

ГЕНЕЗИС И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ НЕКТОНА

Ю. Г. АЛЕЕВ

*Институт биологии южных морей Академии наук Украинской ССР
(Севастополь)*

На основе оригинальных функционально-морфологических и биогидродинамических исследований рассматривается процесс становления различных эколого-морфологических групп — классов нектона и даются их определения и характеристики. Анализируется систематический состав нектона и всех его классов, их генезис, геологический возраст и особенности развития в онтогенезе. Приводится таблица для определения классов нектона.

Как элемент биосферы нектон представляет собой фактор глобально-го характера и играет в соответствии с этим весьма существенную роль как в жизни водоемов, так и в хозяйственной деятельности человека. В этой связи значительный интерес представляет рассмотрение генезиса нектона как определенного эколого-морфологического типа животных водной среды, а также особенностей его систематического состава и спецификации его подразделений, т. е. эколого-морфологических классов нектона, обусловленных совокупностью конвергентных и дивергентных процессов в его историческом развитии. Все эти вопросы до последнего времени остаются совершенно неразработанными, хотя, несомненно, имеют важное значение в плане проблем общей зоологии и нектонологии и, кроме того, представляют особый интерес для бионики, поскольку современные гидробионические исследования в значительной мере базируются именно на материалах общей нектонологии.

Как эколого-морфологический тип гидробионтов нектон состоит из типичных представителей и из различных отклонений от нормы, в той или иной мере приближающихся к другим типам. Названия всех подразделений, т. е. эколого-морфологических классов нектона образованы (Алеев, 1972) от того же корня, что и название типа. Типичные представители объединяются в одноименный класс, к которому прибавляется приставка «зу» (от греч. *εὔ* — хороший); названия всех других классов образованы путем прибавления к названию типа приставки, указывающей на направление отклонения эколого-морфологической специализации представителей данного класса. Так, например, нектон, уклоняющийся в сторону планктона, объединяется в класс планктонектон (а планктон, уклоняющийся в сторону нектона, — в класс нектопланктон). Название класса нектона, уклоняющегося в сторону наземной фауны, образовано (Алеев, 1972) от греческого корня *ξηρα* — суша, материк.

Для полуводных животных, уклоняющихся в сторону нектона, может быть предложено название «нектоксерон», образованное по аналогии с общепринятым термином «нектобентос». Нектоксерон — это еще не нектон, а наземная фауна, совершающая первые шаги в сторону нектона. Таковы, например, из Reptilia — Amblyrhynchus, все Gavialidae и Crocodylidae; из Aves — нелетающие Alciformes (Pinguinus); из Mammalia — Desmana, Lutra, Enhydra и многие другие.

В целом эколого-морфологическая классификация нектона имеет следующий вид.

Эколого-морфологический тип нектон.

1. Класс бентонектон — нектонные животные, не имеющие обязательных экологических связей с сушей или с какими-либо выступающими в воздушную среду поверхностями плавающего твердого субстрата, экологически связанные с дном водоема или погруженными поверхностями плавающего твердого субстрата (в частности, плавающего льда или плавающего растительного материала) и имеющие маскировку нектонного типа. Примеры: *Cyprinus*, *Boreogadus saida*, *Omphalosauridae*, *Dugong*, *Eschrichtius*.

2. Класс планктонектон — нектонные животные, не имеющие обязательной экологической связи с каким-либо твердым субстратом, движение которых характеризуется величинами Re от $5,0 \cdot 10^3$ до 10^5 . Примеры: *Flaccisagitta*, *Abraliopsis*, *Myctophidae*, *Leucaspius*.

3. Класс эунектон — нектонные животные, не имеющие обязательной экологической связи с каким-либо твердым субстратом, движение которых характеризуется величинами $Re > 10^5$. Примеры: *Architeuthidae*, *Scombroidei*, *Ichthyosauroides*, *Balaenopteridae*.

4. Класс ксеронектон — нектонные животные, экологически связанные с сушей или выступающими в воздушную среду поверхностями плавающего твердого субстрата (плавающий лед, плавающий растительный материал и др.). Примеры: *Mesosauria*, *Chelonioidea*, *Sphenisciformes*, *Pinnipedia*, *Trichechus*.

Различия отдельных классов нектона видны из определительной таблицы. Поскольку отдельные возрастные стадии одного вида очень часто относятся к различным эколого-морфологическим классам или типам, предлагаемая таблица приспособлена для определения принадлежности к тому или иному классу нектона любой рассматриваемой возрастной стадии данного вида. Для удобства отграничения нектона от планктона, которое представляет наибольшие сложности, в таблицу, наряду с классами нектона, включены некоторые группы планктона (нектопланктон, эупланктон); следует иметь в виду, что эта таблица не приспособлена для определения любых групп планктона. В таблице в качестве критериальных цифровых показателей использованы, кроме значений Re , величины относительной толщины тела U и приведенной удельной поверхности тела S_0 животных; диагностическое значение всех этих показателей было рассмотрено ранее (Алеев, 1972). Пользование этой таблицей предполагает, естественно, предварительное получение величин Re , U и S_0 в эксперименте, что вполне доступно для современных биогидродинамических лабораторий (Алеев, Курбатов, 1972).

Таблица для определения классов нектона

- 1(6) Формы, не способные к активному движению, или активно двигающиеся. В последнем случае обычно $Re \leq 5,0 \cdot 10^3$; при $Re > 5,0 \cdot 10^3$ обычно $U > 0,40$, а если $U \leq 0,40$, то $S_0 > 4,50$ и форма тела не нектонного типа. 1. Тип планктон
- 2(5) Обязательной экологической связи с дном водоема, погруженными поверхностями плавающего твердого субстрата (лед, растительный материал и т. п.), или же обязательной непосредственной экологической связи с поверхностью воды нет. 1.1. Класс эупланктон
- 3(4) Формы, не способные к активному движению или активно двигающиеся. В последнем случае $Re \leq 5,0 \cdot 10^3$, при $Re > 5,0 \cdot 10^3$ $U > 0,40$ 1.2. Класс нектопланктон
- 4(3) Формы активно двигающиеся. $Re > 5,0 \cdot 10^3$, $U \leq 0,40$, $S_0 > 4,50$. Форма тела не нектонного типа. 1.2. Класс нектопланктон
- 5(2) Имеется обязательная экологическая связь с дном водоема, погруженными поверхностями плавающего твердого субстрата (лед, растительный материал и т. п.) или же — непосредственная экологическая связь с поверхностью воды. Другие группы планктона.

- 6(1) Активно двигающиеся животные. $Re > 5,0 \cdot 10^3$, обычно $Re > 10^5$; при $Re \leq 10^5$ $S_0 < 4,50$ и форма тела нектонного типа 2. Тип **нектон**
- 7(12) Обязательной экологической связи с сушей или выступающими из воды поверхностями плавающего твердого субстрата (лед, растительный материал и т. п.) нет.
- 8(9) Имеется обязательная экологическая связь с дном водоема или погруженными поверхностями плавающего твердого субстрата (лед, растительный материал и т. п.). Маскировка нектонного типа 2.1. Класс **бентонектон**
- 9(8) Обязательной экологической связи с дном водоема или погруженными поверхностями плавающего твердого субстрата (лед, растительный материал и т. п.) нет.
- 10(11) $5,0 \cdot 10^3 < Re \leq 10^5$ 2.2. Класс **планктонектон**
- 11(10) $Re > 10^5$ 2.3. Класс **эунектон**
- 12(7) Имеется обязательная экологическая связь с сушей или выступающими из воды поверхностями плавающего твердого субстрата (лед, растительный материал и др.) 2.4. Класс **ксеронектон**

Как явствует уже из самого определения нектона (Алеев, 1972), этот эколого-морфологический тип представлен исключительно животными. Известные к настоящему времени нектонные животные распределяются между 10 классами: Sagittoidea, Cephalopoda, Monorhina (Cephalaspidomorphi), Placodermi, Acanthodei, Chondrichthyes, Osteichthyes, Reptilia, Aves, Mammalia. Для 2 классов — Diplorhina (Pteraspidomorphi) и Amphibia наличие нектонных форм к настоящему времени не доказано, но весьма вероятно. Таким образом, наличие нектонных форм к настоящему времени установлено или вероятно для следующих 12 классов животных: Sagittoidea, Cephalopoda, Diplorhina (Pteraspidomorphi), Monorhina (Cephalaspidomorphi), Placodermi, Acanthodei, Chondrichthyes, Osteichthyes, Amphibia, Reptilia, Aves и Mammalia.

Группу Sagittoidea мы принимаем в понимании Токиока (Tokioaka, 1965), следуя этому автору также и в названиях отдельных родов; группы Diplorhina, Monorhina и Placodermi приняты в понимании Обручева (1964, 1964a); группа Acanthodei — в понимании Новицкой и Обручева (1964); группа Chondrichthyes — в понимании Гликина (1964) и Обручева (1964b); группа Osteichthyes — в понимании Воробьевой и Обручева (1964) и Казанцевой (1964). Перечисленные выше 12 классов животных представлены в нектоне весьма различно. Некоторые из этих классов состоят главным образом из нектёров (например, Osteichthyes), тогда как другие содержат лишь отдельных нектонных представителей (Aves).

Особенности систематического состава и многоплановая экологическая дивергенция отдельных классов нектона определили многообразие возможных путей становления комплекса основных нектонных приспособлений в различных классах, что видно из рассмотрения их эколого-морфологической специфики и генезиса. В нижеследующем, при рассмотрении систематического состава и генезиса различных групп нектона автором был использован ряд палеонтологических сводок и работ более частного характера (Fraas, 1891, 1902, 1910, 1911; Traquair, 1899, 1899a; Woodward, 1901; Abel, 1907, 1912, 1916, 1922; Huene, 1916, 1923, 1956; Wiman, 1922; Stensio, 1932; White, 1935; Kuhn, 1937; Watson, 1937; Помер, 1939; Romer, 1956; Берг, 1940, 1955; Westoll, 1944; Матвеева, 1958; Терентьев, 1961; Обручев, ред., 1964; Рождественский, Татаринов, ред., 1964), которые в дальнейшем, во избежание загромождения текста, уже не цитируются.

Бентонектон объединяет нектонных животных, экологически связанных с дном водоема или с погруженными поверхностями какого-либо плавающего твердого субстрата (плавающий лед, растительный материал и т. п.), не имеющих обязательной экологической связи с сушей или с какими-либо выступающими в воздушную среду поверхностями плавающего твердого субстрата (лед, растительный материал) и плавающих в режиме $Re > 5,0 \cdot 10^3$. Экологические связи бентонектеров с твердым суб-

стратом развиваются главным образом по линии нахождения пищи на поверхности субстрата, в толще субстрата (например, в грунте), или среди образуемого субстратом лабиринта (например, в зарослях подводных растений) и по линии использования образуемых субстратом убежищ (заросли подводных растений, кораллы, расщелины скал и т. п.). Экологические связи с субстратом, находящимся на дне или плавающим (погруженные в воду поверхности плавающего льда, плавающий растительный материал и т. п.), принципиально одинаковы. Поэтому нет оснований проводить различия между нектерами, экологически связанными с находящимся на дне или свободно плавающим твердым субстратом: и те и другие относятся к бентонектону и характеризуются развитием одних и тех же адаптаций.

В бентонектоне представлены 9 классов животных: Cephalopoda, Diplorhina, Monorhina, Placodermi, Acanthodei, Chondrichthyes, Osteichthyes, Reptilia и Mammalia. Наличие нектонных форм в классе Diplorhina к настоящему времени не доказано; бентонектонными были, возможно, отдельные представители Pteraspida (Pteraspis, Podolapsis, Doryaspis и т. п.), однако не исключено, что они относились к числу нектобентосных форм. Громадное большинство бентонектеров принадлежит к числу первичноводных животных и только бентонектонные Reptilia и Mammalia, вообще сравнительно немногочисленные, являются вторичноводными.

С морфологической стороны бентонектонные животные в целом характеризуются нейтральной или близкой к ней плавучестью, отличающей их от нектобентосных форм, плавучесть которых, как правило, заметно отрицательная. У бентонектеров мы находим все 3 типа нектонных движителей: ундуляционный (осевой, т. е. связанный с волнообразными изгибаниями оси тела, и периферийный, т. е. связанный с ундуляцией отдельных плавников), весельный и гидрореактивный. Высокоскоростных пловцов, плавающих со скоростями более 10 м/сек, среди них мало — только некоторые хищники подстерегающего типа (Esox и т. п.) и реофильные формы (Huso, Salvelinus и т. п.); хищников догоняющего типа, способных плавать со скоростями более 10 м/сек, среди бентонектеров нет. Соответственно, редко встречаются и приспособленные к быстрому движению формы тела. Часто имеет место большая выпуклость дорсального контура профиля тела по сравнению с вентральным, что в сочетании с нижним положением рта направлено на облегчение захвата пищи со дна и поворота по дуге вниз, т. е. ко дну. Часто наблюдается также сильное латеральное сжатие тела, что облегчает животному прохождение через различные вертикальные узости придонного рельефа, образуемые подводной растительностью, кораллами и т. п., а также упрощает повороты в вертикальной плоскости, часто совершаемые при приближении ко дну и удалении от него. Существование среди сложного лабиринта препятствий, образуемого придонным рельефом, способствует совершенствованию маневренных качеств бентонектеров. Для них характерна высокая активность рулевых и тормозных систем, морфологически обеспечиваемых различными плавниками или гидрореактивным аппаратом; в этой связи следует отметить чрезвычайную подвижность грудных плавников большинства бентонектонных Osteichthyes по сравнению с типичными эунектонными формами этого класса — такими, как Scombridae или Xiphioidae. При общем нектонном типе маскировки, определяемом формой поперечного сечения тела (Алеев, 1972), в окраске бентонектеров обычно четко выражены особенности, связанные с обитанием среди придонного рельефа или среди элементов плавающего твердого субстрата (например, среди плавающего растительного материала).

Бентонектон — одна из первичных, древнейших форм нектона. В силу уже существовали бентонектонные Monorhina (Anaspida) и Acanthodei (Ischnacanthida), из чего следует, что бентонектон в целом имеет не менее, чем силурийский возраст. Первично бентонектон чаще всего фор-

мируется из нектобентоса. Громадное большинство наиболее древних, палеозойских бентонектонных форм происходит именно от нектобентосных предков. Именно таково, надо полагать, происхождение бентонектонных *Belemnitoidea* (с карбона); несомненно от нектобентосных форм произошли бентонектонные представители *Diplorhina* (девон), *Monorhina* (силур — девон), *Placodermi* (девон), *Acanthodei* (силур — пермь), ранние бентонектонные *Chondrichthyes* (с девона). Среди бентонектонных *Osteichthyes* происхождение от нектобентосных форм можно считать весьма вероятным только для некоторых примитивных в основном также палеозойских групп; таковы, в частности, из *Sarcopterygii* бентонектонные *Rhipidistia* (девон — пермь) типа девонского *Eusthenopteron*, из *Actinopterygii* — бентонектонные представители *Palaeoniscii* (девон — мел) и *Acipenseriformes* (с нижнего лейаса). Ряд современных бентонектонных *Chondrichthyes* и *Osteichthyes* происходит от эунектонных предков; таковы, например, бентонектонные акулы типа *Triakidae*, бентонектонные представители *Saangidae* и др. Из эунектонных форм происходят, вероятно, и бентонектонные *Teuthoidea*. В ряде случаев бентонектонные формы формируются из ксеронектонных. Примером этого могут служить триасовые моллюскоядные *Ichthyosauria* из группы *Omphalosauridae*, а также некоторые современные *Sirenia*, полностью утратившие экологическую связь с сушей (*Dugong*), бентосоядные *Cetacea* (*Eschrichtius*, *Platanista*).

В онтогенезе бентонектонных животных могут иметь место бентосные и планктонные стадии. При этом развитие чаще всего идет по схеме бентос — планктон — бентонектон (в частности, у бентонектонных *Cyprinidae* с демерсальной икрой и планктонными личинками и ранними мальками — *Carassius*, *Cyprinus* и т. п.), либо по схеме планктон — бентонектон (например, у бентонектонных рыб с планктонной икрой и личинками — *Diplodus annularis*, *Sciaena umbra* и т. п.); в обоих этих случаях экологические связи с дном возникают при $Re \leq 5,0 \cdot 10^3$. Если молодь остается пелагической и при $Re > 5,0 \cdot 10^3$, то развитие идет по схеме эупланктон — планктонектон — бентонектон (*Odontogadus*, *Mugil* и т. п.), а при продолжении пелагической стадии при $Re > 10^5$ в цикле появляется эунектонная фаза. В некоторых случаях у бентонектеров наблюдается прямое развитие по схеме бентонектон — бентонектон (например, у *Dugong* и *Eschrichtius*).

Планктонектон объединяет нектеров, не имеющих обязательных экологических связей с каким-либо твердым субстратом и плавающих в диапазоне Re от $5,0 \cdot 10^3$ до 10^5 . Планктонектеры принадлежат, следовательно, к числу эупелагических животных.

В планктонектоне представлены 3 класса животных: *Sagittoidea*, *Cephalopoda* и *Osteichthyes*; все они — первичноводные. *Sagittoidea* представляет собою преимущественно планктонную группу. Однако крупные формы при длине особей более 2,0 см (*Flaccisagitta* и т. п.) относятся уже к планктонектону. Планктонектонными являются и представители более мелких видов *Sagittoidea*, длина особей которых в половозрелом состоянии превышает 2,0 см, что соответствует значению $Re > 5,0 \cdot 10^3$.

В морфологической характеристике планктонектона наиболее существенной стороной является сочетание нектонных и планктонных особенностей. Будучи нектерами, эти животные сохраняют (если речь идет о формах, происходящих из планктона, — таких, как *Sagittoidea*) или приобретают (если имеются в виду формы, произошедшие из эунектона или бентоса, соответственно такие, как *Mystophidae* или *Aphya*) некоторые явно планктонные особенности, прежде всего — маскировку планктонного типа, основанную на высокой оптической прозрачности тела, что объясняется малыми линейными размерами планктонектеров: при Re от $5,0 \cdot 10^3$ до 10^5 и нектонной форме тела их длина обычно не превышает 10 см. Плавучесть планктонектеров, как правило, близка к нейтральной. Мы

находим у них все 3 типа нектонных движителей: ундуляционный (осевой и периферийный), весельный и гидрореактивный, однако весельный встречается сравнительно редко (например, у некоторых мелких *Osteichthyes*) и никогда не бывает основным и тем более единственным. Основным движителем у всех планктонектеров является либо ундуляционный (*Sagittoidea*, *Osteichthyes*, отчасти *Cephalopoda*), либо гидрореактивный (большинство *Cephalopoda*). Характерные для планктонектеров малые значения Re определяют общее направление развития приспособлений, связанных со снижением гидродинамического сопротивления, применительно к случаю движения в ламинарном режиме. Одним из проявлений этого является отсутствие у планктонектеров высокоскоростных форм тела, а у планктонектонных *Osteichthyes* — отсутствие ктеноидной чешуи, назначение которой состоит в подавлении ктеноидным аппаратом процессов вихреобразования. Отметим, что циклоидная стадия развития ктеноидной чешуи, характерная для онтогенеза всех рыб с ктеноидной чешуей, соответствует именно планктонектонной стадии развития, верхняя граница которой определяется условием $Re=10^5$, что, как показано (Бурдак, 1968, 1969 и др.), совпадает с моментом вступления в строй ктеноидного аппарата. Обитание в открытой воде обуславливает отсутствие у планктонектеров специальных приспособлений, облегчающих маневр в каком-либо определенном направлении; маневренность их в целом хорошая.

Планктонектон, как и бентонектон, представляет собой одну из первичных, древнейших форм нектона. К числу наиболее ранних планктонектонных форм относятся, возможно, представители *Chaetognatha*, известные в ископаемом состоянии (*Amiskwia* из *Archisagittoidea*) с кембрия (Tokioa, 1965). Планктонектонные *Osteichthyes* и *Cephalopoda* моложе; первые существуют, скорее всего, с девона (*Palaeonisci*), вторые — с карбона или перми (*Belemnoida*). Планктонектонные *Sagittoidea* ведут свое происхождение от эупланктонных форм. Планктонектонные *Cephalopoda* происходят от бентонектона и эунектона. Большинство современных планктонектонных *Osteichthyes*, в частности, такие группы, как *Myctophidae* и *Salangidae*, происходят из эунектона; реже, планктонектонные *Osteichthyes* имеют бентонектонное происхождение, примером чего являются, например, некоторые *Gobiidae* (*Aphya*).

В онтогенезе планктонектонных животных неизбежна эупланктонная стадия. У планктонектеров с пелагическими яйцами и молодью, каковы все *Sagittoidea*, большинство *Cephalopoda* и *Osteichthyes*, развитие проходит по схеме эупланктон — планктонектон. При наличии в онтогенезе бентосной стадии (демерсальные яйца) развитие идет по схеме бентос — эупланктон — планктонектон, что можно видеть на примере некоторых планктонектонных *Cyprinidae* (*Leucaspius*).

Эунектон объединяет нектонных животных, не имеющих обязательных экологических связей с каким-либо твердым субстратом и плавающих в режиме $Re>10^5$. Эунектеры, как и планктонектеры, принадлежат, следовательно, к числу эупелагических животных.

В эунектоне представлены 7 классов животных: *Cephalopoda*, *Placodermi*, *Acanthodei*, *Chondrichthyes*, *Osteichthyes*, *Reptilia* и *Mammalia*, из которых 5 первых являются первичноводными и только два последних — *Reptilia* и *Mammalia* — вторичноводными.

В морфологической характеристике эунектона наиболее ярко проявляются все особенности нектона как определенного эколого-морфологического типа. Плавучесть эунектонных животных в громадном большинстве случаев является нейтральной или близкой к нейтральному уровню. Из 3 типов нектонных движителей эунектерам в наибольшей мере свойствен ундуляционный движитель — осевой (для всех групп кроме *Cephalopoda*) или периферийный (для *Cephalopoda* и некоторых рыб, в частности — для *Mobulidae*, *Molidae* и др.). Гидрореактивный движитель свойствен только *Cephalopoda*. Весельный движитель, хотя и встречается

у эунектонных форм, в частности у многих рыб, в целом не характерен для эунектеров и всегда является только дополнительным. Основной движитель у эунектеров всегда осевой ундуляционный, либо гидрореактивный. Широкое распространение среди эунектонных животных осевого ундуляционного движителя объясняется его особыми преимуществами в смысле наращивания относительной и абсолютной мощности локомоторного аппарата, что для эунектонных форм при их в большинстве случаев очень подвижном образе жизни имеет решающее значение. Ведь именно среди эунектонных животных мы находим наиболее быстрых и выносливых пловцов пелагиали, очень многие из которых плавают со скоростями более 10 м/сек (большинство эунектонных видов, длина которых превышает 1 м) и довольно многие — со скоростями более 20 м/сек (многие крупные тунцы, Xiphiidae и др.), а как исключение — даже до 30—33 м/сек (Xiphiidae), в большинстве случаев — при значениях $Re > 10^6$ (громадное большинство Cephalopoda, рыб, Reptilia и Cetacea), во многих случаях — при $Re > 10^7$ (крупные Teuthoidea, крупные акулы, Coryphaenidae, крупные тунцы, большинство Ichthyosauria, Mosasauridae, Cetacea и др.) и даже при $Re > 10^8$ (Xiphias; по-видимому некоторые особенно крупные хищные Ichthyosauria — Macropterygius, Cymbospondylus, Eurhinosaurus и т. п.; Mosasauridae; киты). В соответствии с этим у эунектеров мы находим и наиболее совершенные, в смысле гидродинамических качеств, формы тела, характеризующиеся величинами коэффициента сопротивления формы $C_{xp} \leq 0,005$ (Алеев, 1972а) и приспособленные, соответственно экологии конкретных видов, к движению в тех или иных диапазонах значений Re . Наибольшего совершенства у эунектеров достигают и все остальные приспособления, направленные на управление пограничным слоем и снижение гидродинамического сопротивления. Маневренность эунектонных животных в целом высокая, что соответствует общему высокому уровню их подвижности. Для всех эунектонных животных характерна маскировка нектонного типа; у сравнительно мелких видов она обеспечивается, как правило, как криптической формой тела, так и криптической окраской, тогда как у крупных форм (акулы, крупные тунцы, Xiphiidae, Ichthyosauria, Cetacea и т. п.) — преимущественно или исключительно окраской.

По сравнению с бентонектоном и планктонектоном эунектон представляет собою более молодую форму нектона. Это доказывается тем, что эунектон формируется лишь из каких-то других групп нектона: из бентонектона, из планктонектона или из ксеронектона, поскольку при переходе каких-либо животных из бентоса, из планктона или из наземной фауны к эунектонному образу жизни неизбежна промежуточная фаза — бентонектонная, планктонектонная или ксеронектонная. Ксеронектон сам по себе является одной из наиболее молодых форм нектона (см. ниже). В целом эунектон имеет, видимо, девонский возраст, что определяется временем появления первых эунектонных рыб в группах Placodermi, Acanthodei, Chondrichthyes и Osteichthyes. Эунектонные Cephalopoda происходят от бентонектонных или планктонектонных предков. Эунектонные Placodermi, Acanthodei и Chondrichthyes ведут свое происхождение от бентонектонных форм. Эунектонные Osteichthyes в большинстве своем происходят из бентонектона, но частично, видимо, и из планктонектона. Все эунектонные Reptilia и Cetacea происходят из ксеронектона.

В онтогенезе эунектеров в большинстве случаев имеются бентосные или планктонные стадии, что является обычным, в частности, для Cephalopoda и Osteichthyes. В таких случаях развитие обычно идет по схеме бентос — зупланктон — планктонектон — эунектон (в частности, у рыб с демерсальной икрой и планктонными личинками и молодью — Clupea и т. п.) или же по схеме зупланктон — планктонектон — эунектон (например, у рыб с планктонной икрой и личинками — Scombridae и т. п.). В некоторых случаях, когда молодь при появлении на свет плавает в режиме

$Re > 10^5$, у эунектонных животных наблюдается прямое развитие по схеме эунектон — эунектон (крупные живородящие эунектонные акулы, крупные Ichthyosauria и Cetacea). У мелких живородящих эунектонных форм, у которых молодь при появлении на свет плавает в диапазоне Re от $5,0 \cdot 10^3$ до 10^5 , развитие идет по схеме планктонектон — эунектон (мелкие эунектонные акулы типа *Euprotomiscus bispinatus*, мелкие живородящие Hydrophidae, мелкие Ichthyosauria).

Ксеронектон объединяет нектонных животных, экологически связанных с сушей и плавающих в режиме $Re > 5,0 \cdot 10^3$.

В ксеронектоне представлены 4 класса животных: 1 первичноводный — Amphibia — и 3 вторичноводных — Reptilia, Aves и Mammalia. Таким образом, ксеронектон состоит исключительно из позвоночных животных. Наличие ксеронектонных форм среди Amphibia в настоящее время нельзя считать доказанным. В то же время нет оснований утверждать, что среди некоторых вымерших групп Amphibia, в первую очередь — среди Ichthyostegalia, ксеронектонных форм не было. При современной изученности вымерших Amphibia этот вопрос остается открытым.

Морфологическая специфика ксеронектона определяется прежде всего развитием приспособлений, направленных на обеспечение экологических контактов с сушей или заменяющим ее плавающим субстратом. Плавающее ксеронектонных животных близко к нейтральному уровню или заметно положительная; последнее наблюдается, в частности, у Pinnipedia в периоды повышенной жирности животных, что обыкновенно совпадает с началом наземного периода жизненного цикла и непосредственно связано с депонированием энергии в виде подкожных жировых отложений (на суше Pinnipedia не питаются). Форма тела ксеронектеров довольно разнообразна; мы встречаем здесь и змеевидные, и черепаховидные, и крокодиловидные, и тюленевидные, и иные формы, что отвечает в целом еще сравнительно слабой приспособленности всех этих животных к нектонному образу жизни и является отражением филогенетической разнокачественности того материала, из которого сложен ксеронектон. У очень многих ксеронектонных форм (Sauropterygia, Placodontia, Testudinata, Pinnipedia и др.) тело более выпуклое сверху, чем снизу, и имеет более или менее уплощенную вентральную поверхность, что направлено на облегчение наземной локомоции, которая для большинства ксеронектеров связана со значительными трудностями. В то же время такая форма тела способствует превращению его в несущую плоскость, создающую при плавании дополнительную поддерживающую силу, наличие которой особенно ценно при погружении животного на большую глубину. Одним из наиболее обычных движителей ксеронектеров является движитель весельного типа (Sauropterygia, Placodontia, Testudinata, Pinnipedia и др.), что объясняется, несомненно, его способностью обеспечивать движение как в толще воды, так и на суше, где «ноги — весла» в той или иной мере функционируют как элементы ходильного аппарата. Наряду с этим, у ксеронектеров часто встречается и движитель ундуляционного типа — осевой (Pleurosauria, Mesosauria, Palaeophidae, Hydrophidae, Teleosauridae, Sirenia и др.) или псевдоосевой (Phocidae, Odobenidae). Очень быстрых пловцов среди ксеронектонных форм нет; скорость плавания их не превышает 10 м/сек , а обычно она значительно ниже. В соответствии с этим среди ксеронектеров мы не находим и особенно совершенных, в гидродинамическом смысле, форм тела, сравнимых с лучшими эунектонными образцами; это в основном средние пловцы, приспособленные к движению в режиме $Re < 10^7$. Маневренность ксеронектеров в целом высокая. Маскировка обычного нектонного типа, однако это проявляется в основном только в окраске, тогда как криптические особенности в форме тела обыкновенно сведены к нулю развитием приспособлений, облегчающих плавание по суше и связанных с уплощением вентральной стороны тела (Sauropterygia, Placodontia, Testudinata, Pinnipedia и др.).

Ксеронектон, несомненно, представляет собой наиболее молодую форму нектона. Ксеронектонные Amphibia, если таковые вообще существовали, в чем мы в настоящее время еще не имеем возможности убедиться, появились, видимо, в девоне; именно с этого времени известна группа Ichthyostegalia, которая является наиболее вероятным источником ксеронектонных форм среди Amphibia. Остальные ксеронектеры существуют не ранее, чем с нижней перми (Mesosauria), а в основной своей массе — не ранее, чем с триаса (Sauropterygia, Placodontia, Thalattosauria). Ксеронектонные Amphibia, если допустить их существование, происходят, скорее всего, из бентонектонных форм. Ксеронектонные Reptilia, Aves и Mammalia ведут свое происхождение от наземных, нектоксеронных предков; все они представляют собой 1-ю стадию приспособления вторичноводных животных к нектонному образу жизни.

В онтогенезе ксеронектеров имеются наземные стадии. Развитие обычно идет по схеме наземная стадия — ксеронектон, как это можно видеть на примерах Chelonioidea, Sphenisciformes и Pinnipedia.

Как видно из изложенного, пути становления нектона многообразны. В ходе приспособления животных к жизни в пелагиали возникали разнообразные варианты нектонного типа, т. е. различные классы нектона, адаптированные к существованию в разных условиях. По геологическому возрасту нектон значительно моложе планктона и значительно моложе всех форм бентоса. Первые нектеры, существование которых можно считать доказанным, появились в силуре (Anaspida, Ischnacanthida), когда уже существовала разнообразная бентофауна и не менее разнообразная планктофауна. Таким образом, нектон представляет собой один из наиболее поздних вариантов развития животной жизни в пелагиали. Это объясняется тем, что нектонная конструкция тела оказывается доступной только для сравнительно крупных и в то же время достаточно высоко организованных животных, имеющих достаточно совершенный локомоторный аппарат и хорошо развитые органы чувств. В то же время не исключено, что некоторые бентонектонные и планктонектонные формы беспозвоночных (в частности, из Chaetognatha) существовали уже в нижнем палеозое (кембрий — ордовик).

ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Ю. Г., 1972. О биогидродинамических различиях планктона и нектона, Зоол. ж., 51, 1: 5—12.—1972а. Гидродинамические качества формы тела нектеров, Зоол. ж., 51, 7: 949—953.
- Алеев Ю. Г., Курбатов Б. В., 1972. Биогидродинамический канал Института биологии южных морей, Гидробиол. ж., 8, 1: 111—113.
- Берг Л. С., 1940. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 5, 2: 87—517, Изд-во АН СССР, М.—Л.—1955. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых, Изд. 2-е, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 20: 3—286, Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Бурдак В. Д., 1968. О функциональном значении ктеноидов на чешуе рыб, Зоол. ж., 47, 5: 732—738.—1969. Онтогенетическое развитие чешуйного покрова кефали *Mugil saliens* Risso, Зоол. ж., 48, 2: 242—248.
- Воробьева Э. Н. и Обручев Д. В., 1964. Подкласс Sarcopterygii. В кн. «Основы палеонтологии; Бесчелюстные, рыбы»: 268—322, Изд-во «Наука», М.
- Гликман Л. С., 1964. Подкласс Elasmobranchii. Акуловые. В кн. «Основы палеонтологии; Бесчелюстные, рыбы»: 196—237, Изд-во «Наука», М.
- Казанцева А. А., 1964. Подкласс Actinopterygii. Лучеперые. Общая часть. В кн. «Основы палеонтологии; Бесчелюстные, рыбы»: 232—335, Изд-во «Наука», М.
- Матвеева А. А., 1958. Палеонисциды языччюльского горизонта Минусинской котловины, Вопр. ихтиол., 11: 154—161.
- Новицкая Л. И. и Обручев Д. В., 1964. Класс Acanthodei. Акантоды, В кн. «Основы палеонтологии; Бесчелюстные, рыбы»: 175—194, Изд-во «Наука», М.
- Обручев Д. В., 1964. Ветвь Agnatha. Бесчелюстные. В кн. «Основы палеонтологии; Бесчелюстные, рыбы»: 34—116, Изд-во «Наука», М.—1964а. Класс Placodermi. Пластинчатожуе. В кн. «Основы палеонтологии; Бесчелюстные, рыбы»: 118—172, Изд-во «Наука», М.—1964б. Подкласс Holocerphali. Целноголовые, или химеры. В кн. «Основы палеонтологии; Бесчелюстные, рыбы»: 238—266, Изд-во «Наука», М.

- Обручев Д. В. (ред.), 1964. Основы палеонтологии; Бесчелюстные, рыбы: 3—522, Изд-во «Наука», М.
- Рожественский А. К., Татаринов Л. П. (ред.), 1964. Основы палеонтологии; Земноводные, пресмыкающиеся и птицы: 7—722, Изд-во «Наука», М.
- Ромер А. Ш., 1939. Палеозоология позвоночных: 1—414, Пер. с англ. Гос. научно-техн. изд-во нефтяной и горно-топливной лит-ры, М.—Л.
- Терентьев П. В., 1961. Герпетология: 1—336, Изд-во «Высшая школа», М.
- Abel O., 1907. Der Anpassungstypus von Metriorhynchus, Zbl. Mineral., Geol. und Paläontol.: 225—235.—1912. Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere: 1—708, Nägele und Sproesser, Stuttgart.—1916. Palaeobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe Dibranchiaten: 1—281, Fischer, Jena.—1922. Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. 1—643, Fischer, Jena.
- Fraas E., 1891. Die Ichthyosaurier der süddeutschen Trias- und Juraablagerungen: 1—34, Tübingen.—1902. Die Meer-Crocodilier (Thalattosuchia) des oberen Jura unter specieller Berücksichtigung von Dacosaurus und Geosaurus, Palaeontographica, 49: 52—54.—1910. Plesiosaurier aus dem oberen Lias von Holzmaden, Palaeontographica, 57: 105—140.—1911. Embryonaler Ichthyosaurus mit Hautbekleidung, Jahreshefte Ver. vaterl. Naturk. Württemberg: 480—490.
- Huene F., 1916. Beitrag zur Kenntnis der Ichthyosaurier im deutschen Muschelkalk, Paläontographica, 62: 1—68.—1923. Lines of phyletic and biological development of the Ichthyopterygia, Bull. Geol. Soc. America, 34: 463—468.—1956. Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden: 1—716, Fischer, Jena.
- Kuhn O., 1937. Die fossilen Reptilien: 1—121, Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Romer A. S. R., 1956. Osteology of the Reptiles: 1—772. The University of Chicago Press, Chicago.
- Stensio E. A., 1932. The Cephalaspids of Great Britain: 1—220, Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.
- Tokioka T., 1965. The taxonomical outline of Chaetognatha, Publ. Seto Marine Biol. Labor., 12, 5: 335—357.
- Traquair R. H., 1899. On *Thelodus pagei* (Powrie) from the Old Red Sandstone of Forfarshire, Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 39, 3, 21: 591—602.—1899a. Report on fossil fishes collected by the Geological Survey of Scotland in the Silurian rocks of the South of Scotland, Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 39, 3, 32: 827—864.
- Watson D. M. S., 1937. The Acanthodian fishes, Philos. Trans. Roy. Soc. London (B), 228, 549: 49—146.
- Westoll T. S., 1944. The Haplolepididae, a new family of late Carboniferous bony fishes. A study in taxonomy and evolution. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 83, 1: 1—122.
- White E. I., 1935. The Ostracoderm Pteraspis Kner and the relationships of the agnathous vertebrates, Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, 225: 381—457.
- Wiman C., 1922. Some Reptiles from the Niobara Group in Kansas, Bull. Geol. Inst. Uppsala, 18: 9—18.
- Woodward A. S., 1901. Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History), 4: 1—636, London.

GENESIS AND ECOLOGICAL DIVERGENCE OF NECTON

Yu. G. ALEEV

*Institute of Biology of South Seas, Academy of Sciences
of the Ukrainian SSR (Sebastopol)*

Summary

On the basis of original functional-morphological and biohydrodynamical studies, a process of evolution of various eco-morphological groups, classes of necton, is considered and their definitions and characteristics are given. The systematic composition of necton and all its classes, their genesis, geological age and patterns of ontogenetic development are analysed. A key is given for classes of necton.