

Вид с точки зрения биоценологии

Александр А. Протасов

Институт гидробиологии НАН Украины (Киев)
e-mail: pr1717@ukr.net; orcid: 0000-0002-0204-2007

PROTASOV, A. A. Species from the viewpoint of biocoenology. — Some questions of the use of the “species” concept in biocoenology and hydrobiology are considered. The existence of certain difficulties and ambiguities in the use of this concept is shown. It is proposed to clarify the goals and objectives of identifying the species structure of biocoenoses. The examples show that ecomorphs and coeno-ecomorphs are not less important elements of a biocenotic system and require thorough research. The question of the possibility and feasibility of definitions “to species level” of all members of the community is considered. The ecological niche concept is associated with species, although there is also the guild concept that unites species according to the principle of convergent similarity of trophic, topical, or other preferences. Various systems of bioindication have become widespread, which are based on the principle of compliance of a particular species population to certain conditions. First of all, we are talking about disturbed conditions, including various impacts by pollution. It was shown that not only species, but also more easily identifiable higher taxa could be used as bioindicators of certain conditions.

Введение

Понятие вида в биоценологии, в частности, в гидробиологической, лишено достаточной конкретности. Понятие и термин «вид» применяют к видовым популяциям, которые, собственно и образуют сообщество или биоценоз. При этом, в силу того, что исследователи имеют дело с весьма ограниченной выборкой (некоторое количество проб, тем или иным образом полученных в природе), популяции как таковые не исследуются, находка в пробе нескольких экземпляров организмов, как правило, трактуется как наличие в сообществе определённой ценопопуляции. Однако само понятие популяции в биоценозах гидросферы, где широко распространена гетеротопия, где транспорт расселительных стадий водой на огромные расстояния обычное явление, бывает крайне размыто. Большое количество видов, входящих в водные, особенно в континентальноводные сообщества, имея соматическую продукцию, не имеют в водной среде генеративной. Водная часть биосферы принципиально гораздо более гетерогенна, разнородна, нежели наземная. Если сравнивать ценогическую структуру населённой гидросферы и суши, то, в первом приближении можно сказать, что на суше есть один тип сообществ, сходный по своему характеру с бентическими в гидросфере: это биоценозы, образно говоря, на дне воздушного океана. При этом, воздушную среду совершенно невозможно сравнить с особой биокосной средой, какой является вода океанов, морей, рек или озёр.

Исходя из этих особенностей сред обитания, ценотических отношений, структуры биоценозов, методологических особенностей исследований, использование понятия «вид» в биоценологии имеет свои особенности.

Целью данной работы было рассмотреть некоторые из этих особенностей.

Понятие биоценоза, которое изначально было введено в гидробиологии (Möbius 1877), затем распространилось в экологии, включает в себя как один из постулатов формирование биоценозов, сообществ из *видовых* популяций. К. Мёбиус в структуру биоценоза изначально включил два важных компонента: биоценоз «это такое сообщество живых существ, соответствующее определённым жизненным условиям количества **видов** и **индивидуумов**, которые обуславливают друг друга и, благодаря размножению, длительно сохраняются в данной области» (цит. по Кафанов 2005: 27). То есть, ёмкость среды определяет как богатство популяций, так и обилие отдельных организмов. Важно подчеркнуть эту двухкомпонентность структуры: биоценоз как 1) некоторое количество видов, видовых популяций, представленных 2) определённым количеством особей. Последнее регулируется в системе ценотических и средовых отношений, является функцией размножения и смертности, но, что определяет богатство, общее количество видовых популяций? Как полагали Ч. Дарвин и, вслед за ним, Г. Ф. Гаузе, это конкурентные отношения, более или менее эффективный способ использования ресурсов. Длительное существование биоценоза детерминировано его функционированием, которое поддерживает круговороты вещества и потоки энергии, но вряд ли можно привести примеры биоценозов, которые бы состояли из всего трёх популяций — вида-автотрофа, продуцента, вида-гетеротрофа и вида-редуцента. Реальные сообщества формируются и функционируют на основе определённого видового разнообразия. Богатство видов в биосфере не могло формироваться иначе, чем через интегральное богатство видов в ценозах и богатство (общее количество) самих биоценозов. Сумма видов в биосфере всегда была суммой сумм.

Представления о длительном существовании живых и биокосных систем на основе циклических процессов в биосфере не имеют альтернативы, поэтому гипотеза В. И. Вернадского о происхождении биосферы сразу в виде простых экосистемоподобных структур (Вернадский 2013), появления жизни не в форме протоорганизмов, впоследствии объединившихся в экологические ассоциации, ансамбли, а сразу в виде протосообществ (Маргалёф 2011) выглядят достаточно убедительными. С точки зрения биоценологии эволюция видов, видообразование было одним из важнейших путей повышения надёжности элементов биосферы и биосферной системы в целом. Видовая дифференциация живого вещества обусловила дальнейшую эволюцию биосферы в ключевых её направлениях — возрастания устойчивости, повышения эффективности использования, а также создания новых типов ресурсов, более эффективной экспансии жизни, «растеканию живого вещества» (Камшилов 1974; Вернадский 1978; Бурковский 2006; Маргалёф 2011).

В целом эти процессы были связаны с диверсификацией, дивергенциями, которым, однако, всегда диалектически противостоят и дополняют их процессы интегративные, конвергентные.

Фрактальное устройство различных биокосных систем, в том числе, биосферы, позволяет рассматривать сходные диверсификационные и интеграционные процессы на разных уровнях, в том числе и на ценотическом. Концептуальный подход, который обусловил внимание биоценотических исследований именно к видам, видовым популяциям, строится на признании сложности систем, базирующейся именно на разнообразии элементов, обладающих свойством самоподдержания, самоидентификации, самовоспроизводства.

Сложнее обстоит дело с другой частью парадигмы, связанной с интеграцией. Здесь, в первую очередь, стоит задать вопрос: что дают биоценозам процессы интегративные, явления конвергенции, сворачивания разнообразия? Представляется, что они «работают» на фиксацию и эффективное использование определённых форм взаимодействий, отношений, которые закрепляются далее, как наиболее эффективные. Например, трофические группы в биоценозах формируются из весьма далёких таксономически групп организмов. То же можно сказать об экоморфах и ценоекоморфах. То есть, определённые преимущества, например, фильтрационного питания используются в экоморфе, представленной разными видами.

За полтора века общая концепция биоценоза-сообщества принципиально не изменилась. Биотические сообщества рассматриваются как «любая совокупность популяций, населяющих определённую территорию или биотоп. Оно представляет собой живую часть экосистемы» (Одум 1975). Биоценоз рассматривается как система, состоящая из популяций разных видов, с различными взаимосвязями между входящими в неё видами (Алимов *et al.* 2013). Сообщество рассматривается как организованная система, основным, если не единственным, элементом её выступает «вид», то есть совокупность в сообществе всех организмов, относящихся к одному биологическому виду. Именно такой подход приводит к безусловной постановке и выполнению задачи идентификации «до вида» всех организмов, которые встречены в случайных выборках (пробах), взятых из того или иного местообитания.

Необходимость идентификаций «до вида»

В гидробиологии существует масса публикаций, диссертационных работ, в обязательном порядке включающих фразы типа: «всего, в данном водоеме обнаружено X видов», «сообщество планктона/бентоса включало Y видов беспозвоночных/водорослей».

Существует определенная практика оценки тщательности выполненной работы именно как оценки величины списков обнаруженных видов, даже, если работа и не имеет фаунистической или флористической направленности. Однако вопрос о безусловной необходимости и абсолютной целесообразности, неизбыточности как можно более подробного определения видового состава, как минимум, неоднозначен.

На практике преобладает подход, когда отдельную найденную в пробе особь называют словом «вид», обозначая её видовым названием. Поскольку «проба» имеет определённые пространственные параметры, легко делается пересчет на некоторую площадь или объём пространства, формально — на весь водоём или околонульный биоценоз. Возникает иллюзия знания численности, биомассы, продукции ценопопуляции. Тем не менее, при всей иллюзорности, относительности полученных данных, изобретение и внедрение в практику различных гидробиологических пробоотборников (ценотических — в широком смысле) имело большое, даже революционное значение. Это позволило получить дистанционно данные в чуждой для исследователя среде. Дночерпатель Петерсена можно сравнить с «Луноходом».

Таким образом, понятие «вид» используется подобно некоему «словарю», в котором можно найти вербальный эквивалент всем найденным организмам в некоторой выборке и распространить его на описание всего биоценоза.

Можно сформулировать вопрос этого раздела и таким образом: какие основополагающие экологические принципы делают необходимым для практической гидробиологии, как и наземной биоценологии выявление именно видовой структуры, видового состава, соотношения количественной представленности организмов того или иного *вида*? Что, собственно, даёт нам знание видового богатства сообществ — биоценозов?

Всегда при изучении структуры сообществ, постановке задачи на максимальное познание видового состава, целесообразно иметь в виду следующее замечание: хотя вид и является частью природы, он также есть и частью научного знания, а вид в научном понимании — это некая система формальных процедур, прохождение которой приводит к доказательству правильности названия (Загороднюк 2020). Даже если эти процедуры — биохимическая идентификация. Что даёт нам знание об идентичности ДНК у личинки-велигера и взрослой особи моллюска, если они представляют собой совершенно различные экоморфы и ценоэкоморфы, обитают в различных биотопах и средах? Здесь к череде «формальных процедур» присоединяется ещё и знание онтогенеза, неявного включения фактора времени, что формально поддерживает идею целостности вида, но ничего конструктивно не добавляет к пониманию принципов экологической дифференциации.

Концепция ограниченной толерантности, привязки к определенным условиям, приуроченности организмов одного вида к определённому набору, сочетанию экологических факторов, принятая в экологии, имеет несколько следствий. Зная количество видов, мы можем судить о сложности сообщества, сложность в значительной мере определяется одной из компонент разнообразия — видовым богатством.

Кроме того, мы можем в явной или неявной форме судить о сложности элементов местообитания. Исходя из оценки разнообразия-сложности, можно судить о функционально-энергетических характеристиках сообществ, поскольку поддержание высокосложной системы требует больших энергетических затрат (Алимов 2000).

Таким образом, при определённых допущениях, благодаря знанию видового состава, богатства видовых популяций, может быть получено довольно много дополнительных знаний о биоценозах и среде их обитания.

Списки видов и структура ниш

Одной из причин, заставляющих как можно более точно устанавливать полноту видовых списков является сентенция, ставшая в экологии практически постулатом, о том, что все виды абсолютно индивидуальны и занимают только им присущую экологическую нишу. Это следует из принципа Гаузе. Исходя из этого, максимально полное описание состава рассматривается как надёжная информация о структуре, во всяком случае, как о богатстве экологических ниш. Но всегда ли ниша занята видом как таковым?

Введение в экологию понятия «гильдия» (Дедю 1989) перевело вопрос о строгой ограниченности ниш, как минимум, в область более размытой и иерархической системы. Вместо представлений о чёткой изоляции, отграниченности вида в сообществе от других видов, что только и «спасало» его от конкуренции, исход которой непредсказуем, понятие гильдии закрепило переход к представлениям о том, что вообще-то виды имеют много сходных адаптаций к сходным условиям, используют близкие ресурсы. Но! (Это «Но» всегда стоит рядом). Раз они, виды, сосуществуют, всё-таки есть какая-то тонкая, может нам и не известная, граница между нишами. Так, личиночные стадии тех же дрейссенид могут быть помещены в гильдию планктонных фильтраторов, а взрослые особи — донных. При этом, велигеры двух видов *Dreissena* неразличимы морфологически и питаются сходным образом. Но, поскольку они симпатричны, неизбежно существование каких-то различий между ними.

В целом понятие гильдии носит весьма условный вспомогательный характер, нам не известны какие-либо классификации гильдий. Здесь, вероятно, следует решать вопрос компромиссно. В природе существует как конвергенция, что приводит к сосуществованию, поскольку типы ресурсов ограничены, варианты использования принципиально не столь многообразны, экоморфная основа также имеет свои ограничения. С другой стороны, дифференциация, действительно снижает напряженность конкурентных отношений, причём, как было показано для моллюсков-фильтраторов (Makhutova *et al.* 2013) это разделение в рационе может быть очень тонким, что удалось обнаружить на основе изучения состава полиненасыщенных жирных кислот.

Гетеротопия многих видов гидробионтов ярко демонстрирует, что различные экоморфные стадии онтогенеза занимают совершенно разные местообитания, различное место в трофических структурах разных биоценозов. Экологическую нишу занимает не только, а чаще — не столько, видовая популяция, а определённая экоморфа или ценоэкоморфа. И, напротив, вполне очевидно, что, если к одной экоморфе могут принадлежать различные виды, то ниша может быть занята разными видами. Такое сосуществование не исключает, однако, и тех или иных конкурентных отношений внутри ниши.

Примером может быть встречающееся совместное обитание двух видов дрейссенид *Dreissena polymorpha* Pall. и *D. bugensis* Andr. Как правило, первый вид бывает пионером в заселении новых водоёмов, появление второго вида приводит к снижению плотности популяций первого, однако в дальнейшем во многих местообитаниях они продолжают жить в совместных поселениях, с разным соотношением численности. Оба вида — прикреплённые фильтраторы, имеют сходную стратегию размножения. Имеются указания на существование их гибридных форм.

Номенклатура биоценозов

Выявление видового состава биоценозов представляется обязательным и потому, что названия их, более или менее развитая биоценотическая номенклатура основана на видовых названиях доминирующих, характерных, ключевых видов в биоценозе. Практика наименования биоценозов по доминирующим видам распространена (Жадин 1950; Pligin 2012). Она базируется на явном или неявном признании того, что именно популяция доминирующего, например, по биомассе, вида определяет основные черты облика сообщества. Но очевидно, что виды различаются по своей видоспецифической эдифицирующей роли в биоценозах. Предложенная нами концепция биоценотического градиента (Протасов 2011) призвана упорядочить эту систему разнообразия типов биоценозов. Необходимо учитывать, что различные ценоэкоморфы одного и того же доминирующего вида имеют разный потенциал эдифицирования условий. Обратившись к тому же примеру биоценозов с доминированием дрейссены, можно видеть, что сообщества с доминантом, образующим пространственную структуру в виде «щеток» совершенно иначе формируют сообщества, нежели при доминировании ценоэкоморфы «агрегация друз». Называть такие сообщества «биоценоз *D. polymorpha*» недостаточно, тем более, что второй вид дрейссенид (как и других прикрепленных двустворчатых моллюсков) может формировать очень сходные по своему характеру биоценозы. В сообществах, которые располагаются на другом полюсе биоценотического градиента, доминирование явно формальное, даже если вид-доминант имеет потенциальные возможности в других условиях становиться эдификатором. Название сообщества по доминанту в этом случае будет условным. Больше информации в данном случае будет, вероятно, нести название по основным ценоэкоморфам.

Остаётся открытым важный вопрос: видоспецифичны ли эдифицирующие свойства и всегда ли они видоспецифичны? В концепции видов-экосистемных инженеров (Gutierrez *et al.* 2003) постулируется именно роль видов. Однако «инженерные свойства» видов это скорее свойства экоморфы. Примером могут служить сообщества, которые формируют близкие морфологически прикреплённые двустворчатые моллюски в перифитоне морей и пресных вод. Моллюски родов *Mytilus*, *Dreissena* формируют пространственно сложные поселения, фильтрационная их активность создаёт специфические микрогидродинамические условия, поверхность раковин представляет собой

дополнительный твёрдый субстрат для поселения других гидробионтов. Все эти эдифицирующие функции не имеют выраженного видоспецифического характера, они свойственны своеобразной ценоэкоморфе — прикрепленному раковиннесущему фильтратору.

Биоиндикация

Еще одна из причин, в соответствии с которой считается необходимым выявление видового состава, это использование методов биоиндикации для оценки состояния среды, например, качества вод. В принцип биоиндикации заложена экологическая идея соответствия толерантности отдельных видов довольно узкому диапазону условий обитания (Абакумов 1981). Существуют внушительные списки организмов, в которых установлено соответствие тому или иному виду определённых условий обитания, то есть, наличие данного вида в сообществе указывает на определённый характер местообитания (Ба-ринова *et al.* 2019). По сути, это тот же принцип соответствия видовой структуры структуре экологических ниш. Индексы, используемые для оценки качества среды учитывают и количественную представленность видов (или более высоких таксонов), исходя из принципа большего количественного присутствия тех или иных индикаторов как доказательства надёжности оценок. Изначальный подход в использовании принципов биоиндикации был основан на выявлении только присутствия или отсутствия организмов индикаторных видов.

Но, на практике принцип соответствия именно вида и ниши часто нарушается, скорее, оказывается, что более высокие таксоны, которые практически можно легче определить, идентифицировать, обладают некими обобщёнными свойствами видов и могут быть успешно использованы в биоиндикации. Известно, что виды из трёх подсемейств хириноид имеют сходные характеристики. Поэтому индекс Е. В. Балушкиной (1997) для определения качества вод основан именно на соотношении обилия подсемейств хириноид. Разработана довольно цельная система оценки качества вод на основе учета семейств бентических организмов (Чертопруд 2002). Но, не только таксономические группы, но и трофические могут выступать в качестве биоиндикаторов. Разработана довольно подробная система трофических групп зообентоса, как биоиндикаторов различных типов загрязнений (Pavluk *et al.* 2000).

Эмблемные виды

Существующее в аутэкологии разделение видов на стенобионтов и эврибионтов основано на эмпирических данных с широте адаптаций к различным условиям и факторам среды. И, хотя очень узкие стенобионты, как и сверхширокие эврибионты, крайне редки, то есть преобладают средние по адаптационным способностям виды, выделяют эмблемные (*emblematic species*) виды. Например, выделяют группу эмблемных видов для экосистем рек (Malmqvist & Rundle 2002). В русско- или украиноязычной терминологии их скорее можно назвать характерными.

Довольно наглядно такое использование понятия «вид» можно видеть на биогеографических картах, особенно учебных, где на берегах Ледовитого океана изображён белый медведь, на берегах Антарктиды — императорский пингвин и т.д. Также эмблемные виды мы находим в одном из вариантов речного континуума, а именно — распределении видов рыб по зонам реки (Никольский 1974). Для горного участка реки это хариус, для среднего течения — лещ, щука, для эстуарного — атерина.

Что касается бентических организмов, то В. И. Жадин (1948), в пионерном варианте речного континуума, для лентических условий выделяет как характерный вид олигохет *Limnodrilus hoffmeisteri*, а при переходе к лентическим условиям — уже другой вид — *Tubifex tubifex*. Кроме того, он отмечал смену в этом градиенте условий, а именно — изменения в составе сообществ: переход от доминирования видов первичноводных организмов к видам вторичноводным. В профундали озёр, водохранилищ эмблемным видом, скорее, следует считать *Chironomus plumosus*. Для биоценолога с определённым опытом за эмблемными видами стоит довольно целостная картина, как условий среды, так и особенностей состава биоценоза. Однако эмблемные виды далеко не всегда являются и доминирующими, тем более — эдификаторами.

Сочетание условий, основных факторов среды не бесконечно, а напротив, довольно ограничено в масштабах климатических зон, и биосферы в целом. Это позволяет говорить об ограниченном количестве биогеомов как типов экосистем биосферы (Protasov 2016; Протасов 2017). В разных географических областях одного биогеома сходные функции выполняют разные виды, поэтому эмблемными для биогеомов будут уже не виды, а экоморфы, жизненные формы.

Неполнота видовых списков

На практике видовые списки сообществ чрезвычайно редко бывают полными. Чаще всего даже не ставится задач полного описания состава биоценоза, исследователи выясняют состав таксоценов (например, при исследовании рыбного населения, ихтиоценозов) или экотопических группировок (бентос, планктон), исследование фитоценозов сформировалось уже как самостоятельная отрасль экологии. Кроме того, существует немало предпосылок отсутствия полных списков, даже отдельных групп организмов.

Причин реальной, практической невозможности определения организмов до вида может быть достаточно много. От механических повреждений организмов при сборах до отсутствия специалистов-систематиков и определителей по довольно многим группам беспозвоночных, а также некоторых групп водорослей. Кроме того, у гидробионтов широко распространено явление гетеротопии, и многие личиночные стадии не могут быть идентифицированы до вида без имагинальных стадий. Всё это приводит к тому, что в гидробиологии всё большее распространение получает понятие и термин низший определённый таксон или НОТ (Баканов 1997).

Как в этом случае можно говорить о ценопопуляции, например, *Tubifex* sp. или какого-то другого организма, по тем или иным причинам не идентифицированного «до вида», остаётся неясным. Это ещё раз подчеркивает достаточно большую сложность использования понятия «вид» в биоценологии.

Заключение

Концепция биотического сообщества, биоценоза изначально была построена на принципе приоритетности именно видовой популяции в формировании их структуры. Видовая популяция выступала как основной элемент биоценотической системы. Основная функция её — это поддержание необходимого (или максимально возможного) обилия особей данного вида в данных условиях, генеративная функция. Но организмы данного вида занимают определённое место в системе ценологических отношений не столько как представители данного вида, сколько в качестве определённых экоморф, ценоэкоморф. Организм занимает определённое место в трофических отношениях, в трофических сетях, которые также формируются отнюдь не только по таксономическому принципу.

Можно сделать заключение, что понятие, категория «вид» используется в биоценологии неоднозначно и в разных смыслах. Как «словарь» для названия и достаточно формального учёта членов биотического сообщества. Как маркер особых условий, позволяющих судить о состоянии среды. Как доминирующий или эмблемный элемент сообществ, позволяющий их классифицировать. И это на фоне того, что идентификация до вида в биоценологических исследованиях отнюдь не всегда возможна. Таким образом, использование понятия «вид» в биоценологии имеет определённые особенности, многообразие и ограничения, что требует дальнейших исследований и уточнений.

Представляется, что одним из важных направлений исследований в этой области является разработка концептуальных положений относительно таких понятий, как видовая популяция, ценопопуляция, экоморфа, ценоэкоморфа, жизненная форма, гильдия. В ценологических исследованиях необходимо учитывать, что роль и место той или иной группы организмов в сообществе определяют не всегда и не столько видоспецифические свойства, сколько характер экоморф или ценоэкоморф. Также, особенно в водных сообществах, необходимо учитывать гетеротопный характер онтогенетических стадий, онтогенез вообще представляет собой смену экоморфных состояний, каждая из которых может занимать своё особое место в биоценозе.

Литература

- Абакумов, В. А. 1981. К истории контроля качества вод по гидробиологическим показателям. *Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям*. Гидрометеопиздат, Ленинград, 46–74.
- Алимов, А. Ф. 2000. *Элементы теории функционирования водных экосистем*. Наука, СПб, 1–147.
- Алимов, А. Ф., В. В. Богатов, С. М. Голубков. 2013. *Продукционная гидробиология*. Наука, СПб, 1–343.

- Баканов, А. И. 2003. Регионально-типологические и биотопические нормативы как основа мониторинга и оценки качества грунтов пресноводных водоемов. *Экологические проблемы бассейнов крупных рек*. ИЭВБ, Тольятти, № 3: 23.
- Барнинова, С. С., Е. П. Белоус, П. М. Царенко. 2019. *Альгоиндикация водных объектов Украины: методы и перспективы*. Издательство Университета Хайфы, Хайфа, Киев, 1–367.
- Балушкина, Е. В. 1997. Применение интегрального показателя для оценки качества вод по структурным характеристикам донных сообществ. *Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий. Труды Зоол. института РАН*, **272**: 266–292.
- Бурковский, И. В. 2006. *Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем*. Тов-во науч. изданий КМК. Москва, 1–285.
- Вернадский, В. И. 1978. *Живое вещество*. Наука, Москва, 1–358.
- Вернадский, В. И. 2012. Об условиях появления жизни на Земле. *Геохімія живої речовини, Том 4, книга 2*. Київ, 318–334.
- Дедю, И. И. 1989. *Энциклопедический экологический словарь*. Гл. Ред. Молд. Сов. Энциклопедии, Кишинев, 1–406.
- Жадин, В. И. 1948. Донная фауна Волги от Свияги до Жигулей и ее возможные изменения. *Сб. работ по проблеме реконструкции фауны Волги. Труды ЗИН АН СССР*, **8** (3): 413–466.
- Жадин, В. И. Общие вопросы, основные понятия и задачи гидробиологии. *Жизнь пресных вод СССР. Том 3*. Под ред. Е. Н. Павловского, В. И. Жадина. Изд-во АН СССР, 1950. Москва, Ленинград, 7–112.
- Загороднюк, І. 2020. Види-ідеї, матеріальні види та концепт видовості (про реальність виду, типи видів та їх різноманіття). *GEO&BIO*, **19**: 32–53. <https://doi.org/10.15407/gb1905>
- Камшилов, М. М. 1974. *Эволюция биосферы*. Наука, Москва, 1–254.
- Кафанов, А. И. 2005. *Историко-методологические аспекты общей и морской биогеографии*. Изд-во Дальневост. ун-та, Владивосток, 1–208.
- Маргалев, Р. 2011. *Перспективы в экологической теории*. Пер. с англ. А. Г. Розенберг, Г. С. Розенберга, Г. А. Шараева. Под ред. Г. С. Розенберга. ИЭВБ РАН; Кассандра, Тольятти, 1–122.
- Никольский, Г. В. 1974. *Экология рыб*. Высшая школа, Москва, 1–367.
- Одум, Ю. 1975. *Основы экологии*. Мир, Москва, 1–740.
- Протасов, А. А. 2011. *Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии*. Академперіодика, Киев, 1–704.
- Протасов, О. О. 2017. *Біогеоміка. Екосистеми світу у структурі біосфери*. Академперіодика, Київ, 1–382.
- Чертопруд, М. В. 2002. Модификация метода Пантле-Букка для оценки загрязнения водотоков по качественным показателям макробентоса. *Водные ресурсы*, **29** (3): 337–342.
- Gutierrez, J., C. Jones, D. Strayer, O. Iribarne. 2003. Mollusks as ecosystems engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos*, **101**: 79–90.
- Makhutova, O. N., A. A. Protasov, M. I. Gladyshev, A. A. Sylaieva, N. N. Sushchik, [et al.]. 2013. Feeding spectra of bivalve mollusks Unio and Dreissena from Kanevskoe Reservoir, Ukraine: are they food competitors or not? *Zool. studies*, **52** (56): 1–10. www.zoologicalstudies.com/content/52/1/56.
- Malmqvist, B., S. Rundle. 2002. Threats to the running water ecosystems of the world. *Environ. Conserv.*, **29** (2): 134–153.
- Möbius, K. 1877. *Die Auster und Austernwirtschaft*. Verlag Hempel, Parey. Berlin, 1–127.
- Pavluk, T., A. bij de Vaate, H. Leslie. 2000. Development of an index of trophic completeness for benthic macroinvertebrate communities in flowing waters. *Hydrobiologia*, **427**: 135–141.
- Pligin, Yu. V. 2012. Realization of conceptual dualism in biocenology by example of zoobenthos of the lowland reservoir. *Hydrobiological Journal*, **48** (5): 3–18. DOI: 10.1615/HydrobJ.v48.i5.10
- Protasov, A. A. 2016. Biogeomes of hydrosphere and land as elements of the biosphere structure. *Ecology and noospherology*, **27** (1–2): 5–15.

Резюме

ПРОТАСОВ, О. О. Вид з точки зору біоценології. — Розглянуто деякі питання використання поняття «вид» в біоценології, гідробіології. Показано існування певних складнощів і неоднозначності у використанні цього поняття. Пропонується уточнити цілі і завдання виявлення видової структури біоценозів. На окремих прикладах показано, що екоморфи, ценоекоморфи є не менш важливими елементами біоценотичної системи і вимагають глибокого дослідження. Розглянуто питання про можливість і доцільність визначень «до виду» всіх членів біоценозу. Саме з видами пов'язують поняття екологічної ніші, однак існує поняття гільдії, яка об'єднує види за принципом конвергентної подібності трофічних, топічних чи інших преферендумів. Поширення отримали різні системи біоіндикації, в основі яких лежить принцип відповідності тієї чи іншої видової популяції певним умовам. В першу чергу мова йде про порушені умови, в тому числі і різними забрудненнями. Показано, що не тільки види, але і вищі таксони, які менш складно ідентифікувати, можуть використовуватися як біоіндикаторів тих чи інших умов.