

# ИССЛЕДОВАНИЯ

DOI: 10.24412/2076-8176-2022-1-11-26

## Концепция континуальности — дискретности в гидробиологии и экологии: от речного континуума до биосферы

*А.А. ПРОТАСОВ*

Институт гидробиологии Национальной академии наук Украины,  
Киев, Украина; pr1717@ukr.net

Понятия континуальности и дискретности входят в число основополагающих при рассмотрении закономерностей формирования живого покрова Земли. Континуум сообществ представляется наиболее реальным вариантом распространения жизни, поскольку отсутствие континуума представляет собой разрыв, когда не наблюдается какой-либо ценотической структуры. Существование экосистем как целостностей предполагает в той или иной мере выраженную ограниченность их от других экосистем, т. е. дискретность. В настоящее время концепция континуальности — дискретности в экологии и гидробиологии расширила свои рамки. Континуум трактуется не только как неразрывность, но и как неразличимость, сходство любых двух точек в системе «пространство — время». Континуум второго рода — это векторизованная непрерывность от одного состояния и структуры системы к другим. Такого рода континуальность положена в основу концепции речного континуума (КРК) — одной из широко используемых концепций гидробиологии. Она была предложена четыре десятилетия тому назад. Однако ещё в 1940-х гг. В.И. Жадин практически сформулировал основные положения континуальной природы лотических систем. Он предложил модель континуальной смены ценотических структур вследствие закономерных изменений условий среды, в первую очередь — скорости течения и режима аккумуляции вещества. Модель речного континуума может рассматриваться как пример «обобщённого образа» типов экосистем — биогеомов. Кратко рассматриваются возможные градиенты континуумов ряда биогеомов биосферы.

**Ключевые слова:** континуальность, дискретность, экологический континуум, концепция речного континуума, В.И. Жадин, время, эволюция, экосистема, биогеом.

«Природа не терпит пустоты» — положение, восходящее ещё к Аристотелю, вполне соответствует одному из принципов организации биосферы В.И. Вернадского, принципу «всюдности» жизни. Природные комплексы построены континуаль-

но, на основе постепенных переходов, ибо всякий разрыв и представляет собой пустоту — одной системы уже нет, а другой ещё нет. Всякая точка экологического пространственно-временного континуума заполнена тем или иным ценогическим образованием. Однако принцип переходов бесконечных изменений в том или ином градиенте при диалектическом подходе не может и не должен быть доведён до крайности. Переходами, градиентными структурами связаны вполне реальные, квазистабильные целостные биотические и биокосные образования — сообщества, экосистемы, биогеомы.

Понятия континуальности и дискретности диалектически связаны. И в упрощённой форме можно утверждать, что в природе не может быть как абсолютного континуума, так и абсолютно дискретных, обособленных материальных предметов или явлений. Любая связь может стать шагом к континууму. Вопрос о соотношении континуальности и дискретности, как справедливо отмечал А.И. Кафанов (2005), во многом зависит от выбора масштабов исследования. Он подчёркивал, что в этом плане целесообразно учитывать фрактальную природу многих явлений в распределении элементов живого покрова Земли.

Цель данной работы — рассмотреть приложение представлений о континуальности и дискретности к биоценогическим структурам разного уровня; проанализировать подходы к выделению основных континуумов в биогеомах, используя концептуальные положения, касающиеся континуально-дискретной природы логических экосистем (экосистем водотоков).

**Некоторые философские аспекты концепции континуальности — дискретности (ККД).** Континуальность и дискретность, рассматриваемые как непрерывность и прерывность, являются одними из важных философских категорий. Диалектика континуальности — дискретности даёт возможность понимания специфики материальных объектов и явлений. Движение предстаёт как единство прерывности и непрерывности, изменений состояния, положения тел в пространстве и во времени (Философский словарь, 1972). Сущность понятия непрерывности (континуума) состоит в том, что предмет, явление не имеет разрывов свойств и качества. Непрерывности противостоит дискретность: быть дискретным значит быть отделённым, элементы среды находятся вне границ предмета или явления. Непрерывность представляет собой единство, в то время как дискретность — множественность<sup>1</sup>.

Континуальность ограничивает разнообразие явлений в природе, в то же время неограниченное возрастание дискретности ведёт к так называемому «дурному» разнообразию. Континуум есть явление неразличимости любых двух точек в системе «пространство — время», а дискретность есть существенная отграниченность одного объекта или явления от другого. Представляется, что континуум неразличимости (мера такой неразличимости всегда зависит от условий наблюдения и самого наблюдателя) можно назвать континуумом первого рода. Примером его может быть матрица сходства между некоторым множеством объектов по тем или иным признакам (например, сходство сообществ организмов по их таксономическому составу). Если значения коэффициента сходства при попарном сравнении превышают выбранный нами уровень (или равны 100%), то мы говорим о полном континууме.

<sup>1</sup> Continuity and Infinitesimals // Stanford Encyclopedia of Philosophy. URL: <https://plato.stanford.edu/entries/continuity/> (дата обращения: 23.12.2020).

В противном случае мы выделяем, обособляем различные по составу организмов видовые группировки, которые рассматриваются как дискретные образования. Такой континуум может быть назван континуумом первого рода.

Но существует и континуальность как неразрывность в процессах изменений, которые имеют определённую направленность. Векторизованный или градиентный континуум, или континуум второго рода, может быть количественным и качественным. Последний демонстрирует нам принцип Реди (всё живое от живого). Принимая безусловную непрерывность не только жизни во времени (непрерывность между колоссальным количеством поколений организмов), мы никак не можем отвергать того, что на разных временных участках этого континуума находились существенно различные формы. Также примером векторизованного континуума может быть структура речного потока. В области кренали (исток реки) и в области потамали (устьевая область) он отличается разительно — тем не менее мы не можем не принимать континуальности всей системы.

**Концепция континуальности — дискретности и системный подход.** Природные объекты различной природы имеют определённую структуру, основанную на взаимосвязях между элементами, которые рассматриваются как дискретные относительно всей системы. В результате формируется иерархичность, «стратификация» систем. Вся система строится по принципу континуальности и дискретности. Принимая, что экосистема есть двухкомпонентная система (биотоп и его население), мы можем полагать, что каждый из элементов может иметь разные отношения к дискретности и континуальности. Так, биотоп как физическое место обитания может сохранять свои свойства и за пределами контакта с данным биоценозом. Например, биоценозы эпи- и гипolimниона озера могут существенно различаться и рассматриваться как дискретности. Тем не менее пелагиаль в целом представляет собой единую систему, континуальную по ряду общих признаков.

Экосистема континуальна уже в силу своей структурно-функциональной целостности, однако построена она на основе дискретных элементов. Континуальность наземной растительности рассматривалась как наиболее приемлемое решение вопроса о пространственной структуре живого покрова (Миркин, 1990; Миркин, Наумова, Соломеш, 2001). Однако практическое использование методов изучения рисунка ландшафта (Викторов, 1986) с помощью дистанционного зондирования Земли (Dovguyi et al., 2019) позволяет выделять определённые дискретности с разным составом элементов ландшафта, в том числе и растительностью. Зоны экотон между экосистемами Земли могут рассматриваться как области существенного сгущения градиентного континуума: между сушей и морем находится сложная система литоральных биотопов и биоценозов, где ценотическая и топическая структуры могут изменяться в масштабах метров и сантиметров, в то время как в пелагиали эти характерные масштабы могут достигать десятков и сотен километров.

**Концепция континуальности — дискретности и понятие целостности.** Понятие целостности вытекает из самого понятия системы. Характерный состав и элементов, и связей определяет существование целостной системы, свойства которой отсутствуют у отдельных элементов: целое обладает свойствами, которых нет у частей (Шмальгаузен, 1982). Целостность есть предпосылка функциональной самостоятельности системы. Согласно А.А. Малиновскому (1980), целостность — это частный случай упорядоченности, она определяется большей силой связей внутри системы, чем связей между системой и средой. Таким образом, можно полагать, что целост-

ность имеет прямое отношение к дискретности, в то время как повышение силы внешних связей приводит к ослаблению целостности, стремлению к континууму.

Достаточно очевидный пример целостности представляет собой организм. Однако и эта «целостность» выступает лишь частным случаем в многообразии проявлений жизни. Например, явление трофоллаксиса (передача пищи от особи к особи), по сути, создаёт трофический и гормональный континуум в семье насекомых. Передаётся не только вещество, но и информация в виде феромонов (Захаров, 1991). Более того, в масштабах всей биосферы существует передача генетической информации между различными организмами (Кордюм, 2016). Сложно сказать, сколько расходуется энергии в биосфере на поддержание существования дискретных структур (например, видовых популяций) при столь значительных возможностях роста континуальности, своеобразном «давлении» континуализации. В определённом смысле здесь можно провести аналогию между упорядоченностью, организованностью, поддержание которых требует затрат энергии, и энтропией.

Представления о целостности организма были, очевидно, основополагающими в формировании так называемой организмической концепции в экологии, т. е. рассмотрении биоценоза как функционального аналога организма (Clements, 1916). Оставив в стороне обсуждения принципиальных различий между «организмоцентрическими» и «организмическими» (Рижинашвили, 2021) представлениями, отметим, что рассмотрение последних в качестве «усохшей ветви» на древе познания в экологии не слишком конструктивно. Сравнение организма с водоёмом в терминах их объёма и площади поверхности (Хайлов, 2001) приводит к заключению, что закономерности обмена веществом с окружающей средой принципиально сходны для живых, косных и биокосных систем. Проведение аналогий имеет разные уровни. И озеро в чём-то подобно организму, а биосфера — экосистеме. Чтобы избежать некорректных аналогий, следует, по-видимому, обратить внимание на фрактальность сложных систем. Биосфера есть система, которой свойственна фрактальная структура. Принципиально неверно называть её «самой большой экосистемой» (Соколов, 2009; Рижинашвили, 2021). Экосистемы подобны биосфере в силу того, что в этих биокосных системах происходит трансформация солнечной энергии, они существуют долго, являются самоподдерживающимися системами за счёт циклических процессов трансформации веществ. Впрочем, и организм — скорее биокосная, чем «чисто живая» система (Вернадский, 1978): стоит обратить внимание хотя бы на моллюска с массивной раковинной, состоящей из такого же карбоната кальция, из которого состоят и другие животные — коралловые полипы, и неживые минералы. В интересующем нас аспекте можно сделать заключение, что континуум биосферы складывается из экосистемных дискретностей, надёжность всей системы определяется свойством функционального подобия фрактальных частей.

В связи с концепцией целостности биосферы заслуживает большого внимания гипотеза Р. Маргалефа (2011) о существовании первых в эволюции живых систем в виде протосообществ, скорее в виде протоэкосистем, которые не обладали индивидуальностью, а также дискретной организованностью. И только дальнейшая эволюция привела к дискретности организмов и появлению механизмов «тиражирования» их на основе передачи генетической информации. Тиражирование, репродукция, в свою очередь революционно увеличило скорость «растекания живого вещества», если пользоваться понятиями В.И. Вернадского (1978); растекание же есть движение к континууму. Эволюционное «изобретение» дискретности организма, индиви-

дуума (неделимого) привело к формированию континуума живого покрова Земли. Очевидно, что некий баланс континуальности — дискретности является одним из основополагающих принципов организации биосферы.

Своеобразная трактовка целостности встречается в исследованиях по оценке качества среды. Биологическая целостность (biological integrity) рассматривается как показатель «здоровья» экосистем (Семенченко, Разлуцкий, 2010). Эта концепция предполагает, что антропогенные воздействия нарушают целостность структурно-функциональной организации экосистем. Из неё следует вывод о том, что, чем ближе экосистема по своей структуре к техноэкосистеме (Техно-экосистема АЭС, 2011), тем больше необходимо энергетических затрат на поддержание не то что её «здоровья», но и самого существования. Однако вопрос о том, всегда ли элементы техногенного биотопа нарушают целостность, приводя к деградации, или, напротив, повышают биотопическое, а вслед за этим и биотическое разнообразие, требует тщательного исследования.

**Континуум и время.** Очевидно, что континуальность — дискретность во времени в живых и биокосных системах определяется свойствами времени. Обобщение свойств времени, связанных с «ньютоновской интуицией», можно представить следующим образом (Гоманьков, 2014): множество моментов времени упорядочено отношением «раньше — позже»; при этом между любыми двумя моментами времени всегда найдётся третий, т. е. нет минимального отрезка времени; все моменты времени равноправны друг с другом. Однако в этом континууме мы на каждом шагу встречаем более или менее выраженные как дискретности различные состояния систем. Например, вся фенология построена на учёте достаточно дискретных состояний экосистемы, существование которой при этом не имеет разрывов, континуально во времени. Онтогенез организма также представляет собой цепь физиологических состояний. Вся история биосферы, континуальное время которой продолжается почти 4 миллиарда лет, вполне достоверно разделена на определённое количество эонов, периодов, эпох. Кроме континуального, существует как бы «замороженное» относительно дискретных состояний время (Протасов, 2019). Если понятия «раньше» и «позже» теряют смысл в пределах состояний, не является ли свойство дискретности времени зависимым полностью от наблюдателя, субъективным? Представляется, что его объективность определяется объективностью существования самих состояний, причём в промежуточных состояниях градиент событий существенно уплотняется.

**Концепция континуальности — дискретности в биоценологии.** Вопрос о континуальности и дискретности в науке о биоценозах выходит за рамки методологии выявления границ между сообществами. Он касается, скорее, самой природы биоценозов, их структурно-функциональной организации. Как известно, понятие биоценоза было введено К. Мёбиусом (Möbius, 1877) при анализе материалов по структуре поселений устриц. Такие биоценозы в перифитали построены на основе доминирования, как трофического, так и топического, видов и форм с хорошо выраженными эдифицирующими свойствами. Биоценозы устриц, как и многих других седентарных организмов, особенно в перифитали, на твёрдых субстратах имеют выраженную поясную структуру по глубине (Звягинцев, 2005). Дискретность их в пространстве может быть видна непосредственно наблюдателю. Бентические сообщества (как и планктические) имеют другой габитус и структуру, другой характер отношений в системе «биотоп — организм». Значительное количество, иногда и по-

давящая часть организмов бентических сообществ находятся в грунте, поэтому революцией в бентологии было изобретение и применение в исследованиях дночерпателя К. Петерсеном в конце XIX в. Полученные данные показали, что бентические сообщества имеют свойства континуальности, так как выраженные границы отсутствуют (Petersen, 1918). На основании этого сложилось представление о сообществах как о «статистических единицах» — более или менее регулярно повторяющихся группах гидробионтов, встречающихся совместно, вследствие того, что они достаточно сходно реагируют на комплекс условий среды (Несис, 1977). Дело, однако, не в сходных предпочтениях (что естественно, ибо организмы с кардинально разными требованиями к среде вряд ли могли бы сосуществовать), а в том, что «мёбиусовские» биоценозы тяготеют к дискретности: «завязанные» на центральный вид-эдификатор, они имеют консортотивную структуру. Сообщества «петерсеновские», напротив, построены на слабых взаимодействиях, определяемых в основном факторами среды и в меньшей степени биотическими взаимоотношениями.

Широко распространены представления о первичности факторов абиотической среды в биокосных системах и отношениях между сообществом и неживой компонентой экосистем. Именно условиями среды обитания объясняется и существование ценотического континуума: «континуум образуется при плавности градиента среды и неполном совпадении толерантности разных видов», утверждает И.В. Бурковский (2006, с. 67). Но, как было показано на моделях с клеточными автоматами (Жирков, 2010), даже при слабых биотических взаимодействиях в однородной среде формируются устойчивые границы между модельными группами.

Природа ценотических границ заслуживает особого внимания. Вероятно, здесь существует немалое разнообразие вариантов структуры. Например, имеются данные, что зона контакта ценотических дискретностей не представляет собой механической «смеси» представителей соседних биоценозов. Показано (Ляшенко, 2021), что в дельте Дуная, которая рассматривается как «классический экотон типа река — море», таксономическое богатство беспозвоночных в контурных группировках гораздо выше (на 20–40%), чем в «основных» экосистемах — речной и прибрежной морской. Наблюдается скорее не эффект сгущения континуального градиента, а формирование новой «промежуточной» ценотической дискретности. Одной из предпосылок возрастания богатства в контактной зоне (а здесь обитают не только представители соседствующих популяций, но и многие специфические виды) является повышение биотического разнообразия, в том числе и за счёт снижения доминирования некоторых факторов, например солёности, течения. Немалое значение, видимо, имеет и фрагментация речного потока в дельте, возрастание контактной «поверхности» между водными и наземными экосистемами.

На прямую связь континуальности или дискретной структуры живого покрова Земли и биосферы в целом с фундаментальной структурой экосистем указывает И.А. Жирков (2010). Однако представляется, что противопоставление континуалистского и структуралистского подходов не очень конструктивно. Биоценозам присуще разнообразие структуры. И оно должно рассматриваться не в рамках оценки «или-или», а в определённом градиенте. Было предложено понятие МР (Мёбиус — Петерсеновского) градиента (Протасов, 1994, 2011). В самых общих чертах, на М-полюсе находятся сообщества с сильными внутренними связями, сообщества консортивного типа, на противоположном полюсе — сообщества с преобладанием факторов среды в организации структуры, слабыми биоценотическими

отношениями. Напрашивается, возможно и не совсем корректное, сравнение первых с жизненной стратегией виолентов, вторые же ближе к эксплерентам. Впрочем, аналогии и метафоры в экологических построениях часто были весьма продуктивным инструментом (Розенберг, 2017).

**Концепция экологического континуума и контроль качества среды.** Одним из важных положений Водной рамочной директивы ЕС (ВРД) является принцип экологического континуума<sup>2</sup>. Можно сказать, что это один из немногих примеров практического использования понятия континуума, в данном случае в природоохранной области. Это понятие имеет отношение в первую очередь к сильно изменённым человеком или искусственным водным объектам. Для них ставятся водохозяйственные и природоохранные цели достижения «максимального экологического потенциала», который в свою очередь требует «как можно большего приближения к экологическому континууму». Что же практически вкладывается здесь в понятие экологического континуума? Его можно, прежде всего, рассматривать в двух аспектах — пространственном и временном. Пространственный аспект предполагает, что при проектировании и создании водных объектов, тех или иных антропогенных воздействиях должен максимально сохраняться естественный характер переноса вещества и перемещения живых организмов, т. е. пространственные связи между частями единой экосистемы. Например, создание плотин приводит к фрагментации целостной речной экосистемы. Временной аспект сохранения континуума предполагает наличие возможностей для гидробионтов находить необходимые, предпочитаемые биотопы в любой период времени, в тот или иной период онтогенеза, для осуществления тех или иных функций. Например, недопустим сброс вод из водохранилищ и осушение мест нерестилищ в соответствующий период размножения, рыбам должны быть одинаково доступны участки, где они питаются и где зимуют. В документах ВРД понятие экологического континуума связывают по большей части с антропогенными гидроморфологическими изменениями, однако сама идея гораздо шире. По сути, система экологических сетей, сохранение хотя бы минимальных элементов природного ландшафта, пригодных местообитаний, которые связывают между собой охраняемые природные территории, положена в основу концепции охраны биоразнообразия и природы в Европе<sup>3</sup>. Континуальность среды рассматривается как основа природоохранной стратегии. Однако и здесь имеются свои особенности. Пруды на малой реке, безусловно, нарушают речной континуум, однако способствуют существенному повышению таксономического богатства всей системы и регионального разнообразия (Dubrovsky, 2018).

<sup>2</sup> Guidance Document No. 37. Steps for defining and assessing ecological potential for improving comparability of Heavily Modified Water Bodies Document endorsed by EU Water Directors at their meeting in Helsinki on 26 November 2019 // CIS working group ECOSTAT 2020. URL: <https://circabc.europa.eu/sd/a/d1d6c347-b528-4819-aa10-6819e6b80876/Guidance> (дата обращения: 23.12.2020).

<sup>3</sup> Provisions of technical support related to target 2 of the EU biodiversity strategy TO 2020 — maintaining and restoring ecosystems and their services ENV.B.2/SER/2016/0018. Guidance on achieving no net loss or net gain of biodiversity and ecosystem services. Final — July 2020. Institute for European Environmental Policy. URL: <https://ec.europa.eu/environment/nature/biodiversity/nl/pdf> (дата обращения: 10.03.2021).

**Понятие континуума как обобщённого «портрета» экосистем и их типов.** В последние десятилетия, во всяком случае в гидробиологии, после того как была предложена концепция речного континуума (КРК, Vannote et. al., 1980), само понятие континуума несколько трансформировалось. Оно стало ассоциироваться в значительной мере с континуумом второго рода, поскольку основано на поисках закономерностей формирования характерных градиентов. КРК получила широкое распространение в гидробиологии лотических систем. Суть её состоит в том, что естественный водоток рассматривается как закономерно сменяющийся друг друга ряд характерных зон, в которых ценотические образования характеризуются определённым составом и особенностями продукционно-деструкционных процессов. Возможность обобщающего взгляда на лотическую систему как таковую вне региональных, климатических частностей была воспринята гидробиологами как весьма конструктивная.

Но необходимо отметить, что В.И. Жадин ещё в 1930–1940-е гг. (Жадин, 1940) рассматривал речную систему как экологическую целостность. В конце 1940-х гг. в большой работе, посвящённой изменениям донной фауны реки Волги в связи с гидротехническим строительством, В.И. Жадин (1948) предложил вполне разработанную модель генезиса биоценозов речного бентоса. В лотических условиях формируется псаммореофильный биоценоз, речной поток сортирует влекомые наносы, препятствует осаждению взвесей. Различные причины, снижающие скорость течения, приводят к осаждению взвешенных частиц, что влияет на пространственное распределение инфауны, перемещение её в менее глубокие слои донных грунтов, а также вызывает снижение содержания кислорода в придонных слоях воды. Далее при накоплении иловых отложений происходит смена олигохетных комплексов на хирономидные, возрастает биомасса бентоса. Практически вся продукция сообществ становится доступной для рыб, если только их не лимитирует пониженное содержание кислорода. Таким образом, была создана модель пространственно-временной трансформации речной системы, причём модель обобщённая, пригодная для разных лотических систем. Следует отметить, что от двумерной модели (в системе «протяженность водотока — глубина потока и глубина обитаемых донных отложений») В.И. Жадин, по сути, переходит к трёхмерной модели, поскольку автор рассматривал закономерности смен ценозов и по створам реки.

Весьма интересно отметить как различия, так и сходство в подходах В.И. Жадина и создателей КРК (табл. 1). Методологической основой для сравнения может быть то, что обе концепции основаны на принципе единства и целостности речной экосистемы. Первичными посылками для создателей КРК были результаты обобщений физических характеристик: «от истока к устью физические переменные в речной системе демонстрируют континуальный градиент физических условий» (Vannote et al., 1980, с. 130). А Жадин (1948), изначально ставя целью «обобщить некоторые соображения о судьбе псаммореофильной фауны при заилинии грунта» (с. 434), начинает свои построения с биотических элементов. Но затем он идёт дальше решения узкой задачи, связанной с конкретным типом донных биоценозов. Обе концепции имеют отношение не только к континуальному изменению структуры ценотических образований, абиотических условий, но, что важно подчеркнуть, и к оценке продукционно-деструкционных процессов. Жадин делает акцент на роли «аккумуляции органического вещества в биологической продуктивности, прямо и косвенно (через ухудшение кислородного режима) влияющих на распределение и количественное развитие фауны» (Там же). В основе оценок продукции в КРК ле-



жит сравнение отношения продукции к деструкции, причём отмечается, что в разных участках в продукционных процессах доминируют различные фототрофные организмы. В модели Жадина никак не рассматривается влияние на речные экосистемы прибрежных сообществ, однако и задачи он ставил более узкие, не связанные с рассмотрением речной системы и водосборных территорий в целом. Следует также отметить прогностическое значение двух концепций и моделей. Для В.И. Жадина прогноз был, по сути, целью его работы, поскольку в 1930-е гг. проводились работы по гидростроительству на Волге. Авторы КРК также выделяют прогностические функции своей модели как важные — изменения в структуре и функционировании в континуальной системе реки они рассматривают как «достаточно хорошо предсказуемые».

Именно эта предсказуемость процессов позволяет рассматривать и модель В.И. Жадина, и КРК, как обобщённый «образ» лотической экосистемы как таковой, как отдельный тип экосистем. Безусловно, разнообразие экосистем в природе намного богаче всякой модели. Тем не менее представляется конструктивным распространить опыт такой модели и на другие типы экосистем.

Концепция речного континуума заняла одно из ведущих мест в арсенале методологической базы потамологии (Богатов, Федоровский, 2017). Разнообразие речных экосистем огромно: от малых рек до гигантских, определяющих условия жизни больших территорий и оказывающих влияние на климатические условия горных, равнинных, высокоширотных или тропических регионов. При всём многообразии деталей принципиально одина их градиентная структура. Также представляется, что вполне логичен переход от континуальной модели лотических систем к лентическим (стоячих вод) (Protasov, 2008). Если речной континуум в первом приближении одномерный, линейный, то озёрный континуум — радиальный, с учётом глубины — трёхмерный, и представляет собой  $n$ -количество радиальных сечений водоёма от берега через литораль к профундали. Здесь наблюдаются закономерные изменения ценотической структуры на литорали, а затем и в профундальной части. Для этих двух континуумов по-разному организовано экологическое пространство — время: для лотических систем время более циклично, нежели поступательно, периодически повторяются сходные процессы и состояния; для лентических, наоборот, преобладают поступательные процессы. Ключевые процессы, такие как аккумуляция седиментов, необратимы.

Представляется, что идея континуальной смены, как условий среды, так и ценозов, характерная не для отдельных экосистем, а для их типов, выходит далеко за рамки гидробиологии. Концепция речного континуума в её широком понимании, приоритет разработки которой принадлежит В.И. Жадину, стала важной общеэкологической концепцией, которая позволяет перейти от частных разнообразия экосистем к рассмотрению жизни биосферы в целом.

**Континуумы биогеомов.** Разнообразие экосистем в гидросфере огромно, однако применение концепции континуума, а вернее — обобщённой пространственно-временной модели экосистем, указывает путь их типизации. В частности, могут быть выделены совокупности принципиально сходных экосистем водных объектов суши — реобиогеом и лимнобиогеом. Как ни велики различия между экосистемами множества рек, все они устроены принципиально сходно, в отличие, например, от искусственных водотоков, в которых если и есть континуумы, то определяются они заданной человеком конструкцией. В целом водные техноэкосистемы отличаются

Таблица 1. Сравнение модели генезиса биоценозов В.И. Жадина и концепции речного континуума (КРК)

Модель В.И. Жадина	КРК
Предпосылкой создания модели была оценка изменений в ценотической структуре бентоса при изменении условий в лотической системе.	Изначально в основу подхода положен принцип континуальных изменений физических показателей в речной системе «от истока до устья».
Фрагмент реки рассматривался как система континуально связанных участков в градиенте условий среды (скорость течения, осаждение взвесей, содержание кислорода).	Речная система рассматривалась как физическое и биотическое единство, в котором континуально связаны участки реки от истока до устья.
Проведена экологическая оценка ответа донного биоценоза на изменения комплекса факторов среды.	Исследуется экологический ответ на изменения факторов среды организмов планктона, бентоса, перифитона, макрофитов, рыбного населения реки.
Продукция рассматривается в терминах более или менее доступной для рыб биомассы бентоса. Соотношение продукции и деструкции не обсуждается.	Соотношение продукции и деструкции (A/R) рассматривается как важный показатель функционирования биотических сообществ.
Из абиотических факторов и процессов акцент делается на аккумуляции органического вещества, сортировке течением влекомого материала, изменении кислородного режима.	Основные факторы — изменение гидроморфологии русла, режима освещённости (в том числе, изменения её за счёт наземной растительности), термические условия.
Учитываются изменения состава трофических групп бентоса — собирателей, фильтраторов, а также детритофагов инфауны.	Учитываются изменения состава, даётся оценка соотношения обилия основных трофических групп бентоса и перифитона — фильтраторов, соскребателей, хищников.
Учитываются изменения глубинного распределения в грунте бентических организмов (олигохет) и доступность их как корма для рыб.	Не рассматривается распределение в донных осадках организмов бентоса.
Модель никак не учитывает влияние на речные сообщества прибрежной растительности и экосистем на водосборной площади.	Прибрежная растительность выступает важным фактором, влияющим на поступление солнечной энергии (затенение), а также как источник органического вещества для водных биоценозов.
Модель имеет прогностическое значение в плане предсказания изменения ценотической структуры (смены биоценозов) при изменении условий среды, в том числе и при антропогенном воздействии.	Концепция имеет прогностическую составляющую в плане выявления «ожидаемых биотических характеристик».

от естественных экосистем именно отсутствием или нарушением природной континуальности.

Распространив принцип «типичного континуума» на всю биосферу, можем выделить ряд биогеомов (совокупностей экосистем со сходными характеристиками, как габитуальными, качественными, так и количественными), каждый со своими характерными особенностями континуальной структуры, своими пространственно-временными закономерностями. Всего их выделено 12 (Protasov, 2016; Протасов, 2017). В океане это пелагический, шельфовый, донный батинально-абиссальный, гидротермальный, биогермовый биогеомы, на континентах гидробиогеомы это — реобиогеом и лимнобиогеом. В каждом из них можно выделить специфические градиенты, а также особенности пространственно-временной организации.

Хотя количественные методы изучения экосистем чрезвычайно важны, ещё со времён А. Гумбольдта габитуальные характеристики играют важную роль в самых общих оценках экосистем и ландшафтов. Представляется, что такого рода оценки могут быть применены для выделения типов биогеомов — биотического, олигобиотического, суббиотического. Здесь мы также имеем дело с определённым градиентом свойств — экосистемы влажных тропических лесов (гилеи), периодических лесов, коралловых рифов (биогермовый биогеом) практически созданы различными формами живых организмов, их можно отнести к биотическому типу биогеомов. К суббиотическому следует отнести экосистемы рео- и лимнобиогеома, травянистые экосистемы, экосистемы тундры. Здесь абиотические компоненты выступают «наравне» с биотическими. Наконец, в таких экосистемах, как экосистемы пелагического океанического биогеома, биогеома пустынь, превалирует абиотическая составляющая.

Безусловно, невозможно непосредственное перенесение принципов организации речного континуума на другие типы экосистем. Уже озёрный континуум существенно отличен. Однако здесь важна сама идея и возможность создания «обобщённого образа» того или иного типа экосистем. Важно то, что существует возможность свести огромное разнообразие явлений в биосфере к относительно небольшому количеству типичных структур. Те или иные биогеомы неравнозначны относительно возможности выделить ключевые градиенты. Так, для, казалось бы, такого континуального биогеома, как пелагический океанический, можно предложить общую схему организации экосистем, точнее — геома: вихревые, циркулярные гидродинамические структуры плюс градиент освещённости. Для донного батинального океанического биогеома практически невозможно выделить значимые градиенты: преобладает континуум, единственный существенный микроградиент — это градиент проникновения кислорода в донные отложения, определяющий смену окислительных условий на восстановительные. В качестве макроградиента выступает градиент глубины. Для гидротермальных экосистем характерно преобладание радиальных градиентов в направлении от термального источника (Галкин, 2002), в связи со снижением температуры и количества минерализованных компонентов магмы.

Концепция биогеома позволяет представить огромное богатство экосистем биосферы в виде относительно небольшого числа их типов — биогеомов. Пространственный континуум биосферы, живого покрова Земли и его ближайшего абиотического, косного окружения выступает как система фрактальных дискретностей. Как было отмечено Э.И. Колчинским (1990), эволюционный процесс охватывает не только организмы, виды, но всю биосферу. Эволюция биосферы — это

временной континуум, в котором в течении её развития наблюдался непрерывный ряд квазистационарных состояний.

**Заключение.** Проблема континуальности — дискретности — одна из важнейших в экологии. Континуальность и дискретность не могут рассматриваться однозначно только как непрерывность и прерывность. Здесь имеет место своё разнообразие: континуум как неразличимость частей (условных или реальных) и континуум как градиент. Континуум второго рода рассматривается в гидробиологии и биогеомике как обобщённый образ закономерно сменяющихся одна другую характерных для каждого типа экосистем частей, подсистем или элементов. Создание В.И. Жадиным модели закономерных изменений в речной экосистеме было одним из первых шагов к разработке обобщённого подхода к разнотипным экосистемам на основе выявления характерного для каждого типа векторизованного континуума.

## Литература

- Богатов В.В., Федоровский А.С.* Основы речной гидрологии и гидробиологии. Владивосток: Дальнаука, 2017. 384 с.
- Бурковский И.В.* Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 285 с.
- Вернадский В.И.* Живое вещество. М.: Наука, 1978. 358 с.
- Викторов А.С.* Рисунок ландшафта. М.: Мысль, 1986. 178 с.
- Галкин С.В.* Гидротермальные сообщества Мирового океана. Структура, типология, география. М.: ГЕОС, 2002. 200 с.
- Гоманьков А.В.* О докладе Ю.В. Чайковского «В каком времени может идти биологическая эволюция?» // *Lethaea rossica*. 2014. Т. 10. С. 32–35.
- Жадин В.И.* Фауна рек и водохранилищ. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 992 с.
- Жадин В.И.* Донная фауна Волги от Свияги до Жигулей и ее возможные изменения // Труды ЗИН АН СССР (Сборник работ по проблеме реконструкции фауны Волги). 1948. Т. 8. Вып. 3. С. 413–466.
- Жирков И.А.* Жизнь на дне. Биогеография и биоэкология бентоса. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 454 с.
- Захаров А.А.* Организация сообществ у муравьев. М.: Наука, 1991. 277 с.
- Звягинцев А.Ю.* Морское обрастание в северо-западной части Тихого океана. Владивосток: Дальнаука, 2005. 432 с.
- Кафанов А.И.* Континуальность и дискретность Геомериды: биологический и биотический аспекты // Журнал общей биологии. 2005. Т. 66. № 1. С. 28–54.
- Колчинский Э.И.* Эволюция биосферы. Историко-критический очерк исследований в СССР. Л.: Наука, 1990. 236 с.
- Кордюм В.А.* Информационные потоки в биосфере. И не только. Киев: Академперіодика, 2016. 200 с.
- Ляшенко А.В.* Бентосні безхребетні понізя Дунаю. Автореф. дис. доктор біологічних наук. Київ, 2021. 48 с.
- Малиновский А.А.* Основные понятия и определения теории систем (в связи с приложением теории систем к биологии) // Системные исследования. Ежегодник, 1979. М.: Наука, 1980. С. 78–90.
- Маргалев Р.* Перспективы в экологической теории / Под ред. Г.С. Розенберга. Тольятти: ИЭВБ РАН; Кассандра, 2011. 122 с.
- Миркин Б.М.* О растительных континуумах // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51. № 3. С. 316–326.

*Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломец А.И.* Современная наука о растительности. М.: Логос, 2001. 264 с.

*Несис К.Н.* Некоторые принципы строения и развития морских сообществ. Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континуум // Океанология. Биология океана. Т. 2: Биологическая продуктивность океана. М.: Наука, 1977. С. 5–13.

*Протасов А.А.* Пресноводный перифитон. Киев: Наукова Думка, 1994. 307 с.

*Протасов А.А.* Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии. Киев: Академперіодика, 2011. 704 с.

*Протасов О.О.* Біогеоміка. Екосистеми світу у структурі біосфери. Киев: Академперіодика, 2017. 382 с.

*Протасов А.А.* Многообразие времени и эволюция биосферы // *Lethaea rossica*. 2019. Т. 18. С. 82–90.

*Рижинашвили А.Л.* Развитие экосистемных представлений в экологии и продукционные аспекты исследования биосферы // Историко-биологические исследования. 2021. Т. 13. № 1. С. 133–158.

*Розенберг Г.С.* Портреты экологических систем (переводы в системе «наука — искусство»). Самара: Изд-во Самарского гос. экон. ун-та, 2017. 248 с.

*Семенченко В.П., Разлуцкий В.И.* Экологическое качество поверхностных вод. Минск: Белорусская наука, 2010. 329 с.

*Соколов Б.С.* Биосфера как биогеомериды и её биотоп // Биосфера. Междисциплинарный научный и прикладной журнал. 2009. Т. 1. № 1. С. 1–5.

*Техно-экосистема АЭС. Гидробиология, абиотические факторы, экологические оценки* / Под ред. А.А. Протасова. Киев: Ин-т гидробиологии НАН Украины, 2011. 234 с.

*Философский словарь* / Под ред. М.М. Розенталя. М.: Изд-во политической литературы, 1972. 496 с.

*Хайлов К.М.* Что такое жизнь на земле? Одесса: Друк, 2001. 238 с.

*Шмальгаузен И.И.* Организм как целое в индивидуальном развитии. Избранные труды. М.: Наука, 1982. 383 с.

*Clements F.E.* Plant succession: analysis of the development of vegetation. Washington: Carnegie Institute, 1916. 512 p.

*Dovgyi S.O., Lialko V.I., Babiichuk S.M., Kuchma T.L., Tomchenko O.V., Iurkiv L.Ya.* Fundamentals of remote sensing: history and practice. Guidance manual. Kyiv: Institute of Gifted Child of the NAPS of Ukraine, 2019. 316 p.

*Dubrovsky Y.* Features of quasi-natural ecosystems and their role in the conservation of biodiversity // Ecology and Evolutionary Biology. 2018. Vol. 3. No. 4. P. 27–32.

*Möbius K.* Die Auster und Austernwirtschaft. Berlin: Verlag von Wiegandt, Hempel & Parey, 1877. 127 S.

*Petersen C.G.J.* The sea bottom and its production of fish-food: a survey of the work done in connection with valuation of the Danish waters from 1883–1917 // Report of Danish Biological Station. 1918. Vol. 25. P. 1–62.

*Protasov A.A.* River and lake continua: an attempt at analysis and synthesis // Inland Water Biology. 2008. Vol. 1. No 2. P. 105–113.

*Protasov A.A.* Biogeomes of hydrosphere and land as elements of the biosphere structure // Ecology and noospherology. 2016. Vol. 27. No 1–2. P. 5–15.

*Vannote R.L., Minchall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E.* The river continuum concept // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1980. Vol. 37. No 1. P. 130–137.

# The concept of continuity and discreteness in hydrobiology and ecology: from the river continuum to the biosphere

ALEXANDER A. PROTASOV

Institute of Hydrobiology of the National Academy of Sciences of Ukraine,  
Kiev, Ukraine; pr1717@ukr.net

The continuity and discreteness are among the fundamental ecological concepts used when considering the patterns of the formation of the Earth's living cover. The cenotic continuum seems to be the only viable option for the spread of life, as the lack of continuum is a gap, the absence of any cenotic structure. The existence of ecosystems as wholenesses implies their more or less pronounced separateness from other ecosystems, i. e. their discreteness. Currently, the scope of the concept of continuity and discreteness in ecology and hydrobiology has broadened. The continuum is interpreted not only as uninterruptedness but also as indistinguishability, similarity of any two points in a space-time system. A continuum of the second kind is a vectorised continuum from a system's one state and structure to another. This kind of continuity formed the basis for the River Continuum Concept (RCC), which is widely used in hydrobiology. The River Continuum Concept was proposed four decades ago. However, back in the 1940s, V.I. Zhadin had practically formulated the main ideas of the concept of continual nature of lotic systems.

He proposed a model for continual change of the cenotic structures resulting from the regular changes in environmental conditions, primarily in the flow rate and sedimentation mode. The river continuum model may be regarded as an example of a "generalised image" of ecosystem types, the biogeomes. Possible gradients of the continuums for a number of biogeomes of the biosphere are considered.

**Key words:** Continuity, discreteness, ecological continuum, River Continuum Concept, V.I. Zhadin, time, evolution, ecosystem, biogeome.

## References

- Bogatov V.V., Fedorovskiy A.S. (2017). *Osnovy rechnoy gidrologii i gidrobiologii* [Fundamentals of river hydrology and hydrobiology]. Vladivostok: Dal'nauka (in Russian).
- Burkovskiy I.V. (2006). Morskaya biogeotsenologiya. *Organizatsiya soobshchestv i ekosistem* [Marine biogeocenology. Organisation of communities and ecosystems]. Moscow: T-vo. nauch. izdaniy KMK (in Russian).
- Clements F.E. (1916). Plant succession: analysis of the development of vegetation. Washington: Publ. Carnegie Inst. 242. P. 1–512.
- Dubrovskiy Y. (2018). Features of quasi-natural ecosystems and their role in the conservation of biodiversity // *Ecology and Evolutionary Biology*. (3) 4. P. 27–32. doi: 10.11648/j.eeb.20180304.11.
- Filosofskiy slovar' (1972). [Philosophical Dictionary]. Pod red. M.M. Rozentalya [ed. M.M. Rosental]. Moscow: Izdatelstvovo politicheskoy literatury (in Russian).
- Fundamentals of remote sensing: history and practice: Guidance manual / S.O. Dovgyi, V.I. Lialko, S.M. Babiichuk, T.L. Kuchma, O.V. Tomchenko, L.Ya. Iurkiv (2019). Kyiv: Instytut obdarovanoi dytyny [Institute of Gifted Child of the NAPS of Ukraine], 316 p.
- Galkin S.V. (2002). *Gidrotermal'nyye soobshchestva Mirovogo okeana. Struktura, tipologiya, geografiya* [Hydrothermal communities of the World Ocean. Structure, typology, geography]. Moscow: Geos. (in Russian).

Goman'kov A.V. (2014). O doklade YU.V. Chaykovskogo "V kakom vremeni mozhet idti biologicheskaya evolyutsiya?" [On Yu.V. Chaikovsky's presentation "In what time can biological evolution occur?"]. *Lethaea rossica*. 10. 32–35 (in Russian).

Kafanov A.I. (2004). Kontinual'nost' i diskretnost' geomeridy: bionomicheskii i bioticheskiy aspekty [Continuity and discreteness of the geomerida: the bionomic and biotic aspects]. *Zhurn. obshch. biol.* [Journal of general biology] 56. 6. 486–512 (in Russian).

Khaylov K.M. (2001). *Chto takoye zhizn' na zemle?* [What is life on earth?] Odessa: Druk. (in Russian).

Kolchinsky E.I. (1990) *Evolutsiya biosfery. Istoriko-kriticheskiy ocherk issledovaniy v SSSR* [The evolution of the biosphere. Historico-critical essay on research in the USSR]. Leningrad: Nauka (in Russian).

Kordyum V.A. (2016). *Informatsionnyye potoki v biosfere. I ne tol'ko* [Information flows in the biosphere. And more]. Kiev: Academperiodika (in Russian).

Lyashenko A.V. (2021). *Bentosni bezkhibetni ponizhya Dunayu* [Benthic invertebrates in the lower stream of the Danube]. Avtoref. dyss. doktor biolohichnykh nauk. Kyiv. 48 s. (in Ukrainian).

Malinovskiy A.A. (1980). Osnovnyye ponyatiya i opredeleniya teorii sistem (v svyazi s prilozheniyem teorii sistem k biologii) [Basic concepts and definitions of systems theory (in connection with the application of systems theory to biology)]. In: *Sistemnyye issledovaniya. Yezhegodnik* [Systems Research. Yearly periodical]. Moscow: Nauka. 78–90 (in Russian).

Margalef R. (2011). Perspektivy v ekologicheskoy teorii [Prospects in the ecological theory]. Pod red. G.S. Rozenberga [Editor G.S. Rozenberg]. Tol'yatti: Kassandra (in Russian).

Mirkin B.M., Naumova L.G., Solomeshch A.I. (2001). *Sovremennaya nauka o rastitel'nosti*. Uchebnik [Modern science of vegetation. Textbook]. Moscow: Logos (in Russian).

Mirkin V.M. (1990). O rastitel'nykh kontinuumakh [On plant continuums]. *Zhurnal obshchey biologii* [Journal of general biology]. 51 (3). 316–326 (in Russian).

Möbius K. (1877). *Die Auster und Austernwirtschaft*. Berlin: Verlag Hempel, Parey. 127 S.

Nesis K.N. (1977). Nekotoryye printsipy stroyeniya i razvitiya morskikh soobshchestv. Obshchiye ekologicheskkiye ponyatiya v prilozhenii k morskim soobshchestvam. Soobshchestvo kak kontinuum [Some principles of marine communities structure and development. Basic ecological concepts as applied to marine communities. Community as a continuum]. In: *Okeanologiya. Biologiya okeana* [Oceanology. Ocean biology]. V. 2. *Biologicheskaya produktivnost' okeana* [Biological productivity of the ocean]. Moscow: Nauka. 5–13 (in Russian).

Petersen C.G.J. (1918). The sea bottom and its production of fish-food: a survey of the work done in connection with valuation of the Danish waters from 1883–1917 // Rept. Dan. Biol. Stat. 62 p.

Protasov A.A. (1994). *Presnovodnyy perifiton* [Freshwater periphyton]. Kiev: Naukova dumka (in Russian).

Protasov A.A. (2008). River and Lake Continua: An Attempt at Analysis and Synthesis. *Inland Water Biology*. 1 (2). 105–113.

Protasov A.A. (2011). *Zhizn' v gidrosfere. Ocherki po obshchey gidrobiologii* [Life in the hydrosphere. Essays on General Hydrobiology]. Kiev: Akademperiodika (in Russian).

Protasov A.A. (2016). Biogeomes of hydrosphere and land as elements of the biosphere structure. *Ecology and noospherology*. 27 (1–2). 5–15.

Protasov O.O. Biogeomika. (2017). *Ekosystemy svitu u strukturi biosfery* [Ecosystems of the world in the structure of the biosphere]. Kyiv: Akadempriodyka (in Ukrainian).

Protasov A.A. (2019). Mnogobraznye vremeni i evolyutsiya biosfery [The diversity of time and the evolution of the biosphere]. *Lethaea rossica*. 18. 82–90 (in Russian).

Rizhinashevili A.L. (2021). Razvitiye ekosistemnykh predstavleniy v ekologii i produktsionnyye aspekty issledovaniya biosfery [Development of ecosystem concepts in ecology and production aspects of the study of the biosphere]. *Istoriko-biologicheskkiye issledovaniya* [Studies in the History of Biology]. 13 (1). 133–158. doi 10.24411/2076-8176-2021-11007 (in Russian).

Rozenberg G.S. (2017). *Portrety ekologicheskikh sistem (perevody v sisteme «nauka-iskusstvo»)* [The portraits of ecological systems (translations in the "science-art" system)]. Samara: Izdatel'stvo

Samarskogo gosudarstvennogo ekonomicheskogo universiteta [Publishing House of the Samara State Economic University] (in Russian).

Semenchenko V.P., Razlutskiy V.I. (2010). *Ekologicheskoye kachestvo poverkhnostnykh vod* [Ecological quality of surface waters]. Minsk: Belaruskaya Nauka (in Russian).

Shmal'gauzen I.I. (1982). *Organizm kak tseloye v individual'nom razvitii. Izbrannyye trudy* [Organism as a whole in individual development. Selected works]. Moscow: Nauka (in Russian).

Sokolov B.S. (2009). *Biosfera kak biogeomerida i yeyo biotop* [Biosphere as biogeomerida and its biotope]. *Biosfera. Mezhdistsiplinarnyy nauchnyy i prikladnoy zhurnal* [Biosphere. Interdisciplinary scientific and applied science journal]. 1 (1). 1–5 (in Russian).

Tekhnno-ekosistema AES. *Gidrobiologiya, abioticheskiye faktory, ekologicheskiye otsenki*. (2011) [Techno-ecosystem of NPP. Hydrobiology, abiotic factors, ecological assessments]. Pod red. A.A. Protasova [Ed. A.A. Protasov]. Kiev: In-t gidrobiologii NAN Ukrainy [Institute of Hydrobiology of the National Academy of Sciences of Ukraine] (in Russian).

Vannote R.L., Minchall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E. (1980). The river continuum concept // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37. (1). 130–137.

Vernadskiy V.I. (1978). *Zhivoye veshchestvo* [Living matter]. Moscow: Nauka (in Russian).

Viktorov A.S. (1986). *Risunok landshafta* [The drawing of the landscape]. Moscow: Mysl' (in Russian).

Zakharov A.A. (1991). *Organizatsiya soobshchestv u murav'yev* [Organisation of ant communities]. Moscow: Nauka (in Russian).

Zhadin V.I. (1948). *Donnaya fauna Volgi ot Sviyagi do Zhiguley i yeye vozmozhnyye izmeneniya* // *Sbornik rabot po probleme rekonstruktsii fauny Volgi* [Benthic fauna of the River Volga from Sviyaga to Zhiguli and its possible changes. Collection of papers on the problem of reconstruction of the Volga fauna]. In: *Tr. ZIN AN SSSR* [Transactions of the Zoological Institute]. 8. ish. 3. 413–466.

Zhadin V.I. (1940). *Fauna rek i vodokhranilishch* [The fauna of rivers and reservoirs], Moscow, Leningrad: Izd-vo ANSSSR.

Zhirkov I.A. (2010). *Zhizn' na dne. Bio-geografiya i bio-ekologiya bentosa* [Life on the bottom. Biogeography and bioecology of benthos]. Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK (in Russian).

Zvyagintsev A.Yu. (2005). *Morskoye obrastaniye v severo-zapadnoy chasti Tikhogo okeana* [Marine fouling in the northwestern part of the Pacific Ocean]. Vladivostok: Dal'nauka (in Russian).