

УДК 574.58

Ю. Г. Алеев

ТОПОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ КАТЕГОРИИ И ЭКОМОРФЫ ГИДРОБИОНТОВ

Одним из первых шагов гидробиологии как особой отрасли знаний о развитии жизни в водоемах явилось выделение экологически различных типов гидробионтов, таких как планктон [14], нектон [13], бентос [13], сестон [15], плейстон [17], нейстон [16] и др. Это деление, в значительной своей части не претендующее на большую точность определенных выделяемых категорий организмов, отражало несомненный факт огромного экологического разнообразия гидробионтов и бесспорно явилось важным организующим фактором в развитии исследований во всех областях гидробиологии.

Введение конкретных названий экологических типов гидробионтов создавало твердую терминологическую основу гидробиологических исследований и, несомненно, содействовало дальнейшему развитию понятийных и методических аспектов гидробиологии. Не менее существенное значение принятие указанной терминологии имело и в прикладном отношении, способствуя выявлению роли планктона и бентоса преимущественно как кормовой базы промысловых организмов и нектона — как непосредственной сырьевой базы рыбной промышленности.

Прочно войдя в научную и промыслово-хозяйственную терминологию, термины «планктон», «нектон», «бентос», «биосестон», «плейстон», «нейстон» и т. п. в большинстве своем до настоящего времени не имеют общепринятых определений. Недостаточно раскрыто и содержание понятий, определяемых этими терминами, и прежде всего — отсутствует ответ на главный вопрос: что же представляют собою все эти категории? Между тем, на современном этапе развития гидробиологии четкое определение и выяснение сути таких понятий, как планктон, бентос и т. п., представляет отнюдь не формальный интерес, поскольку от уровня наших знаний в этой области во многом зависит возможность выявления общих закономерностей экологической дивергенции гидробионтов и правильность выбора путей дальнейших разработок в теоретической гидробиологии, как, равным образом, и возможность плодотворного применения ее выводов в практике освоения биологических и других ресурсов водоемов в интересах народного хозяйства.

Три большие комплекса гидробионтов описаны в основном по топологическому принципу: один из них непосредственно связан с толщей воды — пелагиалью, второй — с погруженными твердыми субстратами и третий — с границей раздела «вода — воздух», т. е. с поверхностью воды.

Первый комплекс составляет суммарное население пелагиали, экологически связанное с толщей воды, т. е. биосестон, представленный совокупностью планктона и нектона.

Являясь группой явно топологической, биосестон как совокупность пелагических гидробионтов четко детерминирован и экологически.

Различия между подразделениями биосестона — планктоном и нектоном — носят биогидродинамический характер [2, 3, 11, 12]: находясь в одной и той же водной массе, планктонные организмы существуют в условиях ламинарного (безвихревого) обтекания, при величии

нах числа Рейнольдса $Re \leq 5,0 \cdot 10^5$, тогда как все нектонные животные — в условиях турбулентного (вихревого) обтекания, при $Re > 5,0 \cdot 10^5$. Эти различия чрезвычайно существенны в биоэнергетическом отношении, поскольку при плавании в турбулентном режиме, сравнительно с ламинарным, встречаемое организмом суммарное гидродинамическое сопротивление резко увеличивается (обычно — в несколько раз) и, соответственно, резко возрастает необходимая энерговооруженность организма. Поскольку величина числа Рейнольдса в каждом конкретном случае определяется линейными размерами организма и абсолютной скоростью его движения относительно окружающей его массы воды [1, 3, 10, 12], очевидно, что биогидродинамические различия между планктоном и нектоном в конечном итоге обусловлены экологически. Таким образом, подразделение биосестона на планктон и нектон имеет экологическую основу.

Второй комплекс представлен организмами бентоса, которые постоянно или на протяжении большей части времени находятся в контакте с теми или иными погруженными твердыми субстратами, т. е. экологически связаны с границей раздела жидкой и твердой фаз окружающей среды. В большинстве своем бентосные организмы экологически связаны с дном водоема и различными донными субстратами, что обуславливает топологическую характеристику бентоса как комплекса организмов, обитающих в бентали. В то же время многие аналогичные или, даже, те же самые бентосные виды заселяют и любые плавающие погруженные твердые субстраты, из чего следует, что бентосные организмы обитают не только в бентали. Таким образом, бентос не может быть однозначно детерминирован на топологической основе: главный элемент сходства бентосных организмов, определяющий развитие всего комплекса собственных им адаптаций, — связь с погруженным твердым субстратом — имеет экологический характер. При этом условия развития для большинства или, во всяком случае, — для множества бентосных организмов (бактерии, водоросли, мшанки, моллюски и др.) на донных и плавающих погруженных твердых субстратах во многом или целиком идентичны.

Целостная система бентоса топологически естественно подразделяется на две подсистемы, представленные организмами, обитающими на поверхности и внутри опорного субстрата. Первые должны именоваться эпибентос, вторые — эндобентос. Следует подчеркнуть, что все эндобентосные гидробионты, в этологическом смысле существующие «в толще» твердого опорного субстрата — в песке, илу, в нишах скал и т. п. — физически всегда находятся в жидкой среде (в воде), контактируя при этом с теми или иными поверхностями твердого опорного субстрата, поскольку все пустоты погруженного твердого субстрата всегда заполнены водой.

Следовательно, эпибентос и эндобентос различаются только формой контакта гидробионтов с погруженным опорным субстратом.

Все иные варианты подразделения бентоса (по характеру населенных субстратов, по размерам организмов, по степени их подвижности и др.) топологически представляют собою подсистемы более низких рангов в пределах двух названных основных подсистем — эпибентоса и эндобентоса.

Третий комплекс образован организмами, экологически связанными с поверхностью воды, т. е. с границей раздела жидкой и газообразной фаз окружающей среды. К их числу относятся представители плейстона и нейстона. Этот приповерхностный комплекс бионтов, для познания которого в последнее время много сделал Ю. П. Зайцев [8, 9, 18], имеет, как и биосестон, хорошо выраженную топологическую основу: конкретный своеобразный биотоп. Название целостного приповерхностного комплекса гидробионтов должно быть образовано от греческого

корня «плео-», поскольку плейстон был описан раньше [17], чем нейстон [16]; при этом в составе системы плейстона выделяются две равноценные подсистемы — эуплейстон (т. е. плейстон s. str. в понимании Schroter и Kirchner [17] и нейстон (в понимании Naumann [16]).

Различия между эуплейстоном и нейстоном, в целом относительно несущественные, обусловлены экологически через характерные для конкретных бионтов линейные размеры, которые определяют их взаимоотношения с поверхностной пленкой воды, обуславливая степень погруженности тела организма в воду. Более крупные эуплейстонные бионты постоянно находятся в полупогруженном состоянии (ряска, эуплейстонные сифонофоры и т. п.), тогда как более мелкие нейстонные (бактерии, одноклеточные водоросли и др.) могут лежать на поверхностной пленке (эпинейстон) или висеть под ней, прикрепившись снизу (гипонейстон). Поскольку линейные размеры приповерхностных гидробионтов изменяются на недискретной основе, степень погруженности их в воду может быть самой различной, из чего следует, что абсолютно резкой границы между эуплейстоном и нейстоном нет.

Ю. П. Зайцев [9, 18] объединил донный (бентос) и приповерхностный (плейстон, нейстон) комплексы организмов в более крупную топологически обоснованную группу — контуробион, которая привязана к граничным поверхностям водной толщи и противостоит пелагиобиону, т. е. совокупности пелагических организмов. Деление всех гидробионтов на пелагиобион (т. е. биосестон) и контуробион представляет собою самый высокий ранг топологической классификации гидробиоты.

В связи с изложенным специальным рассмотрению требует вопрос о соотношении традиционно выделяемых категорий гидробионтов (биосестон, планктон, нектон, бентос, плейстон, нейстон и др.) и их экоморф (жизненных форм).

Экоморфа (жизненная форма) — это целостная система взаимоотношений эколого-морфологических адаптаций, определяющая общую конструкцию тела организма в соответствии с конкретным направлением эволюции вида в условиях конкретного биотопа [4—6]. В пределах каждой из традиционно выделяемых категорий гидробионтов можно видеть морфологически весьма различные формы, например в пределах бентоса — от бактерий и растений до высших беспозвоночных и рыб. Это свидетельствует о том, что бентос не может быть определен как конкретная экоморфа: он представлен целым спектром экоморф. Совершенно так же обстоит дело и с другими традиционно выделяемыми категориями гидробионтов: любая из них (планктон, нектон, плейстон, нейстон и т. п.) представлена более или менее широким спектром морфологически разнородных экоморф различного ранга [7].

Следовательно, традиционно выделяемые категории гидробионтов — биосестон, планктон, нектон, бентос, эпибентос, эндобентос, плейстон, эуплейстон и нейстон — нельзя отождествлять с экоморфами.

Чем же тогда являются эти традиционно выделяемые группы гидробионтов? — Они представляют собою особые категории, не адекватные экоморфам; суть их определяется двумя обстоятельствами: 1) приуроченностью к определенному биотопу (пелагиали, бентали, нейстали) и 2) их экологической детерминированностью.

Таким образом, по своей сути рассматриваемые понятия, описывающие группы гидробионтов, двойственны: они содержат топологический и экологический аспекты, т. е. представляют собою категории топоэкологические.

На уровне экоморф шестого ранга, т. е. на уровне порядков экоморф, экоморфологические спектры топоэкологических групп гидробионтов показаны в таблице. Описание всех упомянутых в ней экоморф дано в ранее опубликованной книге автора [5]. Экоморфологическое разнообразие различных традиционно выделяемых топоэкологических

категорий гидробионтов весьма неодинаково. Так, в эпибентосе представлен 21 порядок экоморф, в планктоне — 11 порядков, в эндобентосе — 8, в эуплейстоне и нейстоне — по 4 порядка, в нектоне — только 3. Это соотношение отражает степень неоднородности соответствующих биотопов и, в то же время, характеризует роль отдельных биотопов в суммарном эволюционном развитии гидробиоты. В этом плане особенно выделяется роль поверхности раздела «вода — дно водоема», или, по Ю. П. Зайцеву [9] — совокупности лито-, псаммо- и пелоконтуров. Вдвое меньше суммарное экоморфологическое разнообразие пелагической биоты (планктон+нектон) и в 2,5—3 раза — разнообразие биотолщи погруженных грунтов (эндобентос) и поверхности воды (эуплейстон+нейстон).

Экоморфологические спектры топоэкологических категорий гидробионтов

Топоэкологические категории	Экоморфы шестого ранга (порядки экоморф)
1. Система пелагиобион	
1.1 Комплекс биосестон	
1.1.1. Группа планктон	Гигропланоадсон, геликоадсон, кимоадсон, копеадсон, гигропланофагон, кимофагон, копефагон, гидроэктоболофагон, псевдоподофагон, эндопланогетерон, спермопланогетерон. Кимофагон, копефагон, гидроэктоболофагон.
1.1.2. Группа нектон	
2. Система контуробион	
2.1. Комплекс бентос	
2.1.1. Группа эпибентос	Миксогерпоадсон, миксоэктоболоадсон, простекоадсон, сферогигроэфаптоадсон, немогигроэфаптоадсон, платогигроэфаптоадсон, синтогигроэфаптоадсон, легогигробазоадсон, стагогигробазоадсон, кимофагон, гидроэктоболофагон, гидравликофагон, миоподофагон, псевдоподофагон, аксоподофагон, эуподофагон, ас-томогигроэфаптофагон, моностомогигроэфаптофагон, полистомогигроэфаптофагон, эндопланогетерон, спермопланогетерон.
2.1.2. Группа эндобентос	Гигропланоадсон, геликоадсон, миксогерпоадсон, монобазоэфаптоадсон, кимофагон, гидравликофагон, миоподофагон, псевдоподофагон.
2.2. Комплекс плейстон	
2.2.1. Группа эуплейстон	Плейстоадсон, плейстофагон, миоподофагон, эуподофагон.
2.2.2. Группа нейстон	Плейстоадсон, геликоадсон, триборксоадсон, копефагон.

Несомненно, что степень экоморфологического разнообразия биоты определяет уровень сложности соответствующих экосистем. Из этого следует, в частности, что пищевые сети и экосистемы бентали по своей функциональной структуре много сложнее таковых пелагиали.

Таким образом, в ходе эволюционного развития гидробиоты ее качественная дифференциация проходила одновременно в двух различных плоскостях. Во-первых, на основе адаптивной дивергентной эволюции генетически различных групп организмов наблюдалось конвергентное становление конкретных экоморф, т. е. структурных вариантов гидробионтов [5, 6]. Во-вторых, поскольку в соответствии с функциональной спецификой этих экоморф они могли развиваться лишь в строго определенных биотопах, происходило формирование топоэкологических комплексов гидробионтов — планктона, нектона, бентоса и т. п.

Оба эти деления по-своему высокоинформативны и одинаково нужны в гидробиологии: они раскрывают различные стороны развития гидробиоты и содействуют более углубленному познанию жизни водоемов. Экоморфологический анализ гидробиоты открывает новые точки роста

гидробиологии и будет содействовать дальнейшему развитию ее флористических, фаунистических, экосистемных и эволюционных направлений.

*

The topoecological character of traditional categories of hydrobionts (bioseston, plankton, nekton, benthos, pleiston, neiston, etc.) is shown as based on the original ecomorphological investigations. A common topoecological classification of hydrobionts is first substantiated and correlation of their topoecological and ecomorphological categories is considered. Ecomorphological spectra of topoecological complexes of hydrobionts are presented and the causes of their variety are discussed.

*

1. Алеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы.— М.: Изд-во АН СССР, 1963.— 247 с.
2. Алеев Ю. Г. О биогидродинамических различиях планктона и нектона // Зоол. журн.— 1972.— 51, № 1.— С. 5—12.
3. Алеев Ю. Г. Нектон.— Киев: Наук. думка, 1976.— 392 с.
4. Алеев Ю. Г. Жизненная форма как система адаптаций // Успехи совр. биологии.— 1980.— 90, вып. 3 (6).— С. 462—477.
5. Алеев Ю. Г. Экоморфология.— Киев: Наук. думка, 1986.— 424 с.
6. Алеев Ю. Г. Экоморфология и эволюция // Журн. общ. биологии.— 1988.— 49, № 1.— С. 27—34.
7. Алеев Ю. Г., Бурдак В. Д. Эколого-морфологические конвергенции и единая экоморфологическая система организмов // Экология моря.— 1984.— Вып. 17.— С. 3—17.
8. Зайцев Ю. П. Морская нейстонология.— Киев: Наук. думка, 1970.— 264 с.
9. Зайцев Ю. П. Контуробийонты в мониторинге океана // Комплексный глобальный мониторинг Мирового океана: Тр. I Международ. симпоз. Т. 2.— Л.: Гидрометеоздат, 1985.— С. 76—83.
10. Alejev Yu. G. Function and gross morphology in fish. Translated from Russian by M. Ravek.— Washington, D. C.: Smithsonian inst. and National science foundation.— 1969.— 4.— 268 p.
11. Alejev Yu. G. Biohydrodynamics of life forms of pelagial // Int. Res. ges. Hydrobiol.— 1976.— 61, N 2.— P. 137—147.
12. Alejev Yu. G. Nekton.— Hague: Junk, 1977.— 435 p.
13. Haeckel E. Plankton-Studien.— Jena: Fischer, 1890.— 105 S.
14. Hensen V. Ueber die Bestimmung des Planktons oder des in Meere treibenden Materials an Pflanzen und Tieren. 5 // Ber. Kommis. wissensch. Unters. deutsch. Meere. 1882.— 1886, 12—16, Kiel.— 1887.— S. 1—108.
15. Kolikwitz R. Plankton und Seston // Ber. deutsch. Bot. Ges.— 1912.— 30, S. 334—346.
16. Naumann E. Beitrage zur Kenntnis des Teichnannoplanktons. 2. Über das Neuston des Susswassers // Biol. Zbl.— 1917.— 37.— S. 98—106.
17. Schröter C., Kirchner O. Die Vegetation des Bodensees // Bodenseeforschungen.— 1896.— 9.— S. 14—23.
18. Zaitsev Yu. P. Contour communities of seas and ocean // Trav. du Mus. d'Hist. nat. Grigore Antipa.— 1980.— 2.— P. 421—426.

Институт биологии южных морей АН УССР,
Севастополь

Поступила 29.06.89

УДК 581.526.32(28)

Л. Р. Измestьева, О. М. Кожова, Н. Б. Усенко

ДИНАМИКА ХЛОРОФИЛЛА *a* В СЕСТОНЕ ИРКУТСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Иркутское водохранилище — первое из созданных на р. Ангаре. В нем в той или иной мере трансформируются байкальские воды, поступающие затем в расположенные ниже водоемы. Поэтому изучение гидро-биологического режима этого водохранилища в условиях влияния Бай-