

УДК 574.5(28):574.58

Перифитон как экотопическая группировка гидробионтов

А.А. Протасов*

*Институт гидробиологии НАН Украины
Украина 04120, г. Киев пр. Героев Сталинграда, 12¹*

Received 4.03.2010, received in revised form 11.03.2010, accepted 18.03.2010

Рассмотрены концепции гидробиологии, связанные с исследованием экотопических группировок гидробионтов. На основе иерархической схемы подразделений биотопических зон гидросферы приведена система этих группировок гидробионтов. Перифитон, исследования которого проводятся с начала XX века, до настоящего времени остается группировкой, статус которой является предметом дискуссий. Рассмотрены основные концепции перифитологии как одного из разделов гидробиологии. Обсуждаются различные гипотезы эволюции экологических группировок, в частности, перифитона.

Ключевые слова: гидробиология, экотопические группировки гидробионтов, перифитон, обрастание, экоморфы.

Введение

В эволюции населения гидросферы, гидробиоты происходили и происходят два взаимосвязанных процесса – экологическая дивергенция и конвергенция. Первый определяет формирование *различных* экотопических группировок (Алеев, 1990). Второй процесс – экологической конвергенции – приводит к определенной *целостности* этих группировок, сходству морфологических и функциональных адаптаций на базе как близкородственных организмов, так и весьма генетически далеких. Некоторым группировкам посвящены монографические работы, в частности планктону (Киселев, 1969, 1980), нейстону (Зайцев, 1970), нектону (Алеев, 1976), перифитону (Протасов, 1994). Тем

не менее, вопрос об объеме понятия экотопических группировок гидробионтов (ЭГГ), их целостности, структуре до сих пор окончательно не разработан, хотя их выделение и изучение, собственно, было изначально положено в основу гидробиологии как самостоятельной науки со своими специфическими объектами и предметом исследований, своими методами (Винберг, 1977). Критерии выделения перифитона, специфика этой группировки неоднократно обсуждались в литературе (Скальская, 2002; Скальская и др. 2003; Комулайнен, 2004; Протасов, 1994, 2005, 2005а, 2008; Раилкин, 1998, 2008; Wetzel, 1983), тем не менее, основные понятия и терминология требуют дальнейшей разработки.

* Corresponding author E-mail address: protasov_a_a@mail.ru

¹ © Siberian Federal University. All rights reserved

Концепция экотопической группировки гидробионтов

Мы рассматриваем экотопическую группировку гидробионтов как совокупность организмов, населяющих наиболее крупные биотопы в контурных и внутренних областях гидросферы и конвергентно обладающих рядом близких по своему характеру адаптаций, позволяющих наиболее эффективно использовать ресурсы в условиях этих биотопов это население так называемых глобальных биотопов или биотопов в гидросфере самого высокого порядка.

Биотические группировки и их местообитания тесно взаимосвязаны, что определяет единство их иерархического подразделения. Например, донные грунты могут быть заселены различными популяциями донных животных в зависимости от довольно тонких различий в содержании органического вещества в грунте (Герд, 1949), гидродинамических условий, температуры. В зависимости от глубины твердые поверхности одного и того же гидросооружения бывают населены различными популяциями прикрепленных животных (Зевина, 1972; Звягинцев, 2005). Однако, состав жизненных форм на разных по своим свойствам рыхлых грунтах очень близок, это закапывающиеся формы, закрепленные в грунте, перемещающиеся по поверхности грунта и т.п. На твердых субстратах, на дне и вне его формируются сообщества иной структуры, с преобладанием иных жизненных форм. Характер твердого субстрата определяет широкий спектр адаптаций прикрепленных форм, а подвижные формы имеют различные приспособления удерживания на субстрате, особенно в условиях гидродинамических воздействий (Протасов, 1994; Раилкин, 2008). Перемещение гидробионтов в рыхлых грунтах происходит путем «раздвигания» частиц грунта, и существует довольно

много способов такого перемещения. Многочисленны и формы, сопоставимые по размерам с частицами грунта или меньше, обитающие между ними. С другой стороны, очень невелико количество форм, способных разрушать твердый субстрат и устраивать в нем убежище или использовать его как пищевой объект. Поэтому, группировки организмов, связанные с твердыми субстратами, в основном представлены эпибионтами, в то время как обитатели рыхлых грунтов – в основном интрабионты.

Некоторые ЭГГ могут занимать один тип биотопа. Организмы планктона и нектона занимают водную толщу, Ю.Г. Алеев (1976) называет их «экологическими изотопами». Однако они существенно различаются по характеру связи с гидродинамическими факторами, обитают, по сути, в различных гидродинамических условиях обтекания (Алеев, 1986). Таким образом, формирование ЭГГ определяется как характером биотопа, так и биотическими факторами, комплексами морфологических адаптаций.

Подразделение гидросферы как арены жизни может быть проведено от общего к частному как выделение наиболее крупных единиц – контурных и внутренних топических зон (Зайцев, 1985) (табл. 1).

В рамках биотопической классификации населения всей гидросферы, гидробиоса целесообразно выделение двух больших группировок гидробионтов – контуробион и пелагобион или эмфибион (эмфи- от греч. *εμφύω* – внутренний). В соответствии с этим внутренняя биотопическая зона может быть названа эмфалью, контурная – маргиналью (от лат. *marginis* – граница, край). В основе деления экотопических группировок (табл. 2) лежат представления о существенных различиях среды обитания гидробионтов на разделенных (в маргинали) и в относительно сплошной

Таблица 1. Биотопические подразделения гидросферы

Контурные биотопические зоны	
Раздел вода – атмосфера	Нейсталь
Раздел вода – твердые субстраты различного происхождения	Перифиталь
Раздел вода – донные отложения, рыхлые, пронизанные водой грунты	Бенталь
Внутренняя биотопическая зона	
Водная толща	Пелагиаль

Таблица 2. Классификация эколопических группировок

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

среде, в эмфали (Хайлов, 1971; Айзатуллин и др., 1979; Зайцев, 1985; Гладышев, 1986; Хайлов и др., 1992). Топическая иерархия определяет иерархию группировок гидробионтов.

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

Система контуробиона достаточно сложная: в него входят четыре группировки третьего уровня, основные из которых – нейстон, бентос и перифитон. К группировкам этого уровня следует, вероятно, отнести и пагон или комплекс организмов, связанных в своей жизнедеятельности со льдом. Далее следуют группировки четвертого уровня. Их выделение связано с еще более частными топическими характеристиками. Раздел твердый субстрат-вода представляет собой биотоп эколопической группировки перифитон.

Твердые субстраты перифитали существенно больше по размерам населяющих их организмов и могут иметь различное происхождение и местоположение в водоеме. Проникновение в субстрат организмов возможно только при его разрушении. Это доступно немногим формам минирующих организмов, древоточцам, камнеточцам. Эту небольшую группу, обитающую в твердом субстрате, можно назвать интрасклероном, от греч. *σκληρός* – твердый, в отличие от основной части перифитона – эписклерона. Организмы бентоса обитают на рыхлых, мягких грунтах, и в зависимости от их отношения к грунту их можно дифференцировать как эпи- или интрамиелон (от греч. *μέλινοζ* – мягкий).

Как отмечал С.Н. Дуплаков (1933), исследования перифитона были начаты А. Селиго (Seligo), который в 1905 г. впервые обособляет

из бентоса группировку микроорганизмов на твердых субстратах. Сам же С.Н. Дуплаков начал планомерные исследования перифитона в 1923 г. (Дуплаков, 1933, Редакционная статья). Приоритет разработки и применения метода «количественного учета перифитона на предметных стеклах» С.Н. Дуплаков отдал немецкому исследователю Е. Гентшелю (Hentschel), который проводил серию исследований в Гамбургском порту в 1916 г.

Терминология, связанная с изучением перифитона

Термин «перифитон», от греческого слова *περιφύω* – приращивать кругом, обрастать, был введен в гидробиологическую литературу А.Л. Бенингом (1924), который, как видим, не был первым, кто обратил внимание на особенность этой группировки гидробионтов. Термин был предложен А.Л. Бенингом (1924) в монографии на русском языке, в литературу на латинице термин «Periphyton», видимо, также был введен тем же автором (Behning, 1928).

Основной посылкой, которая послужила основанием для выделения А.Л. Бенингом группировки, было то, что биоценозы, формирующиеся на антропогенном твердом субстрате, по своему характеру и генезису отличны от «естественных». Термин, введенный А.Л. Бенингом, этимологически был очень удачным, перифитон логично дополнял всю систему ЭГГ.

Когда речь заходит о терминологии и основных понятиях, связанных с экотопической группировкой перифитон, и сегодня оказываются справедливыми сетования гидробиологов, высказанные много десятилетий назад: «... до последнего времени не существует единой, всеми принятой терминологии тех сообществ водных организмов, которые обитают на том или ином твердом субстрате.

До 1905 года все такие сообщества без всяких разграничений входили в одну большую группу – бентос» (Дуплаков, 1933, с. 9). Так, в настоящее время предлагается объединять в экологической группировке бентос две группировки более низкого порядка – перифитон и эмфитон, «учитывая преимущественно поверхностное (периферическое) положение гидробионтов на поверхности твердых тел и, напротив, их погруженное положение в рыхлых грунтах» (Раилкин, 2008, с. 17).

Терминологическое многообразие сопровождает экологическую группировку перифитон с самого начала её изучения. С.Н. Дуплаков (1933) приводит четыре термина, связанных с этой группировкой, – бентос, Afwuchs, Bewuchs и перифитон.

Анализ употребления различных терминов до начала 1980-х годов показал (Протасов, 1994), что имеется определенное предпочтение того или иного термина специалистами разного профиля, в последующие годы картина мало изменилась. Есть даже предпосылки считать, что пестрота терминологии, связанной с этой группировкой, увеличилась, так С.Ф. Комулайнен (2004) отмечает наличие более 30 терминов, используемых для обозначения прикрепленных сообществ.

Русский термин «обрастание» в целом совпадает по смыслу с термином «перифитон», однако, последний, как и родственные ему названия ЭГГ, имеет греческий корень, что делает его интернациональным научным термином. За понятием «обрастание» мы предлагаем (Протасов, 1994) закрепить права технического термина, и 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). Обрастание – явление биологическое. Поэтому представляется, 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. Перифитон (обрастание) – группировка гидробионтов, поэтому включение в него детрита, продуктов коррозии субстрата (Раилкин, 2008) и других косных элементов неправомерно.

Одним из основных элементов биотопа для организмов перифитона является субстрат. Представляется наиболее приемлемой схема, уточняющая характер субстрата (Šramek-Hušek, 1946, цит. по Sladečková, 1962): эпилитон – на камне, эпиксилон – на древесине, эпифитон – на растениях, эпизоон – на покровах животных, эпихолон – на других различных субстратах.

Характер субстрата и экоморфные группировки

Биотоп, в котором обитают организмы перифитона, – это раздел твердого субстрата различного происхождения и водной массы; механическое, в том числе и биогенное, нарушение связи между частицами субстрата ведет к его разрушению. Более частные особенности субстратов, включая их происхождение, определяют и более частные особенности биотических группировок. Естественные твердые субстраты в водной среде разнообразны. Это могут быть камни, скалы, высшие водные растения, покровы животных. Наиболее важной характеристикой биотопов антропогенной перифитали является специфика качества субстрата. Сложно отрицать, что металл, бетон, стекло и другие искусственные материалы обладают многими собственными, только им присущими качествами. Также важны не-

предсказуемость их попадания в воду и сроки пребывания в водной среде, то есть долговременность существования биотопа, специфическая локализация в водоеме. Тем не менее, основные качества субстрата, независимо от его происхождения, а именно то, что это твердый субстрат, внутрь которого не может проникать вода, не могут проникать гидробионты без его разрушения, дает возможность выделять единый для перифитона биотоп – перифиталь.

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. Этому же мнению придерживается И.А. Скальская (2002). В придонном слое воды действительно может наблюдаться дефицит кислорода или другие изменения среды, 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, возможно и иной структуры, чем в других зонах водоема. При подводных исследованиях мы неоднократно наблюдали существенное отмирание поселений моллюска дрейссены непосредственно на дне (заиленные песчаные грунты), в то время как на выступающих над дном твердых поверхностях моллюски жили практически до дна.

В перифитоне явно преобладают организмы, обитающие на поверхности субстрата (эписклерон), относительно тех, кто может проникать внутрь него (интрасклерон). Причина этого в том, что последние должны обладать довольно специфическими «инструментами» и адаптациями для проникновения

в твердый субстрат, кроме того, это связано со значительными энергетическими затратами. По экоморфологической классификации Ю.Г. Алеева (1986) организмы эписклерона относятся как к эфаптону, так и плану, то есть это прикрепленные и подвижные экоморфы, интрасклерон – только к плану. Хотя, многие из них скорее следует отнести к ценоэфаптону (Протасов, 1994).

Преобладание прикрепленных организмов 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), этой же точки зрения придерживается и А.И. Раилкин (2008). Сообщества перифитона представляют собой пространственно сложную структуру сочетания прикрепленных и подвижных форм, которые выполняют специфические для них функции. Многие прикрепленные формы действительно становятся эдифицирующими в сообществах перифитона, однако это отнюдь не непременный атрибут перифитона в целом. Стоит согласиться с определением прикрепленных форм как «фоновых» (Звягинцев, 2005). Фоновыми они являются по их архитектурной роли и по общему соотношению обилия, но не по таксономическому богатству. В обрастании в различных акваториях Мирового океана, как указывает этот автор, подвижные формы составляют от 40 до 60 % от общего числа видов животных. Сравнение морского и континентально-водного перифитона показывает явное преобладание прикрепленных форм в первом.

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 прикрепленными можно считать гидр, некоторых личинок ручейников, хирономид, которые прикрепляются либо временно, либо сфабрикованными ими домиками, убежищами. Из 65 видов, входящих в состав доминирующего комплекса в сообществах перифитона в водоемах Западной Сибири, только 10 (губки и мшанки) – прикрепленные формы (Шарапова, 2007). 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 – подвижных. По нашим данным, в водоеме-охладителе Хмельницкой АЭС до вселения дрейссены (*Dreissena polymorpha* Pall.) практически ни один прикрепленный вид (из губок, мшанок) не занимал значимого положения в сообществах.

Наибольшую биомассу в сообществах перифитона создают прикрепленные формы. В заливе Петра Великого (Японское море) на гидросооружениях в сообществе с доминированием устриц биомасса обрастания составляла в среднем 110,0 кг/м² при максимальной 215,8 кг/м² (доля устриц 91 %). В то же время максимальная биомасса подвижных форм (амфипода *Jassa marmorata* Holmes), отмеченная на корпусах судов, достигала 720 г/м² при численности 100 000 экз/м² (Звягинцев, 2005).

В континентальных водах эта закономерность сохраняется. В естественных водоемах и водотоках биомасса в сообществах с доминированием губок (из родов *Spongilla*, *Ephydatia*, *Eunapius*), 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 грам-

мы и десятки граммов на м² (Шарапова, 2007). В водоемах антропогенного характера обилие организмов перифитона достигает значительных величин. В водоводах (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). Искусственные водотоки с твердой облицовкой вообще являются очень благоприятными местообитаниями для организмов перифитона, в особенности прикрепленных. По нашим данным, в подводном канале Хмельницкой АЭС биомасса дрейссены достигала 37 кг/м². Значительной биомассы могут достигать и подвижные формы. Например, биомасса личинок ручейников *Hydropsyche* в подводном канале Чернобыльской АЭС на поселениях дрейссены достигала 2500 г/м² (эти личинки живут колониями). Биомасса живородок (*Viviparus* sp.) на каменном субстрате направительной дамбы в этом же водоеме была порядка сотен г/м².

Процессы колонизации и пространственная структура перифитона

Локализация субстратов во многих случаях имеет островной характер. Вследствие этого важными для перифитона являются процессы заселения субстратов. Почти у 70 % морских донных беспозвоночных существует пелагическая стадия развития (Раилкин, 1998). 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 непостоянно, хорошо выражена сезонность и периодичность их развития (Брайко,

1985). Большинство водорослей перифитона не имеют особых расселительных стадий. Можно было бы ожидать большого сходства состава между фитопланктоном и фитоперифитоном. На экспериментальных субстратах, экспонированных в закрытой литорали озера Волосо (Беларусь), флористическое сходство фитоперифитона и планктона по коэффициенту Жаккара составляло 29,5, а в открытой литорали – 46,1, то есть сходство было невысоким (Сысова, 2005). Малое сходство определяется тем, что далеко не все водоросли планктона оседают на субстрат, а среди осевших существует определенная конкуренция, в результате которой интенсивно заселяют субстрат лишь некоторые виды.

Существует довольно распространенная точка зрения, что перифитон – это группировка в основном микроскопических организмов (Otten, Willemse, 1988). Кроме того, в состав перифитона как физического образования включают органический матрикс (слизь), детрит, неорганические частицы (Макаревич, 2003; Комулайнен, 2004; Wetzel, 1983). Очевидно, что разделение на макро- и микроформы может носить только методический характер, поскольку сообщества перифитона, как и других группировок, обладают определенной целостностью. Выделения организмов перифитона, которые могут составлять существенную часть микробиопленок (Lewandowski, 1998), сложно отнести непосредственно к косным элементам биотопа, однако детрит, большая часть которого имеет внешнее для перифитали происхождение, безусловно, следует относить к элементам биотопа.

Пространственная структура перифитона связана с распределением организмов на поверхности субстрата и в слое присубстратной воды. Кроме того, различные подводные поверхности имеют собственную пространственную сложность. Исходя из этого, про-

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 пространственного взаиморасположения элементов биотопа – различных заселенных организмами перифитона поверхностей (Протасов, 1994).

Общий облик поселений организмов перифитона, его сообществ, в отличие от других группировок, может быть визуально оценен и исследован, в силу того, что на субстрате они «на виду». Поэтому многим поселениям перифитонтов были даны названия, связанные со зрительными ассоциациями. 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 перифитону дается определение как «совокупности слизи и водорослей на речном дне» (Bigs, 2000).

На пространственное распределение организмов перифитона значительно влияют гидродинамические факторы. На корпусах судов выявлена отчетливая закономерность смещения наибольшей концентрации обрастания к корме при увеличении средней скорости судна. Областям минимального давления, то есть местам срыва потока соответствует наибольшая биомасса обрастания, биотопические особенности создают условия формирования сложной мозаичной структуры обрастания, которая может быть картирована (Звягинцев, 2005). Мозаичности распределения организмов перифитона на субстрате способствуют не только абиотические, но и биотические факторы. Скопления прикрепленных форм, как правило, являются местами концентрации подвижных форм, а также

служат субстратом для прикрепления других организмов.

Мы неоднократно наблюдали, как небольшие неровности, углубления в субстрате могут становиться центрами локальных скоплений организмов. Поэтому даже на относительно однородном субстрате поселения организмов перифитона имеют пятнистый характер. Подводное картирование поселений показало, что масштабы неоднородностей в них при доминировании таких макроформ, как дрейссена, порядка сантиметров – десятков сантиметров. Мозаичная структура перифитона определяется не только непосредственно неоднородностями среды, но биотическими факторами, в частности, присутствием прикрепленных форм. В целом, достаточно редко отмечаются обширные однородные поселения перифитонтов. Однородность биотопа способствует формированию сходной пространственной биотической структуры, и при наличии организмов, способных создавать массовые поселения, могут формироваться обширные однородные сообщества перифитона. На бетонных облицовках гидросооружений (каналы, плотины) нами отмечались сплошные поселения дрейссены протяженностью в сотни метров – километры, вглубь по откосу канала они распространялись на метры – десятки метров. Однородность перифитона на большом протяжении вообще характерна для искусственных водотоков (Кафтаникова, 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. Однородный пояс нитчатых водорослей в каналах также может иметь протяженность порядка нескольких километров (Оксинок, 1973). В естественных водотоках, где существует большая мозаичность биотопов перифитона,

ей соответствует и мозаичность сообществ (Комулайнен, 2004; Naiman et al. 1988; Algal Ecology..., 1996; Bigs, 2000).

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

Нами отмечалась ярусность в поселениях инфузорий на экспериментальных пластинах: *Vorticella* sp. занимали нижний ярус, а ветвистые колонии *Zoothamnion* sp. – следующий. Состав макробеспозвоночных, количественное соотношение их обилия определяются пространственным распределением макроводорослей, особенностями строения талломов водорослей, которые, в свою очередь, определяют ярусную структуру всего поселения (Кравцова и др., 2007).

В сложных поселениях относительно крупные организмы становятся субстратом для более мелких, вследствие чего формируется стратифицированная структура сообщества. Если ярусность определяет опосредованные топические связи в сообществе, то стратификация – прямые. Последнюю могут определять не только прикрепленные формы, но и подвижные, которые более или менее постоянно обитают на других организмах. Так, в сообществах перифитона Азовского моря не только прикрепленные мшанки и гидроиды связаны прямыми топическими связями, но с гидроидом связаны и подвижные крабы, голжаберные моллюски (Турпаева, 1977).

Состав эпизоона Азовского моря достаточно богат (Парталы, 2003). Так, на гидроиде *Bougainvillia megas* Kinne в течение годового цикла было отмечено 80 видов водорослей и 36 видов беспозвоночных. По нашим на-

блюдениям, стратифицированная структура формируется в сообществах с доминированием мшанки *Plumatella emarginata* Allm., на трубочках которой, инкрустированных песчинками, поселяются многочисленные инфузории, *Urnatella gracilis* Leydi, полипы *Craspedacusta sowerbii* Lankester.

Жесткие конкурентные отношения за субстрат приводят к формированию сложной пространственной структуры сообществ перифитона. Для перифитона в большей степени, чем для других экотопических группировок, формирование пространственной структуры сообществ определяет биотический фактор. Многие сообщества перифитона имеют консортивную структуру (Протасов, 2006; Gaino et al., 2004). Один или несколько видов создают определенную биотопическую пространственно-сложную среду.

Как отмечал еще Г.С. Карзинкин (1927), на характер эпифитона оказывает влияние не только характер растительного субстрата, но и характер зарослей, пространственно сложного биотопа. Увеличение плотности зарослей, как правило, негативно влияет на развитие эпифитона. В Кременчугском водохранилище при проективном покрытии 5 % общая численность 35 видов водорослей составляла 42000 тыс. кл/г макрофитов, а при покрытии 80 % число видов сократилось до 7, а численность – до 70 тыс. кл/г (Костицова, 1989).

Характер развития сообществ перифитона существенно 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 заселялись более интенсивно личинками дрейссены и гидрами (Протасов, 1994). Пространственная сложность по-

верхности также играет существенную роль, поскольку элементы структуры субстрата создают сложную систему турбулентности разного масштаба вблизи субстрата (Хайлов и др. 1992; Мощенко, 2006). В пространственно 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. На каменной отсыпке укрепления плотин и берегов, которая широко применяется в гидростроительстве, организмы перифитона обитают как на внешней поверхности, так и на камнях в глубоких слоях. В охладителях Чернобыльской АЭС и Криворожской ТЭС под 1 м² проективного покрытия такой дамбы было до 10 м² обитаемого субстрата (Протасов, 1994; Протасов, Сеницына, 1996). Эффект увеличения активной поверхности сообществ перифитона используется при сооружении искусственных рифов (Хайлов и др. 1992; Александров, 2008).

Пространственное распределение перифитона определяется многими факторами, в первую очередь – гидродинамическими, освещенностью, температурой, характером субстрата. Примером распределения перифитона в градиенте одного из важнейших факторов – температуры может быть результат исследования распределения сообществ перифитона в водоеме-охладителе электростанции (Протасов, 1994; Protasov, Afanasyev, 1986). В охладителе Чернобыльской АЭС удалось проследить за изменением структуры и состава сообществ от места сброса подогретых вод до подводящего канала АЭС. Сообщества с доминированием мшанки здесь сменялись сообществами с доминированием дрейссены по мере снижения температуры. После остановки работы АЭС в 2000 г. сообщ-

ества дрейссены распространились по всем биотопам твердых субстратов.

Типизация сообществ перифитона

Сообщества перифитона разнообразны. Как отмечал С.Н. Дуплаков (1933), одна из первых попыток провести классификацию биоценозов перифитона принадлежит Г.С. Карзинкину (1926). Сам же С.Н. Дуплаков выделил для перифитона оз. Глубокого три типа сообществ: перифитон чисто животного характера, животное-растительного характера (первые преобладают), растительно-животного характера (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» (Дуплаков, 1933, с. 111). Таким образом, в качестве основного критерия для выделения типов перифитонных сообществ С.Н. Дуплаков выбрал соотношение автотрофных и гетеротрофных компонентов сообщества. К аналогичной схеме выделения типов сообществ перифитона приходит Е. Печиньска (Pieczynska, 1970). Не вызывает сомнения, что трофоэнергетический критерий является одним из важнейших, но не единственным. Так, была предложена классификация перифитона озер, основанная как на принципе преобладания автотрофов и гетеротрофов, так и их состава: среди первых – нитчатых водорослей, диатомовых, мхов; среди вторых – дрейссены, губки, мшанки, простейших, то есть по доминирующим формам (Meuche, 1939).

На основании исследований зооперифитона Средней Волги И.А. Скальской (2002) выделены его структурно-таксономические типы. Для большинства природных местообитаний в волжских водохранилищах характер-

ны хирономидно-дрейссеновый в сочетании с бризойно-спонгиевым типом. В условиях техногенного подогрева воды преобладали бризойные 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. Таким образом, типизация имеет и определенное индикаторное значение, поскольку, очевидно, что сообщества того или иного характера формируются в зависимости от условий обитания.

Нами была предложена трехуровневая 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 ценозоморфному и экоморфному принципу. В биоценоотическом градиенте они могут быть расположены в некоторый условный ряд, в котором они обладают общими габитуальными характеристиками, обусловленными наличием (или отсутствием) хорошо выраженных экоморфных групп. На третьем уровне может быть применен таксономический критерий.

Эволюция экотопических группировок

Интересным представляется вопрос об эволюции перифитона как целостной экотопической группировки. Эволюция биосферы – это многоплановый процесс. Все ныне существующие либо существовавшие биологические объекты и явления возникали естественным путем и в период своего существования изменялись в определенной взаимосвязи со средой, как абиотической, так и биотической. Не оставались неизменными и экотопические группировки гидробионтов, поскольку постоянно изменялся их состав и условия существования.

К эпохе зарождения жизни, в океане существовали основные физиотопы (физическое пространство с определенными условиями, которое могло стать местообитанием): водная толща, раздел вода – атмосфера, разделы дно – вода с разнородными твердыми минеральными частицами. То есть, существовали контурные и внутренние физиотопы. В силу большей интенсивности физико-химических процессов в контурных условиях велика вероятность зарождения жизни именно в условиях, которые создаются на разделах фаз. Как полагает А.И. Раилкин (1998), именно водная поверхность и пена были местом существования первых группировок гидробионтов. С последним сложно согласиться, поскольку поверхность воды, эпинеиаль, где скапливается пена, подвергалась слишком жесткому воздействию солнечного излучения.

Более вероятным представляется развитие первичной жизни на разделах вода – твердые субстраты, то есть возникновение первичного перифитона и бентоса. Однако эти первичные организмы могли движением воды переноситься в ее толщу и к поверхности, что формировало первичный планктон и нейстон. Таким образом, в геологическом масштабе времени следует предположить одновременное возникновение большей части экологических группировок гидробионтов.

Чем первичные экотопические группировки гидробионтов отличаются от современных, если рассматривать их самые общие черты и характеристики? Вероятнее всего – размерным спектром организмов, разнообразием (таксономическим, метаболическим), количеством специализированных адаптаций к особенностям биотопов.

В основе существования и развития ЭГГ лежат процессы конвергенции и дивергенции (Алеев, 1990). Все большее усложнение жизни в истории биосферы приводило к значитель-

ной дивергенции, расхождению форм, увеличению их богатства. Процессы конвергенции определяли сходство адаптаций к ограниченному в целом набору условий среды.

Происходил грандиозный, охватывающий всю гидросферу длительный дивергентный процесс расхождения гидробионтного мира по глобальным биотопам. Одновременно происходил такой же грандиозный процесс конвергенции, формирования более или менее сходных жизненных форм вследствие адаптаций к сходным условиям жизни и коадаптаций в биологических взаимодействиях.

Конвергентные процессы требуют выработки механизмов коадаптаций, поскольку неизбежно возрастает конкуренция при обитании в сходных условиях.

Говорить об эволюции группировок можно в нескольких аспектах. Во-первых, изменялся в течение длительного времени состав группировок, как таксономически, так и в плане состава экоморф, ценоэкоморф и жизненных форм. В целом, в эволюционном времени можно говорить, видимо, об усложнении их как системы: возрастало количество элементов и связей между ними. Второй аспект – это взаимная эволюция группировок и усложнение взаимосвязей.

Развернутая концепция эволюции и становления перифитона представлена А.И. Раилкиным (1998). Еще предбиологическая, химическая эволюция протекала более интенсивно на разделах фаз. Таким образом, перифитон был одной из первых группировок гидробионтов. В доказательство этого положения автор приводит данные о том, что начальной стадией формирования сообщества перифитона является адсорбция молекул и ионов на твердом субстрате, а уже затем – оседание и прикрепление прокариотических организмов. Он выделяет четыре стадии эво-

люции 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 (протобентали) происходили еще задолго до биологической эволюции. Далее преобладали, вероятно, подвижные формы, однако, в зонах, где менее высоки гидродинамические нагрузки, формировались прикрепленные формы. Рыхлые грунты появились позже твердых, 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» (Раилкин, 1998, с. 181). Здесь цитируемый автор полагает нужным сделать замечание о том, что «в это время детрит становится полноправным компонентом водной толщи». Это действительно важно подчеркнуть, поскольку уже появилось достаточное количество органического вещества, которое не полностью подвергалось деструкции организмами, а также появился новый масштабный субстрат для развития микроперифитона – поверхность частиц детрита. Третий этап эволюции перифитона связан с появлением крупных форм многоклеточных организмов, которые не только стали новым компонентом сообществ перифитона, но сами стали субстратом для более мелких форм, то есть сформировалась биогенная перифиталь.

Четвертый этап, современный, по мнению А.И. Раилкина, начался сравнительно недавно и характеризуется, с одной стороны, значительным преобладанием в гидросфере бентали над перифиталью, с другой – посте-

пенным ростом роли антропогенных твердых субстратов. Новым фактором эволюции обростания стало появление в гидросфере поверхностей антропогенного характера и значительный рост их площади. Таким образом, согласно концепции этого автора, перифитон эволюционно был «родоначальником» всех группировок¹.

Как наиболее важную характеристику эволюции группировок на твердых поверхностях рассматривает изменение пространственной структуры сообществ 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). То есть, 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 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 метазойных крупных форм, пространственная структура еще более усложняется, в сообществах выражена не только ярусность, но и стратификация. Характер обтекания субстрата, заселенного макроформами значительно усложняется.

В настоящее время отсутствуют прямые палеонтологические данные о последовательном формировании экологических группировок. Маловероятно, что они появятся вообще. Скорее всего, биотическая эволюция уже на самых ранних этапах про-

исходила в гидросфере, где глобальные её биотопы – нейсталь, пелагиаль, бенталь и перифиталь существовали и в своих принципиально важных чертах не отличались от современных.

Следует принять во внимание точку зрения К.В. Беклемишева (1974), что «жизнь в планктоне не дает такой возможности для прогрессивной эволюции, какие дает жизнь на дне: первичные планктонные формы в качестве высшего известного нам этапа имеют всего лишь организацию гребневиков» (с. 221). Это говорит о том, что экоморфогенез, формообразование более интенсивно происходили в контурных подсистемах. В современной гидросфере все глобальные биотопы в той или иной степени подвержены усиленному антропогенному влиянию. Однако, наиболее существенные изменения происходят, скорее всего, в перифитали за счет изменений в антропали: появляются новые по качеству антропогенные субстраты, увеличивается общая площадь твердых поверхностей за счет гидросооружений, плавсредств и т.п. Можно полагать, что эволюция перифитона будет происходить наиболее динамично.

Значение перифитона

Роль перифитона в водоемах и для человека определяется таксономическим и функциональным многообразием, большой активностью метаболических процессов, высокими показателями обилия. Значительная часть первичной продукции, во многих озерах до 40 %, а водотоках до 70 %, производится именно организмами перифитона (Макаревич, 2005). В Черном море до 75 % первичной продукции и 90 % деструкции органического вещества в прибрежной зоне приходится на сообщества перифитона и обростания антропогенных субстратов (Александров, 2008).

¹ В более поздней работе (Раилкин, 2008) автор придерживается основных приведенных здесь положений.

Жизнедеятельность организмов перифитона, биологические процессы на твердом субстрате – вода в значительной мере связаны с деятельностью человека: создается огромное количество новых благоприятных для развития гидробионтов биотопов, население которых в процессе своей жизнедеятельности изменяют их свойства. Эти изменения в большей части идут вразрез с интересами человека. Биологические помехи, а также биологические повреждения материалов и изделий, происходящие при эксплуатации тех или иных объектов в гидросфере, приносят огромные убытки. Однако, создание новых активных поверхностей, которые заселяются организмами перифитона, может быть очень действенным инструментом управления биологическими процессами в водоемах, в частности повышения их продуктивности, самоочищения (Хайлов и др. 1992; Александров 2008).

Заключение

Экотопические группировки гидробионтов существовали с самого зарождения жизни в водной среде. То или иное сообщество с

большей или меньшей четкостью может быть отнесено к определенной топической зоне, что не исключает и пограничного их положения.

Как в общей, так и в прикладной гидробиологии, исследования перифитона занимают существенное место. Эта группировка во многих водных экосистемах занимает ключевое положение, в особенности это касается водоемов, испытывающих антропогенное влияние. Это обусловлено созданием большого количества разнообразных антропогенных субстратов. Среди вопросов, которые в настоящее время рассматриваются как наиболее важные, в перифитологии можно выделить следующие: изучение особенностей биотопов перифитали, тонких процессов, происходящих на твердом субстрате; исследование экоморфного состава, формирования и жизнедеятельности сообществ прикрепленных и подвижных форм, экоморф с различным типом питания; в прикладном аспекте требует дальнейших разработок проблема ограничения обрастания, а также использования мощного потенциала самоочищения водоемов организмами, входящими в сообщество перифитона.

Список литературы

- Айзатуллин Т.А., Лебедев В.Л., Хайлов К.М. (1979) Океан. Активные поверхности и жизнь. Ленинград, Гидрометеиздат, 192 с.
- Алеев Ю.Г. (1976) Нектон. Киев, Наук. думка, 391 с.
- Алеев Ю.Г. (1986) Экоморфология. Киев, Наук. думка, 423 с.
- Алеев Ю.Г. (1990) Топологические категории и экоморфы гидробионтов. Гидробиол. журн. 1: 3–7.
- Александров Б.Г. (2008) Гидробиологические основы управления состоянием прибрежных экосистем Черного моря. Киев, Наук. думка, 343 с.
- Беклемишев К.В. (1974) О возможных и осуществленных направлениях эволюции беспозвоночных. Журн. общ. биол. 35(2): 209-222.
- Бенинг Л. (1924) К изучению придонной жизни реки Волги. Монографии Волжской биол. станции. Саратов, 398 с.
- Брайко В.Д. (1985) Обрастание в Черном море. Киев, Наук. думка, 123 с.
- Винберг Г.Г. (1977) Гидробиология как экологическая наука. Гидробиол. журн. 5: 5–15.

Герд С.В. (1949) Биоценозы бентоса больших озер Карелии. Петрозаводск, Изд-во Карело-Финского гос. ун-та, 197 с.

Гладышев М.И. (1986) Нейстон континентальных водоемов (Обзор). Гидробиол. журн. 5: 12–19.

Довгаль И.В. (1998) Гидродинамические факторы эволюции пространственной структуры сообществ обрастания. Палеонтол. журн. 6: 12-15.

Дуплаков С.Н. (1933) Материалы к изучению перифитона. Тр. лимнол. станции в Косине. Вып. 16: 3–160.

Зайцев Ю.П. (1970) Морская нейстонология. Киев, Наук. думка. 264 с.

Зайцев Ю.П. (1985) Контуробионты в мониторинге океана. Комплексный глобальный мониторинг Мирового океана. Тр. Междунар. симп. Л., Гидрометеоздат, Т. 2: 76–83.

Звягинцев А.Ю. (2005) Морское обрастание в северо-западной части Тихого океана. Владивосток, Дальнаука, 432 с.

Зевина Г.Б. (1972) Обрастания в морях СССР. М., Изд-во Моск. гос. ун-та, 219 с.

Карзинкин Г.С. (1926) Попытка практического разрешения понятия «биоценоз». Часть I. Зависимость характера биоценоза от общих экологических условий. Русск. зоол. журн. VI (4): 97-133.

Карзинкин Г.С. (1927) Попытка практического разрешения понятия «биоценоз». Часть II. Влияние различных факторов на биоценоз. Русск. зоол. журн. VII(2): 34-76

Кафанов А.И. (2005) Историко-методологические аспекты общей и морской биогеографии. Владивосток, Изд-во Дальневост. ун-та, 208 с.

Кафтанникова О.Г. (1975) Беспозвоночные каналов СССР. Киев. Наук. Думка, 164 с.

Киселев И.А. (1969) Планктон морей и континентальных водоемов. Вводные и общие вопросы планктологии. Л., Наука, Т. 1. 658 с.

Киселев И.А. (1980) Планктон морей и континентальных водоемов. Распределение, сезонная динамика, питание и значение. Л., Наука, Т. 2. 440 с.

Комулайнен С.Ф. (2004) Экология фитоперифитона малых рек Восточной Финноскандии. Петрозаводск, Карельский научный центр РАН, 182 с.

Костикова Л. Е. (1989) Эпифитон Днепра и его водохранилищ // Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ. Киев, Наук. думка: 48-76.

Кравцова Л.С., Механикова И.В., Ижболдина Л.А. (2007) Роль фитоценозов водорослей в пространственном распределении макрозообентоса на каменистой литорали оз. Байкал. Гидробиол. журн. 43(5): 17-26.

Ляшенко А.В., Харченко Т.А. (1988) Структурно-функциональная характеристика поселений дрейссены в связи с их участием в формировании качества воды в канале. Гидробиол. журн. 24(2): 44-51.

Макаревич Т.А. (2003) Некоторые методологические и методические аспекты исследования перифитона. Материалы докл. Междунар. симп. «Перифитон континентальных вод: современное состояние изученности и перспективы дальнейших исследований», Тюмень, 3–5 февр. 2003 г. Тюмень, Опцион-ТМ-Холдинг, 18 с.

Морское обрастание и борьба с ним (1957). Ред. В. Н. Никитин, Н. И. Старостин. М. Воен. Изд-во Мин. обороны Союза ССР. 501 с.

- Мощенко А.В. (2006) Роль микромасштабной турбулентности в распределении и изменчивости бентосных животных. Владивосток, Дальнаука, 321 с.
- Оксиук О.П. (1973) Водоросли каналов мира. Киев, Наук. думка, 207 с.
- Парталы Е. М. (2003) Обрастание в Азовском море. Мариуполь, Рената, 378 с.
- Протасов А.А. (1994) Пресноводный перифитон. Киев, Наук. думка, 307 с.
- Протасов А.А. (2005) Концепции перифитологии на фоне некоторых тенденций развития современной гидробиологии. Вест. Тюмен. ун-та. 5: 4–12.
- Протасов А.А. (2005а) Старые и новые проблемы исследования перифитона. Биология внутренних вод. 3: 3–11.
- Протасов А.А. (2006) О топических отношениях и консортивных связях в сообществах. Сиб. экол. журн. 1: 97–103.
- Протасов А.А. (2008) О концепции экологической группировки гидробионтов. Морской экологический журнал. 1: 5–16.
- Протасов А.А., Афанасьев С.А. (1984) О пространственных типах поселений дрейссены в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС. Журн. общ. биол. 2: 282–287.
- Протасов А.А., Сеницына О.О. (1996) О пространственной структуре перифитона. Гидробиол. журн. 32(2): 11–22.
- Раилкин А.И. (1998) Процессы колонизации и защита от биообрастания. СПб, Изд-во СПб. гос. ун-та. 272 с.
- Раилкин А.И. (2008) Колонизация твердых тел бентосными организмами. СПб., Изд-во Санкт-Петерб. ун-та. 427 с.
- Скальская И.А. (2002) Зооперифитон водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск. 256 с.
- Скальская И. А., Баканов А.И., Флеров Б.А. (2003) Концептуальные и методические проблемы совместного изучения зооперифитона и зообентоса. Биол. внутр. вод. 4: 3–9
- Сысова Е.А. (2005) Структура фитоперифитонных сообществ на начальной стадии обрастания и её связь с типом биотопа. Вест. Тюмен. ун-та. 5: 116–124.
- Тарасов Н.И. (1961) О морском обрастании. Зоол. журн. 4: 477–489.
- Турпаева Е. П. (1977) Сообщества обрастания. Океанология. Биология океана. т. 2. Биологическая продуктивность океана. Ред. М.Е. Виноградов. М., Наука: 155–162 с.
- Хайлов К. М. (1971) Экологический метаболизм в море. Киев, Наук. думка, 252 с.
- Хайлов К.М., Празукин А.В., Ковардаков С.А., Рыгалов В.Е. (1992) Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей. Киев, Наук. думка, 280 с.
- Шарапова Т.А. (2007) Зооперифитон внутренних водоемов Западной Сибири. Новосибирск, Наука, 167 с.
- Шевцова Л.В. (1991) Донные животные каналов различных природных зон. Киев, Наук. думка, 220 с.
- Algal Ecology. Freshwater Benthic Ecosystems (1996) Ed. R. Stevensen, M. Dothwell, R. Lowe. San Diego. Academic Press, 735 p.
- Behning A. (1928) Das Periphyton der Wolga. Das Leben der Wolga. Stuttgart, E. Schweizerbartsche Verlag, 133–141.
- Bigs B. (2000) New Zealand periphyton guideline: detaching, monitoring, and managing enrichment on streams. Wellington, Min. Emv. Protect, 121.

Cover E., Harrel R. (1978) Sequences of colonization, diversity, biomass, and productivity of macroinvertebrates on artificial substrates in freshwater canal. *Hydrobiologia*. 59(1): 81-95.

Gaino E., Lancioni T., La Porta G., Todini B. (2004) The consortium of the sponge *Ephydatia fluviatilis* (L.) living on the common reed *Phragmites australis* in Lake Pidiluco (central Italy). *Hydrobiologia*. 520(1) 165-178.

Lewandowski Z. (1998) Structure and function of bacterial biofilms. *Corrosion*. 296: 1–15.

Meuche D. (1939) Die Fauna im Algenbewuchs. Nach Untersuchungen im Littoral ostholsteinischer Seen. *Arch. Hydrobiol.* 34(3): 349-520.

Naiman R., Decamps H., Pastor J., Johnston C. (1988) The potential importance of boundaries to fluvial ecosystems. *J. N. Amer. Benthol. Soc.* 7(4): 289-306.

Otten J.H., Willemsse M.T. (1988) First steps to periphyton. *Arch. Hydrobiol.* 2: 177–195.

Pieczynska E. (1970) Periphyton in the trophic structure of the freshwater ecosystems. *Pol. Archiv. Hydrobiol.* 1-2: 141-147.

Protasov A. A., Afanasyev S.A. Structure of Periphytic Communities in Cooling Pond of Nuclear Power Plant. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 1986. 3: 335-346.

Sladečková A. (1962) Limnological investigation methods for the periphyton («Aufwuchs»). *The Botanical Review*. 2: 286–350.

Wetzel R.G. (1983) Opening remarks. Periphyton of freshwater ecosystems. *The Haque, Dr. W. Junk Publ.*, 34.

Periphyton as Ecological Group of Gydrobionts

Alexander A. Protasov

*Institute of Hydrobiology of NAS of Ukraine
12 Geroev Stalingrada, Kiev, Ukraine 04120*

The concepts focused on research of ecological groups of hydrobionts are considered. On the basis of the hierarchical scheme of biotopic zones of hydrosphere the system of these ecological groups of hydrobionts is considered. The periphyton which is studied from the beginning of XX-th century until nowadays remains the group which status is a subject of discussions. The basic concepts of periphytology as one of hydrobiology sections are considered. Different hypotheses of evolution of ecological groups, in particular, periphyton are discussed.

Keywords: hydrobiology, periphyton, ecological groups of hydrobionts, fouling, ecomorphs
