



УДК 574.9+577

А. А. Протасов, докт. биол. наук, вед. н. с.

Институт гидробиологии Национальной академии наук Украины, Киев, Украина

БИОМЫ В ГИДРОСФЕРЕ

Рассмотрена концепция биома применительно к гидросфере, что позволило обосновать выделение биома как структурного элемента биосферы в целом. Гидробиом рассматривается как биосферологическая, эколого-биогеографическая и гидробиологическая категории.

Ключевые слова: биом, гидросфера, биосфера Земли, гидробиология, биогеография гидросферы.

Гидроэкосистемы не есть просто «мокрый вариант» хорошо изученных наземных биомов и биогеоценозов.
Узунов Й., Ковачев С. [46, с. 239]

Сравнительный анализ водных и наземных экосистем проводился как в биогеографическом [20, 21], так и в гидробиологическом аспектах [12, 22, 29]. Качественные и количественные различия факторов среды для гидро- и атмобиионтов велики и достаточно очевидны. Например, Л. А. Зенкевич [21] среди физических и химических факторов выделяет «типичные, особенно для больших глубин океана, однообразие и устойчивость факторов среды на больших пространствах». Условия среды значительно изменяют пути вещества, энергии и информации в экосистемах [2]. Например, как было отмечено Г. Г. Винбергом, «большая часть океана, а, следовательно, и большая часть нашей планеты занята сообществом гетеротрофных организмов, нуждающихся в притоке органического вещества» [12 (с. 538)], в то время как на суше наблюдается подавляющее преобладание автотрофных. Условия в гидросфере и на суше (среда обитания атмобиионтов) существенно различаются, поэтому биотическую часть экосистем составля-

ют совершенно разные жизненные формы, экоморфы. При этом общие закономерности функционирования водных и наземных экосистем остаются принципиально сходными.

Положения одного из системных обобщений, а именно – функционально сходные системы могут состоять из различных элементов [42] – предполагают, что явление экологической конвергенции должно иметь широкое распространение. Подчеркивая различия видового состава в тех или иных географических областях, Ю. Одум [38] указывал на то, что сходство физической среды определяет развитие сходных экосистем. Как отмечал П. Джиллер [17], «существование различных типов местообитаний, которые можно сгруппировать в биомы, подразумевает некую форму конвергенции сообществ» (с. 29). Нами [41] было предложено использование принципов биоценотической конвергенции и биоценотического градиента в анализе различных по видовому составу, но близких по составу экоморф сообществ гидробионтов.

Еще в 1807 г. А. Гумбольдт (A. Humboldt) указывал (цит. по [24]): "Как отдельным органическим существам присуща своя физиономия, так существует и физиономия природы, принадлежащая исключительно одному климату" (с. 491). Иными словами, сходство условий формирует физиономическое сходство сообществ. На суше это физиономическое сходство определяется в первую очередь сходством облика растительности. По А. Гумбольдту около 20 жизненных форм растений определяет «в основном физиономию природы» [24]. Концепция жизненной формы, экоморфы, имеет достаточно богатую историю и библиографию [1, 23, 24, 27, 34]. Важно то, что биотические сообщества при всем их многообразии имеют существенные черты сходства, и это сходство в значительной мере определяется сходством ключевых для этих сообществ жизненных форм. Многие геоботанические и экологические данные и обобщения [11, 38] позволяют вывести общую закономерность физиономического сходства растительности, набора жизненных форм, которые характерны для тех или иных условий. Эту общую закономерность можно определить как принцип сходного распространения близких жизненных форм или закон соответствия жизненных форм условиям среды А. Гумбольдта. Как писал Д. Н. Кашкаров [27], «в жизненной форме» как в зеркале отражаются главные черты местообитания животного» (с. 121). В самом широком смысле этот закон можно применить в разделении атмобионтов и гидробионтов как наиболее общих жизненных форм в соответствии с их средой обитания. Узко приспособленные формы могут индизировать более дробные особенности местообитаний.

Идея соответствия состава организмов условиям их обитания имеет достаточно давнюю историю. Ч. Лайель (C. Lyell), цит. по [25], отмечал, что еще в конце XVIII в. Ж.-Л. Бюффоном был сформулирован общий закон в географическом распределении организмов, согласно которому географические регионы

населены различными видами животных и растений.

В плане исторического взгляда на развитие экологической мысли важно отметить, что Ч. Лайель указывал: «Бюффон... допускает, что следовало бы ожидать, что равная температура и другие одинаковые условия существования должны были производить одинаковые существа» (цит. по [25, с. 25]), то есть речь шла о принципе соответствия состава сообществ условиям обитания задолго до рождения экологии Э. Геккеля.

Экологические и биогеографические наблюдения, таким образом, приводят к представлениям об определенных закономерностях районирования и распределения организмов по поверхности Земли, а также к представлениям об определенном распределении и сходстве не только видового состава населения, но и жизненных форм.

В основе географического районирования лежит понятие географического ландшафта. Он представляет собой совокупность особенностей рельефа, климата, вод, почвенного и растительного покрова, животного мира, другие особенности, включая результаты деятельности живых организмов и человека, которые «сливаются в гармоничное целое, типически повторяющиеся на протяжении данной зоны Земли» [7, с. 5]. Ландшафт рассматривался Л. С. Бергом как «географический индивид» или «особь».

Продолжая эту аналогию с особями можно задаться вопросом: что представляет собой популяция таких «особей»? Аналогия, безусловно, весьма поверхностная. Однако можно полагать, что в составе такой «популяции» будут находиться ландшафты, обладающие определенной индивидуальностью, то есть в популяции в целом – разнообразием, но, в то же время, они будут сходными, поскольку вошли в состав «популяции». Далее – совокупность таких популяций занимает некий ландшафтный «ареал» - по аналогии с видовым ареалом.

Видовой ареал, как известно, представляет собой часть поверхности Земли, в пределах которой обитает тот или иной вид организмов [32]. Таким образом, под «ареалом» ландшафтов мы можем понимать область (часть) земной поверхности, занятую теми или иными сходными, однотипными ландшафтами. Ландшафтные «ареалы», также как видовые, могут быть и дизъюнктивными.

При проведении дальнейшей аналогии в системном плане вполне логичным представляется сравнение ландшафта с экосистемой. При этом следует учесть важное замечание А. Н. Миронова [36] о том, что биологические системы относятся к группе совмещаемых в пространстве в том случае, если их ареалы (ареалы популяций и таксонов) накладываются друг на друга. Это касается, очевидно, именно совмещения ареалов, поскольку совмещение в пространстве как отдельных организмов, так и сообществ невозможно, как невозможно совмещение в пространстве ландшафтов, биокосных, но геоцентрических систем.

Видимо, можно согласиться с К. М. Петровым [40], что различия между ландшафтом и экосистемой обусловлено лишь смещением акцентов (не совсем ясно, однако, почему А. Н. Миронов [36] эту точку зрения связывает только с подводным ландшафтоведением).

Мы рассматриваем экосистему, вслед за А. Ф. Алимовым [2], как локализованную в пространстве и динамичную во времени совокупность совместно обитающих и входящих в сообщества различных организмов и условий их существования, находящихся в закономерной связи друг с другом.

Взгляд на ландшафт геоцентричен, на экосистему – биоцентричен (рис. 1). Экосистема функционирует, что обусловлено динамическим взаимодействием потоков вещества, энергии и информации. Ландшафт изменяется, трансформируется, и во многом – за счет биотических процессов.

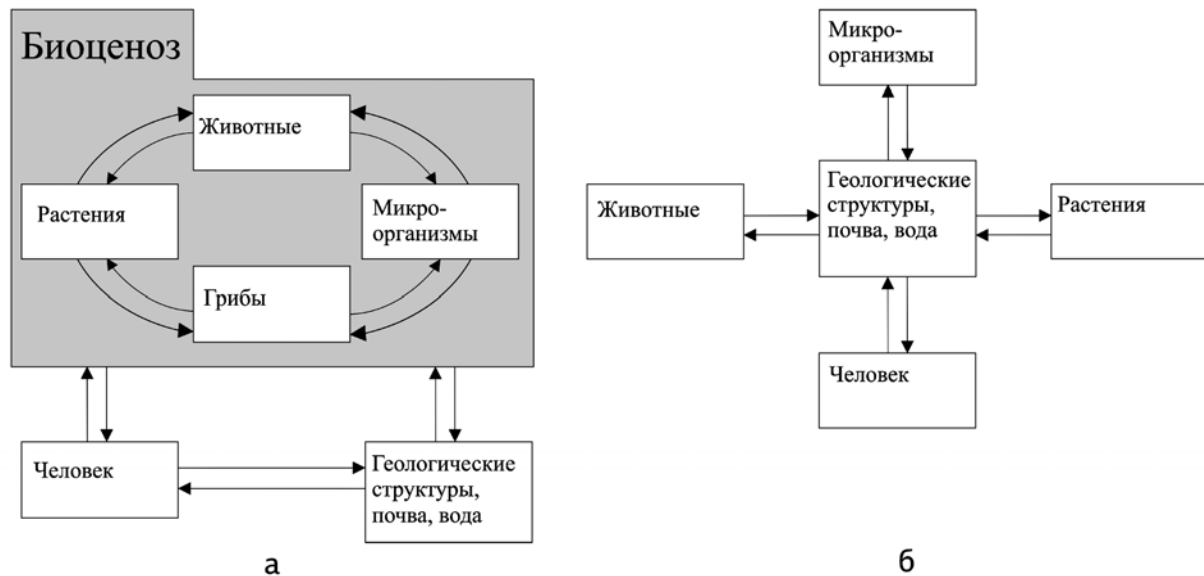


Рис. 1 Структура экосистемы (а) и структура ландшафта (б)
Fig.1 The structure of ecosystem (a) and structure of landscape (b)

Относительное сходство между ландшафтом и экосистемой не бесспорно. Мы усматриваем, однако, полезность такого параллелизма в том, что эти два понятия должны дополнять друг друга. С легкой руки Ю. Одумма, понятие «экосистема» практически потеряло свое хронологическое значение, став почти полностью функциональным [2, 38]. Именно необходимость пространственного взгляда на структуру геомериды заставляет прибегать к понятию и термину «биогеоценоз», подчеркивая его хронологичность [24, 43].

Распределение живых организмов, в соответствие с законом Бюффона, имеет определенную зональность, В. В. Докучаев в конце XIX в. распространил учение о зональности на весь земной шар [7], как на почвы, так и на весь природный комплекс, включая человека, и различал¹ от высоких широт к низким бореальную, или тундровую, зону, таежную, или лесную, зону, черноземную, или степную, а также зону сухих субтропических стран. Климат ландшафтных зон разнообразен и неоднороден. Например, на северо-западном побережье Европы климат океаническо-арктический, с умеренно холодной зимой и прохладным летом, на севере Сибири – континентально арктический, с суровой зимой и относительно теплым летом [11]. Однако, анализ климатограмм во многих пунктах Арктической зоны показывают принципиально сходную картину [11, 13]: существенные годовые сезонные колебания температуры (30°C и более) и относительно высокое количество осадков летом. Полярная древесная растительность распространяется на север приблизительно до изотермы июля +10°C. В зоне тропических дождевых лесов, напротив, колебания высокой (25 – 28°C) температуры в течение года минимальны, количество осадков велико и имеет несколько пиков.

¹ А. И. Кафанов и В. А. Кудряшов полагают, что приоритет В. В. Докучаева в определении зональности преувеличен (www.biogeographers.dvo.ru).

В соответствии с климатическими условиями формируется определенный тип растительной формации, а также вся биота данной климатической зоны. Важно отметить, что ареалы наземных ландшафтов, также как и ареалы видов, имеют вполне определенные границы. Они образуют структуру витасферы (термин А. Н. Тюрюканова, В. Д. Александровой [47]), или живой части биосферы Земли, точнее – части витосферы, связанной с материками.

Принцип зонального соответствия условий в том или ином регионе и населяющей его биоты обобщен в понятии биома: «региональный климат, взаимодействуя с региональной биотой и субстратом, образует крупные, легко выделяемые единицы сообществ, называемых биомами» [38, с. 489]

Как всякое обобщающее понятие, биом получил различные трактовки и интерпретации. Существуют очень широкие определения. Например, И. И. Дедю [16] определяет биом (biome) как биотическое сообщество, главную биотическую зону, макроэкосистему, совокупность сообществ. Имеются и крайне узкие определения: биом рассматривается как совокупность организмов, живущих в пределах водного объекта или региона [30, 39, 44]. Лишь в немногих определениях подчеркиваются различия наземных и водных биомов: «биом – это биогеографический регион или формация большое сообщество, которое характеризуется различными жизненными формами и основными видами растений (наземные биомы) и животных (морские)» [59, р. 33].

Во всяком случае, к понятию биома прибегают тогда, когда необходим общий взгляд на совокупность группировок различных живых организмов или биоценозов. Так, В. И. Жадин [19] рассматривал биом как «сложный биоценоз» или совокупность связанных биоценозов в водоемах: «биом представляет собой исторически сложившееся население водоема, состоящее из биоценозов, связанных между собой общностью места

обитания» (с. 62, курсив наш – А.П.). При этом следует отметить особенности используемой им системы биоценозов, а именно, выделение их на нескольких уровнях по критериям топическим (более общий подход; например, выделение литореофильных биоценозов) и по критериям биотическим (более частный; например, выделение реофильных биоценозов дрейссены). При этом В.И. Жадин подчеркивал, что «во всех случаях при наименовании биоценозов по руководящей форме следует исходить не из формально-статического вычисления преобладания одного или двух видов,... а из наличия организма, своей жизнедеятельностью накладывающего особый отпечаток на весь биоценоз» [19, с. 54]. При этом им не делалось оговорок, что могут существовать и существуют биоценозы, в которых средообразующая, эдифицирующая роль какого-то определенного вида или жизненной формы не выражена. Иными словами, в ценозе могут присутствовать, а могут и отсутствовать «организмы-инженеры экосистем» («organisms - ecosystems engineers») [57, 58]. Здесь также просматривается параллель с ландшафтами, одни из которых насыщены жизнью и их облик определяется биологическими компонентами (лесной ландшафт, коралловый риф), в других облик определяется абиотической компонентой (пустыни, открытый океан).

Очевидно, что биом имеет двойственную природу как категория биогеографическая и как экологическая. Если рассматривать биом как совокупность различных групп организмов и среды их обитания в определенных широтной и вертикальной зонах [26], то эти группы можно рассматривать и как биотические комплексы [31], и как компоненты определенных ландшафтов. И то и другое определяется биогеографическим подходом. В то же время закономерно изменяющиеся условия среды определяют формирование различных по составу видов и жизненных форм, продуктивности, трофической и хорологической структуре сообществ. Так, в науке о растительности поня-

тию "биом" соответствует понятие "растительная формация" [35], которая, следует заметить, имеет определенные физиономические черты, количественные характеристики, определяемые условиями данного региона, то есть растительность выступает маркером условий (возвращаемся к концепции А. Гумбольдта).

Таким образом, как и в случае с ландшафтами и экосистемами, мы приходим к выводу о двойственном – географическом и экологическом (геоцентрическом и биоцентрическом) подходе к одному явлению.

Сравнение распределения на поверхности материков основных биомов [11, 13, 38] и картосхемы распределения биомассы на Земле [50], а также первичной продукции [54] вполне определенно показывает их совпадение. Обобщенный подход к оценке продуктивности, который явно опирается на выделение биомов, позволяет определить несколько классов экосистем по их продуктивности [33, 49]: в тропическом дождевом лесу продукция составляет в среднем $2000 - 3000 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$; а в пустынях, полупустынях, тундре – менее $250 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$.

Использование концепции биома, то есть обобщенного взгляда на распределение ландшафтов-экосистем с определенным осреднением их качеств и свойств, позволяет более системно подходить к районированию биосферы в целом. Именно такой подход используется в глобальных характеристиках биосферных явлений [38, 49, 53]. Он позволяет делать важные экологические обобщения, подобные следующим: «Тундра – это в сущности влажный арктический злаковник» [38, с. 491], или «Огромное разнообразие видов на локальных пространствах дождевого тропического леса и в коралловых рифах общеизвестно» [52, с.1302].

Экосистемы не только отличаются своей сложностью, но являются элементами более сложных систем. Эта иерархия не только экосистем, но и биомов [40] является одной из важных составляющих структуры биосферы в целом.

Биом не всегда имеет четко установленные границы [37], однако является не меньшей биогеографической реальностью, чем видовой ареал. В экологическом смысле биом представляет собой систему экосистем, «элементарных ландшафтов». Именно систему, а не их простую сумму, поэтому обладает определенными эмерджентными свойствами, в настоящее время недостаточно еще изученными и обобщенными. Эмерджентность не позволяет считать биом просто некоей большой экосистемой или «суперэкосистемой» в смысле простого суммирования малых. Биом должен рассматриваться как один из уровней организации биосферы.

Можно прийти к заключению, что в «наземной» экологии и биогеографии само понятие биома и его практическое использование в хронологическом анализе подразделений биосферы вполне закрепились. В гидробиологии, морской и континентально-водной биогеографии понятие биома используется крайне мало. Это выглядит парадоксом при рассмотрении биосферных процессов в их единстве. Определение биома в гидробиологическом аспекте [26] строится на его связи с зонами – широтными и вертикальными, однако в указанной работе авторы понятие биома практически не используют, также как, впрочем, и В.И. Жадин [19] в своем обзоре гидробиологических задач и проблем. В работе Л. А. Зенкевича [20] мы находим термин «биома», который обозначает животное и растительное население вместе, служащий для обозначения «биомических комплексов», установленных на основе количественного распределения гидробионтов. Понятие биома и здесь играет вспомогательную роль.

Из известной нам литературы, пожалуй, наиболее близки к системному обобщенному взгляду на гидробиомы болгарские исследователи И. Узунов и И. Ковачев [48]. В первую очередь следует обратить внимание, что к выделению главных, основных местообитаний они подошли чисто гидробиологиче-

ски: это – плейсталь, пелагиаль и бенталь. При этом они учитывают, что «малые» местообитания могут быть типизированы с учетом «течения и перемешивания воды, физических и химических градиентов, потоков вещества и энергии» (с.239). Далее эти авторы проводят весьма показательное сравнение между наземными и водными биомами. Например, поверхность последних относится к первым как 1: 2.5, объем, соответственно, как 1: 99, чистая первичная продукция как 1: 0.54, вторичная – 1: 3.54.

Рассматривая далее вопрос о биомах гидросферы, И. Узунов и И. Ковачев выделяют так называемые "типичные экосистемы": морские (открытый океан, континентальный шельф, зоны апвеллингов, эстуарии) и пресноводные (лентические или стоячие воды, лотические или текущие воды, заболоченные территории). Именно необходимость выделения типичных экосистем является чаще всего поводом для использования самого термина «биом» в гидробиологических исследованиях. Например, широко используется понятие "коралловый биом" [55, 56], когда необходимо представить некоторую обобщенную характеристику всех коралловых экосистем.

Мировой океан представляет собой единую оболочку Земли, существуют представления о нём как о едином биоме [51]. Однако известно, что в нем дифференцируются как топические, так и биогеографические, биоценотические неоднородности [3, 4, 10, 20, 26, 40, 46]. Напротив, для континентальных вод одной из их характеристик является более или менее выраженная дискретность. В гидросфере могут быть выделены разномасштабные хронологические и функциональные единицы – биомы, сопоставимые с наземными, однако, очевидно, что принципы их выделения отличаются от выделения последних.

Для наземных биомов, если рассматривать их как систему живого населения и определенных биотопов, формула биома может выглядеть следующим образом: климатические

условия (температура, влажность) + характер почв + ключевые жизненные формы (экоморфы) организмов + трофическая структура (источники энергии, основные трофические связи) + хорологические характеристики (характер границ, ярусность, стратификация, мозаич-

ность) или в краткой форме - КУ+П+ЖФ+Тр+Х.

Если взять в качестве примера хорошо изученные биомы суши, то в соответствие с приведенной формулой можно дать следующую характеристику некоторых из них (табл. 1).

Табл. 1 Характеристика некоторых биомов суши
Table 1 Characteristics of some land biomes

Характеристики	Биом	
	Степной (степи, прерии, пампа)	Дождевой тропический лес, гилея
<u>Климат:</u>		
Температура	Среднегодовая температура положительна, хорошо выражена сезонность температур	Высокие температуры без выраженных сезонных колебаний
Влажность	Влажность умеренная, выражены сезоны засухи	Влажность значительная, большая часть года увлажнение превышает испарение
Почва	Черноземы разных типов, богатые гуматами	Глинистые и суглинистые, кислые, богатые окислами железа
<u>Основные жизненные формы:</u>		
Растения	Травы	Древесные, лианы, эпифиты
Животные	Крупные фитофаги, землерои	Древолазы, разрушители древесины, первичные детритофаги
<u>Трофические связи:</u>		
Первичнопродуценты	Хлорофитные фотоавтотрофы	Хлорофитные фотоавтотрофы
Основные трофические связи	Фотоавтотрофы - фитофаги	Фотоавтотрофы - первичные фитофаги, детритофаги
<u>Пространственная структура:</u>		
Границы, распространение	Умеренная зона	Приэкваториальная, тропическая зона
Ярусность, пространственная сложность	Сложность невысокая, существует микроярусность	Сложность очень высокая, ярусность выражена

Для гидробиомов существенное значение имеют иные, чем для биомов суши характеристики среды. Определенной спецификой обладают и сообщества гидробионтов. Климатические условия детерминируются термическим режимом и характерной повторяемостью гидродинамических условий. Если в наземных биомов всегда доминируют фотоавтотрофы и основным источником энергии является Солнце, то в гидросфере существуют и другие ус-

ловия, где хемоавтотрофы играют важную роль первичнопродуцентов [8]. Кроме того, существуют гидроэкосистемы, в которых автотрофные организмы практически отсутствуют, а жизненные процессы поддерживаются за счет органического вещества, производимого в других экосистемах. Это – глубоководные экосистемы афотической зоны [5, 12].

Рассматривая биом как совокупность сходных экосистем и ландшафтов, мы

неизбежно сталкиваемся с различными градациями этого «сходства». Сходные на одном уровне экосистемы могут различаться на другом.

Все наземные биомы при всех их различиях при самом общем взгляде представляют собой, по сути, лишь варианты одного эпиконтинентального гипербиома. В гидросфере исторически сложились и биотопически принципиально различаются биомы океаносферы и биомы поверхностных вод суши. Вероятно, справедливо назвать первые первичными гидробиомами, поскольку и среда обитания организмов, и собственно биота по своему происхождению прямо связаны с историей становления океана. Вторичные биомы – это биомы континентальных вод. Среда обитания организмов в них формируется как следствие взаимодействия поверхностного стока вод и литосферы, а биота имеет происхождение как из первичных гидробиомов, так и из биомов суши. Экосистемы континентальных вод тесно связаны с экосистемами суши, характер многих ландшафтов в значительной мере определяется наличием водоемов и водотоков. Тем не менее, экосистемы последних в силу своей специфики, безусловно, принадлежат к одной категории гидробиомов, как и морские.

Формула биома гидросферы выглядит следующим образом: термические условия + динамика водных масс (интенсивность водообмена, скорость и характер течений) + соотношение окислительных и восстановительных условий + субстрат + ключевые жизненные формы биоты (экоморфы, ценоэкоморфы) + трофическая структура (источники энергии, ключевые трофические связи) + хорология (границы, ярусность, стратификация, мозаичность) или Т+Д+ОВ+С+ЖФ+Тр+Х. Исходя из этой формулы, можно представить следующие основные характеристики гидробиомов (табл. 2).

Основными характеристиками среды в **пелагическом океаническом биоме** являются свойства водных масс океана: замедленный в целом водообмен (относительно водообмена

поверхностных вод суши), существование фронтов и разномасштабных циркуляций, разделение на относительно малую по объему фотическую, изменчивую по температуре и большую по объему дисфотическую и достаточно стабильную по температуре холодную зоны. Эти характеристики могут быть использованы для деления биома на меньшие категории и не влияют на целостность всего биома (мегабиома). Характеристика жизненных форм океанического пелагического биома может быть образно охарактеризована так: его населяют организмы, которые "не знают" и "не подозревают" о существовании границ вода-берег, вода-дно. Переходя эту границу, например, переходя из стадии пелагической личинки к седентарной стадии взрослой особи, организмы попадают в другие экосистемы и в другой биом и представляют собой уже совершенно иные жизненные формы и экоморфы. Пелагический мегабиом океана можно разделить на два макробиома – по характеру освещенности и, соответственно, с различными трофо-энергетическими характеристиками с автотрофно-гетеротрофными (фотическая зона) и гетеротрофными (афотическая) сообществами.

Прибрежный или циркумконтинентальный биом океана ограничен береговой линией и шельфовой зоной. Здесь тесное взаимодействие водной толщи, её поверхности, дна, граничной области море-суша создают чрезвычайно большое биотопическое разнообразие. Это является предпосылкой существования здесь многих жизненных форм гидробионтов – седентарных и подвижных, с разнообразными типами питания. Значительная часть экосистем этого биома автотрофно-гетеротрофные, высоко продуктивны. В прибрежном мегабиоме хорошо выражена широтная зональность, что позволяет выделять биогеографические прибрежные шельфовые области с различными условиями обитания и различающимся населением. Тесное взаимодействие с биомами суши проявляется в эстуарных зонах.

Особенности генезиса, состава жизненных форм, метаболических процессов позволяют выделить **биогермовый биом**, хотя пространственно он частично совпадает с прибрежным. Биогермовый биом представляет собой комплекс экосистем, в которых живыми организмами создаются структуры, сопоставимые с геоморфологическими, которые являются топической основой существования экосистем [45, 60]. Хотя в настоящее время этот биом представлен в основном коралловыми экосистемами, начиная с докембрийских времен не менее полутора десятков групп организмов (от цианобактерий до мшанок) участвовали в формировании биогермовых экосистем [45].

Батинально-абиссальный биом океана представляет собой совокупность донных экосистем за пределами шельфа. Топически, видимо, целесообразно выделить макробиомы – срединно-океанических хребтов, донных осадков океанического ложа, глубоководных желобов ультраабиссали. Основной особенностью этих экосистем является их полная энергетическая зависимость от процессов первичного продуцирования в фотической зоне океана. Именно поэтому, как отмечал Г. В. Богоров [10], минимальным изопланктам в поверхностной зоне соответствуют минимальные изобенты. Основными жизненными формами гидробионтов в этом биоме являются седентарные и подвижные с опорой на донный субстрат формы.

Деление как пелагического, так и донного океанического биомов по экологическим критериям в основных чертах совпадает с фаунистическим. В пелагическом биоме можно выделить мелководную (продуцирующую, 0 – 200 м), переходную (200 – 1000 м) и глубоководную, потребляющую области [6].

Гидротермально-сиповый биом можно назвать также биомом восстановительных условий [8]. Основным абиотическим фактором выступает не столько высокая температура гидротермальных флюидов, сколько ло-

кальное преобладание восстановительных условий над окислительными. Особенностью этого биома, как совокупности своеобразных экосистем, является их островное расположение [14, 61]. Трофическая структура этих сообществ базируется на функционировании хемоавтотрофных организмов [15, 18], значительную роль играют симбиотрофические связи.

Все экосистемы поверхностных вод суши при наиболее общем подходе могут быть разделены на две большие группы: лимнобиом – совокупность экосистем водоемов с замедленным водообменом и реобиом или совокупность экосистем текущих вод. На уровне отдельных экосистем бывает сложно обособить экосистемы водоемов и водотоков.

Лимнобиом в масштабах континентов имеет мозаичную, островную природу. Водоемы с замедленным водообменом более или менее ограничены друг от друга, объединяются водотоками. Основной градиент условий в них проходит от литорали в глубину к профундальной части. В литоральной области преобладают седентарные формы, в том числе высшие водные растения.

Водотокам свойственна структура последовательных, связанных по их протяженности экосистем, обобщенный взгляд на которую представлен в концепции речного континуума [62]. Бывает практически невозможно выделение и разграничение отдельных малых экосистем, поэтому предлагается введение понятия **реобиом** [9]: «надо говорить о существовании особой надэкосистемной формы организации природных комплексов – континууме речных экосистем» (с. 165). Очевидно, что такой подход может быть распространен не только на экосистему конкретной реки, но на всю речную сеть данного бассейна. В то же время, по основным признакам – общему характеру условий среды, ведущим жизненным формам гидробионтов, организации речного континуума все экосистемы водотоков, в отличие от других гидроэкосистем, могут быть объединены

Табл. 2 Основные характеристики гидробиомов

Table 2 Main characteristics of hydrobiomes

	Пелагический океанический	Прибрежный биом океана	Биогермовый	Батально-абиссальный	Гидротермально-сиповый (Биом восстановительных условий)	Лимнобиом	Реобиом
1	2	3	4	5	6	7	8
<u>Условия среды:</u>							
Температура	Значительная часть глубинных водных масс термически стабильна. В поверхностных слоях выражена широтная зональность температур, нарушаемая течениями.	Выражена широтная зональность, нарушаемая течениями и апвеллингами	Высокая, стабильная	Низкие и стабильные температуры	Температура высачиваний и флюида до сотни °С. Значительные градиенты температуры.	От замерзающих до тропических водоемов. Широтная зональность выражена.	От замерзающих до тропических водотоков. Широтная зональность выражена.
Водообмен	Очень замедленный	От слабого до интенсивного	Значительный	Замедленный	От малого до сильного	Замедленный	Очень высокий
Течения	Поверхностные, глубинные, вихревые, циркулярные; глобальный «конвейер» течений.	Прибрежные течения, апвеллинги и даунвеллинги	Прибрежные	Слабые	Слабые и умеренные	Слабые ветровые, сейши	От слабых до сильных, всегда хорошо выражены
<u>Субстрат</u>	Водная среда как опора	Рыхлый и твердый субстрат разной дисперсности, водная среда как опора	Зоогенные и фитогенные карбонатные постройки	Донные отложения, илы, твердые минеральные породы	Сульфидные твердые постройки. илы	Водная среда как опора. Донные субстраты разной дисперсности и природы, включая высшие растения.	Донные субстраты различного качества, водная среда как опора.
<u>Основные</u> Прокариоты	<u>жизненные формы:</u> Взвешенные в воде микроформы	Взвешенные в воде микроформы, микроорганизмы на субстрате.	Взвешенные в воде микроформы, микроорганизмы на субстрате.	Бактериальные пленки на субстрате.	Симбионты, бактериальные агрегации, маты, взвешенные в воде микроформы.	Взвешенные в воде микроформы. Микроформы на различных субстратах.	Микро- и макроформы на различных субстратах. Взвешенные в воде микроформы.
Растения	Взвешенные в воде микроформы	Взвешенные микроформы, микро- и макроформы на субстрате	Симбиотрофы, прикрепленные микро- и макроформы.	Отсутствуют	Отсутствуют	Взвешенные в воде микроформы, макрофиты	Седентарные микроформы. Макрофиты

Продолжение табл. 2

Table 2 (Contd)

1	2	3	4	5	6	7	8
Животные	Взвешенные в воде микроформы, подвижные макроформы, активные пловцы	Взвешенные в воде микроформы. Плавающие макроформы. Прикрепленные и подвижные формы на различных субстратах	Седентарные симбиотрофы, хищники, фильтраторы	Закапы- вающиеся в грунт, седентарные	Седентарные и подвижные симбиотрофы	Взвешенные в воде, активно подвижные и седентарные микро- и макро- формы	Седентарные, закапы- вающиеся микро- и макрофор- мы.
<u>Трофические</u> Первичнопро- дукты	<u>характеристики</u> Микро- и суб- микроскопиче- ские хлорофит- ные фотоавто- трофы	Микро- и субмикроско- пические плавающие хлорофитные фотоавто- трофы. Хлорофитные седентарные макрофор- мы.	Симбиотро- фы, прикреп- ленные хло- рофитные фотоавтотро- фы.	Отсутству- ют	Симбиотроф- ные и сво- бодноживу- щие серобак- терии	Фотоавтотро- фы, взвешенные в воде, прикреп- ленные микро- формы, макро- фиты	Седентарные микроформы, макрофиты.
Основные тро- фические связи	Фотоавтотрофы – первичные фаго- трофы (фотиче- ская область). Детрит – детри- тофаги (афотиче- ская область)	Разнообразные паст- бищные и детритные цепи питания	Симбиотро- фия. Паст- бищные цепи питания	Детритные цепи пита- ния	Симбиотро- фия, хемоав- тотрофы- гетеротрофы.	Пастбищные и детритные тро- фические цепи	Пастбищные и детритные трофические цепи
<u>Хорологическая</u> Границы, рас- пространение	<u>характеристика:</u> Мировой океан, широтная зо- нальность выра- жена, особенно в поверхностных слоях.	Океанические и морские прибрежья, шельфовые зоны	Циркумтро- пическое	Донная глубинная область Мирового океана	Рифтовые зоны, донные высачивания, островной характер рас- пространения.	Понижения рельефа суши, в которых накап- ливается вода поверхностного стока.	Понижения рельефа, по которому происходит поверхност- ный сток.
Ярусность, пространствен- ная сложность	Выражена глу- бинная страти- фикация, разно- масштабная гете- рогенность, оп- ределяемая ди- намикой водных масс	Глубинная стратифика- ция, зональность, свя- занная с приливными явлениями. Топическая мозаичность. Простран- ственная сложность вы- сокая и очень высокая.	Пространст- венная слож- ность очень высокая	Простран- ственная сложность очень малая	Высокая сло- жность в зоне гидротер- мальных из- лияний, вы- ражены кон- центрические структуры.	Глубинная стра- тификация хо- рошо выражена. Континуальное снижение слож- ности от при- брежных зон к профундали.	Глубинная стратифика- ция выражена слабо. Изме- нение слож- ности по дли- не водотоков.

в единый мегареобиом гидросферы. Таким образом, микро- и мезореобиомы представляют собой топо-хорологические единицы, а макро-реобиом – как типологические, с позиций концептуального укрупнения понятий, так и хорологические – с позиций структуры биогидросферы.

Таким образом, биом и, в частности, гидробиом представляет собой категорию хо-

рологическую. Совокупности сходных по своему строению экосистем занимают вполне определенное пространство. Биом выглядит как «ареал» сходных экосистем. Определенное сходство состава жизненных форм индицирует сходство комплекса условий существования организмов. Существует определенная структура биомов как хорологических единиц биосферы (рис. 2).

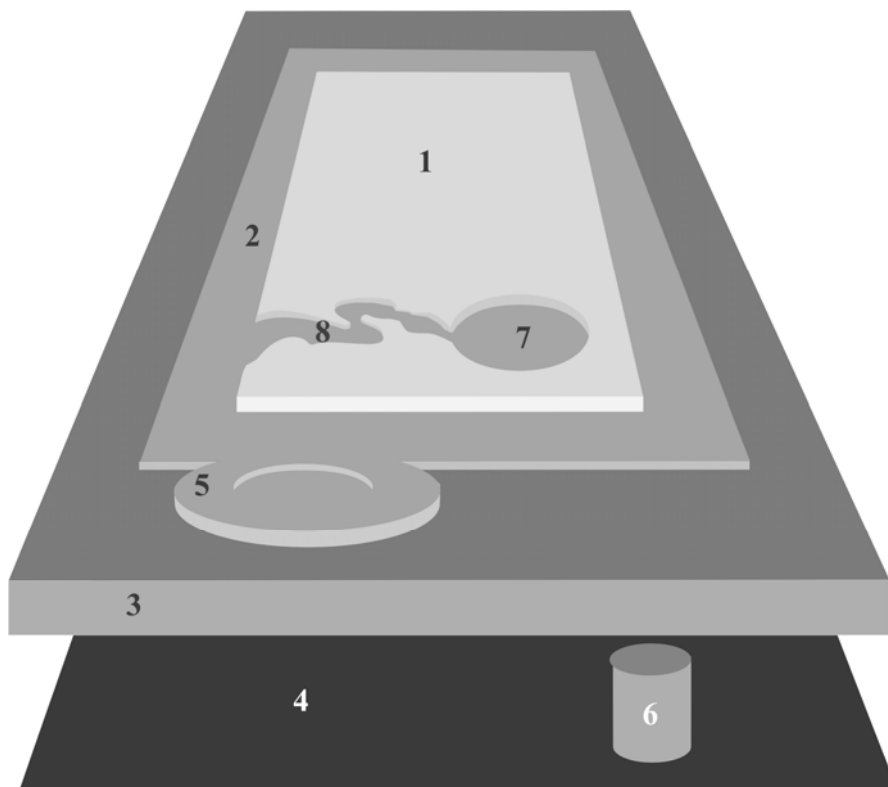


Рис. 2 Структура биосферы (биомы суши и гидросферы)

1 - биомы суши, 2 - прибрежный биом океана, 3 - пелагический океанический биом, 4 - батимально-абиссальный биом, 5 - биогермовый биом, 6 - гидротермально-сиповый биом, 7 - лимнобиом, 8 - реобиом.

Fig. 2. The Biosphere structure (biomes of land and hydrosphere)

1 - land biomes, 2 - coast ocean biome, 3 - pelagic ocean biome, 4 - bathial-abissal bottom biome, 5 - biogerm biome, 6 - vent-seep biome, 7 - limnobiome, 8 - rheobiome.

Биом также – категория экологическая и функциональная. Если идти от частного к общему, биом представляет собой систему сходных экосистем, надэкосистемное образование. При этом биомы неравноценны по роли биотического фактора. В этом аспекте может быть предложен, например, такой ряд по увеличению роли биоты: пустынный биом – пелагический биом океана – степной биом – прибрежный – гилея – биогермовый биом. С другой стороны (от общего – к частному), биосфера состоит из крупных функциональных блоков – биомов.

Кроме того, гидробиом – категория гидробиологическая. Если рассматривать гидробиологию как науку о закономерностях существования определенным образом структурированного живого вещества в гидросфере, то гидробиом выступает как наибольшая структурно-функциональная единица деления гидросферы с её населением.

Благодарности. Автор искренне признателен д.б.н. А.И.Кафанову, д.б.н. А.Ю.Звягинцеву, Институт биологии моря ДВНЦ, к.б.н. В.И. Юришину, к.б.н. Т.Н. Дьяченко, Институт гидробиологии НАНУ, за конструктивные советы при обсуждении материала работы, а также С. Rapin, EAWAG, Швейцария, за помощь в знакомстве с литературой.

1. *Алеев Ю. Г.* Экоморфология. – Киев: Наук. думка, 1986. – 423 с.
2. *Алимов А. Ф.* Элементы теории функционирования водных экосистем. –СПб: Наука, 2000.–147 с
3. *Беклемишев К. В.* Экология и биогеография пелагиали. - М.: Наука, 1969. – 291 с.
4. *Беклемишев К. В.* Биотопический подход к морским сообществам и его осуществление во время советских работ по Международной биологической программе // Изв. АН СССР. Сер. биол. – 1976. - №5. – С. 688 – 697.
5. *Беляев Г. М.* Глубоководные океанические желоба и их фауна. – М.: Наука. 1989. – 255 с.
6. *Беляев Г. М., Бириштейн Я. А., Богоров В. Г., Виноградова Н. Г. и др.* О схеме вертикальной биологической зональности океана // Докл. АН СССР. – 1959. – **129**, №3. – С. 658 – 661.
7. *Берг Л. С.* Географические зоны Советского Союза. – М.: Гос. Изд. Географ. Лит-ры ОГИЗ, 1947. – 397 с.
8. *Биология гидротермальных систем* / Ред. Гебрук А. В. – М.: КНК Press, 2002. – 543 с.
9. *Богатов В. В.* Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 1994. – 218 с.
10. *Богоров В. Г.* Биологическая структура океана // ДАН СССР. – 1959. – **128**, №4. – С. 819 - 822
11. *Вальтер Г.* Растительность Земного шара. Эколого-физиологическая характеристика: в 3 т. / М.: Прогресс, 1975. – Т. 3: Тундры, луга, степи, внетропические пустыни. – 428 с.
12. *Винберг Г. Г.* Особенности водных экологических систем // Журн. общ. биол. – 1967. – **27**, №5. – С. 538 – 545.
13. *Второв П. П., Дроздов Н. Н.* Биогеография. – М.: Просвещение. 1978. – 271 с.
14. *Галкин С. В.* Пространственно-экологическая структура и география гидротермальных сообществ // Биология гидротермальных систем / Ред. Гебрук А. В. – М.: КНК Press, 2002. – С. 363 - 372.
15. *Гебрук А. В., Галкин С. В., Леин А. Ю.* Трофическая структура гидротермальных сообществ// Биология гидротермальных систем / Ред. Гебрук А. В. - М.: КНК Press, 2002. – С. 351 – 362.
16. *Дедю И. И.* Экологический энциклопедический словарь. – Кишинев: Гл. редакция Молд. Сов. Энциклопедии, 1990. – 408 с.
17. *Джиллер П.* Структура сообществ и экологическая ниша. – М.: Мир, 1988. – 184 с.
18. *Егоров В. Н., Поликарпов Г. Г., Артемов Ю. Г. и др.* Современные представления о средообразующей и экологической роли струйных метановых газовыделений со дна Черного моря // Морск. экол. журн. – 2003. – **2**, № 3. – С. 5 – 26
19. *Жадин В. И.* Общие вопросы, основные понятия и задачи гидробиологии // Жизнь пресных вод СССР. – М. -Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – Т. 3 / под ред. Е. Н. Павловского, В. И. Жадина. – С. 7 – 112.
20. *Зенкевич Л. А.* О задачах, объекте и методе морской биогеографии // Зоол. журн. - 1947. — **26**, №3. – С. 201 – 220.
21. *Зенкевич Л. А.* Материалы к сравнительной биогеоценологии суши и океана // Журн. общ. биол. – 1967. – **27**, № 5. – С. 523 – 537.
22. *Зернов С. А.* Общая гидробиология. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – 587 с.
23. *Зозулин Г. М.* Система жизненных форм высших растений // Ботан. журн. – 1961.– **46**, №1. – С. 3 – 20.
24. *Кафанов А. И.* Континуальность и дискретность геомерида: биономический и биотический аспекты // Журн. общ. биол. – 2004. – **56**, № 6. – С. 486 – 512.
25. *Кафанов А. И.* Чарльз Лайель и становление исторической биогеографии // Общие вопросы морской биогеографии: Памяти академика О. Г. Кусакина. – Владивосток: Дальнаука, 2004 . – С. 8 – 48.
26. *Кафанов А. И., Кудряшов В. А.* Морская биогеография. – М.: Наука, 2000. – 176 с.
27. *Кашкаров Д. Н.* Среда и сообщество (Основы синэкологии). – М.: Госмедиздат, 1933. – 244 с.
28. *Ковда В. А.* Современное учение о биосфере // Журн. общ. биол. – 1969. – **30**, № 1. – С. 3 - 17.
29. *Константинов А. С.* Общая гидробиология. – М.: Высшая школа, 1986.– 472 с.
30. *Кузьменко М. И., Брагинский Л. П., Ковальчук Т. В., Романенко А. В.* Гидроэкологический русско-украинско-английский словарь-справочник. – Киев: Демиур, 1999. – 262 с.
31. *Левушкин С. И.* К постановке вопроса об экологическом и фаунистическом комплексе // Журн. общ. биол. – 1974. – **35**, №5. – С. 692 – 709
32. *Лопатин И. К.* Основы зоогеографии. - Минск: Вышэйшая школа, 1980. – 200 с.
33. *Миркин Б. М.* Что такое растительные сообщества. - М.: Наука, 1986. – 123 с
34. *Миркин Б. М., Наумова Л. Г.* Концепция фитоценоза: история дискуссии и современное состояние // Журн. общ. биол. – 1997. – **58**, №2. – С. 106 – 117.
35. *Миркин Б. М., Наумова Л. Г.* Наука о растительности: (история и современное состояние ос-

- новных концепций). – Уфа: Гилем, 1998. – 413 с.
36. *Миронов А. Н.* Природа биотических границ // Общие вопросы морской биогеографии: Памяти академика О. Г. Кусакина. – Владивосток: Дальнаука, 2004. – С. 67 – 97.
 37. *Норин Б. Н.* Что такое лесотундра? // Ботан. журн. – 1961. – **46**, № 1. – С. 21 – 38.
 38. *Одум Ю.* Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
 39. *Палеонтологія, палеоекологія, еволюційна теорія, стратиграфія* / ред. Макрідін В. П, Барсков І. С. – Харків: Око, 1995. – 287 с.
 40. *Петров К. М.* Биогеография океана. Биологическая структура океана глазами географа. – СПб.: Изд-во СПбГУ, 1999. – 232 с.
 41. *Протасов А. А.* Пресноводный перифитон. – Киев: Наук. думка, 1994. – 307 с.
 42. *Реймерс Н.Ф.* Надежды на выживание человечества. Концептуальная экология. – М.: Россия молодая, 1992. – 365 с.
 43. *Розенберг Г. С.* Системно-методологические проблемы современной экологии // Количественные методы экологии и гидробиологии (Сборник научных трудов, посвященных памяти А. И. Баканова). – Тольятти: СамНИЦ РАН, 2005. – С. 22 – 36.
 44. *Романенко В. Д.* Основы гидроэкологии. – Киев: Генеза, 2004. – 664 с.
 45. *Сорокин Ю. И.* Экосистемы коралловых рифов. – М.: Наука, 1990. – 503 с.
 46. *Степанов В. Н.* Мировой океан. Динамика и свойства вод. – М.: Знание, 1974. – 256 с.
 47. *Тюрюканов А. Н., Александрова В. Д.* Витасфера Земли // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. – 1969. – **74**, вып. 4. – С. 14 – 26.
 48. *Узунов Й, Ковачев С.* Хидробиологія. – София – Москва: ПЕНСОФТ, 2002. – 342 с.
 49. *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 327 с.
 50. *Федоров В. Д., Гильманов Т. Г.* Экология. – М.: Изд-во МГУ, 1980. – 464 с.
 51. *Boxshall G. A.* Host specificity in copepod parasites of deep-sea fishes // J. Mar. Systems. – 1998. – **15**, № 1-4. – P. 215 – 223
 52. *Connel J.* Diversity in tropical rainforests and coral reefs // Science. – 1978. – **199**. – P. 1302 – 1310.
 53. *Earth systems. Processes and issues* / Ed. W. Ernst. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. – 566 p.
 54. *Falkowski G., Barber T., Smetacek V.* Biogeochemical Controls and Feedbacks on Ocean Primary Production // Science. – 1998. – **281**, № 5374. – P. 200 – 206.
 55. *Greenfield D. W., Johnson R. K.* Assemblage structure and habitat associations of western Caribbean gobies (Teleostei: Gobiidae) // Coepeia. – 1999. – **10**, № 2. – P. 251 – 266
 56. *Hughes T. P., Baird A. H., Bellwood D. R., Card M. et al.* Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs // Science. – 2003. – **301**, N 5635. – P. 929 – 933
 57. *Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M.* Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers // Ecology. – 1997. – **78**. – P. 1946 – 1957
 58. *Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M.* Organisms as ecosystem engineers // Oikos. – 1994. – **69**. – P. 373 – 386
 59. *Lincoln R. J., Boxshall G. A., Clark P. F. A* dictionary of ecology, evolution and systematic. – London, N.Y.: Cambridge Univ. Press, 1984. – 298 p.
 60. *McClanahan T. R.* The near future of coral reefs // Environmental Conservation. – 2002. – **29**, № 4. – P. 460 – 483.
 61. *VanDover C. L., Humphris S. E., Fornari D., Cavanaugh C. M. et al.* Biogeography and ecological setting of Indian Ocean hydrothermal vents // Science. – 2001. – **294**. – P. 218 – 223.
 62. *Vannote R. L., Minchall G. W., Cummins K. W., Sedell I. R., Cushing C. T.* The river continuum concept // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1980. – **37**, 1. – P. 130 – 137

Поступила 04 апреля 2006 г.

Біом у гідросфері. О. О. Протасов. Розглянуто концепцію біому щодо гідросфери, що дозволило обгрунтувати виділення біому як структурного елементу біосфери взагалом. Гідробіом розглядається як біосферологічна, еко-біогеографічна та гідробіологічна категорія.

Ключові слова: біом, гідросфера, біосфера Землі, гідробіологія, біогеографія гідросфери

Biomes in the hydrosphere. A. A. Protasov. The concept of biome with reference to hydrosphere is considered, that has allowed to prove allocation of biome as structural element of Earth Biosphere as a whole. The hydrobiome as a eco-biogeographical, biosphereological and hydrobiological category is considered.

Key words: biome, hydrosphere, Biosphere of the Earth, hydrobiology, biogeography of hydrosphere