

ЗАГАЛЬНА ГІДРОБІОЛОГІЯ

УДК (574.63:621.311.25)

О.О. ПРОТАСОВ, д. б. н., проф., пров. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: pr1717@ukr.net
ORCID 0000-0002-0204-2007

Й. УЗУНОВ, PhD, професор,
Інститут біорізноманіття та екосистемних досліджень Болгарської Академії наук
вул. Гагаріна, 2, 1113 Софія, Болгарія
e-mail: uzunesku@abv.bg

А.А. СИЛАЄВА, к. б. н., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: asylaieva-ihb@ukr.net
ORCID 0000-0001-9881-3824

Ю.Ф. ГРОМОВА, к. б. н., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: yulia.gromova@gmail.com
ORCID 0000-0003-4684-6864

І.О. МОРОЗОВСЬКА, к. б. н., мол. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: labtech-hb@ukr.net

Т.М. НОВОСЬОЛОВА, в. о. мол. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: t-novosolova@ukr.net
ORCID 0000-0002-9594-9846

ЕКОЛОГІЧНИЙ КОНТИНУУМ: ФУНДАМЕНТАЛЬНІ КОНЦЕПЦІЇ І ВИКОРИСТАННЯ У ПРИКЛАДНІЙ ГІДРОБІОЛОГІЇ

Стаття присвячена обговоренню понять континуальності та дискретності, що входять до числа основних не тільки у фундаментальній екології і гідробіології, а й у прикладних питаннях, зокрема при формуванні концепцій охорони середовища. Натепер концепція континуальності — дискретності в екології і гідробіології розширила свої межі. Континуум трактується не тільки як нерозривність, але і як відсутність відмінностей (нерозрізненість), подібність будь-яких точок в екологічному просторі — часі (континуум першого роду). Континуум другого роду — це

Ц и т у в а н н я: Протасов О.О., Узунов Й., Силаєва А.А., Громова Ю.Ф., Морозовська І.О., Новосьолова Т.М. Екологічний континуум: фундаментальні концепції і використання у прикладній гідробіології. *Гідробіол. журн.* 2022. Т. 58. № 3. С. 3—18.

ISSN 0375-8990. Гідробіологічний журнал. 2022. 58(3)

3

векторизована безперервність від одного стану, структури системи до іншого. Такого роду континуальність є основою концепції річкового континууму — широко вживаної концепції у гідробіології. Модель річкового континууму може розглядатися як приклад «узагальненого образу» типів екосистем, біогеомів. У прикладній гідробіології, зокрема в положеннях Водної рамкової директиви поняття екологічного континууму виступає як одне з ключових, це є забезпечення для гідробіонтів безперешкодного отримання необхідних життєвих ресурсів (як у просторі, так і в часі). Розглянуто деякі специфічні варіанти порушення екологічного континууму, пов'язані як з природними, так і з антропогенними факторами.

Ключові слова: континуальність, дискретність, екологічний континуум, концепція річкового континууму, екосистема, охорона водних екосистем, Водна рамкова директива.

Поняття континууму розглядається в екології як одне з ключових [15], оскільки саме на основі цієї концепції будуються основні уявлення про просторово-часову організацію як біотичних, так і біокосних живих систем — від угруповань до живого покриву Землі та біосфери в цілому. Концепції континуальності і дискретності, перервності — безперервності, маючи відношення до найголовніших, фундаментальних понять про пізнання навколишнього світу, водночас мають відношення і до окремих питань дослідження угруповань, екосистем, біотичних взаємин, а також до проблеми біоіндикації середовища [9, 39].

Поняття континуальності і дискретності за умови застосування діалектичного підходу пов'язані таким чином, що у природі не існує як абсолютного континууму, так і абсолютно дискретних, відокремлених матеріальних об'єктів чи явищ. Співвідношення континуальності та дискретності, як слушно зазначав О.І. Кафанов [9], багато в чому залежить від вибору масштабів дослідження. Крім того, необхідно враховувати фрактальну природу багатьох явищ у розподілі елементів живого покриву Землі, структури біосфери. Отже, ці принципи повинні враховуватися також і у прикладних роботах, зокрема, пов'язаних з оцінкою екологічного стану тих чи інших природних або природно-антропогенних об'єктів.

Природні комплекси побудовані континуально, на основі поступових переходів, тому що будь-який розрив може розглядатись як «екологічний вакуум»: однієї системи вже немає, іншої ще немає. Один із принципів організації біосфери В.І. Вернадського — принцип всюдності життя — побудований на концепції «розтікання живої речовини», саме континуальні структури підтримують біогенну міграцію атомів [2]. Переходами, градієнтними структурами пов'язані цілком реальні, квазістабільні цілісні біотичні та біокосні утворення — угруповання, екосистеми, біогеоми. У гідробіології широкого поширення набула концепція річкового континууму [40], цінність якої полягає не так у вдалому застосуванні загальноекологічних положень до окремих питань потамології, як у тому, що вона створює основу для узагальненого погляду на «типові конструкції» екосистем. Принцип континуальності покладено в основу ідеї природоохоронних екомереж [28], завдання збереження екологічного

континууму постає як одна з ключових у Водній рамковій директиві ЄС (ВРД) [31].

Мета даної роботи: розглянути застосування концепції континуальності — дискретності до фундаментальних та прикладних розділів гідробіології.

Фундаментальні аспекти концепції континуальності — дискретності

Континуальність та дискретність розглядаються як безперервність і перервність, це одна з основних філософських категорій. Діалектика континуальності — дискретності дає можливість розуміння ключових особливостей матеріальних об'єктів та явищ [23]. Рух представляється як єдність перервності і безперервності положення тіл у просторі та часі, змін їх стану. Сутність безперервності чи континууму полягає в тому, що предмет, явище не має «розривів» властивостей і якості. Безперервності протистоїть дискретність: бути дискретним означає бути відокремленим, поза предметом чи явищем перебувають елементи середовища. Спрощено можна сказати, що у просторі — часі предмет залишається значною мірою «сам собою» [38]. Тут слід зазначити, що залишаючись «сама собою», система може змінювати свою структуру. В цьому випадку безперервність можна представити як континуум градієнтної природи. Умовно проведена вісь континууму безперервна між умовними полюсами, на яких розташовані істотно різні предмети чи явища. Таким чином, поняття континууму втрачає свою однозначність. Можна говорити про континууми різного роду.

Отже континуумом *першого роду*, можна назвати континуум нерозрізненості, міра такої нерозрізненості завжди залежить від умов спостереження та самого спостерігача. Прикладом його може бути матриця розрахунку подібності між деякою кількістю об'єктів за тими чи іншими ознаками (наприклад, подібність угруповань організмів за їх таксономічним складом). Якщо значення коефіцієнта подібності при попарному порівнянні перевищують обраний нами рівень (чи дорівнює 100 %), ми говоримо про повний континуум. В іншому випадку ми виділяємо, відокремлюємо різні (умовно дискретні) за складом угруповання організмів.

Градієнтний континуум або континуум *другого роду* може бути кількісним і якісним. Континуально змінюються кількісні, як наприклад температура, чи освітленість — з глибиною, чи якісні — як зміни кольорів у світловому спектрі. Річковий потік та його населення в області креналі і в області потамалі відрізняється різночудно, якісно це зовсім різні по структурі угруповання та біотопічні комплекси, проте ми не можемо не приймати континуальності всієї системи потоку, річки. Онтогенетичні стадії організму континуально переходять одна в іншу, організм зберігає свою індивідуальність, проте як якісно, так і кількісно відмінності між екоморфними та фізіологічними станами цього організму надзвичайно великі.

Концепція континуальності — дискретності та системний підхід

Природні об'єкти різної природи мають певну структуру, яка ґрунтується на взаємозв'язках між елементами, вони розглядаються як дискретні відносно усєї системи. Будь яка система будується на основі континуальності та дискретності. Приймаючи, що екосистема двокомпонентна (біотоп та його населення), ми можемо вважати, що кожен із елементів може мати різне відношення до дискретності та континуальності. Біотоп може зберігати свої властивості і за межами контакту з даним біоценозом. Наприклад, біоценози епі- та гіполімніону можуть істотно відрізнятися, розглядатися як дискретності. Різні тут і топічні характеристики, тим не менш, пелагіаль є єдиною системою, континуальною за ознаками більш загальними, ніж ті, що використовуються для опису особливостей умов епі- та гіполімніону.

Екосистема має структурно-функціональну цілісність, проте побудована на основі дискретних елементів (хоча дискретність багатьох умовна). Континуальність рослинності на суші приймається майже як постулат при вирішенні питання про просторову структуру живого покриву, особливо школою континуалістів [12, 13]. Проте, практичне використання методів вивчення малюнка ландшафту [3], методів дистанційного зондування Землі [29] дозволяють виділяти певні дискретності з різним складом елементів ландшафту, зокрема рослинністю.

Концепція континуальності — дискретності та поняття цілісності

Поняття цілісності впливає із самого поняття системи. Ціле має властивості, яких немає у частин [25]. Цілісність є передумовою функціональної самодостатності системи. Відповідно до А.О. Малиновського [11], цілісність — це окремий випадок упорядкованості, цілісність визначається більшою силою зв'язків всередині системи, ніж зв'язків між системою та середовищем. Таким чином, цілісність має пряме відношення до дискретності, тоді як підвищення сили зовнішніх зв'язків призводить до ослаблення цілісності, прагнення до континууму. Досить очевидним прикладом цілісності є організм. Однак і ця «цілісність» виступає лише окремим випадком у різноманітті проявів життя. Наприклад, у масштабах всієї біосфери існує передача генетичної інформації між різними організмами [10]. Важко сказати, скільки витрачається енергії в біосфері для підтримки існування дискретних структур (наприклад, видових популяцій) при дуже значних можливостях зростання континуальності, своєрідному «тиску» континуалізації. У той самий час, слід, мабуть вважати, що у живих і біокосних системах існують потужні механізми підтримки і континуальності також. Так, у сукцесійному ряду вже на ранніх стадіях сукцесії можуть бути закладені елементи термінальних, клімаксових угруповань. Однак зовнішні впливи можуть порушувати цей континуум, фрагментувати сукцесію. Проте при знятті такого впливу екосисте-

ма, як правило, відновлює сукцесійний континуум. Уявлення про цілісність організму були, очевидно, основними у формуванні так званої організмичної концепції в екології, тобто розгляду біоценозу як функціонального аналога організму [27]. Порівняння організму з водоймою в термінах їхніх об'єму та площі поверхні [24] призводить до висновку, що закономірності обміну речовиною з навколишнім середовищем є подібними для живих, косних та біокосних систем. Проведення аналогій має різні рівні. І озеро чимось подібне до організму, а біосфера — до екосистеми. Щоб уникнути некоректних аналогій, слід, мабуть, звернути увагу на фрактальність складних систем. Біосфера є системою, якій властива фрактальна структура, вона побудована з функціонально подібних елементів. Принципово невірно називати її «найбільшою екосистемою» [18, 21]. На відміну від геометрії, яка має справу з формою, самоподібністю, яка може бути вимірена кількісно, в екології та біосферології йдеться про якісну, функціональну фрактальність: більші системи включають в себе менші, які функціонально подібні (але, не ідентичні). Екосистеми подібні до біосфери через те, що в цих біокосних системах відбувається трансформація сонячної енергії, вони існують довго, є системами, що самопідтримуються за рахунок циклічних процесів трансформації речовин. У аспекті, що нас цікавить, можна зробити висновок, що континуум біосфери складається з екосистемних дискретностей, надійність всієї системи визначається властивістю функціональної подібності фрактальних частин.

Своєрідне трактування цілісності зустрічається у дослідженнях з оцінки якості середовища. Біологічна цілісність (biological integrity) розглядається як показник здоров'я екосистем [19]. Ця концепція припускає, що антропогенні впливи порушують властиву природним екосистемам цілісність структурно-функціональної організації. З неї випливає висновок про те, що чим ближче екосистема за своєю структурою до техноекосистеми [22], тим більше необхідно енергетичних витрат на підтримку не те що її «здоров'я», а й самого існування. Однак, питання про те, чи завжди елементи техногенного біотопу порушують цілісність, призводячи до деградації, або, навпаки, підвищують біотопічну, а за цим і біотичну різноманітність, потребує ретельного дослідження.

Концепція континуальності — дискретності в біоценології

Питання про континуальність та дискретність в науці про біоценози виходить за рамки методології виявлення меж між угрупованнями. Воно стосується, швидше самої природи біоценозів, їх структурно-функціональної організації. Як відомо, поняття біоценозу було запроваджено К. Мьобіусом [32] при аналізі даних щодо структури поселень устриць. Такі біоценози в перифіталі побудовані на основі трофічного і топічного домінування видів і форм з добре вираженою здатністю до едифікації, вони можуть бути названі біоценозами консортивного типу. Їх дискретність у просторі добре фіксується спостерігачем, вони мають виражену поясну структуру за глибиною [8]. З іншого боку, багато бентосних угруповань, як і планктонних, мають інший габітус і структуру, інший ха-

рактир біотоп-популяційних відносин. Значна кількість, іноді і переважна частина, організмів бентосних угруповань перебувають у ґрунті. У бентосні угруповання мають властивості континуальності, за відсутності, як правило, виражених меж [33]. На підставі цього склалося уявлення про угруповання, як про «статистичні одиниці», більш-менш регулярно повторюваних груп гідробіонтів, що зустрічаються спільно, внаслідок того, що вони досить подібно реагують на комплекс умов середовища [14]. Справа, однак, не в подібних преференціях, діапазоні толерантності до тих чи інших факторів (що природно, оскільки організми з кардинально різними вимогами до середовища навряд чи могли б співіснувати), а в тому, що «мьобіусівські» біоценози тяжіють до дискретності, консортивної пов'язані із центральним видом-едифікатором. Угруповання «петерсенівські», навпаки, побудовані на слабких взаємодіях, з переважанням зв'язків, що визначаються факторами середовища, та меншою мірою — біотичними відносинами. Межі їх не виражені, спостерігається континуальний перехід одних в інші.

Умовами середовища існування, характером біотопів пояснюють, як правило, існування ценотичного континууму: «континуум утворюється при плавності градієнта середовища та неповним збігом толерантності різних видів», стверджує І.В. Бурковський (с. 67) [1]. Але, як було показано на екологічних комп'ютерних моделях [7], навіть при слабких біотичних взаємодіях, причому в однорідному середовищі, формуються стійкі межі між модельними групами. Біоценозам властива різноманітність структури. І вони мають розглядатися не в рамках оцінки «або — або», а у певному градієнті. Було запропоновано поняття МР (Мьобіус — Петерсенівського) градієнта [16, 17]. На М-полюсі цього умовного градієнта знаходяться угруповання консортивного типу, на протилежному полюсі — угруповання зі значним впливом факторів середовища на організацію структури, слабкими біоценотичними відносинами.

Концепція екологічного континууму у ВРД та контроль якості середовища

Одним із важливих положень ВРД ЄС є принцип екологічного континууму [31]. Можна сказати, що це один з небагатьох прикладів практичного використання поняття континууму, у даному випадку — в природоохоронній галузі.

Визначення екологічного континууму в самій ВРД не дано, хоча у Додатку V, пункт 1.2.5 наводиться розуміння максимального екологічного потенціалу, який може бути, якщо гідроморфологічні умови після прийняття всіх запобіжних заходів відповідають забезпеченню найкращого наближення до **екологічного континууму**, зокрема щодо міграції фауни та наявності відповідних територій для розмноження та кладки ікри. Легко бачити, що в цьому випадку поняття континууму стосується лише гідроморфологічних умов для забезпечення максимального екологічного потенціалу штучних та модифікованих водних об'єктів. Проте у Посібнику № 37 [31] (пункт 4, стор. 10) наводиться більш певна дефініція еко-

логічного континууму, а саме: «Екологічний континуум має відношення до трансформації та доступності енергії, пересування речовини та живих організмів у водних екосистемах. Досягнення екологічного континууму означає, що місцепроживання, специфічні для організмів, взаємопов'язані в часі і в просторі так, щоб види могли здійснювати свої життєві цикли в популяціях, що самопідтримуються». Набір заходів щодо забезпечення максимального та/або доброго екологічного потенціалу можна знайти на спеціальному сайті за адресою: https://ec.europa.eu/environment/water/water-framework/facts_figures/guidance_docs_en.htm.

Таким чином, екологічний континуум включає як просторові, так і часові аспекти. Це поняття має відношення насамперед до сильно змінених людиною або штучних водних об'єктів. Для них ставляться водогосподарські та природоохоронні цілі досягнення максимального екологічного потенціалу, який, у свою чергу, вимагає «якнайбільшого наближення до екологічного континууму». Перешкода до вільного переміщення сприймається як передумова негативної оцінки екологічного стану водного об'єкта. Наприклад, створення гребель призводить до фрагментації цілісної річкової екосистеми, не лише змінює загальну біотопічну структуру, але створює фізично нездоланну перешкоду. Часовий аспект збереження континууму передбачає наявність можливостей для гідробіонтів знаходити необхідні, бажані біотопи в будь-який період часу, в той чи інший період онтогенезу, для здійснення тих чи інших функцій. Наприклад, неприпустиме скидання води з водосховищ та осушення нерестовищ у відповідний період розмноження, риbam мають бути однаково доступні різноманітні ділянки, де вони харчуються, розмножуються і де зимують.

У документах ВРД поняття екологічного континууму пов'язують здебільшого з антропогенними гідроморфологічними змінами, проте сама ідея набагато ширша. По суті, система екологічних мереж, збереження хоча б мінімальних елементів природного ландшафту, придатних місцепроживань, які пов'язують між собою природні території, що охороняються, покладена в основу концепції охорони біорізноманіття і природи в Європі [28]. Континуальність середовища, зокрема і підтримувана штучно, сприймається як основа природоохоронної стратегії.

Вимоги підтримки просторового та часового екологічного континууму мають під собою екологічні підстави, проте є певна неоднозначність практичного втілення принципів. Ставки та водосховища на річці при будівництві дамб та гребель, безумовно, переривають континуум логічної екосистеми, проте сприяють суттєвому підвищенню таксономічного багатства всієї системи, регіонального різноманіття [30].

Крім того, слід звернути увагу на чимале різноманіття факторів порушення континууму, які не завжди пов'язані з антропогенними змінами гідроморфологічних характеристик. Так, останніми роками істотним фактором гідроморфологічних змін у малих річках стали бобри (*Castor fiber* Linnaeus) та їхня будівельна діяльність. Дослідження малої річки в районі Рибинського водосховища [26] показали, що боброві греблі мо-

жуть перетворити річку на майже безперервний каскад ставків, підтоплення від гребель може простягатися вгору за течією на відстань понад 1 км.

На прикладі малої річки Гнилий Ріг (опис річки див. [4, 20]), на якій було створено каскад з трьох ставків, виявлено відмінності в угрупованнях фіто- та зоопланктону лотичних і лентичних ділянок.

Щодо фітопланктону, дослідження р. Гнилий Ріг показали стабільне збільшення таксономічного багатства та рясності на лентичних ділянках (ставки) порівняно із лотичними (табл. 1). В той же час склад фітопланктону кожного із ставків мав певну оригінальність — у різні роки значення подібності коливалось в межах 0,05—0,29 (за індексом Серенсена). Значний вплив ставків на ділянки річки, що розташовані нижче за течією простежувався поблизу греблі: в різні роки загальний склад фітопланктону та склад домінуючих комплексів обох ділянок мали подібність >0,5. Але вже на відстані 200 м подібність складу не досягала значущих величин. Також відбувалася зміна домінуючих видів. Найчастіше до складу домінантних комплексів ставків та розташованих нижче ділянок річки входили: у верхньому ставку зелені водорості, серед яких найбільших показників досягали *Tetradesmus incrassatulus* (Bohlin) M.J.Wynne та *Mucidosphaerium pulchellum* (H.C.Wood) C.Bock, Proschold & Krienitz. У середньому ставку в різні періоди переважали представники різних відділів, але рівня монодомінування досягали *Neotessella lapponica* (Skuja) B.Y. Jo, J.I. Kim, W. Shin, P. Škaloud & P.A. Siver (Ochrophyta) та *Trichormus variabilis* (Kützing ex Bornet & Flahault) Komárek & Anagnostidis (Cyanobacteria). У нижньому ставку стабільно, за виключенням жовтня 2016 р., до складу домінантних комплексів входили криптофітові *Rhodomonas pusilla* (H. Bachmann) Javornicky та *Cryptomonas* sp.

Таксономічне багатство зоопланктону (літньо-осінні періоди 2009—2021 рр.) р. Гнилий Ріг в цілому було близьким, а подібність складу — ви-

Таблиця 1

Значення показників фіто- і зоопланктону на лентичних та лотичних ділянках р. Гнилий Ріг в літньо-осінній період 2009—2021 рр.

Показники	Річкові ділянки	Ставки
Фітопланктон		
Кількість НІТ* в пробі	10,9±1,6	15,5±2,1
Чисельність, млн. кл/дм ³	7,52±4,85	26,61±15,23
Біомаса, мг/дм ³	1,45±0,55	3,63±1,39
Зоопланктон		
Кількість НІТ в пробі	18,70±1,47	27,00±2,75
Чисельність, тис. екз/м ³	91,59±32,63	289,34±127,22
Біомаса, г/м ³	4,71±4,08	1,55±0,82

* Тут і далі НІТ — нижчий ідентифікований таксон.

сокою (0,82 за індексом Серенсена), у ставках відмічено 86, на ділянках русла — 88 НІТ. Однак, кількість НІТ зоопланктону в окремих пробах зі ставків (18—48) перевищувала таку на руслових ділянках (5—29) (див. табл. 1). До комплексу домінуючих таксонів ставків часто входили особини ювенільних стадій копепод, а також в різні періоди — *Thermocyclops oithonoides* (Sars), *Daphnia longispina* (O.F. Müll.), *Asplanchna priodonta* Gosse, *Bosmina longirostris* (O.F. Müll.), *Keratella quadrata* (Müll.) та ін. На ділянках русла безпосередньо нижче ставків у зоопланктоні також часто переважали особини ювенільних стадій копепод, однак до них, як правило, додавались види, асоційовані з заростями водних рослин — *Simoccephalus vetulus* (O.F. Müll.), *Alonella nana* (Baird), *Chydorus sphaericus* (O.F. Müll.), *Sida crystallina* (O.F. Müll.), *Eucyclops serrulatus* (Fischer) та *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müll.) [4]. Заростеві форми кладоцер (*S. mucronata*, *S. vetulus*) переважали також на верхній незарегульованій ділянці русла, однак у 2021 р., коли на цій ділянці посилювалось будівництво гребель, пов'язане з життєдіяльністю бобрів, переважала *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Müller), яка мешкає як серед заростей, так і в пелагіалі.

Динаміка кількісного розвитку зоопланктону при переході від лентичних до лотичних умов не мала чіткої закономірності. В середньому чисельність зоопланктону у ставках була вище, ніж на річкових ділянках за рахунок більшого розвитку коловерток та молоді циклопів. Навпаки, біомаса зоопланктону в середньому була вище на ділянках річки, де часто розвивались великі заростеві форми кладоцер (див. табл. 1).

Дуже цікавим прикладом «бар'єру», що порушує континуум в річковій екосистемі, може бути поселення великих молюсків-фільтраторів, як це спостерігалось у р. Гнилий Ріг [37]. Тут у 2012—2015 рр. на природній ділянці річки в нижче за течією від місця локалізації скупчення перлівниць відмічалось пригнічення розвитку фітопланктону порівняно із ділянками вище та значно нижче за течією [20]. Фільтраційна активність молюсків всієї конгрегації складала до 29 м³/м²·добу. У цих умовах біомаса зоопланктону знижувалась у 2,3 раза, фітопланктону — майже на два порядки. Відмічались також зміни таксономічного складу угруповань планктону.

Як приклад своєрідного, такого, що не має відношення до гідроморфологічних характеристик, бар'єру, можна привести ділянку річки у районі скиду підігрітих вод атомної електростанції. У р. Стир у зоні впливу підігрітих скидних вод Рівненської АЕС (РАЕС) саме температурний фактор був причиною зміни якісних і кількісних показників зообентосу, вихід скидних вод став бар'єром та фактором розриву екологічного континуума.

Температура у річці вище скиду складала у середньому 19,2 °С, у точці скиду 34 °С (правий берег), а в 30 м нижче за течією на правому березі — 26,2 °С, на лівому березі — 19,5 °С. Практично для всіх ділянок річки характерна досить висока швидкість течії (0,4—0,6 м/с).

Показники таксономічного багатства, різноманіття були досить відмінними вище і нижче зони скиду. Вище і нижче скиду (ст. 1, 2, 6; табл. 2)

досить значним таксономічним багатством характеризувались личинки комах (Trichoptera, Ephemeroptera, Coleoptera, Diptera). На ст. 1 достатньо високу загальну біомасу визначали двостулкові молюски род. *Cycladidae* (52,3 % загальної). Нижче за течією *Cycladidae*, а також червононогі молюски *Lithoglyphus naticoides* Z. Pfeiff. були знайдені лише на ст. 6 (7 км нижче скиду), частка молюсків в загальній біомасі тут склала 72,4 %.

На правобережній ділянці, що безпосередньо зазнає дії підігрітих скидних вод (ст. 3), структурні показники зообентосу знижувались до мінімальних значень, а єдиними представниками макробезхребетних були ювенільні *Tubificidae*. Наші дослідження показують, що *Limnodrilus claredeanus* Ratzel і *L. hoffmaisteri* є видами, витривалими до високої температури, тому знаходження ювенільних *Tubificidae* цілком зрозуміле. А от домінування олігохети *Propappus volki* Michaelsen на ст. 4 (чисельність якої тут була найвищою серед угруповань на всіх прибережних ділянках) було досить неочікуваним.

Сукцесія як континуум

Вище було зазначено, що в часовому аспекті екологічний континуум можна розглядати з точки зору доступності для гідробіонтів різних біотопів у різні періоди часу. Однак є ще один аспект, в якому може бути розглянута концепція екологічної континуальності — дискретності. Йдеться про сукцесію, вона являє собою складний континуум у часі.

Таблиця 2
Характеристики зообентосу р. Стир на ділянці впливу РАЕС

Станції	N_{SP}	N_{GR}	Індекс Шеннона			N	B	BS
			$H_{такс}$	HN	HB			
Ст. 1, вище скиду, правий берег	24	9	2,72	3,62	1,86	4700	61,24	29,21
Ст. 2, вище скиду, лівий берег	21	8	2,65	3,25	2,34	6600	11,98	11,98
Ст. 3, скид підігрітих вод, правий берег	1	1	0	0	0	1300	0,46	0,46
Ст. 4, 30 м нижче скиду, правий берег	2	2	1	0,05	0,17	11700	0,37	0,37
Ст. 5, 30 м нижчі скиду, лівий берег	11	4	1,69	2,18	1,72	2300	0,89	0,89
Ст. 6, 7 км нижче скиду, правий берег	26	12	2,92	3,43	1,85	20400	32,74	9,04

П р и м і т к а. N_{SP} — кількість видів; N_{GR} — кількість таксономічних груп; $H_{такс}$ — різноманіття таксонів у групах, біт/таксон; HN — різноманіття за чисельністю, біт/екз.; HB — різноманіття за біомасою, біт/г; N — загальна чисельність зообентосу, екз/м²; B — загальна біомаса зообентосу, г/м²; BS — біомаса «м'якого» зообентосу, г/м².

Сукцесія — це континуальний ряд станів екосистеми, однією з властивостей якого є досягнення досить передбачуваної в певних умовах термінальної стадії — клімаксу [15]. Таким чином, вже на початкових стадіях сукцесії можуть бути закладені передумови формування термінальних стадій. Однак «прогнозований» континуальний сукцесійний процес може бути перерваний різними чинниками.

Можна навести деякі приклади. Дослідження перифітону за допомогою експериментальних субстратів показали, що сукцесійний процес треба розглядати як континуальну послідовність змін угруповань або суттєвих змін у їхній структурі. В даному випадку може бути запропоновано принаймні дві моделі сукцесій. У першій можна спостерігати як піонерне угруповання, поступово розвиваючись та збагачуючись іншими ценопопуляціями, виступає також і як термінальна стадія сукцесії, зберігається той самий домінант. У другій моделі відбуваються поступальні зміни угруповань, добре простежується зміна домінантів. Тут термінальна стадія, залежно як від зовнішніх причин, так і від біотичних взаємин, може бути різною, включаючи і «повернення» первинного угруповання, з первинно домінуючою популяцією. Таким чином, у першій моделі спостерігається континуум при певній єдності якісних властивостей, але за суттєвих змін кількісних показників; у другій моделі ми маємо переривання континуума, континуальність самої сукцесії підтримується безперервним рядом якісних змін.

Прикладом першої моделі сукцесійного континууму може бути формування перифітону на експериментальних субстратах, а саме — угруповань дрейсени на Київському водосховищі [35]. Дослідження показали, що перебіг сукцесії відбувається таким чином, що досить швидко формується угруповання дрейсенід (з домінуванням *Dreissena polymorpha* Pallas) з відносно невеликою біомасою (102,4 г/м² при експозиції 83 доби), яке поступово розвивається до осені та досягає біомаси понад 4000 г/м². Таким чином, протягом усього сукцесійного процесу зберігається єдине угруповання, яке може існувати далі тривалий час (рис. 1, а).

В іншому випадку, дослідження на Канівському водосховищі показали, що сукцесія на експериментальних субстратах у різні роки йшла як за першою, так і за другою моделлю. У 2014 р. було відмічено, як сукцесію з домінуванням дрейсени було перервано (розрив сукцесійного континууму) розвитком мохуватки *Plumatella fungosa* Pallas, біомаса якої досягала понад 1000 г/м², і при експозиції 94 доби угруповання формувалось при домінуванні колоній мохуватки. Після відмирання її колоній, наприкінці серпня — на початку вересня, на субстратах відновлювалась сукцесія угруповань дрейсенід двох видів за домінування *D. polymorpha* (рис. 1, б). Слід відмітити, що дослідження перифітону в Канівському водосховищі наприкінці 1970-х років показали [16], що значний розвиток колоній мохуваток був пов'язаний з високими температурами в районі скиду підігрітих вод Трипільської ТЕС. Вірогідно, що розвиток мохуваток в перифітоні Канівського водосховища у 2010-х роках був пов'язаний з загальним підвищенням температури у водосховищі, за рахунок кліматич-

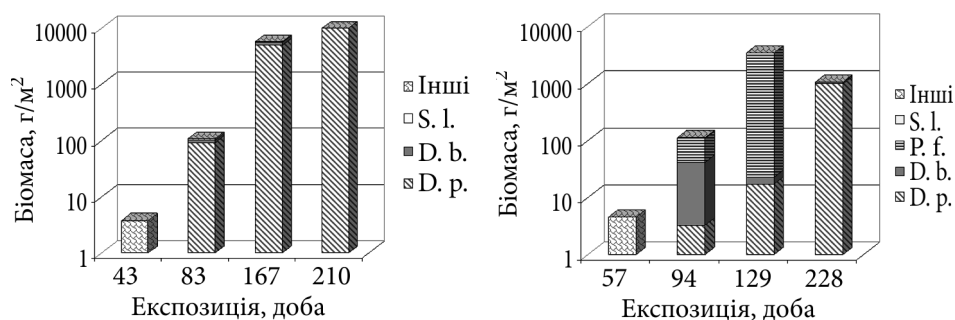


Рис. 1. Динаміка зміни угруповань перифітону у часі: а — Київське водосховище; б — Канівське водосховище; S. l. — *Spongilla lacustris* L.; P. f. — *Plumatella fungosa* Pallas; D. b. — *Dreissena bugensis* Andr; D. p. — *Dreissena polymorpha* Pallas; інші — Hydra, Oligochaeta, Chironimidae, Trichoptera, Gammaridae

них умов та підвищенням трофності. Дослідження у водоймі-охолоджувачі Хмельницької АЕС показали [22], що подібний процес переривання сукцесійного континууму в перифітоні (також угруповання *D. polymorpha*) відбувався за рахунок розвитку інвазивного виду губок *Eunapius carteri* (Bowerbank).

Сукцесійний континуум може бути перерваний за рахунок чинників різної природи. Так, за період досліджень в екосистемі водойми-охолоджувача Хмельницької АЕС спостерігалось явище контуризації, пов'язане із вселенням та масовим розвитком потужного фільтратора — дрейсени [22, 36]. Найбільш суттєві наслідки контуризації було зазначено у фітопланктоні: відбулось значне збіднення складу та зниження рясності. Протягом трьох років зі складу послідовно випадали: у 2006 р. — представники Cryptophyta, у 2007 р. — Ochrophyta та Miozoa, у 2008 р. — Charophyta та Cyanobacteria. На початку осені 2008 р. у фітопланктоні налічувалось дев'ять НІТ водоростей із трьох відділів, з домінуванням діатомових. З 2009 р. на фоні все ще невисокого багатства (30 НІТ) почалось відновлення видового спектру. У 2012 р. склад фітопланктону на рівні відділів повністю відновився (рис. 2). Слід зазначити, що відновлення таксономічного складу фітопланктону відбувалось цілком дзеркально відносно його скорочення. Таким чином, розглядаючи сукцесію як континуальний процес, з певною відносною стабілізацією складу та показників рясності, можемо вважати, що біотичний чинник, а саме — розвиток фільтраторів та загалом процеси контуризації, слід розглядати як своєрідний чинник порушення континууму.

Поняття континууму як узагальненого «портрета» екосистем та їхніх типів

Поняття континууму в гідробиології набуло дещо специфічного трактування після того, як було запропоновано концепцію річкового континууму (КРК) [40]. Підхід, закладений в основу КРК, заснований на пошуках закономірностей формування характерних градієнтів як біотичної,

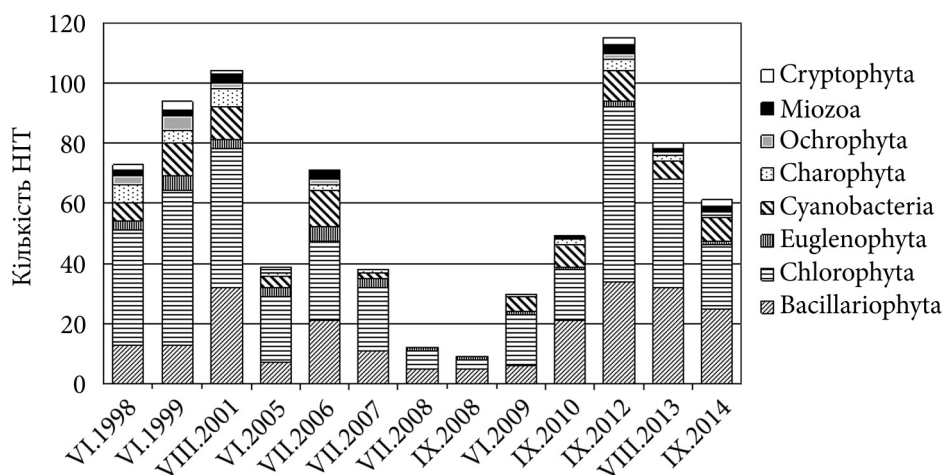


Рис. 2. Динаміка складу фітопланктону водойми-охолоджувача Хмельницької АЕС у 1998—2014 рр.

так і абіотичної природи, в даному випадку — в лотичних умовах. Суть КРК полягає в тому, що водоток сприймається як ряд характерних ділянок, що закономірно змінюють одна одну, на яких угруповання гідробіонтів характеризуються певним складом та особливостями продукційно-деструкційних процесів. Цей підхід до лотичної системи як такий був сприйнятий гідробіологами як дуже конструктивний. Ще у 1930-ті—1940-ві роки В.І. Жадін [5, 6] розглядав річкову систему як екологічну цілісність. Наприкінці 1940-х років він запропонував модель трансформацій біоценозів річкового бентосу в умовах зміни лотичних умов на лентичні, що було пов'язано з прогнозуванням екології створюваних водосховищ [6].

При всьому різноманітті деталей лотичних екосистем їхня градієнтна структура є принципово єдиною. Також, видається, що цілком логічним є перехід від континуальної моделі лотичних систем до лентичних [34]. Якщо річковий континуум у першому наближенні одномірний, лінійний, то озерний континуум — радіальний, з урахуванням глибини — тривимірний, являє собою n -кількість радіальних перерізів водойми від берега крізь літораль до профундалі. Для цих двох континуумів по-різному організовано екологічний час — простір: для лотичних систем час більш циклічний, ніж поступальний, періодично повторюються подібні процеси та стани, наприклад водопілля та повені. Для лентичних, навпаки, переважають поступальні процеси. Ключові процеси, такі як акумуляція седиментів, є незворотними. Не виключено, що слід виявити особливості континуальної структури таких антропогенних екосистем (техноекосистем), як водосховища.

Висновки

Континуальність та дискретність в екології не можуть розглядатись однозначно, лише як безперервність і перервність. Тут має місце своє

розмаїття: континуум як нерозрізненість частин, умовних чи реальних (континуум першого роду), та континуум другого роду як векторизована зміна станів (як у просторі, так і у часі) систем. Континуум другого роду в гідробіології розглядається, зокрема, у концепції річкового континууму, на основі чого для кожного типу екосистем може бути створена «узагальнена модель», що відображає характерні градієнти змін їхніх властивостей. Екологічний континуум є однією з ключових концепцій природоохоронної екології в цілому та гідробіології, зокрема. При цьому створення континуальних умов може мати неоднозначні результати, що робить різнобічну проблему дослідження екологічного континууму надзвичайно важливою.

Список використаної літератури

1. Бурковский И.В. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. Москва : Т-во. науч. изданий КМК, 2006. 285 с.
2. Вернадский В.И. Живое вещество. Москва : Наука, 1978. 358 с.
3. Викторов А.С. Рисунок ландшафта. Москва : Мысль, 1986. 178 с.
4. Громова Ю.Ф. Зоопланктон трансформованої малої річки Прип'ятського Полісся. VIII з'їзд Гідроекол. тов-ва України : тези доп. (6—8 лист. 2019, Київ). Київ, 2019. С. 24—27.
5. Жадин В.И. Фауна рек и водохранилищ. Москва, Ленинград : Изд-во АН СССР, 1940. 992 с.
6. Жадин В.И. Донная фауна Волги от Свяги до Жигулей и ее возможные изменения. *Сб. работ по проблеме реконструкции фауны Волги* : Тр. ЗИН АН СССР. 1948. Т. 8, № 3. С. 413—466.
7. Жирков И.А. Жизнь на дне. Био-география и био-экология бентоса. Москва : Т-во науч. изданий КМК, 2010. 454 с.
8. Звягинцев А.Ю. Морское обрастание в северо-западной части Тихого океана. Владивосток : Дальнаука, 2005. 432 с.
9. Кафанов А.И. Континуальность и дискретность геомериды: биомический и биотический аспекты. *Журн. общ. биол.* 2004. Т. 56, № 6. С. 486—512.
10. Кордюм В.А. Информационные потоки в биосфере и не только. Киев : Академперіодика, 2016. 200 с.
11. Малиновский А.А. Основные понятия и определения теории систем (в связи с приложением теории систем к биологии). *Системные исследования. Ежегодник.* Москва : Наука, 1980. С. 78—90.
12. Миркин В.М. О растительных континуумах. *Журн. общ. биологии.* 1990. Т. 51, № 3. С. 316—326.
13. Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. *Учебник.* Москва: Логос, 2001. 264 с.
14. 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. Москва : Наука, 1977. с. 5—13
15. Одум Ю. Основы экологии. Москва : Мир, 1975. 740 с.
16. Протасов А.А. Пресноводный перифитон. Киев : Наук. думка, 1994. 307 с.
17. Протасов А.А. Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии. Киев : Академперіодика, 2011. 704 с.
18. Рижинашвили А.Л. Развитие экосистемных представлений в экологии и продукционные аспекты исследования биосферы. *Историко-биологические исследования.* 2021. Т. 13, № 1. С.133—158. doi 10.24411/2076-8176-2021-11007
19. Семенченко В.П., Разлуцкий В.И. Экологическое качество поверхностных вод. Минск : Бел. Навука, 2010. 329 с.

20. Силаева А.А., Протасов А.А., Новоселова Т.Н., Громова Ю.Ф. Влияние фильтративной активности Unionidae на планктонную подсистему малой реки. *Наук. Вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біологія*. 2016. Вип. 41. С. 44—47.
21. Соколов Б.С. Биосфера как биогеомериды и ее биотоп. *Биосфера. Междисциплинарный науч. и прикладн. журнал*. 2009. Т. 1, № 1. С. 1—5.
22. Техно-экосистема АЭС. Гидробиология, абиотические факторы, экологические оценки / под ред. А.А. Протасова. Киев, 2011. 234 с.
23. Философский словарь / под ред. М.М. Розенталя. Москва : Изд-во полит. литературы. 1972. 496 с.
24. Хайлов К.М. Что такое жизнь на земле? Одесса : Друк. 2001. 238 с.
25. Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном развитии. Избранные труды. Москва : Наука, 1982. 383 с.
26. Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды / под ред. А.В. Крылова, А.А. Боброва. Москва : Тов-во науч. изд. КМК, 2007. 372 с.
27. Clements F.E. Plant succession: analysis of the development of vegetation. Washington : Publ. Carnegie Inst., 1916. N 242. 512 p.
28. Communication from the commission to the European Parliament, the council, the european economic and social Committee and the Committee of the regions. Bringing nature back into our lives. EU Biodiversity Strategy for 2030. EUROPEAN COMMISSION. Brussels, 20.5.2020.COM (2020). 380 final. <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/?qid=1590574123338&uri=CELEX:52020DC0380> (дата звернення 05.04.2022)
29. Dovgyi S.O., Lialko V.I., Babichuk S.M et al. Fundamentals of remote sensing: history and practice: guidance manual. Kyiv : Institute of Gifted Child of the NAPS of Ukraine. 2019. 316 p.
30. Dubrovsky Y. Features of quasi-natural ecosystems and their role in the conservation of biodiversity. *Ecology and Evolutionary Biology*. 2018. Vol. 3, N 4. P. 27—32. doi: 10.11648/j.eeb.20180304.11
31. Guidance Document N 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 звернення 23.12.2020)
32. Möbius K. Die Auster und Austernwirtschaft. Berlin : Verlag Hempel, Parey, 1877. 127 p.
33. 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. *Rept. Dan. Biol. Stat.* 1918. 62 p.
34. Protasov A.A. River and lake continua: An attempt at analysis and synthesis. *Inland Water Biology*. 2008. Vol. 1, N 2. P. 105—113.
35. Protasov A.A., Guryanova G.A., Sylayeva A.A., Laskovenko N.N. Zooperiphyton dynamics on the experimental substrata in the near-dam section of the Kiev reservoir. *Hydrobiol. J.* 2015. Vol. 51, N 5. P. 80—90. DOI: 10.1615/HydroBJ.v51.i5.80.
36. Protasov A., Novoselova T., Uzunov Y. et al. Changes in the planktonic system of the nuclear power plant cooling pond related to the invasion of Dreissenidae (Mollusca: Bivalvia). *Acta Zool. Bulg.* 2021. Vol. 73 (2). P. 275—288.
37. Protasov A., Sylayeva A., Morozovska I. et al. A massive freshwater mussel bed (Bivalvia: Unionidae) in a small river in Ukraine. *Folia malacologica*. 2015. Vol. 23. P. 273—277. <http://dx.doi.org/10.12657/folmal.023.023>
38. Stanford Encyclopedia of Philosophy. <https://plato.stanford.edu/entries/continuity/> (дата звернення: 10.03.2021).
39. Uzunov Y. Bioindicators for ecological and environmental monitoring. Chapter 28 / Ed by A. Millington, M. Blumler, G. MacDonald, U. Schickhoff. The SAGE Handbook on Biogeography. Sage Publications. London, 2011. P. 528—543 [ISBN 978-1-4129-1951-7].

A.A. Protasov, Dr. Sci. (Biol.), Prof., Leading Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Geroyiv Stalingrada prosp., 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: pr1717@ukr.net
ORCID 0000-0002-0204-2007

Y. Uzunov, PhD, Professor,
Institute of Biodiversity and Ecosystem Research,
Bulgarian Academy of Sciences,
Gagarin Str., 2, 1113 Sofia, Bulgaria
e-mail: uzunesku@abv.bg

A.A. Sylaieva, PhD (Biol.), Senior researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Geroyiv Stalingrada prosp., 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: asylaieva-ihb@ukr.net
ORCID 0000-0001-9881-3824

Yu.F. Gromova, PhD (Biol.), Senior researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Geroyiv Stalingrada prosp., 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: yulia.gromova@gmail.com
ORCID 0000-0003-4684-6864

I.A. Morozovskaya, PhD (Biol.), Junior researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Geroyiv Stalingrada prosp., 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: labtech-hb@ukr.net

T.M. Novosolova, Acting junior researcher
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Geroyiv Stalingrada prosp., 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: t-novosolova@ukr.net
ORCID 0000-0002-9594-9846

ECOLOGICAL CONTINUUM: FUNDAMENTAL CONCEPTS AND USE IN APPLIED HYDROBIOLOGY

The article is devoted to the discussion of the concepts of continuity and discreteness, which are a basic not only in fundamental ecology and hydrobiology, but also in applied issues, in particular in the environmental protection concepts. At present, the scope of concept of continuity-discreteness in ecology and hydrobiology has been extended. The continuum is interpreted not only as continuity, but also as the absence of differences (indistinguishability), the similarity of any two points in ecological space-time. A continuum of the second kind is a vectorized continuity from one state, the structure of the system, to another. This kind of continuum is the basis of the river continuum concept (CRC) — one of the widely used concepts in hydrobiology. The river continuum model can be considered as an example of a «generalized image» of the types of ecosystems, biogeomes. In applied hydrobiology, in particular in the provisions of the Water Framework Directive the ecological continuum is understood as the possibility for hydrobionts to have free access to the necessary life resources (both in space and in time). Some specific variants of the disruption of the ecological continuum, associated with both natural and anthropogenic factors have been discussed in the article.

Keywords: Continuity, discreteness, ecological continuum, river continuum concept, ecosystem, protection of aquatic ecosystems, WFD.