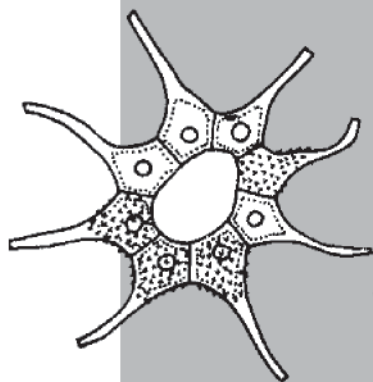
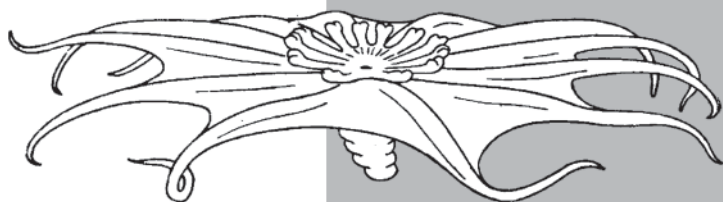
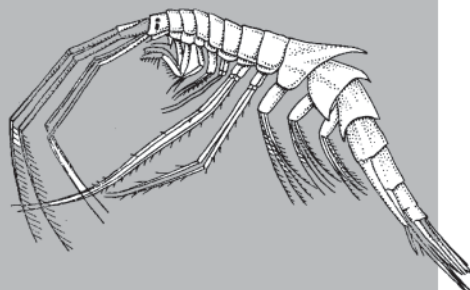
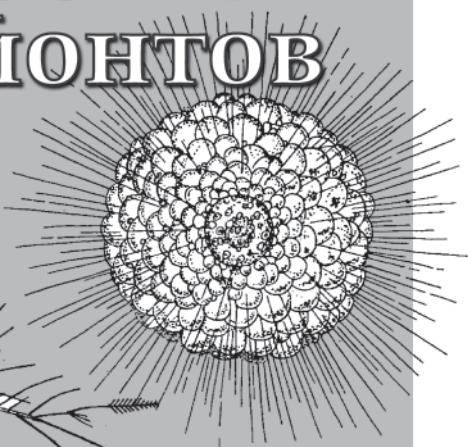
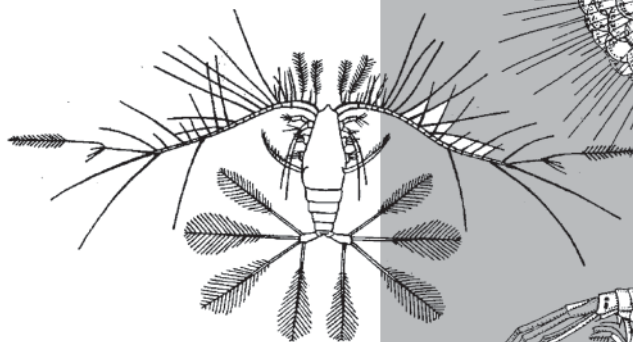


Часть
6



Экотопические
группировки
гидробионтов



*Четкое определение и выяснение
сути таких понятий, как планктон,
бентос и т.п. представляет
отнюдь не формальный интерес,
поскольку от уровня наших знаний
в этой области во многом
зависит возможность выявления
закономерностей экологической
дивергенции гидробионтов...*

Алеев, 1990, с. 3

Разнообразие органического мира Земли обычно связывается с принадлежностью организмов к тому или иному виду, роду — таксономической категории, поэтому обособление в конце XIX века В. Гензеном планктона, а затем введение Э. Геккелем понятий «бентос», «нектон» — экологических, а не таксономических группировок, было очень важным шагом к утверждению экологических взглядов в целом. Выделение этих группировок с самого начала основывалось на двух принципах: топическом — обитании организмов в определенной зоне водоема с характерными условиями, и биологическом — сходстве внешнего облика, приспособлений к данным условиям, т.е. они рассматривались как экотопические группировки гидробионтов (ЭГГ).

Совершенно справедливо Ю.Г. Алеев (1990) указывает на два взаимосвязанных процесса в эволюции гидробиоты — экологические дивергенцию и конвергенцию. Первый приводит к формированию *различных* экотопических группировок. Второй процесс сохраняет *целостность* этих группировок, сходство адаптаций на основе как близкородственных организмов, так и далеких генетически. Знания одного только таксономического состава организмов в сообществах явно недостаточно. Различные ЭГГ могут занимать один биотоп (как планктон и нектон занимают один биотоп — водную толщу), поэтому Ю.Г. Алеев (1976) называет их «экологическими изотопами». Следовательно, формирование ЭГГ определяется как характером биотопа, так и комплексами адаптаций гидробионтов.

Биотопическая классификация гидросферы от общего к частному (табл. 6.1) выделяет крупные биотопические единицы — контурные и внутренние топические зоны (Зайцев, 1985). Контурные биотопы (на разделе сред) и местообитания в относительно сплошной среде являются самыми крупными топическими единицами гидросферы. Внутри них выделяют глобальные биотопы экологических группировок¹.

В концепции экологических группировок, предложенной А.Л. Бенингом (1924), подчеркивается биотопическая неоднородность гидросферы и связанное с этим биотопическое разнообразие. Биотопические подразделения обитаемой гидросферы, существенно различающиеся по основным характеристикам условий обитания гидробионтов, существуют в виде бесчисленного множества биотопов в океане, морях, внутренних водах. При всем своем разнообразии, они все же сохраняют основные черты крупных

¹ Хотя экотопические группировки рассматриваются как население глобальных биотопов, название последних происходит от первых. Это нарушает принцип «вмещающее вторично по отношению к вмещаемому», однако оправдано тем, что громоздкая характеристика в левой части таблицы вполне уместно заменена кратким термином.

Таблица 6.1. Биотопическая классификация гидросферы

Водоемы	Биотопы
<i>Контурные</i>	
Раздел вода — атмосфера	Нейсталь
Раздел вода — твердые субстраты различного происхождения	Перифиталь
Раздел вода — донные отложения, рыхлые, пронизанные водой грунты	Бенталь
<i>Внутренние</i>	
Водная толща	Пелагиаль

подразделений. Все обитатели гидросферы дивергентно расходятся по этим типам биотопов и здесь у них конвергентно вырабатываются сходные адаптации. Экоотопическую группировку гидробионтов следует рассматривать как совокупность организмов, населяющую наиболее крупные биотопы в контурных и внутренних областях гидросферы и обладающих рядом сходных адаптаций. Выделение и изучение таких группировок и положило, собственно, начало гидробиологии как самостоятельной науки со своими особыми объектами и предметом исследований (Винберг, 1977).

«Происходит то, что мы видим везде в окружающей природе: развитие определенных сообществ в зависимости от окружающей их в данном месте среды. А так как во всяком водоеме можно различить целый ряд различных по своим свойствам сред — то, следовательно, здесь также всегда можно найти различные по своему составу жизненные сообщества» (Бенинг, 1924, 289).

В соответствии с крупными подразделениями обитаемой гидросферы можно классифицировать и ЭГГ. Такая классификация носит иерархический характер. Самые крупные подразделения гидробиоса — контуробион и пелагиобион. К последнему можно применить термин «эмфибион» (греч. ἐμφύω — внутренний) (Раилкин, 2008). В основе деления на контуробион и эмфибион (табл. 6.2) лежат значительные различия среды обитания гидробионтов на разделах фаз и в относительно сплошной среде (Айзатулин и др., 1979; Зайцев, 1985). Для обозначения внутренних и контурных глобальных биотопов целесообразно применение терминов «эмфаль» и «маргиналь» (от лат. *marginis* — граница) На этом уровне группировка обитателей раздела фаз атмосфера—вода (нейстон) не отличается от обитателей раздела вода—донные отложения (бентос), занимая свое место в контурбионе. Так, группировки свободно плавающих на поверхности фукоидных и свободно лежащих на дне красных водорослей некоторые авторы относят к одной категории — бентоплейстону (Жирков, 2010).

Эмфибион включает всего одну группировку — пелагос с двумя группировками следующего уровня — планктон и нектон. Система контуробиона более сложная: он включает четыре группировки 3-го уровня, основные из которых — нейстон, бентос и перифитон. К группировкам этого уровня следует, по-видимому, отнести и пагон или комплекс организмов, связанных в своей жизнедеятельности со льдом, группировку в большинстве водоемов временную и малоизученную. Можно лишь отметить, что имеются некоторые основания выделять эпипагон или пагоноперифитон на разделе вода — лед, а также инпагон или организмы в толще льда (Чесунов, 1986).

Далее следуют группировки 4-го уровня. Их выделение определяется еще более частными топическими характеристиками. Нейстон или группировка гидробионтов, связанная с биотопом на разделе вода—атмосфера, разделяется на две группы — эпинеястон и гипонейстон (Зайцев, 1970). Плейстон можно рассматривать как частный случай эпинеястона — макронейстон. Зоны разделов, контурные биотопы по своей природе тяготеют к двумерности, поэтому крупные организмы типа макроводорослей и высших растений, тела которых выходят за пределы придонного слоя, отнести к бентосу трудно, более того, они сами могут рассматриваться как новый биотоп — фитогенная перифиталь.

Бентос — экологическая группировка гидробионтов, связанная с бенталью, биотопом, представленным рыхлыми, различной дисперсности, преимущественно донными грунтами, пронизанными водой рыхлыми осадками. Последние обладают некоторой подвижностью, как при воздействии гидродинамических факторов, так и биологических — роющая деятельность гидробионтов, перемешивание слоев грунта, так называемая биотурбация (англ. — *bioturbation*).

Таблица 6.2. Классификация экотопических группировок

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

bation). Учитывая основное свойство биотопа, группировки эпибентос (организмы, обитающие выше раздела дно—вода) и обитающие ниже раздела дно—вода (инбентос) можно назвать эпи- и интрамиелон (греч. *μυέλινος* — мягкий). Поскольку фракционный состав грунтов представляет собой непрерывный ряд с размерами частиц от долей миллиметра до нескольких метров, в характеристике этой экологической группировки необходимо применение масштабного принципа. Для жизни организмов эпибентоса важны не только механические опорные свойства грунтов, процессы накопления и разложения органических веществ, приводящие к поглощения кислорода из придонных слоев воды, но и гидродинамические процессы в придонном слое (Мощенко, 2006).

Раздел твердый субстрат—вода представляет собой биотоп экотопической группировки перифитон. Размеры твердых субстратов перифитали значительно превышают размеры организмов и могут быть различными по происхождению и местоположению в водоеме. Проникновение организмов в субстрат возможно только при его разрушении, это доступно немногим формам минирующих организмов, древоточцам, камнеточцам. Эту небольшую группу можно назвать интрасклероном (греч. *σκληρός* — твердый), в отличие от основной части перифитона — эписклерона. Различия в характере местообитаний контурных группировок делают возможным выделение подгруппировок. Так, В. Кларк (Clark, 1981) выделяет собственно бентос или бентон (англ. — *benthon*), обитателей норок, ходов и полостей в грунте, а также эпон (англ. — *epon*), прикрепленных и подвижных обитателей поверхности субстрата, и перон (англ. — *peron*), обитателей прилегающих слоев воды, «окрестностей» субстрата. Ю.М. Марковский (1953) относит крупных придонных мизид к нектобентосу.

Рассматривая основные положения концепции экотопической группировки гидробионтов, нельзя обойти вопрос о её связи с понятием гидробиоценоза. Здесь уже стал классическим подход, согласно которому биоценозы рассматриваются в рамках ЭГГ (Бенинг, 1924; Воробьев, 1949; Герд, 1949; Зернов, 1949; Жадин, 1950). Это имеет под собой серьезные основания, поскольку концепция биоценоза, биотического сообщества предполагает наличие важной характеристики — определенной однородности. Сами по себе ЭГГ экологически достаточно однородны, поэтому выделение типов, напр. планктических биоценозов, в противопоставлении их бентическим вполне логично. Имеются примеры чрезвычайно сильного смешения представителей различных экологических группировок в отдельных экосистемах, напр. в горной реке (Афанасьев, 2003). Выделение здесь био-

ценозов в рамках отдельных ЭГГ сложно или невозможно по причине особенностей всей среды обитания: относительно небольшие размеры, пространственная близость биотопов, влияние турбулентности. Однако, в пределах одной и той же реки, в её нижнем течении, происходит все большая дифференциация биоценозов и возрастает их связь с ЭГГ. Большинство сообществ можно отнести к «связанным с ЭГГ», но в то же время существуют сообщества, которые сложно связать с определенными группировками.

Экологическая группировка гидробионтов является специфической формой организации живого в гидросфере. Они включают различные экоморфы и жизненные формы организмов, многие из которых являются сходными или даже общими для разных экологических группировок. Организмы некоторых таксонов обитают в самых разнообразных условиях и могут входить в состав различных группировок, однако комплексы их адаптаций не бывают абсолютно универсальными, организмы и их онтогенетические стадии всегда лучше приспособлены к определенному комплексу условий среды. Концепция экотопической группировки гидробионтов является одной из ключевых в гидробиологии.

КОНТУРОБИОН. НЕЙСТОН

В качестве самостоятельной экологической группировки гидробионтов нейстон был выделен Э. Науманом в 1917 г. для «обозначения бактерий, эвглен, хламидомонад, амёб и других мельчайших растений и животных, населяющих поверхностную пленку небольших прудов и луж» (Зайцев, 1970, с. 5). Позднее, помимо микроскопических организмов, связанных непосредственно с поверхностной пленкой, тот же автор выделяет и аллохтонный элемент — организмы, пришедшие из планктона и бентоса. Еще раньше К. Шрётер и И. Кирхнер (Schröter, Kirchner, 1896, цит. по Зайцев, 1970) ввели термин «плейстон» для обозначения обитающих на поверхности воды полупогруженных организмов, в основном растений. В 1923 г. Е. Гентшель применил термин «плейстон» к морским водоемам, понимая под ним все морские организмы, связанные с поверхностью воды, отнеся сюда и организмы, так или иначе находящиеся на поверхности моря — от беспозвоночных до китов и птиц (Зайцев, 1974). Однако, И.А. Киселев (1969) указывал, что планктон сначала называли немецким словом *Auftrieb*, образованным от глагола «всплывать», «считая, что распространение последнего ограничено исключительно *поверхностью* моря» (с. 141, курсив наш, А.П.).

Нейстон представляет собой единое население двух биотопов — верхней и нижней сторон пленки натяжения, а так-

Нейстон — это группа организмов, зависящих от поверхностной пленки воды.

*Узунов, Ковачев,
2002. с. 39*

же прилегающих к ней ближайших участков водной и воздушной сред. П. Уэлч (Welch, 1935, цит. по Зайцев, 1970) предложил обозначать такое распределение самостоятельными терминами — «инфранейстон» или обитателей нижней стороны и «супранейстон» — верхней. Позже были предложены этимологически более верные термины «эпинеястон» и «гипонейстон» (Geitler, 1942, цит. по Зайцев, 1970).

Нейстон как группировка гидробионтов не привлекала внимания исследователей и до 1950-х годов рассматривалась как сугубо пресноводная и не имеющая широкого распространения. Но, по словам основателя морской нейстонологии Ю.П. Зайцева, «обнаружение нейстона на поверхности пелагиали Черного моря... не только выявило ключевое значение нейстали и его обитателей в морской экосистеме, но также послужило толчком для более углубленного изучения других краевых (контурных) биотопов моря» (Северо-западная..., 2006, с. 125). В настоящее время масштабы исследования морского нейстона значительно превышают таковые континентальных вод, более трех четвертей публикаций посвящено именно морскому нейстону (Marshall, Burchardt, 2005).

Глобальное распространение нейстона обусловлено огромными размерами биотопа нейстали. Ее можно охарактеризовать как «самый двухмерный» из всех глобальных биотопов и по масштабам сравнить с океаническим дном. Горизонтальные границы нейстали определяются границами водоемов и суши. Границы по вертикали, в первую очередь в глубину, определить сложно. Ограничивая таковую 5-см слоем, Ю.П. Зайцев (1970) исходит скорее из метода отбора: в море вряд ли можно обловить механическим способом (нейстонный трал) более тонкий слой. С помощью сетчатого экрана можно отбирать пробы поверхностного слоя толщиной 100—150 мкм. По мнению различных исследователей, поверхностный слой составляет от менее 100 мкм до 5 см (Зайцев, 1970; Marshall, Burchardt, 2005). Наиболее существенные процессы, характеризующие нейсталь как особый биотоп (снижение турбулентности, интенсивный теплообмен) происходят в подповерхностном слое толщиной около 1 см (Гладышев, 1986).

«Поверхностная пленка воды обладает специфическими физико-химическими свойствами, отличными от условий в толще воды. Поэтому поверхностная пленка населена особой группой контуробионтов — нейстоном. Эти организмы, в отличие от пелагиобионтов, в турбулентной водной толще, приспособились к обитанию в ламинарном слое на границе раздела фаз вода — воздух» (Гладышев, 1999, с.107).

Нейсталь как биотоп имеет свою внутреннюю структуру. Ее важнейшим элементом является сама пленка поверхностного натяжения воды. Она является опорой для обита-

телей как её верхней (эпинейстон), так и нижней стороны (гипонейстон). Верхнюю границу нейстали следует проводить либо в соответствии с размерами организмов эпинейстона, либо находящихся на воздухе частей тела плейстонных организмов. Она может составлять несколько сантиметров над поверхностью воды.

Нейстон и плейстон часто рассматриваются как две самостоятельные группировки гидробионтов. Вопрос об их разделении должен решаться на основе специфики биотопа. Размеры организмов макроэпинейстона или плейстона могут быть значительно больше толщины поверхностного микрослоя, собственно нейстали. Тела, щупальца таких организмов, как велелла, могут распространяться далеко вглубь водной толщи. Тем не менее, они являются обитателями именно эпинейстона и живут на поверхности воды. Плейстон следует рассматривать не как отдельную группировку, а как вариант жизненной формы организмов, адаптированных к обитанию в эпинейстоне и связанных с нейтоном в целом.

В масштабах океана вертикальный размер нейстали очень мал и говорить о его гетерогенности нет смысла, но в масштабах молекулярных процессов взаимодействия в поверхностной пленке структура биотопа сложна и разнородна. Так, Дж. Харди (Hardy, 1997, цит. по Marshall, Burchardt, 2005) выделяет несколько иерархично связанных зон или слоев. Нанослой имеет толщину порядка 10^{-6} м, микрослой — 10^{-3} м, миллислой — порядка 1 см и центислой — 10 см. Для отбора проб в каждом слое требуются специальные устройства. Кроме того, такое топическое разделение приводит к размерной классификации организмов нейстона: пиконейстон (менее 2 мкм), наномикронейстон (2—200 мкм), мезонейстон — от 0,2 до 20 мм и макронейстон — более 2 см.

В нейстали происходит процесс, характерный для всех разделов — накопление различных веществ, многие из которых необходимы для жизни организмов нейстона. В Черном море, в нейстали содержится фосфатов в 2—4 раза, нитратов в 2—2,5 раза больше, чем в приповерхностной пелагиали. На поверхности воды может образовываться устойчивая пена, в которой также накапливается большое количество различных веществ (Зайцев, 1970, Северо-западная..., 2006). Концентрация их не менее чем на порядок превосходит таковую в поверхностных слоях воды. В пене скапливается довольно много отмерших клеток водорослей, экзувиев членистоногих, отмерших беспозвоночных.

Нейсталь — самый освещенный биотоп. Десятисантиметровый слой воды поглощает более половины солнечного света, поступающего на поверхность водоема. Именно в этом слое наиболее существенно влияние ультрафиолето-

вой части спектра, а благодаря интенсивному поглощению инфракрасного излучения он может нагреваться сильнее, чем глубжележащие. В холодное время года, напротив, поверхностные слои значительно охлаждаются. При этом существует определенная термическая микростратификация. Вода на поверхности морей и океанов, то есть водоемов с высокой минерализацией, сильно опресняется во время дождевых осадков.

Сложен вопрос о пространственной структуре нейстоны и его биотопа при волновом воздействии. Поскольку живые организмы на разделе вода—атмосфера сохраняются при любом ветровом воздействии, можно считать, что в нейстале, помимо плановой и объемной, присутствует еще и биотопическая пространственная структура, определяемая сложным рельефом поверхности водоема при волнении. Как отмечает Ю.П. Зайцев (1970), даже при высоте волн более 1 м в слое 0—5 см остаются его массовые обитатели. Плотность пассивных (икра рыб) и активных (понтеллиды) нейстонтов в более глубоких слоях относительно мало меняется при волнении до 5—6 баллов.

Нейсталь — это биотоп, в который вещества поступают из водной толщи, то есть снизу и сверху, из атмосферы. Внешние факторы, напр. ветры и воздушные течения, в значительной мере определяют поступление вещества, в том числе и органического, на поверхность моря и континентальных водоемов.

«Я нашел не менее 15 различных сообщений о пыли, осевшей на кораблях в Атлантическом океане вдали от берегов. Пыль эта падает в таком количестве, что загрязняет все на борту корабля. Нередко случалось, что пыль садилась на корабли, находившиеся за несколько сот и даже более, чем 1000 миль от африканского побережья. Профессор Эренберг полагает, что эта пыль состоит главным образом из инфузорий с кремневыми панцирями из кремневой растительной ткани. В пяти пакетах, которые я ему послал, он открыл не менее 67 различных органических форм» (Дарвин, 1983, с. 44).

Ветер приносит на поверхность моря множество различных наземных насекомых. По ориентировочным подсчетам, на поверхности Черного моря одновременно может находиться до 1 млрд. экз. наземных насекомых (Зайцев, 1970). Также в большом количестве приносится пыльца наземных растений. В пресных водах в летний период в нейстале постоянно увеличивается содержание органического вещества за счет экзубиев вылетевших из воды насекомых. По оценке Ю.П. Зайцева, в 5-см приповерхностном слое в Черном море может находиться до 800 т детрита в виде трупов различных организмов.

Важным источником поступления органического вещества в нейсталь является водная толща, точнее детрит, значительная часть которого не опускается под действием сил тя-

жести, а поднимается за счет флотации. Большое значение имеет адсорбирование органических веществ на поверхности пузырьков газа различного происхождения, которые переносят в поверхностную пленку большое количество органического вещества. Часть этих пузырьков не лопаются на поверхности, а образует пену — немаловажный элемент биотопа эпинеястона. В штилевую погоду пена растекается по поверхности воды, увеличивая содержание органического вещества в нейстали, образуя некое «депо» агрегированного органического вещества на поверхности водоемов. В нейстали всегда сохраняются окислительные условия, причем концентрация кислорода в приповерхностной области зачастую выше, чем в зоне максимального фотосинтеза в толще воды.

Нейстон в целом беден по экоморфному составу, для эпи-, гипонейстона и плейстона Ю.Г. Алеев (1986, 1990) выделяет всего по 4 экоморфы. Однообразие форм определяется одинаковыми условиями в нейстали, практически полным отсутствием убежищ. Организмы нейстона по большей части морфологически мало отличаются от организмов пелагиали. Одним из немногих примеров форм со специфическим строением тела являются плейстонные (макронейстонные) кишечнополостные *Physalia*, *Veleva*, обладающие специальными морфологическими и физиологическими адаптациями, обеспечивающими плавание по поверхности воды (рис. 6.1). Кроме того, у нейстонтов имеются ценоэкоморфные фабрические адаптации, напр. создание поплавок из секрета и пены, как у брюхоногого моллюска *Jantina*. Следует отметить, что на основе одной и той же экоморфы — раковинонесущие подвижные формы — существуют как бентические, так и нейстические жизненные формы. Брюхоногий моллюск *Lymnaea* может долгое время находиться в нейстали, скользая подошвой ноги по нижней стороне пленки поверхностного натяжения. Однако для устойчивого пребывания в нейстали, тем более в условиях волнового воздействия, необходимы дополнительные фабрические адаптации в виде поплавок, либо поведенческие, основанные на поиске и использовании различных плавающих предметов. Поэтому симметричность жизненных форм нейстона и бентоса, а также перифитона имеет определенные ограничения.

Главнейшей особенностью экоморф гипонейстона является их положительная плавучесть. Так, плотность гипонейстонных икринок рыб в Мексиканском заливе составляла 1,019—1,022 г/см³, а плотность воды на поверхности — 1,023—1,025 (Зайцев, 1970). Положительная плавучесть создается малым различием плотности нейстонтов и среды.

Для организмов эпинеястона, фактически атмобионтов, характерна несмачиваемая поверхность тела или ее отдель-

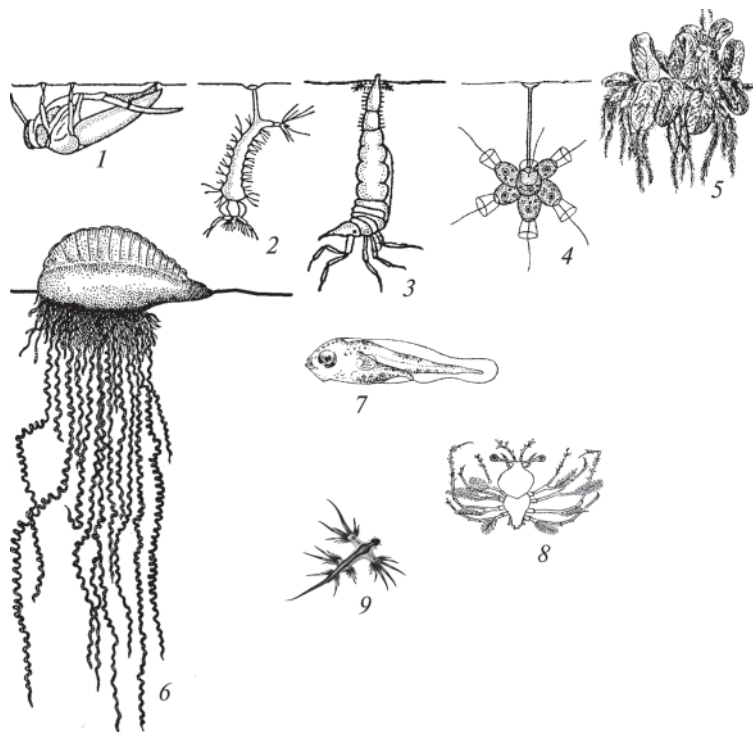


Рис. 6.1. Организмы нейстона (по Зайцев, 1974; Узунов, Ковачев, 2002):

1 — клоп *Notonecta* sp.; 2 — личинка комара *Culex* sp.; 3 — личинка жука *Ditiscus* sp.; 4 — жгутиконосец *Condosiga botrites*; 5 — папоротник *Salvinia natans*; 6 — сифонофора Португальский кораблик *Physalia physalis*; 7 — личинка кефали *Mugil* sp.; 8 — личинка лангуста *Palinurus* sp.; 9 — голожаберный моллюск *Glaucus atlanticus*

ных участков. У гипонейстонных организмов также имеются несмачиваемые поверхности, напр. икра кефали, выросты на поверхности тела личинок крабов (Зайцев, 1970). Для организмов плейстона характерна значительная положительная плавучесть в воде, прежде всего за счет газовых включений, полостей, массивных поплавок.

В качестве адаптации, защищающей организмы нейстона от ультрафиолетового излучения, рассматривают окраску их тела. У ветвистоусых рачков *Scapholeberes* вентральная часть створок раковин (в приповерхностном слое они перемищаются брюшной стороной вверх) окрашена в интенсивный коричневый цвет, чего не отмечено ни у одного сугубо пелагического вида (Гладышев, 1986). Нейстонная икра многих рыб имеет специфическую пигментацию. В целом, в гипонейстоне гораздо больше пигментированных беспозвоночных организмов, чем в планктоне. Интенсивно окрашены представители Pontellidae, Sappherinidae, *Idothea stephenseni*, *Portunus portunus*, *Glaucus* sp., *Jantina* sp.

Непостоянство условий нейстали с одной стороны и довольно большая концентрация органических веществ с другой определяют значительную динамику мигрирующих

форм нейстона. Организмы, временно пребывающие в нейстали, относятся к меронейстону, в отличие от организмов эунейстона, у которых весь жизненный цикл проходит здесь. Самые многочисленные группы морского мерогипонейстона — это личинки моллюсков, полихет, усонюгих, веслоногих и десятиногих раков, иглокожих и рыб. В шельфовой зоне моря, в крупных водохранилищах бентонейстонные мигранты в темное время суток составляют до 80 % биомассы всего зоонейстона (Гладышев, 1986).

В большей части нейстали нет убежищ для обитающих здесь организмов, поэтому плавающие предметы, водоросли, листья высших водных растений всегда привлекают организмы нейстона в качестве микроместообитаний. Некоторые животные, напр. эпинеястонные океанические водомерки *Holobates*, прикрепляют свои кладки к плавающим предметам или используют их для временного пребывания. В нейстали жертвы по большей части лишены возможностей для бегства, которыми располагают организмы в пелагиали: пелагические организмы могут перемещаться во всех направлениях, нейстические — только вниз или параллельно поверхности воды. Лишь немногие гипонейстонты могут преодолевать пленку поверхностного натяжения и скрываться от хищников на поверхности водоема. Здесь организмы нейстона (облигатный или временный эпинеястон) сталкиваются с врагами уже аэробиионтных сообществ, в первую очередь птицами, которые отлавливают как эпи-, так и гипонейстонные организмы. Один из наиболее характерных примеров птиц-нейстонофагов — птицы-водорезы (*Rhynchoridae*), клюв которых приспособлен именно для сбора нейстона при полете над водой. Не столь узкоспециализированными нейстонофагами являются глупыши, качурки, моевка и др. Организмы нейстона составляют значительную долю добычи пелагических хищников, напр. дельфинов (Зайцев, 1970).

В нейстали обитают организмы, которые могут составить полночленное сообщество со всеми трофическими уровнями — фотоавтотрофные первичнопродукты, фитофаги, хищники, животные-потребители детрита, бактерии. Однако для сообществ организмов нейстали характерна специфическая трофическая структура, началом цепей питания которой, как правило, являются бактерии, морские грибы, и только во вторую очередь — автотрофные водоросли (Цыбань, 1970). Это связано как с высоким содержанием в нейстали органического вещества, так и с довольно слабым развитием водорослей-фотосинтетиков. Концентрация органических веществ в поверхностном слое воды и в пене, включая и биологически активные, способствует значительному развитию сапрофитной микрофлоры. Обилие мик-

роорганизмов в приповерхностной области сопоставимо с таковым в донных отложениях и достигает порядка миллиардов клеток в см³ (Романенко и др., 1982).

В нейстали Черного моря обнаружены микроскопические водоросли, численность которых на 1–3 порядка выше зарегистрированной в водной толще (Северо-западная..., 2006). Некоторые водоросли пикопланктона — *Chaetoceros insignis*, *Merismopedia minima* за пределами поверхностного, в несколько сот микрон, слоя не обнаружены. В нейстоне Азовского моря отмечено 79 видов водорослей, преимущественно зеленых *Chlorophyta* (Лялюк, 1999). В крупных водоемах водоросли в поверхностной пленке не образуют сплошного покрова, как в малых, в отсутствие волн и ветрового перемешивания. Довольно разнообразный фитонейстон различных водоемов в основном представлен микроскопическими водорослями, однако в Атлантике существует широко известное скопление бурых макроводорослей — Саргассово море.

Животные эпи- и гипонейстона довольно разнообразны. Среди организмов макроэпинеястона или плейстона особое место занимают сифонофоры *Veleva* и *Physalia* как довольно заметный элемент поверхностного биоценоза тропических зон океанов (Савилов, 1969). В составе эпинеястона широко известны океанические водомерки *Holobates*, обитающие в различных регионах океана. В Черном море обнаружены насекомые *Clunio ponticus* из двукрылых. Бескрылые самки и личинки обитают в воде, а самцы — на поверхности моря, их численность может достигать 500 экз/м² (Северо-западная ..., 2006).

Одной из групп ракообразных, распространенных в нейстоне, являются Pontellidae. В Средиземном море отмечено 11 видов, в Мраморном — 5, в Черном — 3, в Азовском — 1 вид. Комары *Anopheles*, *Culex* откладывают на поверхность воды яйца, которые развиваются в эпинеястоне. Личинки являются типичными гипонейстонтами.

В нейстали живут личинки многих организмов, во взрослом состоянии обитающих в пелагиали, бентали, перифитали, поэтому данные о составе и обилии нейстона косвенно могут давать информацию о состоянии всей экосистемы. Например, в период эвтрофирования Северо-западной части Черного моря в нейстоне значительно возросло количество личинок донных животных, обитающих на мягких илистых грунтах, в частности полихет, что могло быть вызвано поиском личинками более благоприятных условий для развития. Степень развития сообществ нейстона может быть показателем масштабных гидродинамических процессов. При изучении распределения нейстона в Черном море было установлено его значительное обеднение в

районах опресняющего влияния крупных рек, в районах взаимодействия речных и морских вод. Невысокие показатели обилия также характерны для прибрежных зон моря.

Роль нейстона в экосистемах в первую очередь определяется контурным положением биотопа. Нейсталь и населяющие её организмы являются областью, граничащей с атмосферой, с атмобионтными экосистемами и, в то же время, нейстон представляет собой верхний «этаж» любой гидрозосистемы. В первом случае под действием сил тяжести он может обогащаться терригенным веществом, во втором — освобождаться при его погружении и одновременно обогащаться за счет флотационных процессов.

Активная жизнь в нейстали, перемещение большого количества организмов вызывают определенные возмущения в поверхностном слое. Этих относительно небольших возмущений в сравнении с внешними атмосферными воздействиями, однако, достаточно, чтобы втрое увеличились испарение и газообмен в системе океан—атмосфера (MacIntyre, 1974, цит. по Северо-западная..., 2006). В эксперименте было показано, что организмы нейстона, перемещаясь под пленкой поверхностного натяжения, активно влияют на процессы испарения и теплообмена с атмосферой: температура поверхностной пленки в сосуде с рачками *Scapholeberis mucronata* была на $0,188 \pm 0,039$ °C ниже, чем в контрольном, без рачков (Гладышев, 1999).

Для нейстона как экологической группировки гидробионтов характерно не столько наличие специфических экоморф и жизненных форм, сколько специфическое их соотношение, преобладание адсона над фагоном, наличие псевдоэфаптона на пленке натяжения, активного планона, включающих нейстон в систему обмена формами между различными топическими группировками. Специфичность нейстали проявляется на фоне общих закономерностей, свойственных контурным биотопам, — процессов значительной концентрации веществ, активного взаимодействия соприкасающихся сред.

«Бентосом, в отличие от планктона, я называю все неплавающие морские организмы, всех животных и растения, которые находятся на дне моря, либо прикрепленные, либо способные менять положение, ползающие и бегающие»

Naeskel, 1890, цит. по Дуплаков, 1933, с. 9

КОНТУРОБИОН. БЕНТОС

Понятие и термин «бентос» (греч. βάτις — глубина) ввел Э. Геккель в 1890 году. Состав экоморф и жизненных форм населения бентали — бентоса — весьма разнообразен. В эпибентосе (эпимилоне) можно выделить более 20 экоморф, в эндобентосе (интрамиелоне) — восемь (Алеев, 1990). Большая часть экоморф гидробиоса находится именно в бентосе. Их разнообразие определяется средой обитания. Организмы могут находиться в придонном слое воды, закрепляться на грунте или внутри него, перемещаться по его поверхности с помощью различных движителей, проникать в грунт, перемещаться в нем или создавать убежища. Они получают пищу из толщи придонной воды, с поверхности раздела вода—донные отложения, из разных слоев грунта, потребляют детрит крупных размеров в виде трупов животных, фрагментов растений (в том числе и наземных), попадающих на дно, питаются собственно организмами бентоса. Будучи более или менее неподвижными относительно грунта, организмы бентоса, с одной стороны, испытывают механическое воздействие течений, с другой — пользуются течением как фактором поступления пищевых частиц. Некоторые донные организмы используют течение для активного дрефта.

«...жизненные формы в бентали: формы прикрепленные (подвижно или неподвижно), сверлящие, закапывающиеся, свободно лежащие на дне бассейна, свободно двигающиеся по дну и, наконец, могущие вести нектонный образ жизни (иначе нектобентические, или донно-плавающие организмы)» (Зернов, 1949, с. 121).

Как можно видеть, С.А. Зернов включил в состав бентоса и сверлящие формы, тем самым увеличив разнообразие жизненных форм бентоса за счет интрасклерона, с чем нельзя согласиться, принимая во внимание вышеприведенную классификацию ЭГГ. Такое смешение бентоса и перифитона идет еще от представлений Э. Геккеля о «морском дне» как едином биотопе, которому противопоставляется водная толща и её население. Естественная размытость границ биотопов определяет существование амфибиотических форм. В придонной воде пребывают организмы нектобентоса, напр., крупные подвижные ракообразные, некоторые рыбы, активно всплывающие в толщу воды. Вероятно, нектобентонтами были трилобиты (Друшиц, 1974, рис. 6.2). Одним из видов адаптаций бентических организмов являются адаптации к динамическому перемещению воды (Koehl, 1984).

Организмы, находящиеся на поверхности субстрата, получают пищу как из водной среды, так и с поверхности осадков, где формируется детритно-бактериальная пленка, а в фотической зоне и водорослевая. Этот постоянно возоб-

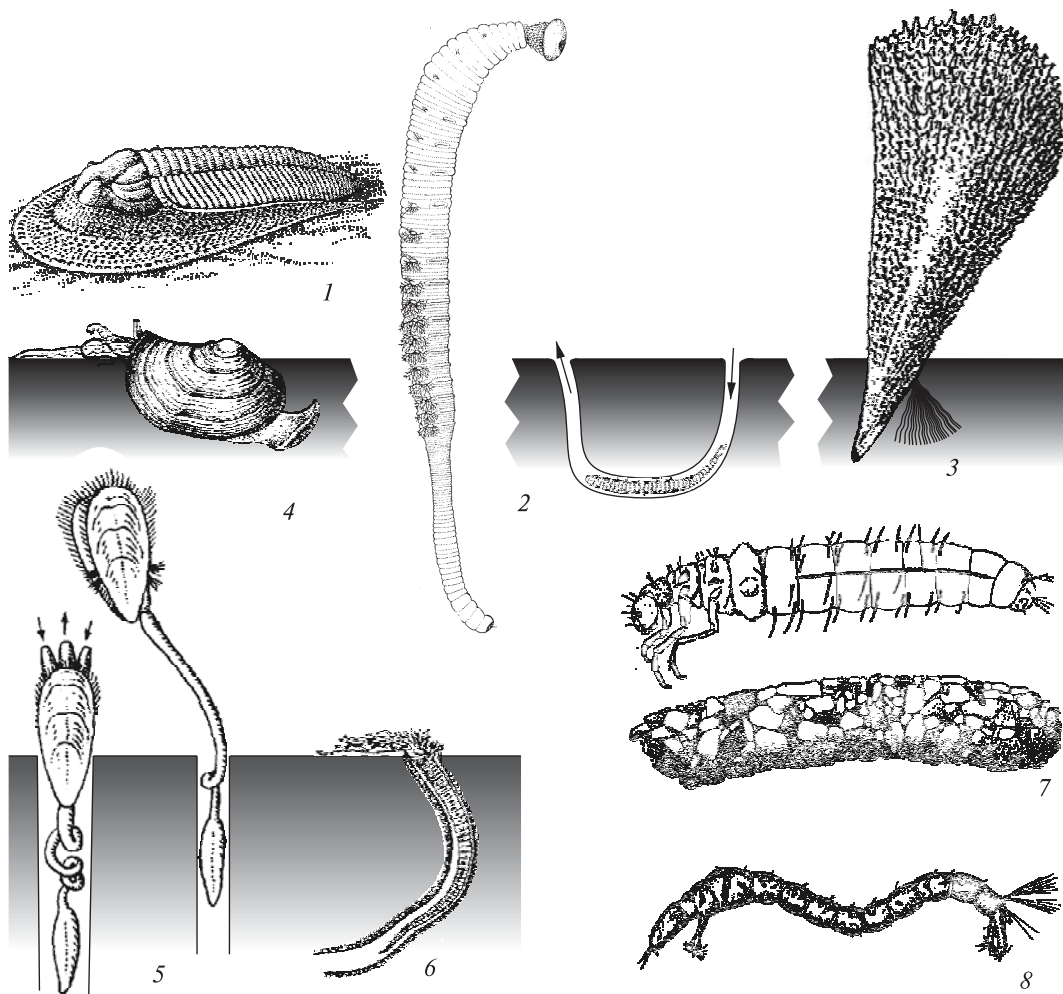


Рис. 6.2. Представители бентоса (по разным источникам):

1 — трилобит *Paraharpes* (реконструкция); 2 — многощетинковый червь *Arenicola marina* и его норка в грунте; 3 — двустворчатый моллюск *Pinna nobilis*; 4 — моллюск *Yoldia thracieformis*; 5 — плеченое *Lingula* sp., слева — втянувшееся в норку, справа — высунувшееся; стрелками показано движение воды во внутреннюю полость и из нее; 6 — полихета *Terebellidae*; 7 — личинка ручейника *Stenophylax stellatus* и её домик; 8 — личинка комара *Ablaesmyia monilis*

новляющийся источник пищи очень важен для бентических организмов, и такие формы выделяют в отдельную трофическую группу собирателей (Перес, 1969). Пленкой питаются не только обитающие на поверхности донных отложений организмы, но и интрабионты, которые, частично выходя наружу из убежищ (напр. некоторые полихеты), собирают бактериально-детритные агрегаты.

Несмотря на то, что бенталь представляет собой целостный биотоп, наиболее характерными жизненными формами, свойственными именно этому биотопу, являются интра-

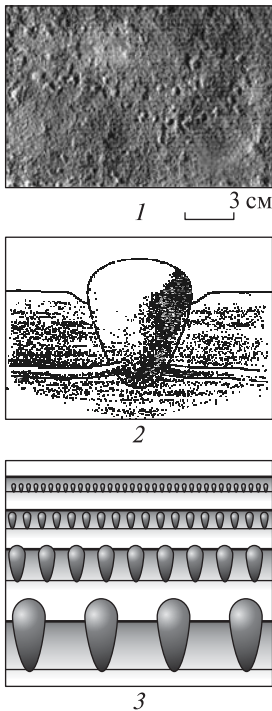


Рис. 6.3. Реконструкция докембрийского бентонита *Norodyskia* из отложений Западной Австралии (по Fedonkin, 2003):

1 — ископаемые остатки, 2 — реконструкция отдельного зооида, 3 — реконструкция роста колонии

бентонты. В отдельную жизненную форму следует выделить подвижных интрабионтов, питающихся грунтом. Их следует отнести к детритофагам-полифагам, поскольку пропуская через кишечник грунт целиком, они получают пищу в виде бактерий, водорослей, детрита. Проникновение в рыхлые грунты способствовало широкой радиации жизненных форм, обитающих в грунте, ведущих малоподвижный образ жизни и не прерывающих связи с придонной водой (рис. 6.2). Эти формы получают пищу за счет фильтрации. Некоторые из них используют морфологические адаптации (длинные сифоны у моллюсков), другие — фабрические, убежища, через которые прокачивается вода, из которой фильтруется взвесь (личинки хирономид, полихет). Наиболее характерной особенностью микроводорослей бентоса считается способность к опорному движению с помощью слизистых образований, а также гетерополярность клеток и колоний (Девяткин, 2003).

Важной экоморфной характеристикой бентических организмов является их размерно-массовый спектр (Курашов, 1994; Воробьева, 1999). Малые размеры организмов мейобентоса (0,3—1,0 мм) позволяют им существенно снизить энергетические траты при перемещении между частицами грунта. К определенным типам грунтов приурочены как популяции, так и целые биоценозы. Гранулометрический состав частиц определяет степень рыхлости, податливости субстрата при перемещении организмов бентоса. Накопление органического вещества в виде детрита (заиление) приводит не только к изменению механических свойств грунта, но и к изменению кислородного режима в бентали. При интенсивном потреблении органических веществ бактериями уменьшаются запасы кислорода и это приводит к тому, что благоприятный по механическим свойствам, богатый пищей биотоп может оказаться малоприспособленным для обитания по кислородному режиму. Донные грунты как биотоп использовались организмами на самых ранних этапах эволюции. В отложениях возрастом 1,4—1,5 млрд. лет обнаружена *Norodyskia*, рассматриваемая как древнейшее колониальное многоклеточное животное с тканевым уровнем организации (Fedonkin, 2003). Согласно реконструкции, зооиды были соединены общим столоном и почти вся колония находилась в донных отложениях (рис. 6.3), защитная роль которых для колонии очевидна. Такая экоморфа животных впоследствии не получила распространения в бентосе, однако распространена среди вегетативно размножающихся растений.

Дисперсный субстрат бентали имеет колоссальную активную поверхность частиц. Ю.П. Зайцев (2008) обращает внимание на то, что именно в таких системах происходят явления гетерогенного катализа. Следовательно, огромная

поверхность донных частиц не инертна, на ней происходят процессы адгезии различных веществ, концентрации микроорганизмов. С другой стороны, важную роль в формировании и трансформации грунтов играет биотический фактор. Интрабионты выполняют огромную работу по биотурбации, перемешиванию грунтов, во все геологические эпохи (Лапо, 1987, Закономерности..., 2004, Mermillon-Blondin, Rosenberg, 2006). В эстуарии Вислы основные биотурбаты, полихеты *Nereis diversicolor*, *Marenzelleria viridis* при постройке норок выносят на поверхность дна большое количество грунта — до 50 кг/м².

«Тысячи норок, пронизывающих каждый квадратный метр дна до глубины 15—40 см, превращают биотоп в трехмерный. Здесь накапливаются метаболиты животных, повышается степень обводненности осадка и возрастает, в связи с этим, мощность горизонта, в котором может происходить азробная фаза биогеохимических циклов, например, нитрификация. При существующей численности поверхность раздела вода—дно увеличивается на 2,26 м² за счет норок маренцеллерии и на 1,15 м² за счет норок nereиса на каждый метр дна» (Закономерности... 2004, с. 163—164).

Таксономический состав бентоса очень разнообразен (табл. 6.3). Основными группами зообентоса в континентальных водах являются олигохеты, личинки двукрылых, моллюски, ракообразные, в морских бассейнах — полихеты, моллюски, иглокожие, ракообразные.

Таблица 6.3. Таксономическое богатство бентоса в различных водоемах

Водоем	Число видов (НОТ*)	Группы организмов	Источник информации
Днепро-Бугский лиман	272	Зообентос	Мороз, 1993
Водохранилища Днепра	362	Зообентос	Плигин, 1989
Бассейн р. Днепр	>800	Зообентос	Романенко и др., 2003
Водоемы и водотоки северной Фенноскандии	608	Макрозообентос	Яковлев, 2005
Водохранилища верхней Волги	573	Микрофитобентос	Девяткин, 2003
Конинские озера (Средняя Польша)	79	Макрозообентос	Protasov et al., 1994
Каховское водохранилище	534	Микрофитобентос	Владимилова, 1978
Днепро-Бугский лиман	643	Микрофитобентос	Владимилова, 1978
Канал Сиверский Донец—Донбасс	110	Макрозообентос	Шевцова, 1991
Водоемы низовьев Днестра	71	Макрозообентос	Марковский, 1953
Ладожское озеро	180	Мейобентос	Курашов, 1994
Камское водохранилище	181	Макробентос	Истомина, 2006
Белое море (Кандалакшский залив)	300	Бентос песчаной литорали	Бурковский, 1992
Эстуарий р. Невы	233	Макробентос прибрежной зоны	Экосистема эстуария..., 2008
Тихий океан	>1700	Зообентос вне шельфа	Тихий..., 1969

* низший определяемый таксон

Видовое богатство зообентоса в континентальных водах насчитывает десятки—сотни видов, в морях — тысячи видов, состав водорослей микрофитобентоса насчитывает сотни видов. Число таксонов в озерах, на морском шельфе уменьшается с глубиной (Курашов, 1994; Воробьева, 1999; Яковлев, 2005). В верхней части водохранилищ, где условия более разнообразны, богатство видов больше. В верхней и средней части Киевского водохранилища отмечено 53—80 таксонов, в нижней — 27—50 (Pligin, 2009). Число видов в бентосе пресноводных объектов, оказавшихся под влиянием морских вод, снижается с увеличением солености (Экосистема эстуария..., 2008). Было показано, что общая соленость воды Вислинского эстуария слабо влияет на общее обилие бентоса, но определяет видовой состав и структуру сообществ. Подобное снижение таксономического богатства происходит, однако, до некоторых средних значений осолонения. В водоемах северо-западного Причерноморья видовое богатство снижалось до солености (по максимальным фиксированным значениям) 10 ‰, при солености 18—19 ‰ возрастало (Мороз, 1993). На взморье, где максимальная соленость достигает 18,9 ‰, из 53 обнаруженных видов 28 составляли полихеты и моллюски, а в русле Дуная (0,5 ‰) видов моллюсков и олигохет больше (62 вида из 120). Видовое богатство зообентоса снижается при закислении водоемов. В озерах с низкими значениями pH встречаются только личинки некоторых хирономид, олигохеты и моллюски *Pisidium* (Яковлев, 2005).

Размеры организмов бентоса колеблются в очень широких пределах. От микроорганизмов в 1 мкм до крупных водорослей, достигающих десятков метров. Малые размеры рассматриваются как необходимая эволюционная адаптация для выживания в таких динамичных биотопах, как морские пляжи (Зайцев, 2008). Как полагает И.В. Бурковский (1992), выделение в составе бентических сообществ группировок, различающихся по размеру (макробентос, мейобентос, микробентос) оправдано не только с методической точки зрения, но и отражает их пространственную и трофическую обособленность.

Организмы зообентоса в большинстве своем не являются строго облигатными в выборе пищевых объектов, однако можно выделить некоторые трофические группы с учетом способов добывания пищи и её характера. Таких групп в бентосе пресных вод выделяют от 4 до 7 (Яковлев, 2005) (табл. 6.4), однако, есть и более дробные классификации, где выделяют 12 трофических групп (Pavluk et al., 2000). Во всех классификациях выделяются хищники и фильтраторы, последние делятся на пассивных (напр. строящие сети личинки ручейников) и активных (моллюски). Для бентоса характерна группа грунтоедов (некоторые олигохеты), во всех классификациях выделяются собиратели, получающие пищу

с поверхности грунта (напр., личинки хирономид, некоторые полихеты). Важным показателем потребляемой пищи является её размер. Так, размельчители питаются фрагментами растений более 1 мм, собиратели имеют дело с объектами размером менее 1 мм (Wetzel, 2001). В морском бентосе существуют практически те же трофические группы (Соколова, 1969; Лосовская, 1982).

Биотопическое разнообразие способствует повышению разнообразия трофического. На литорали озер Фенноскандии присутствует не менее 4 трофических групп с почти равной представленностью по обилию — собиратели, размельчители, фильтраторы, хищники, с увеличением глубины снижается относительное обилие хищников, возрастает роль собирателей, грунтозаглатывателей (Яковлев, 2005).

В масштабах донного биотопа океана, соответственно распределению грунтов в крупных формах донного рельефа — абиссальных равнинах, донных поднятиях и горных образованиях — распределяются и трофические группы бентоса. На пологих аккумулятивных участках преобладают детритофаги, добывающие пищу из осадков, в условиях гидродинамической подвижности и слабого накопления осадков — сестонофаги, питающиеся взвесью (Соколова, 1976). Помимо пространственной зональной трофической структуры в бентосе существует вертикальная трофическая структура, определенная трофическая ярусность. Сестонофаги, облавливая придонный слой воды, перехватывают пищу собирателей с поверхности грунта, которые, в свою очередь, препятствуют накоплению органического вещества для илофагов в грунте (Соколова, 1976; Лосовская, 1982).

Таблица 6.4. Основные трофические группы бентических организмов континентальных вод (по Яковлев, 2005, с изменениями)

Трофические группы	Способ питания	Размер пищевых частиц	Организмы бентоса
Грунтозаглатыватели	Безвыборочное заглатывание грунта	<10 ³ мкм	Tubificidae Enchytraeidae
Собиратели-детритофаги, фитофаги-глодатели	Поедание детритно-бактериальной пленки, водорослей на поверхности грунта	<10 ³ мкм	Naididae Lemneidae Sphaeriidae
Фильтраторы, седиментаторы	Активная и пассивная фильтрация, седиментация детрита	<10 ³ мкм	Bivalvia Hydropsychidae Spongia
Размельчители	Размельчение и поедание крупных фрагментов растений	>10 ³ мкм	Isopoda Amphipoda
Хищники	Плотание животных, высасывание жидких тканей	>10 ³ мкм	Turbellaria Hyrudinea

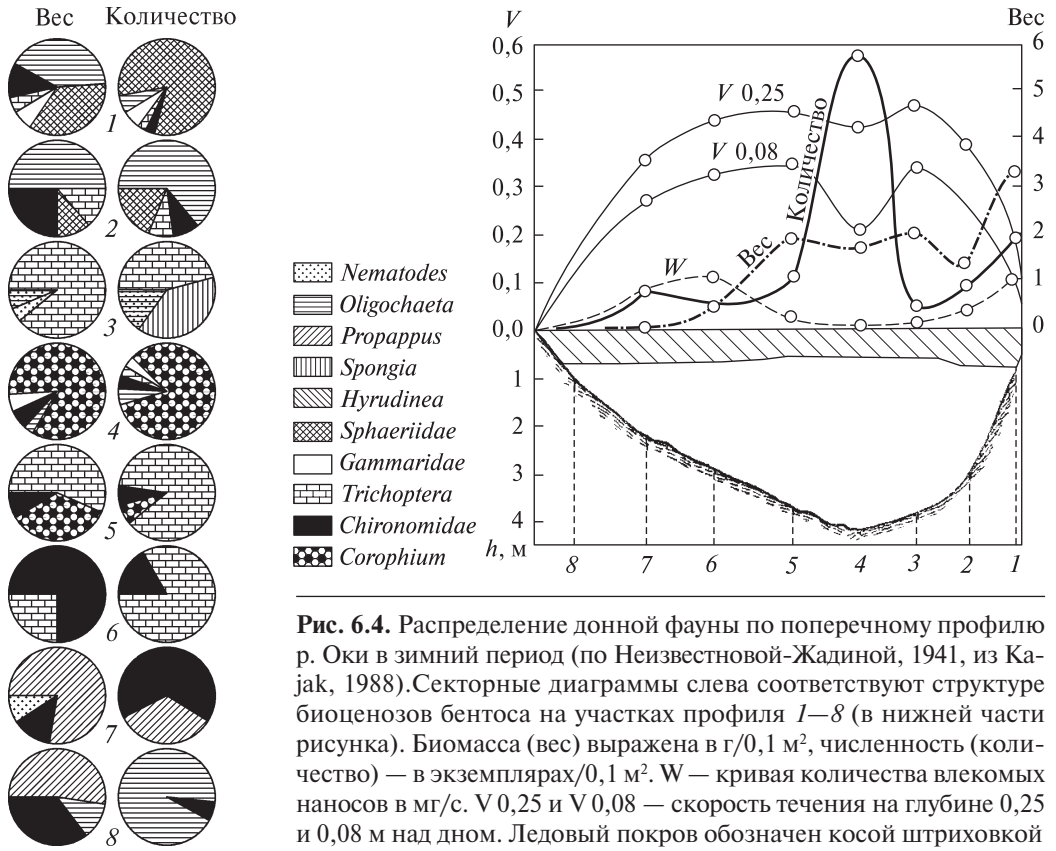


Рис. 6.4. Распределение донной фауны по поперечному профилю р. Оки в зимний период (по Неизвестной-Жадиной, 1941, из Каяк, 1988). Секторные диаграммы слева соответствуют структуре биоценозов бентоса на участках профиля 1—8 (в нижней части рисунка). Биомасса (вес) выражена в г/0,1 м², численность (количество) — в экзemplярах/0,1 м². W — кривая количества влекомых наносов в мг/с. V 0,25 и V 0,08 — скорость течения на глубине 0,25 и 0,08 м над дном. Ледовый покров обозначен косой штриховкой

В основе подхода к изучению пространственно-временной структуры бентоса лежит концепция соответствия состава и обилия организмов условиям обитания и формирования комплексов организмов, в которых могут быть выделены руководящие виды и характерные признаки (Броцкая, Зенкевич, 1939). Структура сообществ бентоса определяется характером биотопов и биотическими связями. Широко известна классификация бентических сообществ, предложенная В.И. Жадиным (1950), которая учитывает два важных фактора среды — характер грунта и гидродинамику. Например, лимнопелофильные (на илах при отсутствии течения) сообщества дифференцируются от реопсаммофильных (в текучих водах на песке). Далее в своей классификации Жадин предлагал выделение сообществ по доминирующим видам и формам. Смена доминирующих видов происходит клинально, однако изменение структуры сообществ может быть выявлено достаточно четко (Жадин, 1948; Каяк, 1988, рис. 6.4).

Анализ изменения структуры бентических сообществ в реках Карелии показал, что при возрастании поступления органического вещества, до уровня БПК₅ около 3,5 мгО₂ / дм³ происходило значительное снижение видового богатства, в основном за счет выпадения из сообщества стеноби-

онтных видов (Кухарев, 2006). Резкое снижение доли стенобионтов было заметно даже при малом количестве поступающего органического вещества в условиях умеренного течения (более 0,3 м/с). Даже незначительное возрастание содержания органического вещества в грунте приводит к увеличению и таксономического богатства, и обилия бентоса в литорали (Герд, 1949). Однако в оз. Неро, на 80 % заросшем высшими водными растениями, дно которого было покрыто жидкими сапропелями, содержание органического вещества в грунтах составляет 14–46 %, а здесь показатели обилия зообентоса не были связаны с характером грунта (Баканов и др., 2001).

Бентические сообщества обладают определенной целостностью не только благодаря единству биотопа. Соотношение численности макроформ, мейо- и микробентоса находится в системной взаимосвязи. Л.В. Воробьева (1999) полагает, что «в увеличении плотности поселений мейобентоса при резком снижении численности макрозообентосных форм выражается компенсационная роль мейобентоса в экосистемах» (с. 277). При снижении численности макробентоса плотность мейобентоса быстро возрастает (рис. 6.5).

Связь состава и структуры сообществ бентоса и характера биотопа неоднозначна. Анализ комплексов мейобентоса в прибрежной зоне Ладожского озера показал, что может быть выделено два биоценоза: Nematoda + Oligochaeta + Chironomidae, приуроченного к зонам с преобладанием фракций среднего песка, и Tardigrada + Turbellaria + Harpacticoida, связанной с фракцией тонкого песка (Курашов, 1994). Однако исследования влияния фракционного состава грунта на распределение организмов зообентоса в оз. Эри (Barton, 1988) позволили сделать вывод, что различия в составе и обилии бентоса проявляются только при большом

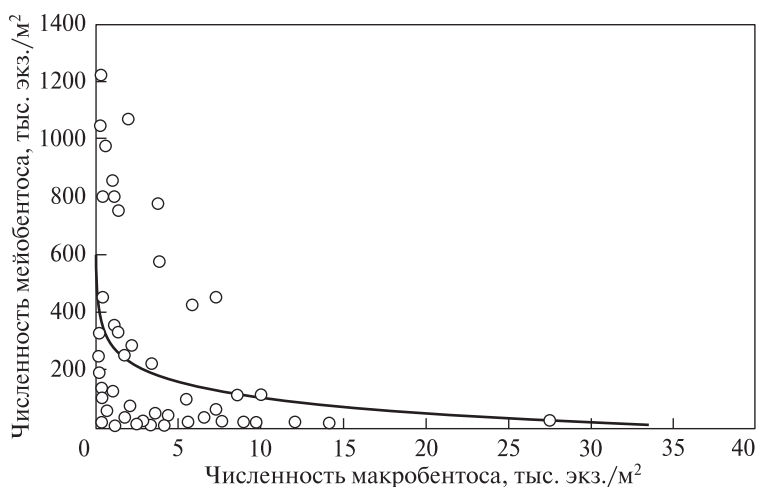


Рис. 6.5. Соотношение общей численности макро- и мейобентоса в северо-западной части Черного моря (по Воробьеву, 1999)

Таблица 6.5. Показатели численности (N, экз/м²) и биомассы (B, г/м²) зообентоса на различных глубинах оз. Имандра (по Яковлев, 2005)

Группа	Глубина 2—5 м		5—10 м		10—20 м		>20 м	
	N	B	N	B	N	B	N	B
Oligochaeta	62	0,08	83	0,09	103	0,52	97	0,23
<i>Pisidium</i>	0	0	21	0,14	18	0,03	33	0,01
<i>Monoporeia affinis</i>	0	0	230	0,32	94	0,19	188	0,33
Chironomidae	379	0,34	431	0,39	130	0,26	25	0,03
Прочие	33	0,07	39	0,03	37	0,7	25	0,01
Всего	474	0,49	804	0,97	382	1,7	368	0,61

Таблица 6.6. Видовое разнообразие зообентоса в ассоциациях высших водных растений в оз. Неро (по Баканов и др., 2001)

Ассоциация макрофитов	Разнообразие, бит/экз	Разнообразие, бит/г
Камыша озерного	1,46	0,51
Тростника обыкновенного	3,17	2,74
Урути колосистой	2,34	2,42
Кубышки желтой	2,15	1,69

шаге фракционного состава: крупные (камни, галька), средние (заиленный гравий, крупный песок), тонкие (заиленный песок, песчанистый ил).

Глубина как таковая не является фактором экологическим, однако она определяет многие особенности биотопов. С глубиной снижается освещенность дна, возрастает давление, снижается влияние волнового перемешивания. Так, в оз. Глубоком на глубине 10—20 м отмечалась наибольшая плотность пелофильных олигохет и личинок хирономид, циклопов, в то время как в зоне 4—8 м, где происходит переход от крупнофракционных грунтов мелководий в тонкодисперсные илы глубинной части, состав бентоса оказывается особенно бедным (Щербаков, 1967). С увеличением глубины условия становятся более стабильными. В то же время, по мере удаления от фотической зоны возрастает зависимость от поступления вырабатываемого там органического вещества и кислорода. Таксономическое богатство бентических сообществ с глубиной снижается. В больших озерах Кольского полуострова на глубине 10—20 м, где сохраняется постоянно низкая температура, остается лишь 33 % видов, выявленных в озерах в целом, еще глубже насчитывается не более 15 видов беспозвоночных (Яковлев, 2005). При этом показатели обилия с увеличением глубины не снижаются (табл. 6.5).

Важную роль в жизни бентоса литорали играет высшая водная растительность. В различных ассоциациях высших

водных растений разнообразие зообентоса значительно изменялось (табл. 6.6).

Вертикальная структура распределения организмов в толще грунта упорядочена, «этажи» заняты определенными видами и группировками, имеющими тот или иной трофический преферендум, уровень оксифильности. На литорали Белого моря прослежено вполне четкое распределение ряда видов макробентоса до глубины в грунт около 40 см (Бурковский, 1992). Брюхоногий моллюск *Hydrobia ulvae* (73 % всей популяции) обитает на поверхности грунта. Молодь двустворки *Mya arenaria* в основном (58 %) обитает в слое грунта 0,5–1,0 см, а взрослые особи (84 %) — в слое 5–20 см. Глубже всех проникают пескожилы *Arenicola marina* — до глубины 20–30 см (55 %), а некоторые особи встречаются на глубине 30–40 см. Существует определенная микрозональность условий и связанная с ней зональность распределения организмов.

«В канале пелоскопа на протяжении 2 мм по вертикали можно было установить в ярусном распределении 8 микрозон разного бактериального состава. Четкость первой (верхней) микрозоны фотосинтеза с преобладанием диатомей в природных условиях нарушается волнением. Вторую микрозону — окисления железа — составляют прикрепляющиеся формы железобактерий *Ochromium* и *Gallionella*; к ним снизу примыкает третья микрозона из хищной бактерии *Dusitobacter parax*, питающейся преимущественно железобактериями. С ней граничит расположенная ниже, четвертая по счету микрозона микроорганизмов, сходных с азотобактером, развивающаяся в иле в виде очень узкой (50–80 мк), плотно заселенной прослойки. Далее следует пятая микрозона из сапрофитных бактериоподобных нитчаток (*Phormidiopsis*, *Peloneta pseudovacuolata*, *Trichoneta*). Еще ниже расположена характерная шестая микрозона, в основном состоящая из нитей, колец и петель новой хищной бактерии *Suslobacter*. За ней следует четко выраженная седьмая микрозона *Lieskeella*, особи которой состоят из весьма своеобразных двух переплетающихся цепочек клеток. Нижняя граница определяется появлением в иловом растворе сульфидов. Эта восьмая микрозона характеризуется присутствием одноклеточной подвижной бактерии *Thiospira* и выпадением черного гидросернистого железа» (Перфильев, 1972, с. 11).

Как видно из примера с микроорганизмами в пелоскопе Перфильева, микростратификация может быть очень тонкой. Каждому из этих слоев как биотопу присущи свои особенности, причем организмы в большинстве своем жестко не привязаны к одному микробиотопу (Huettel et al., 1996). Глубоко в грунт проникают некоторые нитчатые бактерии (Schulz et al., 1996).

В стеклянном цилиндре можно смоделировать распределение микроорганизмов относительно кислородной зоны (колонка Виноградского (Atlas, 1997)). В поверхностном слое обитают аэробные и фотосинтезирующие микроорганизмы. В более глубоких слоях доминируют зеленые и пурпурные серобактерии. Облигатно анаэробные микроорганизмы обитают в самых нижних слоях колонки.

В верхнем 2 см слое осадков в Ладожском озере сосредоточено до 95 % всех организмов мейобентоса (Курашов, 1994).

До глубины 5 см проникают гарпактициды, глубже встречаются только нематоды, диапаузирующие циклопы и олигохеты. Ограничением для проникновения вглубь осадков является, очевидно, уплотнение грунта и недостаток кислорода.

Животные микробентоса, напр. инфузории, не раздвигают, не перемешивают частицы грунта, а обитают либо между ними, либо на поверхности. Организмы микробентоса не распространены равномерно в масштабах всего макробиотопа. На площади в 1000 м² беломорской литорали 4 исследованных вида инфузорий занимали совершенно различные микроместообитания (от 20 до 50 % общей площади). Более крупные скопления формируются под воздействием абиотических факторов, таких как состав грунта, Eh; мелкие в основном связаны с агрегированностью пищевых объектов (Бурковский, 1992).

Если в горизонтальном измерении однородные бентические группировки могут простираться на десятки и даже сотни километров, то толщина обитаемого слоя грунта обычно не превышает сантиметров и десятков сантиметров. Организмы бентоса обычно поднимаются над дном не более, чем на десятки сантиметров, хотя отдельные макрофиты могут возвышаться на метры и даже десятки метров. В пространственном распределении донных морских организмов выявлена фрактальность. Организмы распределены по дну пятнами, сгущения первичных пятен образуют пятна второго порядка и т.д. Общая неоднородность распределения (контрастность пятен) постоянна (Азовский, 2001).

Начало изучению показателей обилия в бентических сообществах было положено еще в конце XIX в. работами датского исследователя К. Петерсена (Petersen, 1914, цит. по Беляев, 1985). Исследования во многих районах океана и теоретически обоснованные экстраполяции позволили составить обобщенную карту биомассы зообентоса Мирового океана. В большей его части биомасса находится в пределах 0,1—1,0 г/м², при этом амплитуда изменения биомассы бентоса составляет не менее 7 порядков — от долей мг до десятков кг/м² (Зенкевич и др., 1971). В северных морях (Баренцево море) биомасса макрозообентоса на большей площади дна составляет от 25 до 300 г/м² с ее явным увеличением на глубинах 100—200 м. В районе Фарерских островов с преобладанием эпифауны отмечена биомасса 16 500 г/м² (доминировала *Modiola modiolus*), с биомассой инфауны — 1136 г/м² (Зенкевич, 1977). Показатели обилия в ряде бентических ценозов водоемов северо-западного Причерноморья различались во много раз (табл. 6.7).

Биомасса литорального зообентоса в малых озерах Фенноскандии изменяется в зависимости от трофности озер от десятых долей граммов до граммов: в ультраолиготрофных —

0,71 ± 0,12, в олиготрофных — 1,1 ± 0,14, в мезотрофных — 2,61 ± 0,65, в эвтрофных — 5,63 ± 3,64 г/м² (Яковлев, 2005). Чрезвычайно большая биомасса бентоса связана, как правило, с присутствием крупных организмов, в первую очередь моллюсков. В континентальных водах биомасса зообентоса составляла порядка килограммов на м² благодаря присутствию крупных Unionidae или агрегированных поселений Dreissenidae. Очень большая биомасса, около 50 кг/м², была отмечена нами в канале, отводящем подогретую воду одной из ТЭС в Польше, при массовом поселении *Sinanononta woodiana* (Protasov et al., 1994). В целом же биомасса зообентоса, в зависимости от характера грунтов, глубины, общей трофности водоема в сообществах без моллюсков, составляет от десятых долей граммов до граммов на м², присутствие моллюсков увеличивает эти показатели до сотен, реже до тысяч г/м².

Численность водорослей более чем в 50 ценозах Днепра и его водохранилищ была от 503 до 79 018 млн. кл./м², биомасса изменялась еще более существенно — от 0,019 до 59,13 г/м² (Владимирова, 1978, рис. 6.6). Однако в большинстве ценозов биомасса не превышала 20 г/м².

Анализ характера динамики биомассы зообентоса в различных водоемах (Алимов, 2000) позволил выделить несколько ее типов: с монотонным подъемом или спадом, с минимумом или максимумом в середине вегетационного сезона, со спадом в начале сезона и возрастанием в конце сезона. В умеренной зоне в большинстве озер максимум биомассы приходится на июль-август. В широтном отношении наибольшая вариабельность биомассы зообентоса отмечена на средних широтах (около 35—40°) с.ш.

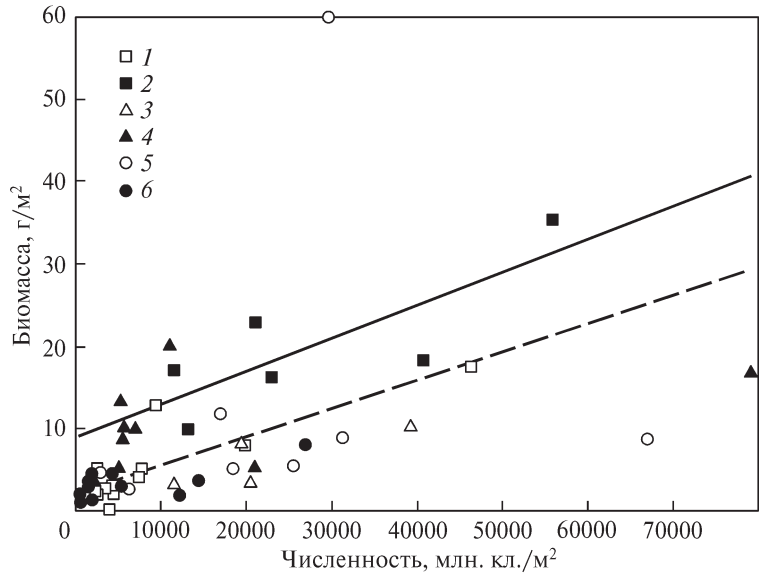
Пространственная агрегированность в горизонтальном и вертикальном измерениях может быть следствием воз-

Таблица 6.7. Показатели обилия в ряде бентических ценозов водоемов северо-западного Причерноморья

Биоценоз	Водоем	Численность (экз/м ²)	Биомасса (г/м ²)	Источник
<i>Dreissena polymorpha</i> + <i>Monodacna pontica</i>	Кучурганский лиман	2 185	437,2	Марковский, 1953
<i>Pontogammarus maeoticus</i>	Днестровский лиман	65 790	623,7	Там же
<i>Oligocharta</i> + <i>Hypania invalida</i>	р. Днестр, Днестровский лиман	1 920	3,8	» »
<i>Dreissena bugensis</i>	Нижний Днепр	38 328	3815,3	Мороз, 1993
<i>Chironomus plumosus</i> + <i>Potamotrix hammoniensis</i>	Днепро-Бугский лиман	7 091	7,8	Там же
<i>P. moldaviensis</i> + <i>Chironomus salinarius</i>	Днестровский лиман	8 130	10,9	» »

Рис. 6.6. Биомасса и численность микрофитобентоса в биоценозах Днепра и его водохранилищ, по данным (Владимирова, 1978):

1 — верхний Днепр, 2 — средний Днепр, 3 — нижний Днепр, 4 — Киевское водохранилище, 5 — Кременчугское водохранилище, 6 — Каховское водохранилище



действия как абиотических, так и биотических факторов (образования конгрегаций). Причинами образования последних являются преимущественно биотические предпосылки и факторы, которые могут играть очень важную роль в жизни многих водных сообществ, в том числе бентических. Рассматривая роль конгрегаций на примере морских литоральных подвижных донных животных, С.А. Милейковский (1967) выделяет несколько основных факторов, способствующих их образованию. Прежде всего, это групповая трофическая адаптация донных организмов. Плоские морские ежи (*Mellita sp.*, *Dendraster excentricus*), будучи сестонофагами, образуют многослойные скопления в местах с повышенным водообменом, способствуя созданию микротурбулентных зон и осаждению взвесей, что существенно улучшает трофические условия («эффект дифракционной решетки» по Милейковскому). Трофические скопления образуют и офиуры из родов *Ophiotrix*, *Ophiactis*, *Amphiura*. Жертвами рыб, морских звезд, ныряющих птиц в плотных скоплениях морских ежей и офиур становятся прежде всего особи, находящиеся на периферии скопления. Защитная роль скоплений подтверждается тем, что офиура *Ophiocomina nigra*, обладающая уникальной для иглокожих способностью выделять защитную слизь, никогда не образует скоплений.

Роль бентических сообществ в экосистемах своеобразна и значительна. Регенерация биогенов донными сообществами необходима для поддержания круговорота веществ в водных экосистемах, причем важную роль в этих процессах играет бактериобентос. В среднем траты на обмен у бактерий бентоса составляют более 20 % первичной продукции, превышая такую у животных бентоса в 4—8 раз (Алимов, 1987). Существен-

на и роль зообентоса в трансформации вещества и энергии. В литоральной части водоемов роль фитобентоса в первичной продукции в общем невелика. Например, в Сасыкском водохранилище его доля в общем фотосинтезе составляла около 1 % (Харченко и др., 1990). Здесь продукция зообентоса была около 5 % всей первичной продукции, в оз. Дривяты это соотношение составляло примерно 1 % (Винберг, 1970).

КОНТУРОБИОН. ПЕРИФИТОН

Термин «перифитон» был введен в гидробиологическую литературу А.Л. Бенингом в 1924 г., но он был не первым, кто обратил внимание на особенности этой группировки гидробионтов. В его монографии, посвященной результатам исследований «придонной жизни» Волги, данные о перифитоне (в понимании его А.Л. Бенингом) практически отсутствуют². Термин «перифитон» был предложен в монографии на русском языке (1924), в литературу на латинице термин «Periphyton», видимо, также был введен тем же автором (Behning, 1928).

Впервые исследования этой группировки начал А. Селиго (A. Seligo) в Германии. В 1905 г. он выделил из бентоса группировку микроорганизмов на твердых субстратах. В 1923 г. С.Н. Дуплаков начал планомерные исследования перифитона в оз. Глубоком и прудах (Дуплаков, 1933, редакционная статья). В 1897 г. на оз. Глубоком С.А. Зернов изучал перифитон на предметных стеклах на разных глубинах (Щербаков, 1967), однако никаких сведений о результатах этих исследований нам обнаружить не удалось. С.Н. Дуплаков (1933) в обзоре литературы по истории исследования перифитона об этих работах не упоминает, а приоритет разработки и применения метода «количественного учета перифитона на предметных стеклах» он отдает немецкому исследователю Е. Гентшелю (E. Hentschel), который в 1916 г. провел серию исследований в Гамбургском порту. Основанием для выделения А.Л. Бенингом группировки было то, что условия, формирующиеся на антропогенном субстрате, отличались от естественных.

«Перифитон — от греч. περίφω — приращивать кругом, обрастать. Я считаю необходимым выделить это сообщество из таковых придонной области в самостоятельную единицу. К перифитону я отношу те комплексы форм, которые живут на так или иначе введенных в реку человеком различного рода предметах» (Бенинг, 1924, с. 291).

² В монографии С.Н. Дуплакова (1933) отмечается, что А.Л. Бенинг планировал подготовку обширной работы «К изучению перифитона Волги», однако нам такая работа не известна. Раздел «Перифитон Волги» (Das Periphyton der Wolga) включен в его монографию 1928 г. (Behning, 1928).

Сообщества перифитона всегда обитают на плотном субстрате... на различных предметах, введенных в воду человеком, на макрофитах, камнях, корягах.

Дуплаков, 1933, с. 16

Термин «перифитон» этимологически был очень удачным, логично дополнял всю систему ЭГТ и поэтому был принят в гидробиологической терминологии на всех языках. А.Л. Бенинг выделяет сообщества перифитона «из придонной области», относя к местообитаниям перифитонтов бакены, буи, плоты, т.е. плавающие, не связанные изначально с дном водоема субстраты антропогенного характера. В то же время его исследования различных биоценозов на дне Волги давали возможность увидеть особенности некоторых из них, связанных с биотопом — твердым субстратом, независимо от его происхождения. Так, этот автор указывал на крайне своеобразные по составу и соотношению форм биоценозы волжских карш, коряг. Однако, исходя из своей концепции, он не смог сопоставить эти биоценозы с такими же на сваях и судах: то были деревья, подмытые течением реки, т.е. имели естественное происхождение.

Если количество воды, обитаемая часть гидросферы, поддается некоторой оценке, то этого нельзя сказать о твердых поверхностях, находящихся в соприкосновении с водной средой (не только в обитаемой гидросфере, но и в почве). На этих поверхностях развиваются биопленки (англ. — *biofilms*) (Андреюк и др., 2002; Beveridge et al., 1997; Pasmore, Costerton, 2003). Биотопический подход показывает, что «вся экология микроорганизмов — это деятельность микробов в жидкой воде» (Заварзин, 2003), поэтому и перифитон — экологическая группировка гидробионтов, и сообщества биопленки — должны рассматриваться в рамках единой концепции. Специалисты в области биокоррозии выдвигают концепцию ферросферы как глобального биотопа, где микроорганизмы соприкасаются с металлами, вызывая коррозию последних вследствие биологических процессов (Андреюк и др, 2002). Можно высказать сомнение, представляет ли этот биотоп действительно «сферу» в планетарном масштабе, но то, что он является одним из участков склеросферы, огромной поверхности твердых субстратов на планете (в гидросфере, в литосфере, в почве), населенных микроорганизмами на границе с водной средой (собственно гидросфера или почвенная влага), несомненно. Однако исследование этого процесса в целом — задача будущего. Гидробиология, в частности перифитология, имеет дело с биотопами и их населением собственно в гидросфере.

Многообразие терминов сопровождает эту экологическую группировку с самого начала её выделения и изучения. С.Н. Дуплаков (1933) приводит 4 термина, связанных с этой группировкой: бентос, нем. — *Afwuchs*, нем. — *Bewuchs* и перифитон. Первоначально Э. Геккель объединяет сообщества организмов, обитающих на рыхлом грунте, на камнях, корягах, т.е. твердых естественных субстратах, а также на растениях, одним понятием «бентос». В начале XX века А. Се-

лиго, Е. Гентшель и В. Уилер в эту группу биотопов включают и антропогенные субстраты, однако *Afwuchs*, *Bewuchs* (обрастание на любых твердых субстратах) включают в состав бентоса. Следовательно, А.Л. Бенинг сделал очень важный шаг не только в плане введения нового гидробиологического термина, но и обособил перифитон как самостоятельную экологическую группировку, т.е. существенно дополнил систему общегидробиологических представлений.

Анализ использования различных терминов до начала 1980-х годов показал (Протасов, 1994), что имеются определенные предпочтения в отношении того или иного термина специалистами разного профиля, в последующие годы картина мало изменилась. Имеются даже основания полагать, что терминология, связанная с этой ЭГГ, стала еще более пестрой. Так, С.Ф. Комулайнен (2004) насчитывает более 30 терминов, используемых «для обозначения прикрепленных сообществ». Русский термин «обрастание» соответствует термину «перифитон», однако у последнего, как и родственных ему названий ЭГГ, греческий корень, что делает его международным научным термином. За термином «обрастание» мы предлагаем (Протасов, 1994) закрепить права технического термина, здесь он ближе к английскому «*fouling*», хотя этимология последнего также вызывает некоторые сомнения в его правомочности, поскольку на русский он буквально переводится как «загрязнение». Организмы, составляющие обрастание, было предложено называть обрастателями (Тарасов, 1961). Анализ связи терминов показывает, что использование термина «биообрастание» (Раилкин, 1998, 2008) не вполне корректно, ибо требует соответствующего термина «биообрастатель», что приводит к совершенной тавтологии, поскольку производить действие — обрастать может только живой объект. Обрастание — явление биологическое.

«Для перифитона характерна во всех без исключения случаях жизнь на плотном субстрате. Сообщества бентоса в огромном большинстве случаев обитают на и в рыхлом субстрате (песчаный или илистый грунт). Эта особенность обуславливает определенные характерные черты отличия общего облика той и другой группы сообществ.

Между прочим, Бенинг, давая экологическую характеристику перифитона и бентоса совершенно не касается вопроса о том, чем же отличаются эти сообщества друг от друга?» (Дуплаков, 1933, с. 15).

Наиболее приемлемой является схема, уточняющая характер субстрата (Štamek-Hušek, 1946, цит. по Sladečková, 1962): эпилитон — на камне, эпиксилон — на древесине, эпифитон — на растениях, эпизоон — на покровах животных, эпихолон — на других субстратах. Основной характеристикой биотопа перифитонных организмов в отношении его механических свойств является твердый субстрат (Дуплаков, 1933; Зевина, 1972; Протасов, 1994, 2005а; Раилкин, 1998; Шара-

пова, 2007 и др.) Механическое, в том числе и биогенное, нарушение связи между частицам этого субстрата ведет к его разрушению. Частные особенности субстратов, их происхождения определяют и частные особенности биотических группировок. Наиболее важной характеристикой биотопов антропогенной перифитали являются специфические свойства субстрата, поскольку металл, бетон, стекло и другие искусственные материалы обладают многими, только им присущими, качествами. Также важны непредсказуемость их попадания в воду и срок пребывания в водной среде, т.е. время существования биотопа, специфическая локализация в водоеме (Бенинг, 1924; Резниченко и др., 1976; Резниченко, 1978; Звягинцев, 2005; Marine fouling..., 1952; Jenner et al., 1998 и др.). Поэтому правомерно выделение «обрастания» как специфической группировки на антропогенном субстрате в пределах перифитона.

Следует отметить, что существуют еще и уточняющие характеристики биотопов перифитона и перифитали в целом, которые используются в концепции специфичности группировки. Так, С.Н. Дуплаков (1933) подчеркивал, что биотопами перифитона являются только твердые субстраты *вне придонного слоя воды*. Такого же мнения придерживается И.А. Скальская (2002). В придонном слое воды действительно может наблюдаться дефицит кислорода или другие изменения среды, связанные с изменением условий обитания, однако, если они не влияют на характер самого субстрата, следует все-таки считать, что перифиталь как биотоп сохраняется. А значит существуют (или могут существовать) сообщества перифитона, хотя структура их может отличаться от сообществ других зон водоема. При подводных исследованиях мы неоднократно наблюдали отмирание донных поселений моллюска дрейссены на заиленном песчаном грунте, в то время как на выступающих над дном корягах моллюски были живыми практически до дна.

Особым типом субстратов являются биогенные субстраты. Это поверхность высших растений, твердые покровы животных, известковые скелеты кораллов, остатки организмов и т.п. Все они довольно специфичны, например, высшие растения являются довольно эфемерным субстратом, который после летней вегетации может полностью исчезать, приводя к изменению структуры перифитона во всем водоеме. Кроме того — активный с физиологической и биохимической точек зрения.

В перифитоне преобладают организмы, обитающие на поверхности субстрата (эписклерон), по сравнению с теми, что могут проникать внутрь него (интрасклерон). Это объясняется необходимостью наличия у последних специфических «инструментов» для проникновения внутрь твердо-

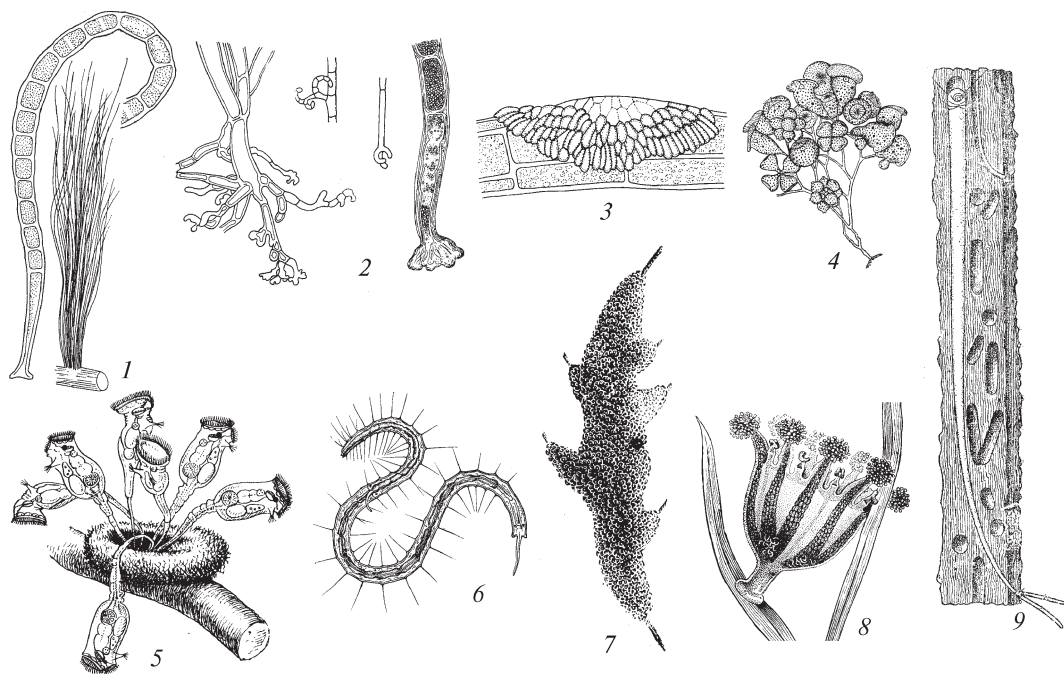


Рис. 6.7. Представители перифитона (по разным авторам):

1 — нитчатая водоросль *Cladophora aerea*; 2 — органы прикрепления *Cladophora*; 3 — колония *Pringshiemiella scutata* на растении; 4 — инфузории *Campanella umbellata*; 5 — группа коловраток *Ptigura tihaniensis*; 6 — малощетинковый червь *Stylaria lacustris*; 7 — мшанка *Plumatella fungosa*, 8 — сидячая сцифомедуза *Octomanus* sp.; 9 — моллюск-древоточец *Teredo navalis*

го субстрата, кроме того, это связано со значительными энергетическими затратами. Прикрепленные формы, поскольку не могут избегать неблагоприятных условий, способны длительное время находиться в криптическом состоянии. В период осушки перифитон в морской супраликторали представляет собой темную пленку, прикрепленную к поверхности камней. Криптические формы (в основном водоросли) возвращаются к активной жизни при помещении такой пленки в морскую воду, в эксперименте показано, что в высохшем состоянии организмы сохраняют жизнеспособность до 7 лет (Зайцев, 2008а).

Существуют различные способы проникновения в твердый субстрат — механические и химические. Первый используют сверлящие моллюски, минирующие личинки насекомых. Сверлящие моллюски играют существенную роль в биоэрозии коралловых рифов и представлены несколькими десятками видов двустворчатых и несколькими видами брюхоногих (Сорокин, 1990). Интрасклеронный образ жизни ведут моллюски-древоточцы *Teredinidae*. Некоторые личинки хирономид делают мины, ходы в тканях высших растений. Химические вещества для воздействия на субстрат исполь-

зуют сверлящие губки (Гаевская, 2009), некоторые водоросли (Сорокин, 1990). Субстрат используется интрасклеронтами преимущественно для защиты от внешнего воздействия.

Эписклеронты, то есть основная масса организмов перифитона, представлены экоморфами как планона, так и эфаптона, т.е. подвижными и прикрепленными организмами (рис. 6.7). Преобладание эфаптона в сообществах перифитона рассматривается как одна из характерных его черт: «главное отличие обрастания от других донных сообществ заключается в том, что основу его составляют прикрепленные организмы» (Зевина, 1972, с. 6). Отмечается, что в сообществах макроперифитона Черного моря подвижные формы не играют существенной роли, достигая значений биомассы 1–6 г/м², 5–38 % общей численности (Брайко, 1985). Именно обилие прикрепленных форм, их роль в формировании пространственной структуры и облика сообщества в целом позволяет делать заключения о значительной роли прикрепленных форм в морском перифитоне (Раилкин, 2008). Прикрепленные формы могут играть не только заметную роль в формировании пространственной структуры, но, возможно, и поддерживать определенную метаболическую замкнутость перифитонных сообществ (Wetzel, 1993, цит. по Макаревич 2000; Ким, 2009).

Однако, в пресных водах роль эфаптона может быть гораздо менее заметной. В континентальных водах в видовом богатстве явный перевес у подвижных форм. Так, в Рыбинском водохранилище из 99 отмеченных видов беспозвоночных (Скальская, 2002) только 13 — прикрепленные формы из губок, мшанок (условно эфаптонными — ценоэфаптон — можно считать гидр, некоторых личинок ручейников, хирономид). Из 65 видов, входящих в состав доминирующего комплекса в сообществах перифитона в водоемах Западной Сибири, только 10 (из губок и мшанок) — прикрепленные формы (Шарапова, 2007, 2008). В микроперифитоне, в частности среди цилиат, по обилию преобладают прикрепленные формы, по видовому богатству — подвижные. В перифитоне оз. Глубокого С.Н. Дуплаков (1933) отмечал 15 видов прикрепленных инфузорий и 57 вагильных.

Сообщества перифитона представляют собой пространственно сложную структуру эфаптона и планона, которые выполняют специфические для них функции. Многие прикрепленные формы становятся эдифицирующими в сообществах перифитона (Протасов, 1982), однако это отнюдь не является непременным атрибутом перифитона в целом. Имеет смысл согласиться с определением прикрепленных форм как «фоновых» (Звягинцев, 2005). Фоновыми они являются по их архитектонической роли и общему соотношению обилия, но не по таксономическому богатству. В об-

растании в различных акваториях Мирового океана, как указывает этот автор, подвижные формы составляют от 40 до 60 % от общего числа видов животных. Сравнение морского и континентальноводного перифитона показывает явное преобладание эфаптона в первом.

«Типично пресноводные сообщества обрастателей по своей природе эфемерны — они формируются в течение вегетационного периода из личинок губок, мшанок, олигохет, гидр и т.д., а осенью угасают. Весной процесс возобновляется. После вселения в пресные воды выходца из Каспия дрейссены полиморфной произошла структурная реорганизация сообществ беспозвоночных, связанных с твердым субстратом. Сообщества обрастателей из эфемерных превратились в консортивный типа биоценозы с высокой биомассой моллюсков и их комменсалов» (Скальская, 2002, с. 221).

Таксономическое богатство перифитона довольно велико. В перифитали встречаются представители всех отделов водорослей, большинства типов животных. Первая сводка таксономического богатства морского обрастания показала, что количество таксонов составляет около 2000 видов (Marine fouling, 1952). В отдельных акваториях и водоемах количество таксонов порядка десятков и сотен (табл. 6.8).

Видовое богатство зависит от локальных условий каждого водоема. В верхневолжских водохранилищах отмечено 139 видов зооперифитона, в частности в Ивановском — 57, в Горьковском — 85, в Рыбинском — 112 (Скальская и др., 2003). Подобное явление отмечается и для водохранилищ днепровского каскада (Шевченко, 2007). Если всего в 6 водохранилищах (период исследований 1988—2005 гг.) отмечено более 400 видов водорослей на антропогенных субстратах, то в Киевском — 320, Каневском — 198, Кременчугском — 202, Днепродзержинском — 142, Запорожском — 117, Каховском — 116. Доминирующий комплекс при этом включал 40 видов. Можно отметить, что таксономическое разнообразие (учитывает богатство видов в отделах и количество последних (Протасов, 2002) также снижается от верхнего Киевского вниз по течению: от 1,972 до 1,695 бит/таксон. В эпифитоне днепровских водохранилищ (Костикова, 1989) также отмечено снижение видового богатства вниз по течению Днепра: в Киевском водохранилище — 388, Кременчугском — 422, Днепродзержинском — 56, Запорожском — 88, Каховском — 124. Высокое богатство эпифитона в Кременчугском водохранилище связано с разнообразием и обилием зарослей макрофитов. Таксономическое разнообразие здесь также максимальное — 2,005 бит/таксон, минимальное — в Каховском — 1,204 бит/таксон.

Прикрепленные формы создают наибольшую биомассу в сообществах перифитона. На установках марикультуры гребешка в заливе Петра Великого, Японское море, за 15 месяцев мидии (*Mytilus edulis*) могут создавать поселения с биомассой 23—30 кг/м², за год — 35 кг/м², на якорных от-

Таблица 6.8. Таксономическое богатство перифитона в различных водоемах и акваториях

Акватория, водоем	Таксономические и/или размерные группы	Количество видов	Примечания	Источник
Мировой океан	Все организмы	Около 2000	Антропогенные субстраты	(Marine fouling, 1952; Морское обрастание, 1957)
Дальневосточные моря России	Макроформы водорослей и животных	432	Антропогенные субстраты	Звягинцев, 2005
Южно-Китайское море (вьетнамское побережье)	Макроформы водорослей и животных	259	Антропогенные субстраты	Звягинцев, 2005
Желтое, Восточно-Китайское, Южно-Китайское моря	Макроформы водорослей и животных	565	Антропогенные субстраты	Huang, Cai, 1984, цит. по Звягинцев, 2005
Баренцево море	Макроформы водорослей и животных	80	Западная часть моря, различные субстраты	Зевина, 1972
Азовское море	Водоросли	163	Район Бердянска и Мариуполя, различные субстраты	Парталы, 2003
Оз. Глубокое	Животные	62	То же	Дуплаков, 1933
	Водоросли	137	Высшие растения, экспериментальные субстраты	
Водоем-охладитель Чернобыльской АЭС	Беспозвоночные	202	То же	Протасов и др., 1991
	Водоросли	426	В доаварийный период, каменная отсыпка, бетон	
Водоем-охладитель Хмельницкой АЭС	Животные	121	То же	Собственные данные
	Макробеспозвоночные	95	Гидросооружения	
Рыбинское водохранилище, озера верхневолжского бассейна, озера Карелии, оз. Байкал	Гетеротрофные жгутиковые	109	Экспериментальные субстраты (предметные стекла)	Золотарев, Косолапова, 2005
Верхневолжские водохранилища	Беспозвоночные	139	Древесные субстраты, камни, макрофиты, экспериментальные субстраты (древесина, стекло)	Скальская, 2002
Реки Восточной Финноскандии	Водоросли	648	Камни, воздушно-водные и погруженные растения (8 видов)	Комулайнен, 2004

Акватория, водоем	Таксономические и/или размерные группы	Количество видов	Примечания	Источник
Ладожское оз.	Водоросли	Более 400	Высшие водные растения	Ладожское оз., 2002
Реки, озера, антропогенные водоемы Западной Сибири	Беспозвоночные	Более 300	Древесные субстраты, камень	Шарапова, 2007
Днепр и его водохранилища	Водоросли	669	Эпифитон высших водных растений	Костикова, 1989
Каскад Днепровских водохранилищ	Водоросли	431	Гидросооружения, камень, бетон	Шевченко, 2007

тяжках биомасса может превышать 50 кг/м² (Солдатова и др., 1985). Здесь же на гидросооружениях в сообществе *Crossostrea gigas* биомасса обрастания составляла в среднем 110 кг/м² при максимальной 215,8 кг/м² (доля устриц 91 %). Плотность моллюсков достигала 3232 экз/м² (Звягинцев, 2005). Наибольшая отмеченная биомасса сообществ перифитона в море (Южно-Китайское море, о. Там) составляет 337 кг/м². Доминирующими формами здесь являются крупные усконогие раки (Карпов и др., 2007).

В континентальных водах закономерность преобладания по биомассе прикрепленных форм сохраняется. В естественных водоемах и водотоках биомасса в сообществах с доминированием губок (*Spongilla lacustris*, *Ephydatia mulleri*, *Eunapius carteri*) по нашим данным может достигать 3180 г/м², максимальная биомасса мшанок рода *Plumatella* превышает 1000 г/м². В то же время в сообществах подвижных форм — личинок хирономид, олигохет максимальная биомасса составляет граммы и десятки граммов на кв. м (Шарапова, 2007). В водоемах антропогенного характера обилие организмов перифитона достигает значительных величин. Еще В.И. Жадин (1947) отмечал, что для дрейссены (*Dreissena polymorpha*), массового организма в перифитоне, именно в водохранилищах создаются наиболее благоприятные условия существования. В водотоках (бетонные дюкеры) канала Днепр-Донбасс отмечено одно из наибольших значений биомассы для поселения дрейссены (*D. polymorpha*) и перифитона — до 50 кг/м² (Ляшенко, Харченко, 1988). По нашим данным, в подводном канале Хмельницкой АЭС биомасса дрейссены достигала 37 кг/м². Значительной биомассы могут достигать и подвижные формы. Биомасса брюхоногих моллюсков (живородка *Viviparus viviparus*) в водоеме Змиевской ТЭС превышала 1 кг/м² (Васенко, 2000).

Локализация субстратов во многих случаях носит островной характер, поэтому для перифитона важен процесс заселения субстратов.

«Вполне закономерно, что пелагическое развитие является главным способом распространения видов, населяющих сообщества обрастания, и встречается примерно у 70 % донных беспозвоночных... пелагическое развитие — единственный способ личиночного развития, который обеспечивает биообрастание естественных и искусственных твердых тел в толще воды» (Раилкин, 1998, с. 45).

Исходя из этого, состав перифитона и планктона должен быть достаточно сходным, поскольку заселение субстрата может происходить только за счет пелагических организмов, пелагических стадий, однако такое сходство обычно невелико. Личиночные стадии перифитонных организмов находятся в планктоне не постоянно, хорошо выражена сезонность и периодичность их развития (Брайко, 1985). На экспериментальных субстратах, экспонированных в закрытой литорали оз. Волосо (Беларусь), флористическое сходство фитоперифитона по коэффициенту Жаккара с планктоном составляло 29,5, а в открытой литорали — 46,1, то есть сходство было невысоким (Сысова, 2005). Далеко не все водоросли планктона оседают на субстрат, а среди осевших существует определенная конкуренция, в результате которой активно заселяют субстрат лишь некоторые виды.

Одним из факторов изменения видового богатства и состава перифитона является гидротехническое строительство и судоходство. Именно перифитонные организмы могут в первую очередь переноситься на корпусах судов в их обрастании. Из 50 видов-вселенцев в Черном море полтора десятка связаны именно с обрастанием (Александров, 2008). Обнаруженный впервые в 1955 г. в Каспийском море *Balanus improvisus*, уже через три года стал массовым во всех акваториях, за исключением восточного побережья среднего Каспия, где судоходство ограничено. Была выявлена четкая закономерность увеличения количества вселенцев в районах с относительно высокой соленостью (обрастание в Каспии в районах с соленостью 8—14 ‰ на 90—99 % состоит из вселенцев (Зевина, 1972). В районах опреснения преобладала местная каспийская фауна.

Пространственная структура перифитона сложна и связана с распределением организмов на поверхности субстрата и в слое присубстратной воды. В значительно меньшей степени — внутри субстрата. Кроме того, поверхность различных подводных субстратов имеет собственную пространственную сложность. Пространственная структура перифитона может рассматриваться как плановая (на поверхности, «вид сверху»), объемная или трехмерная, с которой связана ярусность и стратификация поселений, и биотопическая, которая определяется характером пространствен-

ного взаиморасположения элементов биотопа — различных заселенных организмами перифитона поверхностей (Протасов, 1994). Общий облик поселений организмов и сообществ перифитона, в отличие о других группировок, можно изучить визуально, поскольку на субстрате они «на виду», поэтому многим поселениям перифитонтов были даны названия, связанные со зрительными ассоциациями. Так, П.П. Ширшов (1929) в перифитоне днепровских порогов выделял несколько типов именно по их габитусу: кустистые обрастания, налеты, слизистые, кожистые пленки (укр. — *осуги, шкоринки*).

«Есть две экологические стратегии для механической устойчивости донных сообществ, давно получивших название «войлок» (или «ворс» на начальной стадии) и «кожа». Войлок приобретает механическую устойчивость за счет переплетения противодействующих разрыву нитей в «ткань» (в текстильном смысле). «Кожя» представляет механизм формирования биопленки за счет гликокаликса — выделяемой микроорганизмами слизи» (Заварзин, 2003, с. 54).

Один из типов поселений прикрепленных моллюсков, характерный именно для перифитона, назван «щетками» (Протасов, Афанасьев, 1984). Широко применяется определение «пленки перифитона». Именно на основании общего облика сообществ перифитон определяют как «совокупность слизи и водорослей на речном дне» (Bigs, 2000). Возможность визуального контроля практически всего населения, взаимного расположения организмов позволяет использовать для перифитона приемы изучения рисунка ландшафта (Викторов, 1986). Мозаичность, более или менее выраженная неоднородность в поселениях перифитонных организмов, часто связана с развитием небольшого количества доминирующих форм. Выделение относительно однородных поселений, контуров дает возможность выявить особенности подводных микроландшафтов (рис. 6.8, 6.9).

Снижение освещенности с глубиной приводит к тому, что пояса прикрепленных водорослей достаточно хорошо выделяются именно вблизи поверхности (Зевина, 1972; Протасов, Синицына, 1996). На пространственное распределение организмов перифитона сильно влияют гидродинамические факторы. На корпусах судов выявлена отчетливая закономерность смещения наибольшей концентрации обрастания к корме при увеличении средней скорости судна.

Пространственная неоднородность сообществ перифитона определяется как биотопическими особенностями, так и биотическими факторами. Однородность биотопа способствует формированию однородной пространственной биотической структуры. В этом случае, при наличии организмов, способных создавать массовые поселения, могут формироваться обширные однородности в сообществах перифитона. На бетонной облицовке гидросооружений (каналы, пло-

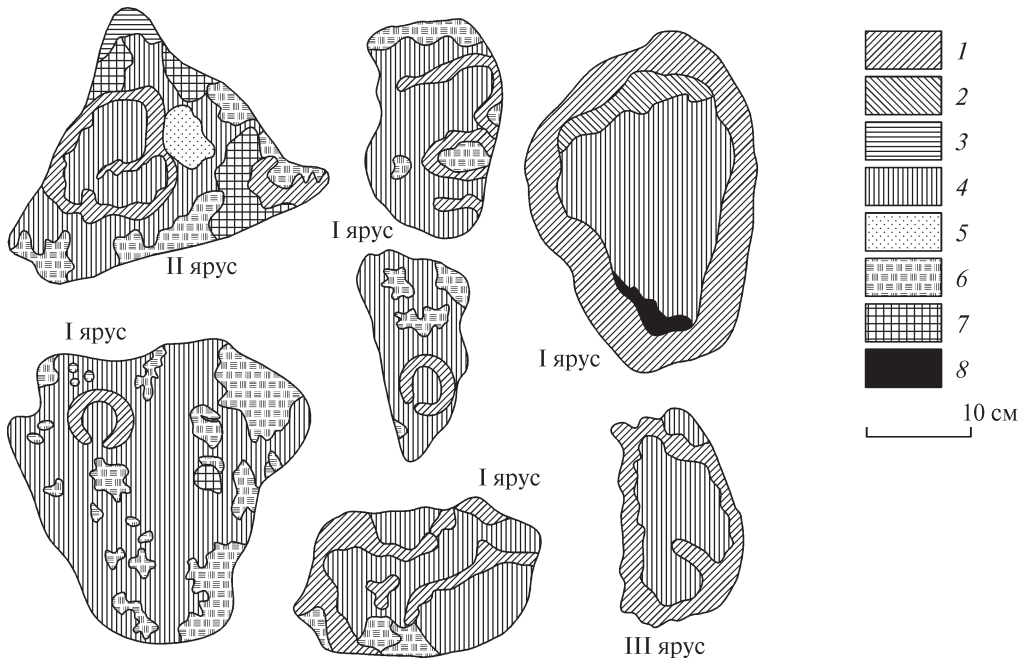


Рис. 6.8. Рисунок контуров перифитона на камнях из трех ярусов каменной отсыпки укрепления берега в водоеме Криворожской ГРЭС (по Протасов, 1994):

1 — контур дрейссены; 2 — корофид; 3 — лингбии; 4 — «пустой» контур; 5 — рыхлого грунта; 6 — губки; 7 — мшанки; 8 — кладофоры

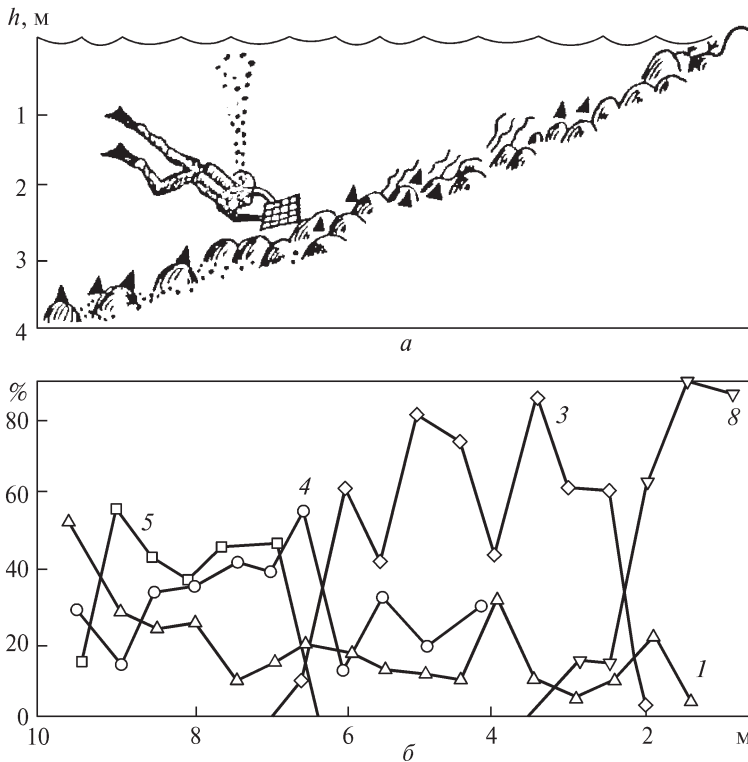


Рис. 6.9. Схема трансекты (по Протасов, 1994): *a* — треугольниками обозначена дрейссена, извилистыми линиями — нитчатые водоросли и относительная площадь (%) покрытия контуров; *б* — на трансекте в водоеме-охладителе Криворожской ГРЭС; цифрами 1—8 обозначены контуры, как на рис. 6.8

тины) отмечаются сплошные поселения дрейссены протяженностью от сотен метров до километров, вглубь по откосу канала они распространялись на метры—десятки метров. Однородность перифитона на большом протяжении вообще характерна для каналов (Кафтанникова, 1975; Шевцова, 1991). В охладителе Криворожской ТЭС на бетонной облицовке плотины нами отмечались обширные поселения корофиид — пояс шириной 12 м и протяженностью в несколько километров. Протяженность однородного пояса нитчатых водорослей в каналах может достигать километров (Оксиук, 1973). В естественных водотоках, где существует большая мозаичность биотопов перифитона, ей соответствует и мозаичность сообществ (Комулайнен, 2004; Naiman et al. 1988; Algal ecology..., 1996; Vigs, 2000).

Объемная структура формируется в направлении, перпендикулярном поверхности субстрата, за счет ярусности и стратификации. Первое связано с разными размерами организмов, прикрепленных к основному субстрату. Ярусность присуща самым различным сообществам перифитона.

«Фитоперифитон представляет собой структурированное сообщество, в котором в каждый ярус входят водоросли определенной морфологии. Базальный слой составляют бесстебельковые (*Ceratoneis* spp., *Cocconeis* spp., *Achnanthes* spp.); средний — длинностебельковые (*Gomphonema* spp.), а также живущие в слизистых трубочках (*Cymbella* spp.), верхний — цепочковидные колонии (*Diatoma* spp., *Fragilaria* spp., *Melosira* spp.)» (Комулайнен, 2004, с. 124—125).

Нами отмечалась ярусность в поселениях инфузорий на экспериментальных пластинах: *Vorticella* sp. занимали нижний ярус, а ветвистые колонии *Zoothamnion* sp. — следующий. Для фитоценоза перифитона восточного побережья Байкала характерно высокое доминирование одного вида водорослей, очень различных по своей морфологии. Водоросли *Dedymosphenia geminata* в виде небольших кустистых колоний размером 1—2 см покрывают твердый субстрат как войлок. Поселения *Ulotrix zonata* представляют собой скопления нитей, прикрепленных базальной клеткой. Талломы *Draparnaldioides pilosa* — сильно разветвленные кустики высотой до 15 см. У *Tetraspora cylindrica* var. *bulbosa* таллом прикреплен к субстрату тонкой ножкой. Эти водоросли образуют сложную структуру фитоценоза (Кравцова и др., 2007).

На гидроиде *Bougainvillea megas* в течение годового цикла было отмечено 80 видов водорослей и 36 видов беспозвоночных (Парталы, 2003). Гидроиды служат субстратом для водорослей в зимний и ранневесенний период, около половины всех видов животных встречаются круглогодично. Крабы *Rhithropanopeus harrisi* встречаются круглогодично, в летний период при биомассе гидроида около 4 кг/м² численность крабов достигала 2200 экз/м². На покровах краба, в свою очередь, формируется довольно сложный эпибиоз

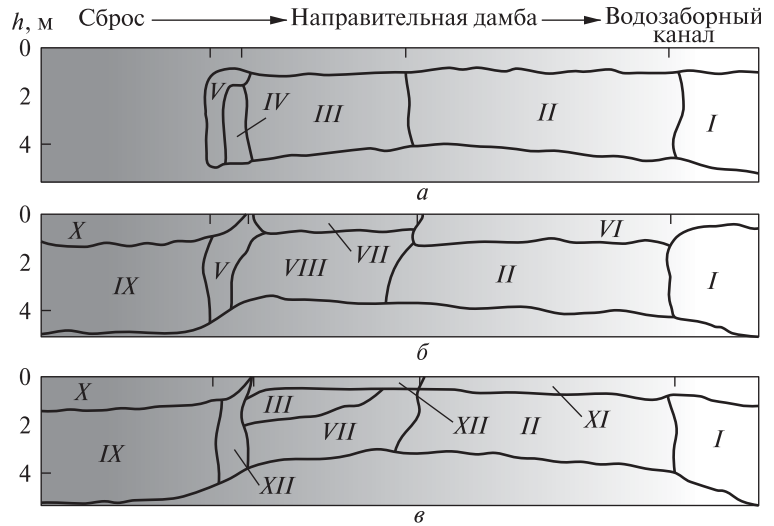


Рис. 6.10. Распределение сообществ перифитона по откосам отводящего подогретую воду канала, отсыпке дамб и откосам подводящего (водозаборного) канала в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС (по Протасов, 1994):

a — 1979 г.; *б* — 1980 г.; *в* — 1981 г. Сообщества: I — *Dreissena polymorpha*; II — *U. polymorpha*; III — *D. polymorpha* + *Pristina aequiseta* + *Dero obtusa*; IV — *D. polymorpha* + *Aeolosoma hemprichi*; V — *P. aequiseta*; VI — *D. polymorpha* + *Nais* sp.; VII — *Lyngbya* sp. + *D. polymorpha*; VIII — *D. polymorpha* + *Nematoda* + *Acanthocyclops americanus*; IX — *Plumatella emarginata* + *P. aequiseta*; X — *Lyngbya* sp. + *P. aequiseta*; XI — *Cladophora* sp. + *Nais* + *D. polymorpha*; XII — *Lyngbya* sp. + *A. americanus*; XIII — *P. emarginata* + *Chidorus sphaericus* + *Nais*; XIV — *P. emarginata* + *A. chemprichi* + *P. aequiseta*

второго порядка, состоящий из прикрепленных инфузорий, гидроидов, усонюгих раков, мшанок. Жесткие конкурентные отношения за субстрат приводят к образованию сложной пространственной структуры сообществ перифитона. В перифитоне более, чем в других экотопических группировках, пространственную структуру сообществ определяет биотический фактор. Многие сообщества перифитона имеют консортивную структуру (Протасов, 2004, 2006; Gai-pino et al., 2004). Один или несколько видов создают пространственно сложную среду для других организмов.

По наблюдениям Г.С. Карзинкина (1927), характер эпифитона зависит не только от растительного субстрата, но и характера зарослей, пространственно сложного биотопа. Увеличение плотности зарослей, как правило, отрицательно сказывается на развитии эпифитона. В Кременчугском водохранилище при проективном покрытии рогоза 5 %, общая биомасса 35 видов водорослей перифитона составляла 42 009 мг/г макрофитов, а при покрытии 80 % эти значения были, соответственно, 7 видов и 70 мг/г (Костикова, 1989).

Характер развития сообществ перифитона сильно зависит от ориентации поверхности субстрата (Морское обрастание..., 1957; Шевцова, 1991; Cover, Harrel, 1978). В опытах на прозрачных и непрозрачных стеклянных субстратах было показано, что, независимо от освещенности, нижние стороны субстратов более интенсивно заселялись личинка-

ми дрейссены, гидрами (Протасов, 1994). В пространственных сложных биотопах с развитой поверхностью, таких как заросли высших растений, каменистая литораль, некоторые технические сооружения, пространственная структура сообществ перифитона также усложняется, а обилие организмов в целом возрастает. В охладителе Чернобыльской АЭС, Криворожской ТЭС под 1 м² проективного покрытия на каменной отсыпке укрепления плотин и берегов, было до 10 м² обитаемого субстрата (Протасов, 1994; Протасов, Сеницына, 1996). Эффект увеличения активной поверхности используется при сооружении искусственных рифов (Хайлов и др. 1992; Александров, 2008).

Примером распределения перифитона в градиенте одного из важнейших факторов — температуры — может быть результат исследования распределения сообществ перифитона в водоеме-охладителе электростанции (Protasov, Afanasyev, 1986; Протасов, 1994). В охладителе Чернобыльской АЭС удалось проследить за изменением структуры и состава сообществ от сбросов подогретых вод до подводящего канала АЭС (рис. 6.10). По мере снижения температуры сообщества с доминированием мшанки сменяются здесь сообществами с доминированием дрейссены. После остановки работы АЭС в 2000 г. сообщества дрейссены распространились по всем биотопам твердых субстратов (Протасов, Силаева, 2005).

В речной системе сообщества перифитона сменяют друг друга в речном континууме (Комулайнен, 2004; Vannote et al. 1980), однако отдельные биотопические особенности определяют неоднородное распределение перифитона.

«Как правило, максимальное видовое богатство наблюдается на порогах, для которых характерно разнообразие местообитаний. Здесь же создаются условия для «сгущения жизни» и формирования максимальной для данной реки биомассы» (Комулайнен, 2004, с. 117).

Типизация и классификация сообществ перифитона может проводиться по различным критериям. Один из распространенных подходов — дифференциация по доминирующим видам, функциональным группам. Этот подход предполагает, что доминирование какого-то вида определяет характер трофических связей, пространственную структуру, и, в некотором смысле, состав всего сообщества. Другой подход базируется на габитуальных экоморфных или ценоэкоморфных подходах. Очевидно, что необходим синтез и комплексный подход. Одними из первых пытались классифицировать биоценозы перифитона Г.С. Карзинкин (1926) и С.Н. Дуплаков (1933). Последний выделил для перифитона оз. Глубокого три типа сообществ: перифитон чисто животного характера, животное-растительного (преобладают животные) и растительно-животного (преобладают растения).

Основным фактором, определяющим тот или иной тип, является освещенность. На глубине 4,5—5 м недостаток света не позволяет развиваться водорослям и, «благодаря отсутствию нитчаток, получают возможность интенсивного развития сидячие животные» (с. 111).

В качестве основного критерия выделения типов С.Н. Дуплаков выбрал соотношение автотрофных и гетеротрофных компонентов сообщества. К аналогичной схеме выделения типов сообществ перифитона пришла и Е. Печиньска (Pieczynska, 1970). Трофо-энергетический критерий, несомненно, один из важнейших, но не единственный. Так, А. Мейхе (Meiße, 1939) классифицировал перифитон озер как по принципу преобладания автотрофов и гетеротрофов, так и по составу: среди первых — нитчатые водоросли, диатомовые, мхи; среди вторых — дрейссена, губки, мшанки, простейшие, т. е. по доминирующим формам. На основании исследований зооперифитона Средней Волги И.А. Скальская (2002) выделила его структурно-таксономические типы. Для большинства природных местообитаний в волжских водохранилищах характерны хирономидно-дрейссенный в сочетании с бриозойно-спонгиевым типом. В условиях техногенного подогрева воды преобладали бриозойные сообщества. Участкам с большим содержанием взвесей в воде был свойствен наидидный тип сообществ (доминирование малощетинковых червей сем. Naididae). При значительном органическом загрязнении формировался нематодный тип.

Нами предложена трехуровневая (рис. 6. 11) система классификации перифитона (Протасов, 1994). По трофическому статусу может быть выделено 2 типа: автотрофные и гетеротрофные сообщества, а также их сочетание. Классы сообществ разделяются по ценоэкоморфному и экоморфному принципу. В биоценотическом градиенте их можно расположить в некий условный ряд, в котором они могут быть охарактеризованы по общим габитуальным характеристикам, обусловленным наличием (М-полюс) или отсутствием (Р-полюс) хорошо выраженных доминирующих экоморфных групп. На третьем уровне целесообразно применить таксономический критерий.

Роль перифитона в водоемах и для человека определяется его таксономическим и функциональным разнообразием, высокой активностью метаболических процессов, высокими показателями обилия. Значительная часть первичной продукции производится именно организмами перифитона: во многих озерах — до 40 %, а тем более в водотоках — до 70 % (Макаревич, 2005). В прибрежной зоне Черного моря на долю сообществ перифитона, обрастания приходится до 75 % первичной продукции и 90 % деструкции органического вещества (Александров, 2008). Жизнедеятельность организмов перифитона, биологические процессы на разделе

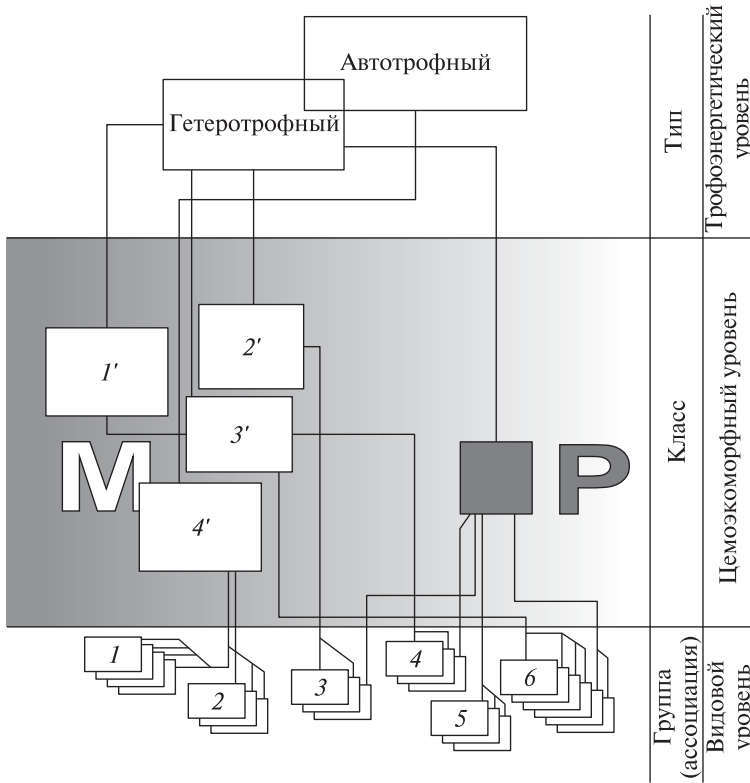


Рис. 6.11. Схема классификации сообществ перифитона (по Протасов, 1994):

трофоэнергетический уровень: гетеротрофные и автотрофные сообщества; ценоэкоморфный уровень в МР градиенте: 1' — сообщества с доминированием конгрегации тубулярных ценоэкоморф (ЦЭМ), 2' — раковиннесущих подвижных ЦЭМ, 3' — конгрегаций прикрепленных раковиннесущих ЦЭМ, 4' — конгрегации нитчатых ЦЭМ; видовой уровень: 1 — *Cladophora dophora* sp., 2 — *Lyngbya* sp., 3 — *Fagotia esperi* + *Theodoxus fluviatilis*, 4 — *Plumatella emarginata*, 5 — *Cricotopus silvestris*, 6 — *Dreissena polymorpha*

твёрдый субстрат—вода в значительной мере связаны с деятельностью человека: создается огромное количество новых благоприятных для развития гидробионтов биотопов, население которых в процессе жизнедеятельности изменяет их свойства. Эти изменения в основном идут вразрез с интересами человека. Биологические помехи, а также биологическое повреждение материалов и изделий при эксплуатации тех или иных объектов в гидросфере влекут за собой огромные убытки: более 50 млрд. долл. в год от обрастания морских судов и гидротехнических сооружений (Звягинцев, 2005). В то же время, создание новых активных поверхностей, заселяемых организмами перифитона, может быть очень действенным инструментом управления биологическими процессами в водоемах, в частности повышения их продуктивности, самоочищения (Хайлов и др. 1992; Протасов, 1994; Хайлов и др. 2005; Александров 2008). Сообщество перифитона, как макроформы, так и микроперифитон в тонких биопленках, используются для контроля загрязнения водоемов (Jones et al., 1969).

Во флоре и фауне наземного биотопа нет сообщества, параллельного планктону в водном биотопе.

Киселев, 1969, с. 7

ЭМФИБИОН. ПЕЛАГОС. ПЛАНКТОН

Термин «планктон» (греч. *πλανχτός* — блуждающий вокруг), был введен в 1887 г. немецким исследователем В. Гензеном (V. Hensen), однако исследования гидробионтов малых размеров, находящихся во взвешенном состоянии в толще воды, начались еще в первой половине XIX века (Киселев, 1969, 1987)³. Изначально основными признаками планктонных организмов были их малые размеры и неспособность сопротивляться действию водных масс. Группировкой планктона считалась любая совокупность организмов, пассивно переносимых течением. Пассивность эта, однако, весьма относительна. Как подчеркивал В.М. Рылов (1922), это скорее признак количественный, а не качественный и может рассматриваться с точки зрения оценки относительных размеров организмов и элементов среды. Э. Геккель отмечал, что и «мелкий рачок, так же как и крупная рыба могут переноситься течением, все зависит от соотношений размеров гидробионтов и силы течения» (1890, цит. по Киселев, 1969). Более существенным признаком организмов планктона является их положение в пространстве, в толще воды, вне связи с каким-либо субстратом.

«Под планктоном следует понимать совокупность организмов, ведущих свободноплавающий, взвешенный в водной массе образ жизни, независимо от субстрата как точки опоры; последней для планктёров служит только водная масса как таковая» (Рылов, 1922, с. 243).

Водная масса как единственная опора для организмов планктона используется благодаря адаптациям к сохранению взвешенного состояния. Это может достигаться двумя основными способами: балансом между гидростатическими силами погружения и выталкивания (нулевая плавучесть) и сопротивления погружению под действием гравитации (Перес, 1969; Алеев, 1986). Разделение пелагических организмов на две большие группы — пловцов, плотность тела которых выше плотности воды и которые находятся в толще воды благодаря активному движению, и парящих, плотность которых близка к плотности воды (Jacobs, 1935; цит. по Киселев, 1969, с. 196), весьма условно, поскольку организмы обеих групп в той или иной мере используют все возможные адаптации.

Одним из основных приспособлений организмов планктона, обуславливающим их взвешенное состояние в воде, является размер их тела. С уменьшением размеров возрастает отношение поверхности организма к его объему, таким образом, возрастает сопротивление трения при снижении объема и массы тела, поэтому подавляющая часть организмов планк-

³ Такое явление, как «цветение» воды, то есть массовое развитие организмов планктона в научной литературе описывалось еще в XVII в. (Киселев, 1987).

тона — мелкие и очень мелкие формы. Для увеличения сопротивления погружению у организмов планктона вырабатываются адаптации в виде «парашютных» систем (Алеев, 1986). У многих из них поверхность увеличивается за счет длинных выростов, нитей, колоколообразной формы тела (рис. 6.12). У некоторых организмов планктона (личинки угрей, некоторые гребневики) все тело или его часть представляют собой несущие плоскости, увеличивающие сопротивление погружению или обеспечивающие планирующее перемещение. Большое значение для сохранения положения в толще воды имеет их активное движение, иногда в сочетании с планированием. Эффективной пассивной адаптацией также является нейтральная плавучесть тела. Снижению общей плотности способствуют жировые или газовые включения. Наличие довольно тяжелого минерального скелета, как, например, у одноклеточных радиолярий, компенсируется развитой поверхностью с длинными выростами, углублениями.

«К нектону относят организмы высокоактивные, способные преодолевать силу течения и перемещаться в водной толще на далёкие расстояния, как, например, пелагические рыбы, некоторые водные млекопитающие (киты, дельфины, тюлени) и немногие крупные морские беспозвоночные. К планктону же причисляют лишь те организмы, которые обладают слабо выраженными локомоторными способностями и в силу этого лишены возможности преодолевать даже слабые течения и перемещаться в широких пределах. Разумеется, это разделение на нектон и планктон базируется исключительно на количественном признаке — на силе и активности движения — и поэтому носит довольно относительный, условный характер» (Рылов, 1922, с. 243).

Организмы планктона и нектона занимают один биотоп. Существенное дополнение в определение специфичности планктонного организма с точки зрения экоморфологии и выделения планктона было сделано Ю.Г. Алеевым (1972, 1976). К планктонным организмам (планктонтам, планктёрам) следует относить те, у которых «общая конструкция тела определяется комплексом приспособлений, функционально связанных с увеличением гидродинамического сопротивления и обеспечения возможности пассивного парения в толще воды с наименьшей затратой энергии» (1976, с.19). При малых размерах и относительно небольшой скорости перемещения, организмы планктона всегда находятся в ламинарном режиме обтекания их тела.

В целом, водная толща как среда обитания более однородна, чем перифиталь или бенталь. Жизнь в водной толще способствует менее широкой радиации форм по сравнению с жизнью на дне, на субстрате (Беклемишев, 1974). В водной толще, как правило, отсутствуют резкие градиенты. Основная характеристика пелагиали (эмфали) — ее трехмерность. Однако оси пространства экологически неравнозначны. Основные градиенты — освещенности, давления, температуры, плотности воды — существуют по вертикальной оси. По вер-

тикали направлена и сила тяжести. По горизонтальным осям происходит перемещение водных масс, связанных с течением, существуют градиенты, определяемые влиянием берега.

Особенностью пелагиали как биотопа является отсутствие убежищ. В связи с этим широкое распространение получили адаптации окраски, близкой к фону — серебристая, голубая. Тело многих планктонных организмов прозрачное. В афотической зоне большую роль играют различные органы свечения, выполняющие защитную и сигнальную функции (Виноградов, 1968).

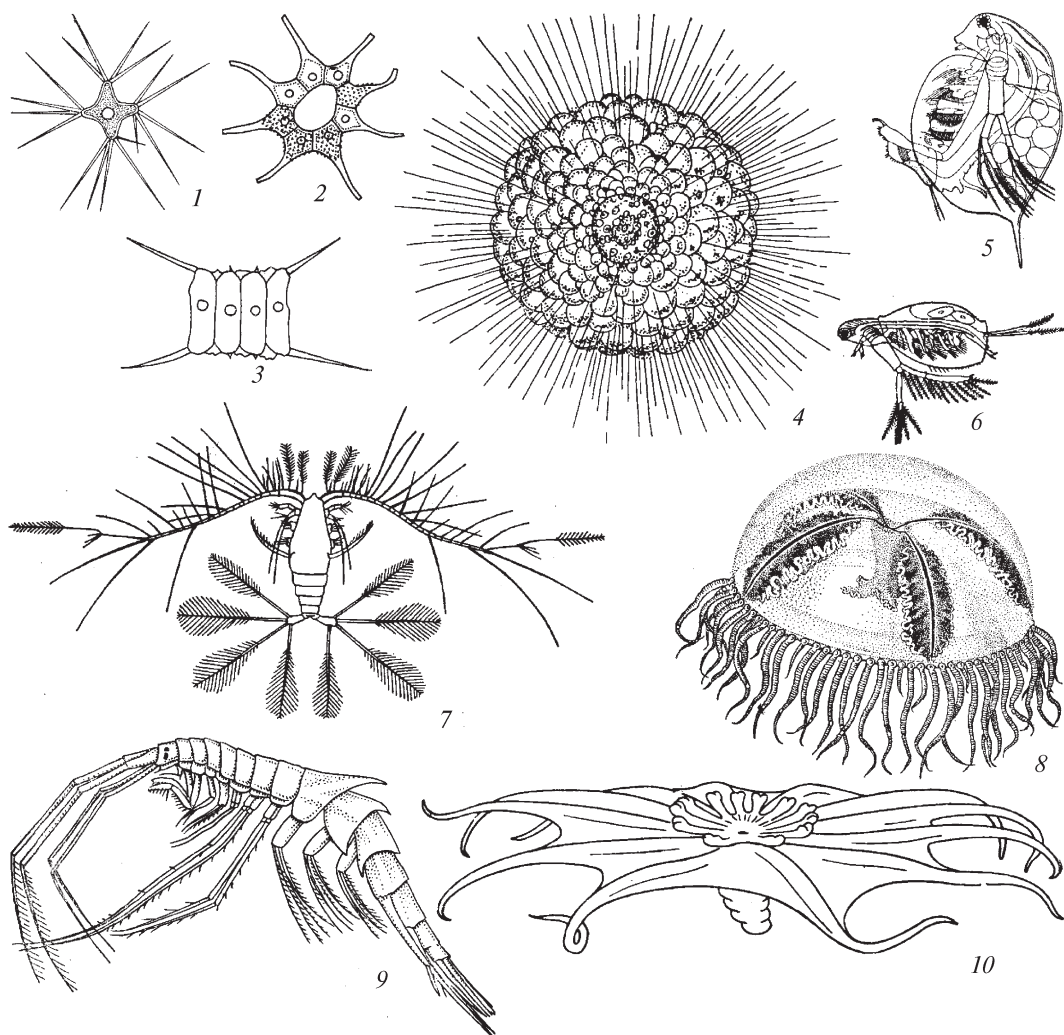


Рис. 6.12. Представители организмов планктона (по различным авторам):

1 — водоросли: *Polydriopsis spinulosa*; 2 — *Scenedesmus communis*; 3 — *Pediastrum simplex*; 4 — радиолярия *Talassiocola pelagica*; 5 — ветвистоусые ракообразные: *Daphnia magna*; 6 — *Diaphanosoma brachyurum*; 7 — веслоногий рак *Calocalanus parvo*; 8 — гидромедуза *Gonionemus vertens*; 9 — разноногий рак *Macrohectopus branickii*; 10 — голотурия *Pelagothuria ludwigi*

Основная масса организмов планктона относительно небольшого размера. Тем не менее, спектр размеров тела довольно широк, поскольку в состав планктона входят различные организмы — от вирусов и бактерий до рыб и крупных беспозвоночных. Наибольшее количество бактериофагов в оз. Байкал имеет размеры 30—80 нм (Дрюккер, Дутова, 2009). Некоторые же особи арктической медузы *Syanea* имеют колокол более 2 м в диаметре и щупальца более 20 м. Таким образом, диапазон размеров организмов планктона составляет 9 порядков!

Классификация организмов планктона по размерам была предложена еще в XIX — начале XX века (Киселев, 1969). Позднее эта система, устанавливающая 5—7 размерных классов, была несколько модифицирована (Парсонс и др., 1982; Перес, 1969):

Ультрананопланктон	Размер организмов <2 (5) мкм	Вирусы, бактерии, водоросли	Проходят сквозь плотный фильтр
Нанопланктон	2—20 (5—50) мкм	Водоросли, жгутиконосцы	
Микропланктон	20—200 (50—1000) мкм	Протисты, коловратки, водоросли, личинки	Большинство организмов планктона пресных вод
Мезопланктон	0,2—1,0 (1,0—5,0) мм	Крупные ветвистоусые ракообразные, нек. пелагические амфиподы оз. Байкал	Большинство организмов морского планктона
Макропланктон	>5 мм — до нескольких см	Медузы, сальпы, мизиды, рыбы	Морской макропланктон
Мегалопланктон	До нескольких метров	Крупные медузы, сифонофоры, туникаты	Морские организмы, видимые невооруженным глазом с борта судна

Масса крупных медуз достигает килограммов и десятков килограммов, масса планктонных ракообразных — порядка 10^{-2} — 10^{-3} мг. В водоемах разного типа размер и масса отдельных особей планктона может значительно различаться. Средняя масса особи представителей сетного зоопланктона в р. Днепр до его зарегулирования (1931—1938 гг.) составляла $0,002 \pm 0,0006$ мг (коловратки), $0,0228 \pm 0,0065$ (ветвистоусые), $0,0058 \pm 0,00075$ мг для веслоногих (Беспозвоночные..., 1989). После создания водохранилищ средняя масса особи возросла и составила для всего зоопланктона $0,208 \pm 0,0045$ мг, причем по мере создания водохранилищ средняя масса особи возрастала таким образом, что на начальных этапах была выше, чем впоследствии. Например, в Запорожском водохранилище в период 1934—1935 гг. она составляла 0,0574 мг, а в период с 1978 по 1984 гг. — 0,0209 мг; в Каховском в период с 1956 по 1959 гг. — 0,4435, а в 1981—1982 гг. составляла всего 0,0100 мг. В водоеме-охладителе Хмельницкой АЭС в зимний период средняя масса особи организмов зоопланктона составляла $0,0113 \pm 0,0017$ мг, в весенний — $0,0183 \pm 0,0023$ мг, летом —

$0,0215 \pm 0,0023$ мг, осенью — $0,0456 \pm 0,0049$ мг. При общей тенденции повышения средней массы особи к осени, в целом этот показатель изменяется незначительно. Общебиологическая закономерность связи размеров организмов с продолжительностью жизненных циклов и биологическим временем в целом (Шмидт-Ниельсен, 1987) определяет еще одну особенность планктона — динамичность экологических процессов, краткость онтогенеза планктонтов. Эта динамичность, в частности, определяет огромную продукцию фитопланктона в гидросфере при относительно малых значениях одномоментной биомассы.

В довольно однообразном биотопе — толще воды, диапазон экоморф и жизненных форм планктонтов достаточно широк. В планктоне выделяют 11 экоморф (Алеев, 1990), все они принадлежат к планоадсону и планофагону. Среди беспозвоночных пресноводного планктона, с учетом способов передвижения и питания, может быть выделено более 10 групп, представляющие собой различные жизненные формы (Чуйков, 1981). Кроме облигатно плавающих (*Daphnia*, *Moina*), есть формы, способные к временному прикреплению (*Sida*), переходу к жизни вблизи субстрата (*Macrocyclus*). Разнообразны и способы захвата пищи: у кладоцер — фильтрация и собирание; у коловраток — вертикация, всасывание, захват; у копепод — собирание, фильтрация и захват.

Разнообразие экоморф и жизненных форм планктона построено на двух типах адаптаций, определяющих общую конструкцию тела: характере и способе движения и способе получения пищи. Наиболее распространенными являются кимальный и копиальный движители, а фаготрофные планктонты получают пищу в основном за счет фильтрации и захвата отдельных пищевых объектов. Планктон неоднороден по составу, условиям обитания, обилию, другим характеристикам. Уже на самых первых этапах его изучения были предложены различные классификации. В конце XIX в. К. Апштейн различал три группы планктона: настоящий активно-лимнический, пассивно-лимнический и случайный. Организмы первой группы всю свою жизнь проводят в водной толще, представители второй — временные, в том числе обитающие на истинных планктонтах, третьей — случайные в открытой части озер, выносимые ветром, течением. Различные группы планктона можно выделить по большому числу признаков (Киселев, 1969):

- по качественному составу (бактерио-, фито-, зоопланктон);
- по количественному развитию, степени доминирования (однообразный, полимиктический — разнообразный);
- местообитанию или типу водоемов (озерный — лимнопланктон; прудовый — гелеопланктон; речной — потамо-

планктон; планктон микроводоемов, луж — тельматопланктон; родников — кренопланктон);

- по горизонтальному распределению (пелагический, литоральный; океанический, неритический);

- по вертикальному распределению (планктон эпилимниона, гипolimниона, поверхностный, интразональный, глубоководный);

- по периодичности (голопланктон; организмы, находящиеся в планктоне постоянно; меропланктон; временные планктонты, напр. личинки донных форм).

Таксономический состав планктона богат и зависит от различных факторов — типа и размера водоема, его географического расположения (табл. 6.9). В составе планктона

Таблица 6.9. Таксономическое богатство планктона в различных водоемах и акваториях

Водоем, акватория	Группа организмов	Количество видов и других таксонов	Примечание	Источник
оз. Байкал	Вирусы	5 семейств	—	Дрюккер, Дутова, 2009
р. Днепр	Коловратки	61	Река до зарегулирования	Беспозвоночные..., 1989
	Ветвистоусые	48		
	Веслоногие	20		
р. Припять	Зоопланктон в целом	91	В пределах Беларуси	Романенко и др. 2003
Водохранилища Днепра	Фитопланктон	1127		
Киевское водохранилище	Инфузории	115		Беспозвоночные..., 1989
Кременчугское водохранилище	Зоопланктон в целом	228		Беспозвоночные..., 1989
Красноярское водохранилище	Фитопланктон	240	1977—2006	Красноярское водохранилище..., 2008
	Зоопланктон	99	1977—2006	
Чудское оз. (Peipsi)	Зоопланктон в целом	290	—	Lake Peipsi, 2001
Ладожское оз.	Фитопланктон	380	Включая протейших	Ладожское..., 2002
	Зоопланктон в целом	378		
Охладитель Чернобыльской АЭС	Фитопланктон	337	1980—1984	Протасов и др., 1991
Водохранилища Волги	Фитопланктон	1695	1953—2000	Корнева, 2005
оз. Нарочь	Фитопланктон	316	1974—1980	Экологическая система..., 1985
Северо-западная часть Черного моря	Фитопланктон	627	1973—2003	Северо-западная..., 2006
	Зоопланктон	169	1967—2004	
Северо-западная Пацифика	Макрозоопланктон	34	В траловых ловах	Волвенко, 2009
Мировой океан	Фитопланктон	5000		

континентальных вод основное место из водорослей занимают зеленые, диатомовые, синезеленые (цианобактерии); беспозвоночных — коловратки, ветвистоусые и веслоногие ракообразные.

В отдельных водоемах, регионах богатство фитопланктона исчисляется сотнями, иногда более тысячи видов, зоопланктона — сотнями видов. Для планктонных ракообразных установлена общая закономерность возрастания богатства видов с увеличением размеров водоемов: при площади порядка 10^4 га количество видов достигает 30, при снижении площади на два порядка богатство ракообразных составляет около 15 видов. Наибольшее видовое богатство отмечается при средней глубине водоема около 10 м. Такая же унимодальная зависимость богатства видов отмечается и с прозрачностью воды: оно наибольшее при прозрачности около 5 м по диску Секки (Ivanova, 1987; Иванова, 2005).

Для волжских водохранилищ выявлены следующие закономерности формирования состава фитопланктона. Богатство видов тесно коррелирует с размерными показателями водохранилищ — наибольшее богатство в самых крупных (Рыбинском и Куйбышевском) с наибольшими площадями мелководий. Видовое богатство фитопланктона не связано с показателями первичной продукции. Несмотря на то, что все водохранилища объединены в единый каскад, в каждом из них складывается свой состав фитопланктона, то есть речные участки оказывают значительное влияние на дифференциацию состава планктона в водохранилищах. Кроме того, сказывается географическая зональность, поскольку волжский каскад, так же как и каскад водохранилищ на Днепре, расположен в разных климатических зонах (Корнева, 2005).

В морском планктоне основную часть составляют иные, чем в континентальных водах организмы, в том числе личинки многих донных животных (ларваторн). В океане состав планктона изменяется в различных широтных областях. В аркто-бореальной зоне самыми важными компонентами сообществ планктона являются диатомовые водоросли, растительные и хищные копеподы, эуфаузииды, крылоногие моллюски, кишечнополостные, щетинкочелюстные, гиперииды. В тропической зоне основную роль в фитопланктоне играют перидинеи, из гетеротрофов — протисты, копеподы, аппендикулярии, крылоногие моллюски, щетинкочелюстные, полихеты, гиперииды, креветки, кишечнополостные (Парин, Тимонин, 1985).

Показатели обилия планктона определяются относительно малыми размерами организмов. При значительной численности биомасса, в основном, невелика. Так, в планктоне Каховского водохранилища в летний период общая

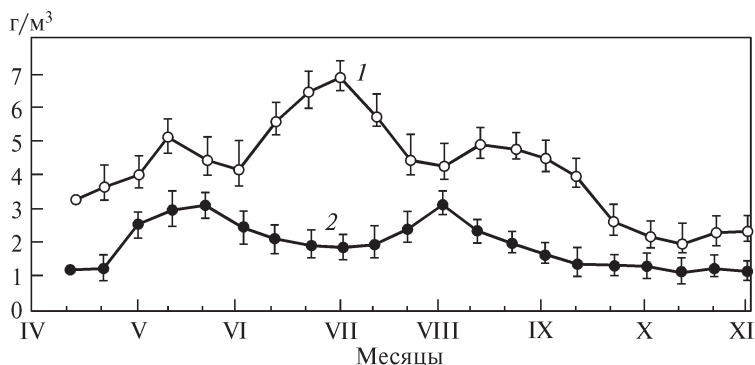


Рис. 6.13. Биомасса фитопланктона в поверхностном горизонте пелагиали (1) и мелководий (2) в Киевском водохранилище в 1978 г. (по Растительность..., 1989)

численность бактерий составляла от 4,6 до 11,8 млн. кл./см³, биомасса — от 5,5 до 8,9 г/м³. Если показатели обилия водорослей и беспозвоночных в водохранилищах подвержены значительным сезонным колебаниям, то для динамики бактериопланктона характерны довольно стабильные показатели. В Киевском водохранилище в августе соотношение биомассы водорослей, беспозвоночных и бактерий в планктоне было 3 : 1 : 1, в октябре 1,5 : 0,1 : 1, в мае 0,4 : 0,1 : 1 (Гак, 1975). В Кременчугском водохранилище в период интенсивного «цветения» биомасса бактериопланктона составляла 1,5 г/м³ в сухой массе. При отмирании водорослей и накоплении в сестоне детрита, относительное обилие бактерий резко возрастает и может составлять до 50 % общей массы сестона (Михайленко, 1999).

Средние за вегетационный сезон показатели биомассы фитопланктона волжских водохранилищ составляют от 0,6 до 6,3 г/м³ (Корнева, 2005). В днепровских водохранилищах (в отсутствие «цветения») биомасса фитопланктона также составляет порядка граммов на м³ (рис. 6.13).

Показатели обилия зоопланктона в континентальных водах также относительно невелики. В днепровских водохранилищах за многолетний период исследований средняя численность зоопланктона не превышала 330 тыс. экз/м³ (Каневское водохранилище), биомасса — 9,14 г/м³ в Днепродзержинском (Беспозвоночные..., 1989). В Красноярском водохранилище за 18-летний период исследований (9—27 годы существования водохранилища) средняя во водоему численность была не ниже 5000 экз/м³ и не поднималась выше 41 000 экз/м³ (Красноярское... 2008). Биомасса за период исследований здесь была не больше 0,7 г/м³. Наибольшие показатели биомассы для днепровских водохранилищ (1956—1986) были 6,1 г/м³ (Кременчугское) и 9,1 г/м³ (Днепродзержинское). В отдельные периоды численность беспозвоночных планктона может достигать очень больших величин, например, в Рыбинском водохранилище отмечали 1—3 млн. экз/м³, однако биомасса не была высо-

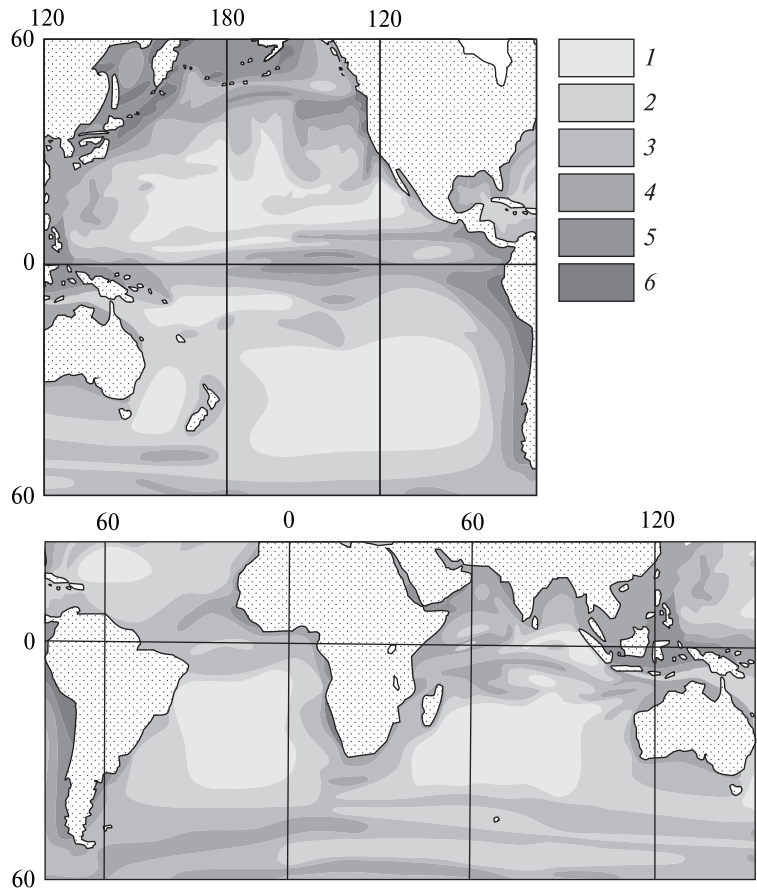


Рис. 6.14. Распределение биомассы поверхностного зоопланктона ($\text{мг}/\text{м}^3$) в некоторых областях Мирового океана (по Богоров, 1974):
 1 — <25 ; 2 — $25-50$; 3 — $51-100$; 4 — $101-200$; 5 — $>201-500$; 6 — >500

кой: $0,85 \pm 0,3 \text{ г}/\text{м}^3$ (Ривьер, Столбунова, 2001, цит. по Красноярское..., 2008).

В целом невелика биомасса и морского, и океанического планктона. Районы с высокой биомассой зоопланктона, свыше $0,2 \text{ г}/\text{м}^3$, занимают мене четверти акватории Мирового океана (Богоров, 1974, рис. 6.14). Однако в некоторых случаях отмечены значительные показатели обилия и морского планктона. В период эвтрофикации (1970—1980-е годы) в северо-западной части Черного моря численность ночесветки *Noctiluca scintillans* достигала 3 млн. экз/ м^3 при биомассе в десятки $\text{кг}/\text{м}^3$. Значительным также было обилие медуз *Aurelia aurita*; запас её составлял более 80 млн. т. Биомасса вселенца-гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Черном море достигала огромных величин, до 1 млрд. т (Зайцев, 2006; Северо-западная..., 2006). В конце 1960-х, начале 1970-х гг. в Черном море на 1 м^3 можно было увидеть до 2—3 крупных медуз *Rhizostoma plumo* с диаметром колокола около 40 см (Zaitsev, Mamaev, 1997).

Массовое развитие водорослей планктона вызывает «цветение» воды. В днепровских водохранилищах отмечалось

«цветение» вольвоксовыми водорослями *Pandorina morum*, биомасса достигала 30 г/м³, диатомовыми (*Stephanodiscus hantzscii*, *Melosira granulata*), с биомассой 12 г/м³, динофитовыми (*Glenodinium quadridens*), биомасса — 69 г/м³. Но наиболее интенсивное «цветение» вызывают синезеленые водоросли родов *Anabena*, *Microcystis*, *Aphanizomenon*, *Oscillatoria*. Средняя биомасса синезеленых водорослей, напр. в Кременчугском водохранилище, в 1983 г. составляла 938 г/м³, запас превышал 1 млн. тонн. Особенно интенсивно «цветение» в первые годы существования водохранилища. В 1975 г. в Кременчугском водохранилище биомасса сестона, основную часть которого составляли синезеленые водоросли, достигала 28 кг/м³ (Растительность..., 1989).

Динамичность планктона проявляется и в довольно быстрой смене его таксономического состава. В континентальных водоемах умеренной зоны обычной является следующая схема сезонной смены: весной в фитопланктоне доминируют диатомовые, летом — синезеленые, частично — динофитовые, зеленые, золотистые водоросли. Осенью в доминанты опять выходят диатомовые водоросли. Смена состава фитопланктона определяется термическими изменениями, а также соотношением биогенных элементов (Щербаков, 1967).

Сообщества планктона динамичны как в пространственном, так и во временном аспектах. Определенные, более или менее закономерные поступательные или циклические изменения происходят в сообществах всех экологических группировок гидробионтов, однако пространственный и временной аспекты связаны для планктона особым образом. Помимо изменений обилия и состава (циклические изменения и сукцессии), происходят секвенции планктона или изменения, обусловленные переносом водных масс. Появление дрейфующей, перемещаемой течением популяции планктонных организмов является локальной секвенцией, а локальные изменения в определенной акватории в течение некоторого времени представляют собой сукцессию (Киселев, 1980). В силу подвижности водных масс и их населения бывает сложно различить, преобладают пространственные или временные факторы. Сообщества планктона обладают специфической пространственно-временной структурой. Под воздействием различных факторов в планктоне образуется определенная агрегированность, сгущения, которые отмечаются даже в малом масштабе.

«Наблюдения показали, что в общем планктонные организмы чаще бывают сгруппированы, или агрегированы, чем распределены случайно. Например, Кэсси (Cassie, 1959), изучая распределение планктона с интервалом 1 м показал, что распределение диатомеи *Coscinodiscus gigas* не случайно, а определенным образом агрегировано» (Парсонс и др., 1982, с. 27).

Основное влияние на периоды активной вегетации фитопланктона, а затем и развития зоопланктона как в море, так и в континентальных водах оказывает широтное расположение акватории, т.е. продолжительность светового дня, интенсивность освещения, температура. На Крайнем Севере в море вегетация длится 1—2 месяца, в центральных районах Карского моря — 3—4 месяца (июль—октябрь), в северной части Баренцева моря 4—5 месяцев, в южной части Берингова моря 6 месяцев, в умеренной части Атлантики 7—8 месяцев, в тропиках вегетация продолжается круглый год (Киселев, 1980). Биологические сезоны непосредственно зависят от гидрологических и климатических сезонов. Например, для морей высоких широт можно выделить несколько сезонов (табл. 6.10).

Таким образом, в морях высоких широт в течение короткого безледного периода происходит подъем и спад развития фито- и зоопланктона, кроме того, бентосные группировки активно пополняют зоопланктон своими личинками. К югу от высоких широт к тропикам картина сезонной динамики постепенно изменяется (рис. 6.15).

В северных акваториях большое значение для развития планктона в целом и фитопланктона в частности имеет ледовая обстановка. Под ледовым покровом развитие планктона минимально. Таяние льда способствует улучшению режима освещенности, однако и распреснению верхних слоев

Таблица 6.10. Характеристики сезонных изменений зоопланктона в северных морях (по Богоров, 1974)

Сезон	Стадии	Биомасса, мг/м ³	Состав
Биологическая зима	Раннезимняя	<50	Copepoda
	Поздnezимняя	100	Личинки Copepoda, в заметном количестве появляется фитопланктон
Биологическая весна	Ранневесенняя	>2000	«Цветение» моря водорослями, резкое преобладание биомассы фитопланктона над зоопланктоном (в 20—100 раз)
	Поздневесенняя	1000	Преобладание фитопланктона над зоопланктоном (в 5—10 раз), много личинок донных животных, много молоди копепод
Биологическое лето	Раннелетняя	500	Количество фито- и зоопланктона приблизительно равно, много личинок моллюсков и иглокожих
	Позднелетняя	200—500	Зоопланктон преобладает над фитопланктоном
Биологическая осень	—	100	Значительная убыль фитопланктона, личинки копепод последних стадий

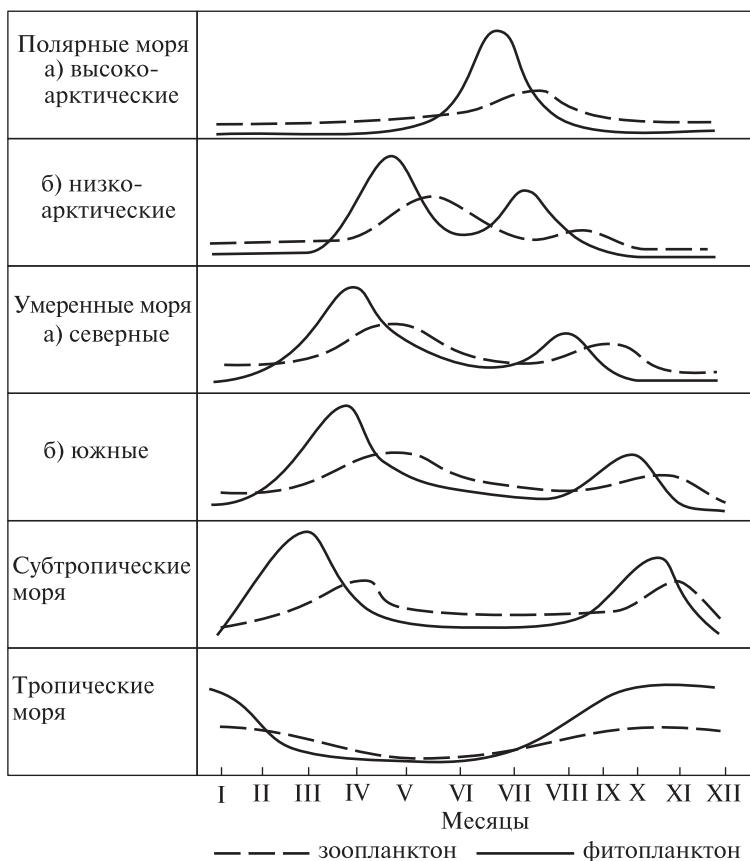


Рис. 6.15. Схема сезонных изменений обилия планктона в различных климатических зонах Мирового океана (по Богоров, 1974)

воды. Некоторые диатомовые являются арктическими эндемиками, лед, вероятно, служит им субстратом для прикрепления. К водорослям-криофилам относятся *Navicula transitans*, *N. gelida*, *N. glacialis*. Летние диатомовые бореального комплекса появляются только в конце вегетации планктона. В зоопланктоне высоких широт и под ледовым покровом происходят довольно значительные колебания численности. Низкие температуры оказывают влияние на продолжительность онтогенеза ракообразных. Цикл развития *Calanus glacialis* растянут на два года, *C. hyperboreus* — на три года.

Для более южных морей характерно большее разнообразие биологических сезонов. Так, в Черном море их можно выделить 4 в развитии фитопланктона (Морозова-Водяницкая, 1948). В весенний сезон (февраль—март) наблюдается цветение диатомовых, в летний сезон (июнь—сентябрь) на смену диатомовым в качестве доминантов приходят перидинеи. Летний фитопланктон беден. Осенний сезон (октябрь—ноябрь) характеризуется новой вспышкой развития диатомовых.

Для сезонных циклов планктона в море характерны следующие закономерности (Богоров, 1974; Киселев, 1980). Биологические сезоны на различных широтах приходятся на

разные календарные сроки и продолжительность их очень разная. Биологическое лето в тропиках длится 7 месяцев, в арктических морях — 1 месяц. От полярных вод к тропическим промежуток между пиками обилия увеличивается, при этом дополнительных пиков не возникает. В тропиках, при некоторой стабильности условий наблюдается более или менее выраженная сезонная цикличность. В морях высоких широт главным лимитирующим фактором является освещение, в морях умеренных и субтропических — температура, в неритической области тропических морей и в пелагиали более важное значение имеет наличие биогенных веществ. В более теплых водах сезонные изменения выражены гораздо слабее, чем в высоких широтах: в 2—4 раза и в 20—40 раз, соответственно. В неритическом планктоне сезонные колебания всегда выше, чем в планктоне океанических вод.

В озерах выделяется несколько типов динамики планктона (Hutchinson, 1967). Для северных озер (и некоторых олиготрофных малопродуктивных альпийских) характерен один пик численности фитопланктона, в умеренных широтах наблюдается тенденция к образованию двух пиков — весеннего и летнего. В некоторых водоемах умеренной зоны в условиях малоснежной зимы наблюдалось увеличение численности фитопланктона подо льдом. Планктон как группировка относительно мелких организмов с высокой скоростью размножения может очень быстро реагировать как на благоприятные условия в водоеме, так и на негативные, напр. обеднение ресурсов. Динамика биомассы фитопланктона может быть очень вариабельной. В трех озерах — Нарочь, Мясстро и Баторино — она изменялась за вегетационный сезон в 11—125 раз, в то время как в зоопланктоне всего в 2,5—4 раза (Алимов, 2000), причем вариабельность возрастала по мере повышения продуктивности водоемов.

В тропических водоемах в развитии фитопланктона также существует определенная периодичность. Для оз. Виктория (Talling, 1966, цит по Киселев, 1980) установлено два пика — в декабре—январе и в августе. Первый пик был вызван развитием в основном *Anabaena flos-aquae*, *Anabaenopsis tanganyikae*, второй — *Melosira nyasensis*. Однако общие колебания обилия фитопланктона в целом невелики (от 1,2 до 5,5 мг хлорофилла на м³), что характерно для тропических водоемов, в отличие от высокоширотных. В оз. Виктория, как и в тропических водоемах вообще, ограничение развития фитопланктона определяется не освещенностью и температурой, а прежде всего содержанием азота и железа.

На обилие и пространственное распределение планктона влияет множество факторов, как абиотических, так и биотических. Естественная концентрация фитопланктона наблюдается в фотической приповерхностной зоне. В оз. Глу-

боком «фитопланктон верхнего 3—4 м слоя воды составляет практически весь фитопланктон озера» (Щербаков, 1967, с. 170). Биомасса рачкового зоопланктона возрастает с увеличением температуры эпилимниона и снижается с увеличением прозрачности, наибольшая биомасса отмечена при нейтральных значениях рН (Ivanova, 1987).

Исследования глубинного распределения планктона в океане и пресных водах проводились с самого начала изучения планктона как самостоятельной группировки. Исследования, проведенные в экспедиции исследовательского судна «Челленджер» (1872—1876), показали, что организмы планктона обитают во всей толще океанических вод, до глубины, по крайней мере, в тысячу метров. Однако только в 1930-е годы были получены достоверные количественные данные о распределении мезо- и макропланктона в толще океанических вод (Leavitt, 1935, цит. по Виноградов, 1968). Было установлено, что основная масса океанического планктона сосредоточена в верхнем 500—800 м слое воды. Глубже количество организмов планктона снижается, но не равномерно, а образуя более или менее выраженные слои сгущения и разрежения с различными показателями численности и биомассы. Установлено, что в районах океана с большей биомассой планктона на поверхности, она также выше и в глубинных слоях.

Вертикальная структура планктона очень изменчива. В течение суток многие организмы морского планктона мигрируют более чем на 100 м. Вертикальные миграции зоопланктона влекут за собой миграции nekтона. Следует учесть, что водные массы перемещаются не только по горизонтали, но и по вертикали. Было установлено (Богоров, 1974), что глубинная локализация отдельных копеподитных стадий *Calanus finmarchicus* в Баренцевом море в период полярного дня не изменяется. Также не изменяется глубина максимальной численности *Microcalanus pygmaeus* — 100—160 м. При этом вертикальные перемещения водных масс составляли десятки метров в сутки, поэтому сохранение своего положения в пространстве по глубине требовало от рачков немалых усилий, что равносильно «миграции на месте». Однако такая стабильно-динамичная картина, как полагает В.Г. Богоров, характерна именно для условий полярного дня без суточной смены освещенности. В осенний период, при периодической суточной освещенности организмы планктона в том же море активно мигрируют. По мнению К.В. Беклемишева (1969), вертикальная структура присуща всем пелагическим сообществам, за исключением самых мелководных, хотя «мелководность» весьма относительна и определяется не только физической глубиной, но и степенью и характером перемешивания, что связано уже с внешними воздействиями, в первую очередь с ветром.

Среди различных миграций планктона наиболее важны: региональные, суточные, сезонные, онтогенетические, связанные с размножением, питанием, защитой от врагов, обусловленные гидрологическими условиями (Виноградов, 1968; Киселев, 1980). На активное перемещение, выбор положения в пространстве в течение суток у планктонных кладоцер обратил внимание еще Ж. Кювье (1827, цит. по Виноградов, 1968). Вертикальные миграции самым существенным образом влияют на пространственное распределение планктона. Учитывая планетарный масштаб этих процессов в гидросфере, важнейшим является вопрос о роли постоянного перемещения огромных масс живого вещества, не имеющего аналогов нигде более в биосфере.

Онтогенетические миграции или перемещения организмов различных возрастных стадий на характерную для них глубину могут быть двух типов. В одном случае к поверхности для размножения поднимаются взрослые особи, в другом — мигрирует молодь. И в том и в другом случае личинки откармливаются в верхних, более богатых пищей, слоях воды. В северной Атлантике первый тип миграции характерен для *Calanus finmarchicus*, *C. helgolandicus*, в северной Пацифике — *C. glacialis*, *Eucalanus bungii*. Ко второму типу относится подавляющее число видов интерзонального и глубоководного планктона, напр., *C. cristatus*, *C. plumchrus*. Суточные миграции некоторых видов охватывают глубины до 700—900 м и они характерны для всех районов океанов. Скорость вертикальных перемещений эуфаузиид может достигать нескольких см/с (Виноградов, 1968).

Суточные вертикальные миграции планктона представляют собой особую, характерную только для пелагических группировок, форму динамики пространственно-временной структуры. В океане существует два типа суточной миграционной активности зоопланктона, в зависимости от смены освещенности. В высоких широтах летом положение зоопланктона в пространстве практически не изменяется, даже если для этого необходимо преодолевать противодействие перемещающихся водных масс. В условиях смены дня и ночи наблюдается хорошо выраженная миграционная активность: подъем зоопланктона в темное время суток и опускание днем (Богоров, 1974; Раймонт, 1988). Биологические преимущества, которые дают вертикальные миграции, компенсируют значительные затраты энергии. Поскольку значительная часть вертикальных мигрантов поднимается в верхние слои воды ночью, они меньше выедаются хищниками. Верхние слои воды богаче пищей, причем пищей более калорийной. Вертикальные миграции играют важную роль в распространении планктонных организмов.

«Поверхностные антарктические воды в слое 100—250 м движутся с запада на восток и с юга на север. Лежащие глубже воды — наоборот. Летом откармливающаяся часть популяций многих видов сосредоточена у поверхности и переносится на север. Осенью, опускаясь из поверхностных слоев, они попадают в теплые воды и вместе с ними переносятся обратно на юг. Таким образом обеспечивается сохранение популяций в антарктических водах» (Виноградов, 1968, с. 113).

Масштабы перемещения живого вещества при вертикальных миграциях очень значительны. Так, в Каспийском море в среднем под 1 м² только ракообразные одного вида (*Euritemora grimmii*) в течении суток перемещают 7 мг биомассы, или 7 т на 1 км² (Богоров, 1974). В масштабах всего Каспия это составляет 1—2 млн. тонн. Принимая во внимание данные о глубинном распределении и крупномасштабные оценки биомассы зоопланктона (Виноградов, 1968; Богоров, 1974) можно прийти к заключению, что только в тропической зоне Тихого океана в постоянных активных суточных миграциях находится около 500 млн. тонн живого вещества.

Существуют закономерности вертикального, глубинного распределения планктона. В высоких широтах в океане наибольшие показатели биомассы зоопланктона в верхних приповерхностных слоях воды наблюдаются в весенний период (600—700 мг/м³, северо-западная часть Тихого океана, до 100 м глубины), летом снижается до 250—300 мг/м³ на глубине 0—50 м), а зимой наибольшая биомасса зоопланктона — 100—120 мг/м³ отмечается на глубине 200—500 м (Виноградов, 1968). Концентрация зоопланктона в поверхностных слоях в весенний период связана с бурной сезонной вегетацией планктонных водорослей. По сезонам изменяется и интенсивность суточных миграций зоопланктона. В конце лета и осенью они достигают максимума, весной — минимума. В низких широтах, в тропической зоне в течение всего года сохраняются более или менее постоянная стратификация, интенсивность солнечной радиации, что определяет отсутствие резких колебаний обилия и скопления в приповерхностных слоях воды. Более того, сильная инсоляция днем приводит к тому, что максимум биомассы приходится на глубины 25—50 м и даже до 100 м. В приповерхностных слоях в тропической зоне Тихого океана биомасса достигает 100—250 мг/м³, а в слое 200—500 м снижается до 5—10 мг/м³ (Виноградов, 1968). В тропических районах наибольшее богатство всех групп морского планктона приурочено к глубинам 100—200 м, глубже число видов уменьшается. В субполярных районах поверхностный максимум выражен слабо, большая часть видов зоопланктона встречается на глубинах 500—1000 м, а некоторых групп — 1000—2000 м (Киселев, 1980). В континентальных водах глубинное распределение планктона в общих чертах сходно с морским.

«Рутнер (Ruttner, 1914) относит к самым выдающимся явлениям пресноводной биологии то, что установлен факт, что в более или менее глубоких водоемах планктон с глубиной распределяется неравномерно и уже в пределах немногих метров обнаруживается его заметная слоистость» (Киселев, 1980, с. 10).

Общая закономерность состоит в том, что верхний фотический слой является зоной продуцирования и эти «пастбища» планктонных водорослей привлекают фитофагов. Однако, все организмы довольно тонко делят пространство толщи воды. Так, в Нижнем Лунцком озере максимум численности *Staurastrum cingulum* был отмечен на глубине 10 м, *Asterionella formosa* — на глубине 32 м, *Polyartra major* — 5 м, *Filinia longisetta* — 30—32 м (Ruttner, 1962, цит. по Киселев, 1980). В то же время распределение бактериопланктона по глубине, в отличие от водорослей и беспозвоночных, достаточно равномерное, например в оз. Глубоком: $1,46 \cdot 10^5$ кл/см³ на поверхности, $1,44 \cdot 10^5$ на глубине 5 м, $1,34 \cdot 10^5$ кл/см³ в летний период (Щербаков, 1967).

В наиболее крупном масштабе неоднородность распределения планктона (усреднение значений для верхнего 100 м слоя позволяет рассматривать картину как двухмерную) связана с глобальными течениями и круговоротами в океане. Здесь можно выделить несколько характерных областей сгущения и разрежения живого вещества. Первое связано с неритическими областями, шельфовыми зонами, зонами прибрежных апвеллингов (рис. 6.14, 8.4). Материки в большей своей части как бы оконтурены зонами относительно высокой биомассы планктона (более 0,2 и 0,5 г/м³). Вторая область связана с подъемом глубинных масс в зонах дивергенций течений, например в приэкваториальных водах Атлантики, восточной части Тихого океана. Области разрежения (биомасса менее 0,025 г/м³) связаны, напротив, с опусканием поверхностных вод, в средних частях антициклональных круговоротов, конвергентных течений. Невелико обилие планктона в приполярных областях. Что касается оценки глобального распределения планктона в континентальных водах, то оно связано с закономерностями широтного распределения уровня первичной продукции, размерами водоемов, температурой эпилимниона (Киселев, 1980; Ivanova, 1987). Обилие планктона здесь возрастает от высоких широт к низким.

Подвижность воды приводит к существованию в пелагиали особой формы временных аспектов сообществ планктона, наряду с обычными фенологическими. Так, в Черном море планктон распределяется в соответствии с существующими круговоротами. Но эта картина не стабильная, а периодически повторяется при определенном стечении синоптических условий (Беклемишев, 1969). Это же харак-

терно и для крупных зон океана. Речь может идти о некоторой статистически более или менее вероятной структуре, изменяющейся в пространстве и во времени. Например, циклонические круговороты воды, которые образуются и перемещаются вдоль антарктического побережья и в которых происходит подъем глубинных вод, представляют собой зоны обеднения фитопланктоном в центральной части на фоне «цветения» воды диатомовыми на периферии круговоротов, куда оттесняется из центра богатая биогенами вода. Вместе с глубинными водами в центр круговоротов поднимается эуфаузиидный зоопланктон, скопления которого привлекают китов. Таким образом, формируется динамичное и в пространстве и во времени пелагическое сообщество, в основе структуры которого лежат процессы, происходящие в планктонных группировках. Антициклональные круговороты способствуют и переносу вещества с периферии внутрь круговорота, поэтому, как было показано для мелководных водоемов (Тимченко, 1990), здесь может образоваться сгущение фитопланктона.

Поверхностные и глубинные зоны представляют собой области единой системы пелагиали. Однако глубинные сообщества без автотрофов могут существовать лишь там, где сообщества фотической зоны имеют «несовершенную структуру» (Беклемишев, 1969), которая не позволяет полностью использовать первичную продукцию. Запаздывание развития консументов в фотической зоне обеспечивает их развитие в афотической. Целостность планктонных сообществ определяется как единством своеобразного биотопа — водной массы, так и значительным сходством экоморфных адаптаций планктонтов, сходством организации трофических связей. Планктонные сообщества в фотической зоне, которая не пересекает термоклин или пикноклин, метаболически хорошо обособлены. Здесь присутствуют одни из основных продуцентов гидросферы — планктонные водоросли с огромной, по причине малых размеров, адсотрофной поверхностью, фаготрофы с разнообразными трофическими адаптациями, а также редуценты — организмы бактериопланктона. Пожалуй, ни одна из экологических группировок гидробионтов не обладает такой метаболической «самодостаточностью», как планктон. Представления о целостности планктона опираются более на выяснение динамических закономерностей, чем на представления о «морфологичности» структуры (Винберг, 1986). В отличие от контурных группировок, где сильны прямые пространственно-топические связи, в планктоне определяющими являются связи метаболические. Например, рыбы-планктофаги не только влияют на показатели обилия планктона, потребляя его, но и выступают одним из основных факторов формирования

размерной и видовой структуры планктоценозов (Гиляров, 1987; Dodson, 1974).

Планктонные организмы, за счет разнообразного поведения и различных стратегий размножения, довольно тонко используют возможность снижения пресса хищников, мигрируя в различные зоны водоемов. Например, в Боденском озере два вида дафний занимают различные пространственные ниши. *Daphnia galeata* в течение лета и осени держится в эпилимнионе, где благоприятные трофические условия позволяют ей сохранять высокую численность даже при значительном прессе планктофагов (сиги и окуни). У *D. hyalina* другая стратегия — она совершает суточные вертикальные миграции, поднимаясь в эпилимнион только ночью, где выедание этих рачков в темное время суток значительно меньше. У первого вида значительно выше рождаемость как компенсация выедания, что нивелирует негативное биотическое влияние хищников (Stich, Lampert, 1984, цит. по Гиляров, 1987). Некоторые виды в период наибольшего пресса хищников образуют покоящиеся стадии, напр. *Diatomus sanguineus*. Малые размеры и слабая агрегированность являются одними из способов защиты от выедания фитопланктона и зоопланктона. Крупные организмы планктона являются довольно легкой и привлекательной добычей для рыб. Для крупных организмов пресс хищников является не только фактором снижения численности популяций, но даже их распространения в тех или иных водоемах. Крупные дафнии (*D. magna*, *D. pulex*), распространенные и обильные в небольших прудах, могут полностью отсутствовать в более крупных водоемах, где много рыбы. Прозрачное тело, суточные миграции, образование скоплений только в темное время суток, когда активность планктофагов снижается, представляют собой комплекс адаптаций против выедания хищниками. У планктофагов, как правило, отсутствует тонкая пищевая специализация вследствие значительного колебания численности планктона, преобладания различных его групп в те или иные сезоны, что приводит к колебаниям численности планктонных хищников. Например, *Leptodora* обильна в водоемах только в период высокой численности мирного зоопланктона (Гиляров, 1987). Метаболические связи в планктоне определяют не только трофические отношения типа хищник-жертва, но и отношения животных-пастбищников и фитопланктона, а также возобновления запасов биогенных веществ за счет экскреции зоопланктона.

«Сравнение потребления фитопланктона животными и обеспеченности водорослей регенерированным ракообразными фосфором показало, что в олиготрофных водоемах рацион зоопланктона в среднем за сезон близок к первичной продукции, основная часть которой синтезируется за счет выделения зоопланктоном биогенных элементов» (Гутельмахер, 1986, с. 129).

Установлено, что изменение обилия фитопланктона в заливе Наррагансетт (Атлантическое побережье США) связана с сезонной динамикой развития гребневика *Mnemiopsis leidyi*, хищника, косвенно влияющего на численность водорослей посредством выедания зоопланктона (Verity et al., 1982).

Роль планктона в гидросфере очень велика. Планктон в Мировом океане выполняет огромную работу биосферного масштаба (Богоров 1969). Вот только некоторые её аспекты. Фитопланктон потребляет в год около $4,0 \cdot 10^9$ т азота, $5,0 \times 10^8$ т фосфора, $1,2 \cdot 10^9$ т железа. Однако в океане в зоне фотосинтеза содержится только $3,6 \cdot 10^9$ т азота, $1,0 \cdot 10^8$ т фосфора, таким образом, процессы синтеза органических веществ не могли бы идти продолжительное время без биогенного круговорота веществ. Этот круговорот осуществляют автотрофы-продуценты, консументы и деструкторы из планктона. Жизнедеятельность планктона определяет и газовый состав вод океана. Фитопланктон выделяет $3,6 \cdot 10^{10}$ т свободного кислорода в год, служащего не только источником окислительных реакций при дыхании организмов, но и участвующего в геохимических процессах окисления геологических пород. За счет рассеяния и поглощения света организмами планктона уменьшается прозрачность воды и спектральный состав света под водой.

Большая часть обитаемого пространства в биосфере Земли — это толща океанских вод. Относительно небольшую, но очень важную часть гидросферы составляют также воды континентальных водоемов. Основная масса организмов здесь — это организмы планктона. Исходя из этого следует отметить, что организмы планктона и их сообщества играют важнейшую планетарную роль.

ЭМФИБИОН. ПЕЛАГОС. НЕКТОН

Термин «нектон» (от греч. νηκτός — плавающий) был предложен Э. Геккелем в 1890 г. В качестве основополагающего критерия он принял способность организмов нектона к активному движению, независимость от гидродинамического воздействия среды. Однако мальки рыб, жук-плавунец в небольшом водоеме активно передвигаются и вполне «свободны в выборе пути» (по выражению Геккеля), т.е. могут быть отнесены к нектону, в то же время рыбу размером менее 15 см в океанической пелагиали следует скорее отнести к планктону, поскольку она не может противостоять морскому течению (Парин, 1968). Объективным гидродинамическим критерием выделения нектона Ю.Г. Алеев (1976) предложил принять характер обтекания тела гидробионта, всегда турбулентный для нектонтов, поскольку число Рейнольдса

Нектонты имеют обтекаемую форму, плавают в режиме $Re > 2 \cdot 10^7$.

Константинов,
1986, с. 116

дса для них больше 10^3 , как правило, $Re > 10^5$. Таким образом, при выделения нектона следует учитывать типичные размеры и скорость перемещения в водной среде, поэтому определение минимального размера нектонтов (Константинов, 1986) в 2—3 см без учета скорости плавания некорректно. Нектон включает довольно ограниченное количество экоморф и жизненных форм. Так, у подавляющей части нектонтов всего два типа движителей — кимальный и сифон-эктоболический. Наиболее характерная форма тела — обтекаемая. Нектон представлен исключительно фаготрофами.

Нектон включает рыб, головоногих моллюсков, водных рептилий, китообразных. Временно нектон дополняют полуводные млекопитающие, птицы (рис 6.16).

Особенностью нектонтов является то, что их постоянная локализация в толще воды, в отличие от планктонтов, определяется не только, а иногда и не столько гидростатической плавучестью, сколько гидродинамическими характеристиками всей конструкции тела и отдельных органов (Никольский, 1974; Алеев, 1986).

Состав организмов нектона достаточно богат в таксономическом плане. Из 20 тыс. существующих видов рыб большую часть можно отнести к нектону, за исключением чисто донных, таких как камбала, некоторых роющих морских угрей и др. Видовое богатство в отдельных бассейнах относительно невелико. В Черном море обитает около 170 видов рыб, большая часть которых может быть отнесена к нектонтам, 4 вида водных млекопитающих (Zaitsev, Mamaev, 1997). Рыбное население 200-метрового поверхностного слоя вод океана небогато. Насчитывается около 30 видов хрящевых (Elasmobranchii) и около 120 видов костистых рыб (Teleostei). Ихтиофауна на глубине 200—1000 м гораздо разно-образнее, здесь обитает более 600 видов костистых рыб, хотя многих мелких рыб следует отнести скорее к макропланктону. От 1000 м и до максимальных глубин видовое богатство снижается, насчитывая немногим более 150 видов (Парин, 1979). Существенным элементом нектона пелагиали являются головоногие моллюски, большая часть которых также может быть отнесена к нектонным формам. При рассмотрении состава нектона с учетом не только пелагического, но и неритического, богатство его оказывается гораздо больше. Так, в северо-западной части Тихого океана отмечается 780 видов, из них рыб и круглоротых 672, головоногих — 71 вид (Волвенко, 2009). С коралловыми рифами связаны около 6000 видов костистых рыб (Сорокин, 1990), однако далеко не всех можно отнести к нектону. Прежде всего, для коралловых рыб характерны малые размеры, средний размер тела в популяциях близок к 5 см (1—10 см) (Smith, 1978, цит. по Сорокин, 1990). Эти

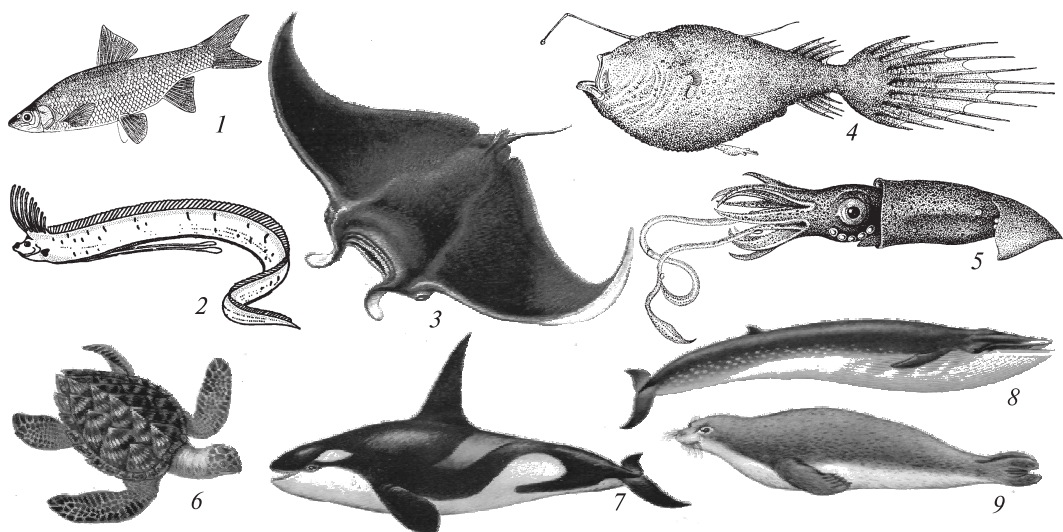


Рис. 6.16. Представители nekтона (по Алеев, 1986 и др.):

1 — рыбы: подуст обыкновенный *Chondrostoma nasus*; 2 — сельдяной король *Regalecus glesne*; 3 — манта *Manta birostris*; 4 — морской черт *Ceratiichthys holboellii*; 5 — кальмар *Lycoteuthis diadema*; 6 — морская черепаха бисса *Eretmochelis imbricata*; 7 — зубатый кит касатка *Orcinus orca*; 8 — усатый кит финвал *Balaenoptera physalis*; 9 — тюлень-монах *Monachus monachus*

рыбы довольно медленно плавают и больше связаны с твердыми субстратами или бенталью, чем с толщей воды. Тем не менее, рыбы 6 семейств (атерины, сельди, полурывы и др.) могут быть отнесены к пелагическим планктофагам и 13 семейств (рифовые акулы, ковровые акулы, ставриды, большеглазые окуни, барракуды и др.) — к пелагическим хищникам (Сорокин, 1990).

В континентальных водах nekтон представлен в основном рыбами и круглоротыми, за исключением некоторых водоемов и рек, где встречаются водные млекопитающие, а также некоторых тропических водоемов, где обитают рептилии и крупные хвостатые земноводные, которых можно отнести к нейстону условно. Богатство видов круглоротых и рыб в умеренной зоне в общем невелико. В водотоках и водоемах бассейна рек Припять и Днепр в пределах Беларуси отмечено 44 вида, в бассейне Днепра в пределах России — 53 вида, в водохранилищах Днепра — 61 вид (Романенко и др., 2003). Всего в водоемах бассейна Днепра насчитывается 84 вида круглоротых и рыб из 114, отмеченных в континентальных водах Украины (Мовчан, 2005). Большая их часть относится к nekтону, ведет преимущественно пелагический образ жизни.

Подвижность является одной из важных черт nekтона, поэтому миграции различного характера — нагульные, зимовальные, нерестовые, сезонные, суточные — занимают важное место в жизни nekтонтов, в частности рыб (рис. 6.17).

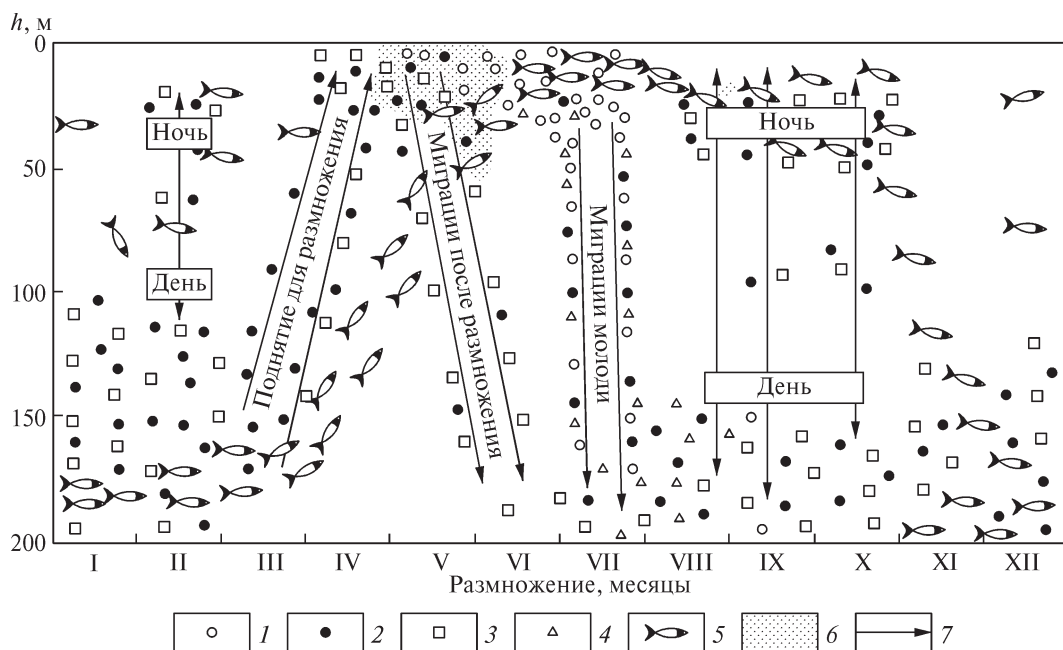


Рис. 6.17. Схема сезонных вертикальных миграций сельди и перемещения её пищевых объектов в Баренцевом море (по Мантейфелю и Марти, из Перес, 1969):

1—2 — взрослые и молодые *Calanus finmarchicus*; 3—4 — взрослые и молодые эуфаузиевые рачки *Thysanoessa*; 5 — сельдь; 6 — большие скопления фитопланктона; 7 — направление миграций

Китообразные совершают океанические миграции на тысячи километров, полупроходные рыбы совершают миграции анадромные — из моря и эстуариев в пресные воды — и катадромные, в обратном направлении. Разные возрастные группы популяции обитают и питаются в далеко отстоящих районах, разных типах водоемов. Во внутренних водах для молоди рыб характерны покатные миграции, вниз по течению. Их адаптивное значение в том, что, используя силу течений, мигрирующие рыбы могут распространяться по водоему, расширять трофические возможности популяции в целом (Павлов и др., 2005). Миграционная активность пелагических головоногих объясняет их широкое распространение, обширные видовые ареалы (Несис, 2004).

Большое значение имеют онтогенетические миграции. Так, размножение океанических тунцов, развитие личинок, мальков происходит в теплой эпипелагиали, взрослые особи обычно живут на глубине 100—200 м при температуре до 13 °С.

Определение обилия nektona в силу большой подвижности организмов весьма затруднено, однако значительная часть nektona представляет собой промысловые объекты, поэтому количественные показатели этой его части хорошо документированы. Количество вылавливаемой рыбы в мире превышает 80 млн. тонн (табл. 6.11).

По качественному составу уловов преимущественное значение в мировом промысле морских и проходных рыб принадлежало сельдевым, доля которых составляла от 21,1 до 32,2 %, но в отдельные периоды (вторая половина 1960-х—1970-е годы) на первое место выходили анчоусовые. Наиболее многочисленным промысловым видом с 60-х годов по настоящее время является перуанский анчоус (*Engraulis ringens*), запас которого в отдельные годы достигал 20 млн. т, а вылов — 13 млн. т. Учет реального обилия nekтона, в частности рыб в морских экосистемах, крайне затруднен. В верхней пелагиали биомасса nekтона составляет сотые доли г/м³. Значительного обилия достигают группировки рыб, по большей части принадлежащих к nekтону в прибрежье, особенно на коралловых рифах. Численность коралловых рыб может достигать 70—140 экз/м³, биомасса — до 1590 кг/га у береговых рифов и в лагунах (Сорокин, 1990).

Среди беспозвоночных nekтона наиболее важное промысловое значение имеют головоногие моллюски. В 2004 г. больше всего было выловлено перуанского кальмара (*Dosidicus gigas*) — 0,8 млн. т. На втором месте находится тихоокеанский кальмар (*Todarodes pacificus*) — до 0,45 млн. т (Болтачѐв, 2007). По оценкам К.Н. Несиса (1985), общая биомасса nekтонных кальмаров в Мировом океане достигает нескольких сотен миллионов тонн или 20 % общей биомассы nekтона, составляющей около 1 млрд. т (Богоров, 1974). Следует также учитывать, что вылов рыбы всегда гораздо ниже продукции популяций и не превышает примерно 1/3 от последней (Бульон, Винберг, 1981).

В озерах ихтиомасса возрастает от северных широт к южным. В Европе значения максимальной ихтиомассы на севере Кольского полуострова составляют 100 кг/га, на юге континента — до 800—1000 кг/га (Китаев, 2007). Например, в оз. Дривяты (Беларусь, средняя полоса Европы) для расчетов биотического баланса была установлена биомасса рыб в 250 кг/га (Винберг, 1970). Зависимость ихтиомассы от природной зональности сходна с таковой для зоопланктона и бентоса. Средняя ихтиомасса в водоемах зоны тайги Европы составляет 42,9 кг/га, в зоне смешанных лесов возрастает до 100 кг/га.

Таблица 6.11. Объем и состав мирового рыболовства (млн. т) в 1980—2004 гг. (Болтачѐв, 2007)

Рыбы	1980	1996	2000	2004
Всего:	63,53	81,18	80,46	80,99
морские	55,50	73,51	71,87	71,56
проходные	1,83	1,75	1,76	1,56
пресноводные	6,20	5,92	6,83	7,87

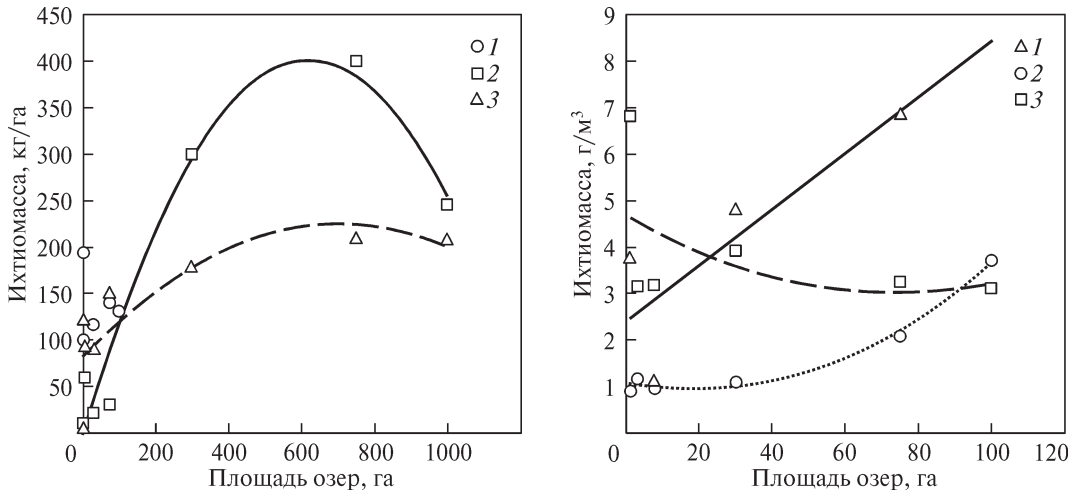


Рис. 6.18. Икhtiомасса (кг/га) в озерах разной площади:

1 — зона смешанных лесов Северной Америки, 2 — тайга и степи Северной Америки, 3 — субтропики Северной Америки (по Китаев, 2007)

Рис. 6.19. Икhtiомасса (г/м³) в озерах разной площади:

1 — зоны смешанных лесов Северной Америки, 2 — зоны тайги Европы, 3 — смешанных лесов Европы (по Китаев, 2007)

тает до 123,7 кг/га, степи — 294,1 кг/га (Китаев, 2007). Были сделаны попытки определить абсолютную численность рыб даже в таком значительном для таких задач по размеру водном объекте, как Азовское море. Была определена абсолютная численность хамсы, которая составила $8,5 \cdot 10^9$ экз. (Майский, 1967, цит. по Китаев, 2007). При объеме моря около 290 км³, средняя численность составляет 0,03 экз/м³ или 3 экз на 100 м² поверхности моря.

Площадь водоема является одним из определяющих факторов формирования всей экосистемы, поскольку через поверхность водоема поступает солнечная радиация. Результатом функционирования экосистем может быть принята величина икhtiомассы, то есть организмов самых верхних трофических уровней. В диапазоне площадей от относительно небольших озер до 10 и более км² зависимость значений икhtiомассы от площади носит унимодальный характер (рис. 6.18). Биомасса рыб, выраженная в г/м³ сопоставима с биомассой зоопланктона и имеет тенденцию к возрастанию при увеличении размеров водоемов (рис. 6.19).

Одна из важных форм биотических внутривидовых связей в нектоне — образование стай (Никольский, 1974; Мантейфель, 1980). Это поведенческая адаптация, важная во многих аспектах — трофическом, репродуктивном, защитном, миграционном. Стая (косяк рыб) состоит из особей, имеющих общее направление движения и, что важно, оди-

наковый ритм активности (Шерман, Пилипенко, 1999). Стая представляет собой временную группу особей обычно одного вида, находящихся в одной фазе жизненного цикла, активно поддерживающих взаимный контакт и проявляющих определенную организованность (Радаков, 1972). Стая — это динамическое упорядоченное скопление особей (рис. 6.20).

Стая является примером самоорганизующейся системы без центрального управления, в ней, как правило, отсутствует лидер. В случае локального раздражения по стае пробегает «волна возбуждения» (Мантейфель, 1980). Изменение направления движения стаи сельди происходит при изменении направления 30—40 % особей. При нападении хищников рыбы в стаях в 5—6 раз менее доступны, чем в одиночку (Радаков, 1972). Хотя стайное поведение существует и у других организмов, для организмов нектона оно имеет особое значение.

Пространственное распределение нектона связано с особенностями биотопов и биологией самих нектонтов. Так, в континентальных водоемах выделяется пять типов распределения рыб по экологическим зонам (табл. 6.12).

Рыбы первого типа уже на предличиночной стадии обитают в пелагиали водоемов, концентрируясь в озерной части водохранилищ.

Рыбы второго типа обитают в литорали, в прибрежной зоне, третьей — связаны с бенталью, независимо от её локализации в водоеме (пелагическая часть или литоральная).

Рыбы четвертой группы не держатся в одной зоне, весь вегетационный сезон они мигрируют между зонами. Представители пятой группы в течение сезона неоднократно выходят из своей зоны, однако явно придерживаются определенной.

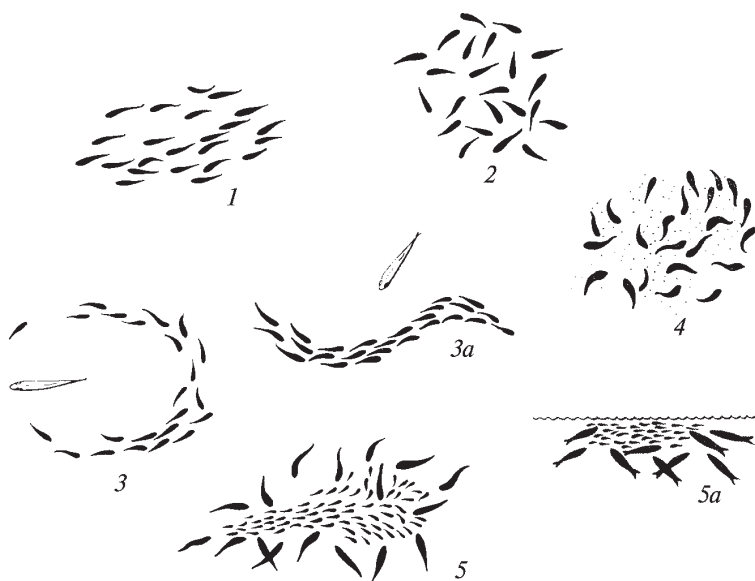


Рис. 6.20. Основные типы структуры стай пелагических рыб (по Радакову, 1972):

1 — ходовая; 2 — кругового обзора; 3 и 3а — оборонительная; 4 — при питании рыб-планктофагов; 5 — при питании пелагических хищников, вид сверху; 5а — то же, вид сбоку

Таблица 6.12. Типы распределения рыб по экологическим зонам водоемов (по Павлов и др., 2005)

Зона	Тип пространственно-топического распределения	Рыбы
I	Монозональный пелагический	Судак, снеток, килька, сельдь, пелядь, ряпушка, чехонь
II	Монозональный литоральный	Щука, красноперка, линь, карась, язь
III	Монозональный бентальный	Ерш, стерлядь, налим, сом,
IV	Полизональный постоянный	Окунь, укля
V	Полизональный временный	Лещ, плотва, густера

Следует отметить, что обилие нектонтов во многих случаях зависит от их успешного размножения и прохождения ранних стадий онтогенеза в составе других экологических группировок. Организмы нектона входят, как правило, в состав высоких или высших трофических уровней, но их роль в энергетическом балансе экосистем формально невелика. Так, в оз. Дривяты продукция рыб составляла 0,6 % от суммарной первичной продукции (Винберг, 1970). В оз. Нарочь это же соотношение составило 0,3 %. Однако ихтиофауна и нектон в целом как компонент экосистем оказывает сильное влияние на ее видовую структуру и функционирование (Экологическая система..., 1985).

Таким образом, для нектона как экотопической группировки гидробионтов характерны относительно крупные размеры организмов, но в целом невысокая биомасса, за исключением стайных скоплений. Характерна подвижность, миграционная активность. Это группировка фаготрофных организмов, занимающая в основном самые высокие трофические уровни.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭГГ И СВЯЗИ МЕЖДУ НИМИ

Определение сходства или различия между экотопическими группировками гидробионтов является одним из важных вопросов гидробиологии. Для оценки и сравнения условий обитания организмов тех или иных ЭГГ достаточно полезным являются понятие и термин, предложенный И.А. Скальской с соавторами (2005), «перифитопотенциал», примененный для определения возможной степени развития перифитона. Под этим термином предлагается (для перифитона) понимать наличие различных твердых субстратов природного и/или антропогенного характера, достаточное количество пищи для фагобионтов, в частности в виде сестона. Пользуясь этим подходом, можно говорить о повышении «планктопотенциала» и «бентопотенциала» в речном континууме, повышении последнего при переходе от верхней прибойной литорали к нижней. Определенно можно говорить о значительном повышении «перифитопотенциала» в техногенных водоемах, при большом количестве техногенных твердых субстратов (табл. 6.13).

Таким образом, может быть проведена типизация водоемов и их зон по соотношению и преобладанию тех или иных ЭГГ. Например, для облицованных каналов характерна сукцессия и переход от «перифитонного» водотока, где преобладают твердые субстраты, к «бентосному», когда происходит накопление осадков на субстратах (Шевцова, 1991). Для техногенных водоемов очевидно значение оценки «перифитопотенциала», поскольку с ним непосредственно свя-

В отличие от бентоса, сообщества обрастания, как правило, имеют ярко выраженный «физиономический» облик...

Звягинцев, 2005, с. 69

... нейстон представляет собой скопление организмов, гораздо более плотное, чем планктон из водной толщи, сосредоточение ранних стадий развития водных беспозвоночных рыб

Зайцев, 2006, с. 38

Таблица 6.13. Некоторые факторы, влияющие на изменение потенциала ЭГГ

ЭГГ	Повышение	Снижение
Планктон	Большой объем воды, умеренное течение, хорошая подводная освещенность	Большая скорость течения, высокая мутность
Нектон	Большой объем воды	Снижение объема воды (размеров бассейна)
Перифитон	Большое количество твердых субстратов, течение, освобождающее их от седиментов, малая мутность	Заиление субстратов, негативное влияние дна*, токсичность субстрата
Бентос	Умеренное гидродинамическое воздействие, умеренное накопление оседающих взвесей	Низкое содержание кислорода, малое содержание органического вещества в грунте
Нейстон	Защищенность водоема от сильного ветрового воздействия	Течение, волновое воздействие, поверхностно-активные вещества

* Придонный слой и его влияние по Дуπλαкову (1933).

зана вероятность формирования биологических помех в водоснабжении в виде обрастания.

Таксономическое и экоморфное богатство контуробиона выше, чем эмфибиона. Однако в рамках контурбиона разнообразии биотопов бентали и перифитали значительно выше, чем нейстали. Нейсталь как биотоп довольно однообразна, в бентали и перифитали характер грунтов, твердых субстратов, их механические свойства, химический состав, генезис, механическая устойчивость чрезвычайно разнообразны.

Пространственная структура группировок различна. В значительной мере она является отражением биотопической неоднородности. Очень условно, по степени возрастания неоднородности, глобальные биотопы можно расположить в таком порядке: нейсталь — пелагиаль — бенталь — перифиталь. Для всех ЭГГ сложно выявить однотипные характеристики пространственной структуры. Для перифитона и бентоса ярусность — это взаимное расположение организмов, связанных с основным субстратом, когда одни из них находятся на субстрате, другие поднимаются над субстратом и над организмами первого яруса. Ярусность вполне определенно выявляется и в толще грунта (ярусное распределение интрамиелона). Стратификация — это взаимное расположение организмов, при котором для организмов первой страты (слоя) субстратом служит основной субстрат, а для организмов второй — собственно организмы первой страты. Очевидно, что стратификация в данном случае не может выглядеть как правильное «наслоение» одних организмов на другие, а скорее представляет собой некоторую схему пространственной структуры. Из всех ЭГГ перифитон занимает особое место в аспекте биотического детерминирования пространственной структуры. Седентарный образ жизни многих перифитонтов, твердые покровы, агрегированность, фабрическая деятельность, фильтрационный тип питания способствуют формированию пространственно сложных сообществ. Кроме того, некоторые перифитонты сами создают твердый субстрат сложной пространственной формы.

Экотопическим группировкам присуща определенная целостность, но когда речь идет и реальном разделении их в водоеме, трудно избежать определенной континуальности. Следует признать, что между планктоном и бентосом, нейстоном и планктоном нет и не может быть резких границ. «Ядра» этих группировок распределяются в соответствии с контурной биотопической схемой гидросферы. Они связаны непосредственно с разделами: нейстон—вода—атмосфера, бентос—вода—донные отложения, перифитон—вода—твердые субстраты. Далее — эти «ядра» окружены «облаком» организмов, в котором как дополнительный элемент присутствуют организмы внутренней области — эмфитон.

Немалую сложность представляет и выделение экологических группировок при различных видах топического взаимодействия организмов. Например, крупные моллюски, высшие растения на песчаном или заиленном дне относятся к бентосу. Однако водоросли на поверхности раковин моллюсков или эпизоон — это уже перифитон (Makarevich et al., 2008), так же как и эпифитон на высших водных растениях. Поселения моллюсков на дне представляют собой формирование зоогенной перифитали в бентали.

Сложность проведения четких границ между экотопическими группировками приводит к нечеткой терминологии. Так, термины и понятия, связанные с группировками беспозвоночных, обитающих в зарослях высших водных растений, очень разнообразны. Фитофильная фауна — широко распространенный, но неверный термин, поскольку фауна — понятие и термин, преокупированный биогеографией. Распространение получил термин «зоофитос» (Ляхнович, 1965; Зимбалевская, 1981; Беспозвоночные..., 1989). Термин представляется нам крайне неудачным как этимологически, так и в понятийном плане. Если понимать под ним животное (зоо-) население специфического биотопа, а именно зарослей растений (-фитос), то очевидно, что сюда должно попадать и население не только высших водных растений, но скоплений водорослей, в том числе нитчатых, харовых, морских трав, мхов и водорослей макрофитов, «зоо-» здесь выступает как меньшее по отношению к большему — биотопу (-фитос). Если же быть последовательным в гидробиологической терминологии, то растительное население зоогенного биотопа (например, упомянутые выше сообщества водорослей в поселениях моллюсков) представляет собой «фитозоос», так же как, например, и коралловые рифы. В рамках существующих представлений сообщества с границами, устанавливаемыми чаще исследователями, нежели природными факторами, так называемые фитофильные сообщества⁴ беспозвоночных могут быть выделены на разных уровнях. Спектр здесь очень широк: от сообществ перифитона на поверхности растений (эпифитона) до «большого» сообщества, границы и условия в которых определяются фитоценозом гидрофитов. Ключевой особенностью этого типа биоценозов является то, что растения (так же как и животные) могут выступать либо как биотоп, либо

⁴ Термины с частью слова — фильный (греч. φίλος — любить), вошедшие в гидробиологию из классификации биоценозов В.И. Жадина (1950), не совсем удачны, поскольку отмечают некую «склонность», в то время как речь должна идти о реальном обитании. Следует говорить о зарослеобитающих (англ. — aquatic plant-dwelling) группировках.

как компонент биоценоза. Здесь нет ничего экологически уникального, то же мы видим в лесном сообществе, на коралловом рифе, устричной банке...

Какова связь структуры экологических группировок и структуры сообществ в водоемах? Еще С.А. Зернов (1949) связывал типизацию гидробиоценозов с экологическими группировками гидробионтов: биоценозы класса «Бентос» включают бентические организмы и жизнь их связана с бенталью; класс «Перифитон» — с твердыми субстратами; класс биоценозов «Нейстон», соответственно, — с нейсталью. Такой подход сохраняется до настоящего времени и это не дань традиции, а отражение гидробиологической реальности, определенной биотопической дифференциации, обособленности и внутренней целостности биотопов для той или иной экологической группировки гидробионтов. Не только каждый вид должен соответствовать биотопу и сообществу, но и каждое сообщество строится из вполне определенных жизненных форм, экоморф, поэтому, как правило, можно отграничить сообщества бентоса от сообществ планктона, хотя следует учитывать возможную гетеротопию отдельных стадий онтогенеза, а также в большей или меньшей степени размытость биотопических границ и биотических группировок (Clark 1981; Naiman et al., 1988).

Тем не менее, существуют экосистемы либо их значительные области, в которых относительно четкая схема связи ЭГГ и биоценоза нарушается, например, быстротоки (см. выше). С учетом этого можно предложить градиентную схему подхода к классификации биоценозов. На одном полюсе этого условного градиента биоценозы так сказать «ЭГГ-связанные», достаточно четко определяемые в рамках ЭГГ-структуры водоема (напр., биоценозы планктона в озере, бентические глубоководные сообщества океана), на другом полюсе — биоценозы смешанных биотопически экосистем, их областей или частей (например, биоценозы ритрали, прибойной литорали, некоторых техногенных гидроэкосистем). К этому полюсу градиента могут быть отнесены и многие сообщества зарослеобитающих («фитофильных») беспозвоночных. Градиентность биотопов и сообществ не отрицает возможности проведения определенных границ. Экологические группировки в водоемах тесно взаимосвязаны. Планктон и перифитон связаны тем, что некоторые планктические организмы являются расселительными стадиями организмов перифитона (а также и бентоса — контурных группировок).

«Обрастание возникает в основном из планктона, содержащего готовые к оседанию личинки и зародыши донных, преимущественно сидячих организмов» (Тарасов, 1961, с. 477).

В Черном море количество личинок контуробионтов (меропланктона) достигает больших величин: 91 800 экз/м³ для двустворчатых моллюсков, 10 700 экз/м³ для усоногих раков, 4800 экз/м³ для полихет (Александров, 2008). Организмы планктона и нектона обитают в одном биотопе и уже поэтому разделить их довольно сложно. Размеры и способность к парению в тоще воды для первого и активное плавание для второго — весьма условные критерии (Рылов, 1922; Киселев, 1969). Использование числа Рейнольдса, связывающего размер организмов и характерную для них скорость передвижения в водной среде, представляется самым важным для экоморфологического разделения этих группировок (Алеев, 1972, 1976).

В нейстали происходят процессы, не встречающиеся в других биотопах. Речь идет о коренной и масштабной трансформации биотопа нейсталь, то есть раздела вода—атмосфера при образовании льда. Раздел вода—атмосфера исчезает и появляется новый раздел — вода—поверхность льда. Процесс этот занимает некоторое время, и в этот период в нейстали должна произойти биотическая перестройка. Таким образом, в определенных условиях, в период ледостава в водоемах исчезает целая экологическая группировка и связанные с ней сообщества.

Тесно взаимно связаны перифитон и бентос. Вопрос о специфичности субстратов для организмов перифитона, формирования сообществ перифитона обсуждался неоднократно (Дуплаков, 1933; Карзинкин, 1934; Протасов, 1994; Скальская и др., 2003 и др.). Жизненных форм инбентоса (интрамиелона) — большое количество, напротив, жизненных форм интрасклерона (сверлильщики, минёры) единицы. Особенности биотопа должны рассматриваться с учетом масштабного эффекта среды относительно организмов (Алеев, 1986). Частицы донных грунтов имеют большой диапазон размеров, что также можно сказать и о гидробионтах. При их определенных сочетаниях образуются типичные системы перифиталь—перифитон или бенталь—бентос. Между этими крайними точками есть множество переходов, т.е. существуют биотопический и биотический градиенты (рис. 6.21). Характер сообщества определяет соотношение размеров организма и субстрата.

Рыхлые грунты состоят из частиц, размер которых значительно меньше размеров относительно крупных организмов, поэтому песчаный грунт является рыхлым для макробеспозвоночных бентоса. Однако для микроорганизмов тот же грунт представляет собой совокупность довольно крупных объектов с обширной поверхностью, что дает, например, Ю.И. Сорокину (1990) возможность рассматривать обрастание песчинок, на поверхности которых складывается

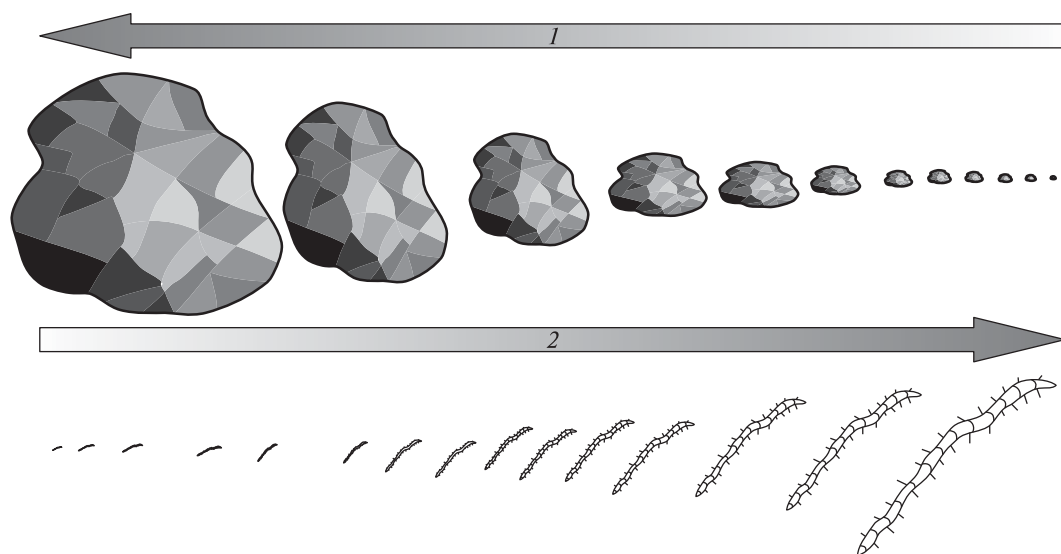


Рис. 6.21. Размерный градиент элементов биотопа и бионтов бентали и перифитали. Стрелками обозначены:

1 — увеличение размеров элементов биотопа; 2 — увеличение размеров организмов

своеобразный микробиоценоз, как «бентосное обрастание». Поверхность же скалы или корпуса судна существенно больше гидробионта и здесь нет сомнений в отнесении этих субстратов к перифитали.

Фактор пространственной разобщенности и особенности условий обитания определяют различия состава группировок перифитона и бентоса, не только таксономического, но и состава жизненных форм. Однако и в малой реке, где все биотопы расположены тесно, группировки бентоса и перифитона весьма своеобразны по составу. Так, в р. Латка (впадает в Рыбинское водохранилище, длина около 12 км) из 108 таксонов, отмеченных в перифитоне и бентосе, только 21 был общим, из числа наиболее обильных — 20 % или 17 таксонов (Скальская и др., 2008).

Рассматривая, по определению Г.А. Заварзина (2003), «физическую» организацию сообществ микроорганизмов, этот автор предлагает несколько неожиданное сравнение сообщества бактериальных и водорослево-бактериальных матов, образующихся как в перифитали, так и в бентали, с тканью, выдвигая идею «парагистологии» сообщества (с. 52). Это сравнение (во всяком случае, для сообществ перифитона) представляется далеко не поверхностным, поскольку скопления организмов являются специфически структурированными образованиями. Ткань как техническое понятие — это особым образом выполненное переплетение нитей с особой структурой взаимосвязей. Ткань в биологическом смысле — это система взаимосвязанных клеток близкого строения и функции. Ткань (во всех смыслах) приобретает совершенно новые свойства относительно её компонентов, благодаря специфической структуре. Цианобактериальный мат также представляет собой некое механическое образование с

определенной структурой, а также структурированную совокупность бактериальных клеток. Действительно, некоторые сложные сообщества и ЦЭМ перифитона и бентоса не только внешне напоминают ткань или кожу, но и по своей структуре являются не просто механическим скоплением случайных клеток микроорганизмов, а пространственным и функциональным макрообразованием с новыми свойствами.

Неоднозначны взаимосвязи планктона и нейстона, перифитона и нейстона. На поверхности водоемов находится большое количество различных плавающих предметов, перемещаемых ветром и течениями. Они могут образовывать скопления в некоторых районах океана благодаря движению воды в круговоротах. Их своеобразное положение в нейстали позволило Ю.П. Зайцеву (1970) рассматривать организмы, обитающие на плавнике, как нейстонные, с указанием на ряд некоторых временных обитателей — гипонейстонных ракообразных, некоторые личинок десятиногих раков. Существуют принципиальные различия между, например, моллюском янтиной (*Jantina*), находящейся на поверхности моря, благодаря созданному ею поплавку, и морскими уточками (*Lepas*), прикрепленными к различным предметам. Первый представляет собой специфическую ценоэкоморфу нейстона. Последние обитают на твердом субстрате, то есть в перифитали, её своеобразном варианте, и являются нейстальным перифитоном, находясь одновременно в двух глобальных биотопах, и представляя собой типичную ценоэкоморфу перифитона — ценоэфаптон. Рассматривая размерный ряд: мелкий плавник — крупный плавник — малое судно — океанский лайнер, мы все дальше уходим от «нейстального» перифитона и все больше имеем дело с собственно перифитоном на относительно небольшой глубине. Очевидно, что некоторые факторы среды, такие как интенсивное солнечное излучение, воздействие волн здесь, так же как и в нейстали, имеют важное значение, однако ключевым фактором является наличие устойчивого твердого субстрата.

Оценка разнообразия глобальных биотопов (табл. 6.14) показывает, что нейсталь — это биотоп с наименьшим разнообразием.

Экотопическая группировка гидробионтов по определению представляет собой биотическую совокупность живых организмов. Тем не менее, в интерпретации некоторых специалистов в состав группировок часто попадают элементы биотопа. Существует точка зрения, согласно которой термин «обрастание» не может считаться строгим, так как помимо живых компонентов в обрастание «включены и косные: детрит, продукты коррозии» (Раилкин, 1998). Такой подход, согласно которому в состав экологической группировки гидробионтов входят и элементы

биотопа, предлагался и другими авторами (Wetzel, 1983a Макаревич, 2000).

«Перифитон — сложное сообщество микробиоты (водоросли, бактерии, грибы, животные, неорганический и органический детрит), прикрепленное к субстрату» (Wetzel, 1983a с. 3).

Здесь нарушается принцип единства подхода к экологическим группировкам. Экологические группировки — специфические ассоциации гидробионтов, чисто биотическое образование. Планктон нельзя рассматривать как совокупность организмов и взвешенных неживых элементов. Понимание этого и привело к появлению специального термина «сестон», введенного Р. Кольквитцем (Kolkwitz, 1912, цит. по Киселев, 1969).

«Сестон является понятием весьма разнородным, включающем в себя как живые (биосестон), так и неживые компоненты, взвешенные в воде (абиосестон). Следовательно, планктон является частью сестона, вернее даже частью биосестона» (Киселев И.А., 1969, с. 9).

Не исключено, что для перифитали и даже бентали целесообразно введение новых терминов, аналогичных понятию «сестон» для пелагиали. Такой «сестон»-подход к исследованию перифитона позволяет выявить некоторые важные явления функционального плана. Так, для перифитона, который рассматривается как «единый структурный и функциональный блок экосистемы» установлено, что по мере его формирования и «старения» происходит увеличение зольности, то есть минеральной составляющей. Сходство между перифитоном и сестоном заканчивается, когда сукцессия в перифитоне идет дальше: появляются макроформы — растения и животные. Этого, конечно, не происходит в планктоне и поэтому сравнение системы перифитон + детрит и сестона представляется нам очень ограниченным.

Таблица 6.14. Оценка разнообразия (по индексу Шеннона, H' , бит /фактор), максимальное разнообразие (H'), выравненность условий (J') в глобальных биотопах

Факторы*	Условная оценка значения факторов (в %)			
	Нейсталь	Пелагиаль	Бенталь	Перифиталь
Свет	60	20	5	15
Давление	0	10	20	15
Температура	20	10	20	25
Гидродинамика	20	50	5	10
Кислород	0	10	35	5
Субстрат	0	0	15	40
H'	1,371	2,122	2,302	2,318
$H \max$	1,585	2,322	2,585	2,585
J'	0,865	0,914	0,890	0,897

* Каждому фактору дан (в %) условный показатель его значения от суммы всех факторов

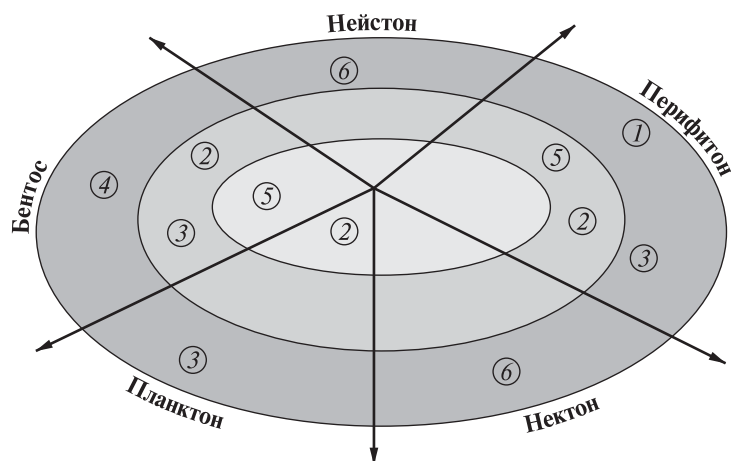


Рис. 6.22. Адаптационный градиент в экологических группировках гидробионтов (по Протасов, 2005). Концентрические круги представляют зоны адаптации в каждой группировке, повышение специализации которых увеличивается по направлению стрелок:

1 — мшанки (*Plumatella*); 2 — личинки насекомых (*Chironomidae*); 3 — прикрепленные моллюски (*Dreissena*, *Mytilus*); 4 — роющие моллюски (*Anodonta*, *Mya*); 5 — брюхоногие моллюски; 6 — кефаль (*Mugil*)

Выделение «истинных» и «случайных» представителей ЭГГ было предметом многих дискуссий (Киселев, 1969; Скальская, 2002; Скальская и др. 2005; Протасов, 2005). Не вызывает сомнения, что в каждой экотопической группировке имеются виды и формы, которые можно было бы называть характерными, «эмблемными» (англ. — *emblematic*). Приведем несколько характерных примеров:

Планктон	Дафния (<i>Daphnia</i>), церкопаг (<i>Cercopagis</i>)
Нектон	Лосось (<i>Salmo</i>), тунец (<i>Thunnus</i>)
Перифитон	Морской желудь (<i>Balanus</i>), мшанка (<i>Plumatella</i>)
Бентос	Беззубка (<i>Anodonta</i>), пескожил (<i>Arenicola</i>)
Нейстон	Парусник (<i>Veella</i>), водомерка (<i>Hydrometra</i>)

Однако в сообществах, связанных с любым глобальным биотопом, не только присутствуют формально, но и играют существенную роль многие организмы, имеющие более широкие адаптивные свойства. На примере различных организмов можно показать условность жесткого отнесения гидробионтов к той или иной экологической группировке. Организмы можно расположить в условном адаптационном градиенте (Протасов, 2005). Существуют формы, лучше приспособленные к обитанию, например в перифитали, однако достигающие высокого обилия и в бентали. Однако имеются организмы, строго приспособленные к той или иной среде, и следует отметить, что одни и те же виды на разных стадиях онтогенеза входят в различные экологические группировки (рис. 6.22). Так, у многих седентарных животных, т.е. адаптированных к жизни в перифитали и/или бентали, имеются типично планктонные личиночные стадии. Взрослые кефали — типичные представители нектона, в то

время как их икра и самые ранние стадии личинок обитают в нейстали. Абсолютно «универсальных», так же как и крайне узкоспециализированных форм в гидросфере, как и в биосфере в целом не существует, как было, очевидно, во все периоды её существования, поэтому вряд ли могут существовать сообщества, состоящие исключительно из «типичных представителей» той или иной ЭГГ.

Вопрос об облигатности или факультативности таксономического состава экологических группировок не может иметь однозначного ответа, здесь, как и во многих экологических явлениях, важен градиентный принцип. То, что экологические группировки гидробионтов не состоят только из строго адаптированных к определенным условиям видов отнюдь не является поводом для сомнений относительно реальности существования ЭГГ.

Можно предположить, что на ранней стадии эволюции были распространены главным образом формы, населяющие прибрежные районы на дне океана.

Раилкин, 2008, с. 236

ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУППИРОВОК (ЭГГ В ЭВОЛЮЦИОННОМ И ИСТОРИЧЕСКОМ ВРЕМЕНИ)

Эволюция биосферы — процесс многоплановый. В ходе эволюционного развития гидробиоты ее качественная дифференциация проходила одновременно в двух различных плоскостях. Во-первых, наблюдалось конвергентное становление экоморф, во-вторых, происходило формирование «топологических комплексов гидробионтов» (Алеев, 1990, с. 6). Экологические группировки гидробионтов (ЭГГ), также не оставались неизменными, поскольку постоянно менялся их состав и условия существования гидробионтов. Эволюция биологических систем абсолютна, ее принципы и механизмы относительно, разнообразны и характерны для каждого уровня.

К эпохе зарождения жизни в биосфере в океане существовали основные физиотопы (физическое пространство с определенными условиями, которое могло стать местообитанием) — водная толща, раздел вода—атмосфера, разделы дно—вода с разнодисперсными твердыми минеральными частицами, т.е. существовали контурные и внутренние физиотопы (маргиналь и эмфаль). В силу большей интенсивности физико-химических процессов в контурных условиях велика вероятность зарождения жизни именно на разделах фаз. Раилкин А.И. (1998) полагает, что именно водная поверхность и пена были местом существования первых группировок организмов, которые были гидробионтами. С этим трудно полностью согласиться, поскольку поверхность воды, эпинеицаль, где скапливается пена, подвергалась слишком жесткому воздействию солнечного излучения. Более вероятно развитие первичной жизни на разделах вода—

твердые субстраты, т.е. возникновение первичного перифитона и бентоса. Однако движением воды первичные организмы могли переноситься в ее толщу и к поверхности, образуя первичный планктон и меронейстон. Следовательно, в геологическом масштабе времени логично предположить одновременное возникновение большей части экологических группировок гидробионтов. Чем же отличались первичные экотопические группировки гидробионтов от современных? Вероятнее всего — размерами организмов, таксономическим, метаболическим разнообразием; числом специальных адаптаций к особенностям биотопов. Это и были главные направления эволюции ЭГГ.

«Если стоять на позициях абиогенеза, признания возникновения жизни из неживой материи, то весьма вероятно, что предбиологическая эволюция протекала наиболее интенсивно на границах раздела сред вода — атмосфера в поверхностной пленке и морской пене, а также на границе вода — твердые тела на мелководьях» (Раилкин, 2008, с. 235).

В основе существования и развития ЭГГ лежат процессы экоморфной конвергенции и ценотической дивергенции. Процессы конвергенции определяли сходство адаптаций к ограниченному набору условий среды в глобальных биотопах. Можно говорить об их эволюционной ёмкости. Очень специфичная по своим условиям нейсталь вряд ли когда-либо была населена большим количеством экоморф и жизненных форм, чем перифиталь или бенталь. Потребовалась длительная эволюция гидроэкосистем, изменения биотопов с одной стороны, и развитие адаптаций — с другой, чтобы этот биотоп стал интенсивно заселяться. Парадоксально, что здесь стали концентрироваться наиболее уязвимые жизненные стадии — икра, личинки, молодёжь гидробионтов. Также можно предположить, что и в бентали на ранних стадиях эволюции гидробиосферы, когда окислительные условия носили островной характер, определяемый локальным развитием цианобактериальных сообществ, а концентрация кислорода увеличивалась в районах скопления первичных фотоавтотрофов, не было предпосылок для интенсивного ее заселения различными формами. В увеличении эволюционной ёмкости этого биотопа важную роль играли живые организмы. Как полагает М.М. Камшилов (1974), успех формообразования зависит в значительной мере от наличия в среде неосвоенного потенциала веществ, энергии, информации, наличия условий, характеризующихся постепенными изменениями абиотической среды.

Эволюцию ЭГГ можно рассматривать в нескольких аспектах. Во-первых, в течение длительного времени изменялся состав группировок, как таксономический, так и состав экоморф, ценоэкоморф и жизненных форм. В процессе эволю-

ции их системы усложнялись: возрастало количество элементов и связей между ними.

Развернутую концепцию становления одной из группировок — перифитона представил А.И. Раилкин (1998). Он выделяет 4 стадии эволюции перифитона. На первой — вся жизнь морского дна была представлена только обрастанием, поскольку единственным биотопом были различные минеральные твердые поверхности. Нам это представляется маловероятным, поскольку процессы выветривания, формирования осадков разного фракционного состава происходили еще задолго до биологической эволюции. Рыхлые грунты появились позже твердых субстратов, отмечает указанный автор, поэтому бентос как экологическая группировка — более молодое образование, чем перифитон: «бентосные организмы могли эволюционировать из подвижных форм обрастателей в результате адаптивной радиации последних в новую экологическую среду — мягкие грунты» (с. 181). Здесь автор считает нужным отметить, что «в это время детрит становится полноправным компонентом водной толщи» (с. 181). Это действительно важно подчеркнуть, поскольку уже появилось достаточное количество органического вещества, не полностью деструктированного организмами, а также новый масштабный субстрат для развития микроперифитона — поверхность частиц детрита. Третий этап эволюции перифитона обусловлен развитием крупных форм многоклеточных организмов, которые стали не только новым компонентом сообществ перифитона, но и субстратом для более мелких форм, то есть сформировалась биогенная перифиталь.

Четвертый этап, современный, характеризуется, с одной стороны, значительным преобладанием в гидросфере бентали над перифиталью, с другой — возрастанием роли антропогенных твердых субстратов. Таким образом, согласно концепции этого автора, перифитон эволюционно был «родоначальником» всех группировок⁵.

Изменение пространственной структуры перифитона как самую важную характеристику его эволюции рассматривает И.В. Довгаль (1998). Этот автор считает, что некоторые из прокариот «перешли к прикрепленному образу жизни, не требующему адаптаций к парению в толще воды» (с. 13), т.е. прикрепленные, живущие на субстрате формы, были производными от пелагических. Мелкие прокариоты оказались в пределах пограничного присубстратного слоя, где питательные вещества можно было получать только за счет молекулярной диффузии. Следующая стадия связана с

⁵ В более поздней работе (Раилкин, 2008) автор придерживается основных изложенных здесь положений.

появлением прокариотных или эукариотных форм, которые могли выйти за пределы пограничного слоя за счет стебельков, слизистых тяжей и т.п. Структура становится трехмерной и ярусной. Третий этап связан с появлением крупных метазойных форм, пространственная структура еще более усложняется, в сообществах выражена не только ярусность, но и стратификация.

Не рассматривая вопроса о происхождении нейстона, Ю.П. Зайцев (1974) указывает только на ряд адаптаций, которые должны были возникнуть у организмов (вероятно, представителей других группировок), чтобы они смогли заселить нейсталь: положительная плавучесть, защита от солнечного излучения, приспособления к отсутствию укрытий, волнению.

Не вызывает сомнения, что экологические группировки в континентальных водах, включая их отдельных представителей и целостные биоценозы, очень специфичные, со своими особенностями генезиса, объединены в общую систему экологических группировок, единую для всей гидросферы. Если принять гипотезу «солевых пульсаций» (Кауфман, 2005), согласно которой жизнь в прибрежноморских континентальных водоемах формировалась в условиях переменной солености и то, что «большинство форм, перешедших в пресные водоемы, рассматриваются как реликты, остатки фауны прибрежного морского водоема» (с. 230), то очевидна связь экологических группировок галосферы и континентальных вод.

В настоящее время отсутствуют непосредственные палеонтологические данные о последовательном формировании экологических группировок. На самых ранних этапах биотическая эволюция скорее всего происходила в гидросфере, где её глобальные биотопы — нейсталь, пелагиаль, бенталь и перифиталь — существовали и принципиально не отличались от современных. Уже в докембрии фауна была представлена донными, пелагическими и, вероятно, нейстонными организмами. Единственной ЭГГ, которая появилась позже остальных, очевидно был нектон, поскольку нектонты представлены в основном достаточно высокоорганизованными и крупными формами.

Экоморфогенез, формообразование более интенсивно происходили в контурных подсистемах. Жизнь в планктоне не дает такой возможности для прогрессивной эволюции, какие дает жизнь на дне (Беклемишев, 1974). Экологические группировки в геологическом и макроэволюционном времени появились и начали формироваться во взаимодействии и взаимном влиянии. Нет достаточных оснований полагать, что одни группировки как целостные системы были предшественниками других, однако в разных условиях, различных

типах водоемов, в различные эпохи эволюции биосферы существовали условия для их совместного развития.

В современной гидросфере все глобальные биотопы так или иначе подвержены усиленному антропогенному влиянию. Однако наиболее существенные изменения происходят в перифитали за счет изменений в антропали: появляются качественно новые антропогенные субстраты, увеличивается общая площадь твердых поверхностей за счет гидросооружений, плавсредств и других конструкций, способствующих развитию перифитона.

Экотопические группировки гидробионтов представляют собой важный, характерный для гидросферы уровень биологического разнообразия биосферы. Их существование и состав отражают глобальную биотопическую структурированность гидросферы. Разнообразие и характер сгущений живого вещества в гидросфере во многом определяется характером ЭГГ.