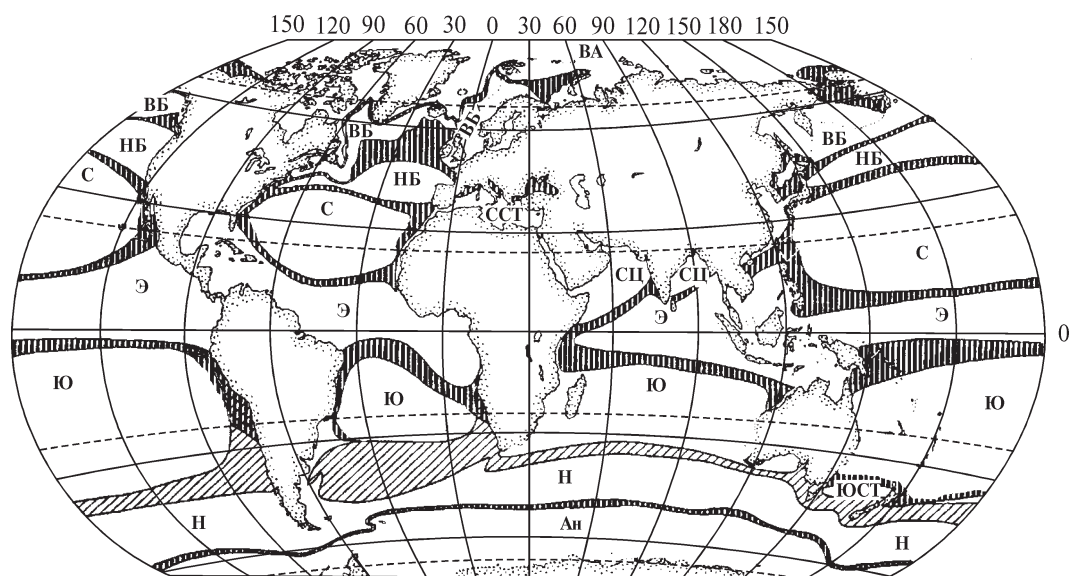


Рис. 3.7. Широтные зоны пелагиали Мирового океана (по Кафанов, Кудряшов, 2000, с изменениями):

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-

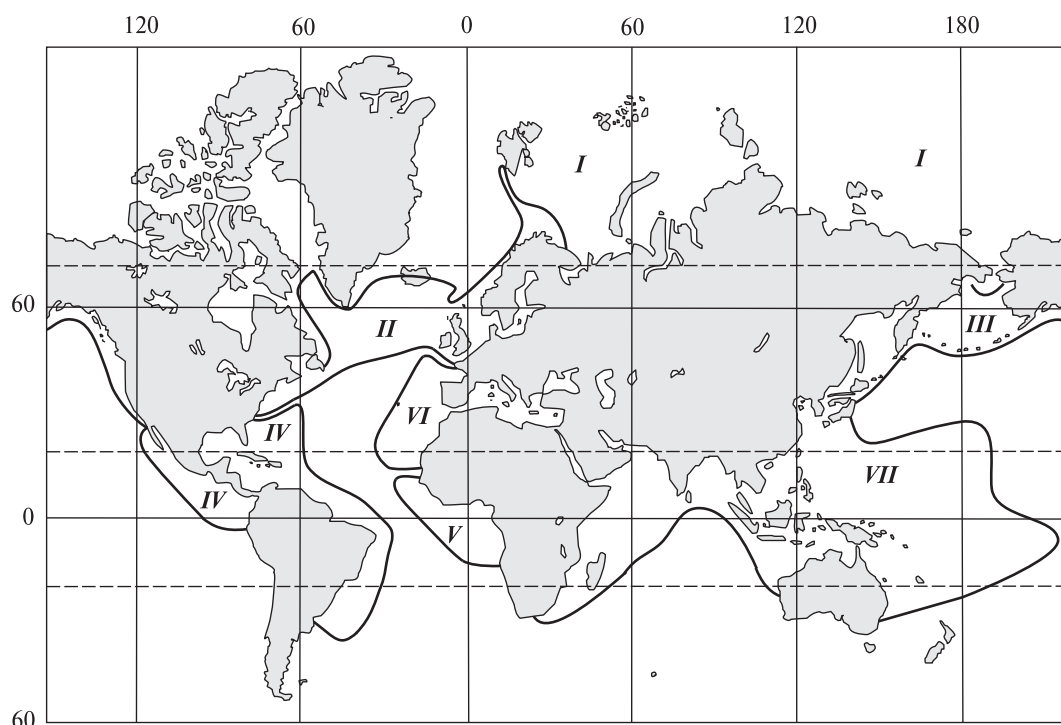


Рис. 3.8. Схема зоогеографического районирования материкового шельфа океана (по Кафанов, Кудряшов, 2000, с изменениями):

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-

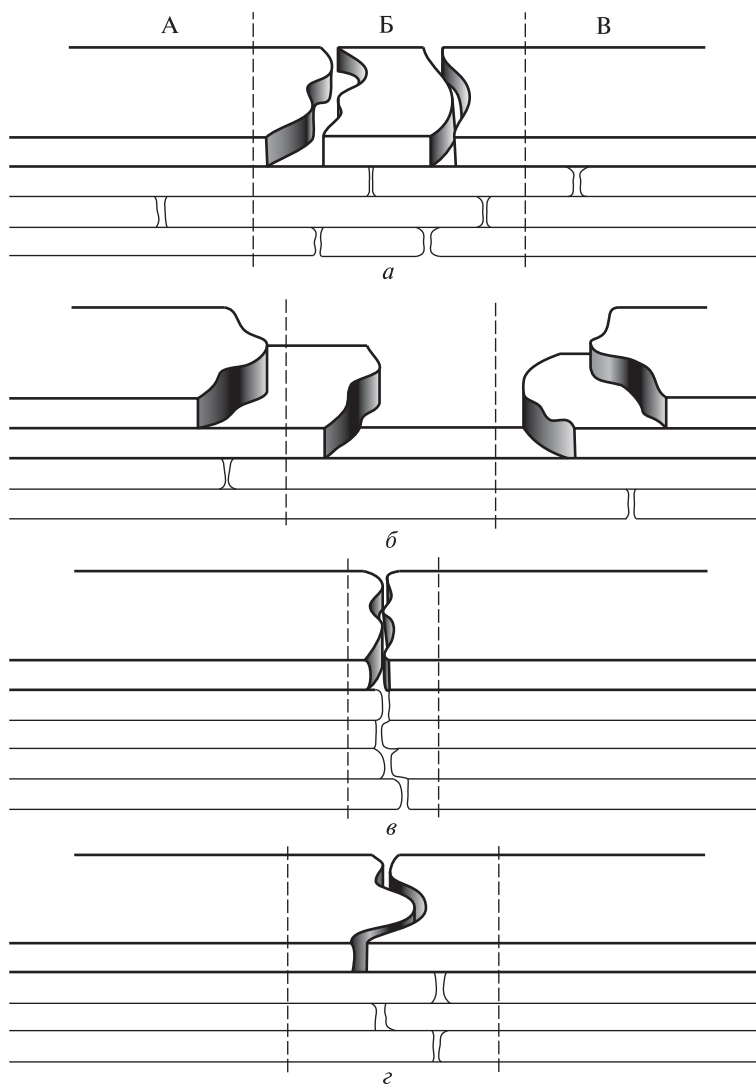


Рис. 3.9. Гипотезы (модели) видового богатства в пограничных областях (пояснения в тексте)

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.