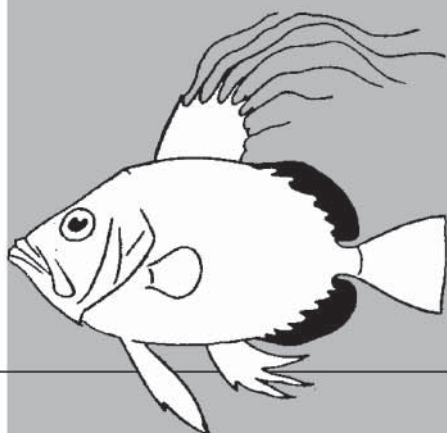
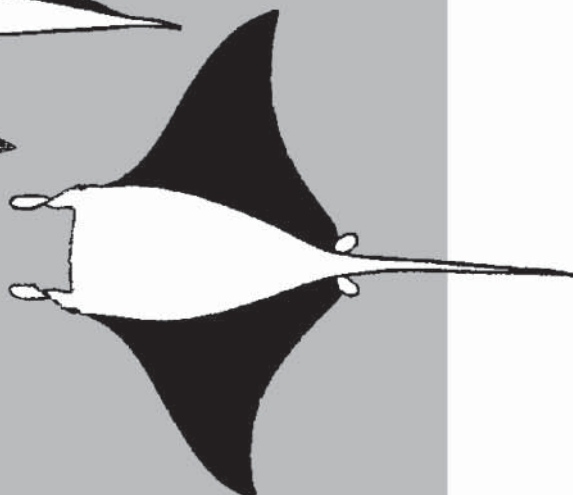
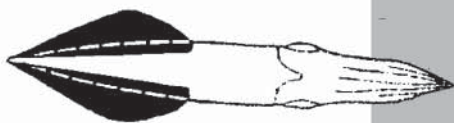
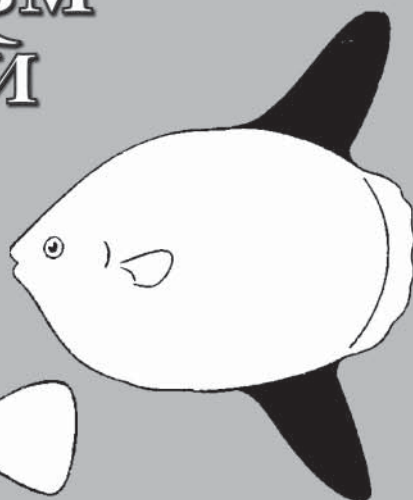


Часть

5



Адаптации  
гидробионтов.  
Организм  
в водной  
среде



*Эталоном целостности  
биологических систем выступает  
организм*

*Шмальгаузен, 1938  
(цит. по Левушкин, 1974)*

Организм представляет собой образец или эталон целостности, функционирует как самостоятельная система и входит в два комплекса взаимосвязей — генетический и биоценотический.

Генетическая и биоценотическая системы взаимоотношений значительно различаются. В первой организм выступает как потомок и предок, а во второй — как потребитель и предмет потребления, испытывающий воздействие других организмов и сам воздействующий на других членов сообщества. Первая система требует постоянного поддержания существования живого существа, вторая — процессов взаимосвязи как живой, так и неживой материи (Левушкин, 1974; Ивлев, 2006). Целостность организма поддерживается внутренними структурными взаимосвязями.

---

*«Коренная особенность организма, выражающаяся в самом этом слове, указывает на то, что он состоит не из частей только, а из органов, то есть орудий, исполняющих известные служебные отправления»* (Тимирязев, 1907, с. viii).

---

В.И. Вернадский и К.А. Тимирязев использовали для организма термин «неделимый». Организм представляет собой наименьшую биологически самодостаточную дискретность. У организма в системе «триотрофа» (Мантейфель, 1980) вырабатываются адаптации к потреблению других организмов и эффективной защите от врагов, его потребителей. В гидробиологии одним из центральных понятий является понятие организма-гидробионта (Зернов, 1949). Дискретность предполагает существование определенных линейных размеров, которые определяются наличием границ между организмом как живой функционирующей системой и средой его обитания. Факторы среды влияют на организм и это влияние ограничено диапазоном толерантности организма. С другой стороны, организм влияет на среду обитания, однако вмещающее — среда, всегда больше вмещаемого — организма, поэтому влияние организма на среду ограничено<sup>1</sup>. Большинство гидробионтов обитает в довольно узком диапазоне условий, т.е. их присутствие и количество указывает на определенные условия среды и этот факт позволил еще в конце XIX — начале XX в.в. (Mez, 1898; Kolkwitz, Marsson, 1909, цит. по Никитинский, 1938) предложить принцип биологической оценки качества водной среды по составу сообществ, набору организмов. Эти принципы стали основой современной биоиндикации (Семенченко, 2004; Семерной, 2005) или, по образному выражению Я.Я. Никитинского (1938), использования живых организмов в качестве реактивов.

---

<sup>1</sup> Еще один пример эмерджентных свойств системы: колоссальная средообразующая роль живого вещества биосферы складывается из малых воздействий на среду отдельных индивидов.

В области изучения организменных систем экология приходит в наиболее тесное взаимодействие с физиологией.

*Шилов, 1985, с. 14*

## ОСНОВНЫЕ ФУНКЦИИ И АДАПТАЦИИ ГИДРОБИОНТОВ

Самые важные функции любых организмов, в том числе гидробионтов, можно представить следующим образом:

- получение энергии из внешней среды и её преобразование;
- обмен веществом со средой;
- поддержание гомеостаза своей внутренней среды;
- индивидуальное развитие — онтогенез;
- репродукция;
- освоение жизненного пространства — расселение;
- ограничение негативного внешнего воздействия био- и абиотических факторов, защита.

Небольшое разнообразие основных жизненных функций организмов становится поистине необозримым, когда огромное количество организмов своеобразно, видоспецифично выполняет эти функции. Разнообразие жизни есть не только разнообразие форм, но и разнообразие процессов.

Функционирование биологических, как и других самоуправляемых систем, основано на восприятии изменений условий среды и определенной, свойственной данному организму реакции на эти изменения. Здесь важны две характеристики взаимодействия в системе организм — среда: скорость реакции организма и специфичность ответа на воздействие факторов среды. Самые быстрые реакции — поведенческие. Более медленные реакции физиологические, еще более медленные — морфологические. Организмы подвижные могут избегать зон с неблагоприятными условиями. Организмы прикрепленные (седентарные) не могут покинуть местообитание и избежать негативных факторов, поэтому у них вырабатывается большая пластичность адаптации к изменению условий. Так, многие высшие водные растения имеют наземную, амфибионтную, и водную морфы, приспособляясь тем самым к сезонным колебаниям уровня воды в водоеме. У каждого организма есть свой диапазон оптимальных условий существования. Организм подвержен влиянию большого количества факторов, но только некоторые, находящиеся ближе всего к пределу толерантности (для ресурсов — находящихся в минимуме), являются определяющими (закон Либиха-Шелфорда). Поддержание внутреннего гомеостаза организма требует затрат энергии. Существует две стратегии его поддержания — активная и пассивная, соответственно у организмов-регуляторов и организмов-конформистов (Риклефс, 1979). К первым могут быть отнесены, например, гомойотермные организмы, ко вторым — пойкилотермные. Адаптации по биологическому значению можно разделить на две группы или на два

уровня (Шилов, 1985). Первый уровень составляют адаптации к наиболее общим, относительно устойчивым параметрам среды, в частности, адаптации к гидробионтному образу жизни, куда входят реакции на такие характеристики среды, как плотность, наличие и количество растворенных газов, оптические свойства и т.п. Второй уровень — лабильные реакции, поддерживающие относительное постоянство структурно-функциональных параметров организма при локальных колебаниях условий среды.

## ЭКОМОРФЫ, ЦЕНОЭКОМОРФЫ И ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ГИДРОБИОНТОВ

Каждый организм принадлежит к определенному таксону и одновременно — к той или иной экоморфологической, эколого-функциональной группе (Левушкин, 1974; Алеев, 1986, Шарова и др., 1988). Каждый вид обитает в определенном, только ему свойственном диапазоне условий, однако нельзя утверждать, что сходные по условиям местообитания будут занимать одни и те же или генетически близкие виды. Напротив, следует согласиться с выводами, сделанными многими натуралистами из наблюдений в природе: далекие географически, но близкие по характеру условий местообитания регионы и целые географические области населены организмами различных видов. Близкие по характеру типы местообитаний являются ареной жизни *сходных форм* и, большей частью, *различных видов* и более высоких таксонов. Здесь в полной мере реализуются закономерности конвергентных и дивергентных экологических процессов. Если представить, что нам абсолютно точно известен не только *таксономический состав* населения определенного водоема, но и точное количество представителей *каждого вида* (к чему так стремятся многие гидробиологи в своих описательных работах), закономерности изменения их обилия во времени и пространстве, то оказывается, что этих, казалось бы исчерпывающих, знаний недостаточно для полной характеристики структурно-функционального облика населения водоемов и их сообществ.

Идея некой типовой формы, которую можно было бы использовать для обобщенного описания окружающего растительного и животного мира, так же стара, как и деятельность человека во взаимодействии с природой. Несомненно, такие понятия, как деревья, травы, водные животные обтекаемой (рыбообразной) формы, ползающие, извивающиеся (змеиобразные) животные и т.п. предшествовали более частным, уточняющим понятиям, позволяющим определить видовую принадлежность. Знание разнообразия живого должно дополняться знанием разнообразия экологических форм.

...в жизненной  
форме как в зеркале  
отражаются  
главнейшие черты  
местообитания  
животного.

*Кашикаров, 1933, с. 121*

---

*«На птицах, свойственных водным местообитаниям, лежит особая печать: утки, гуси, поганки, лысухи, гагары, пеликаны, бакланы, с одной стороны, чайки, крачки, скопа — с другой, имеют общие черты строения и поведения, несмотря на различное систематическое положение»* (Кашкаров, 1933, с. 121).

---

Важный и практически первый фундаментальный шаг к эколого-морфологической типизации живых организмов, в частности высших растений, сделал А. Гумбольдт. Он выделил 19 основных форм высших растений, что послужило началом развития физиономического подхода к описанию растительности (Humboldt, 1806, цит. по Алеев, 1986). Понятие жизненной формы было сформулировано датским ботаником Е. Вармингом, под которой он понимал «форму, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни, от колыбели до гроба, от семени до отмирания» (Warming, 1908, цит. по Алеев, 1986). Ему же принадлежит термин «адаптогенез». Значительное развитие концепция жизненной формы у растений получила в работах И.Г. Серебрякова. По его мнению, «жизненная форма растения — это его габитус, связанный с ритмом развития и приспособленный к современным и прошлым условиям среды» (Серебрякова, 1972, с. 86).

Концепция экоморфы всесторонне проанализирована в фундаментальном труде Ю.Г. Алеева (1986). Под экоморфой он понимал целостную систему взаимосвязанных и взаимобусловленных адаптаций, определяющую общую конструкцию тела организмов. Термин «экоморфа» рассматривался им как более общий относительно других, в том числе термина «жизненная форма». Придерживаясь морфологических критериев в описании экоморф, Ю.Г. Алеев, тем не менее, свою классификацию экоморф всего органического мира строит не только на этих признаках. Царства автобион и анавтобион (лат. *avto* — самостоятельный) он выделяет по признаку общего характера связей организмов со средой и общей организацией процессов метаболизма. В первое входят все клеточные организмы. Следующий уровень классификации экоморф строится на уровне метаболической активности — типы фанерон и криптон, т.е. активные организмы или находящиеся в криптическом состоянии. Таксоны третьего ранга выделены по способу экзогенного питания — типы адсон (лат. *ad* — присоединять и *sorbere* — поглощать) и фагон (от греч. *φάγος* — пожиратель), или организмы, питающиеся, соответственно, адсотрофно и фаготрофно. Таксоны следующего, четвертого, уровня — классы — выделены по принципу наличия собственной подвижности — подвижные экоморфы, планон (греч. *πλανη* — блуждать) и прикрепленные — эфаптон (греч. *ἐφάπτω* — прикреплять).

Различные особи одного вида в разных условиях или стадиях онтогенеза могут принадлежать к разным экоморфам. Классический пример — стрелололист (*Sagittaria*), который в воде и в амфибионтных условиях дает разные формы, фенотипы. Таким образом, экоморфы представляют собой группы сходных фенотипов. Следует обратить внимание на то, что за всю историю биосферы генотипов существовало и существует несравненно больше, чем «типовых» фенотипов. Существование типовых, сходных, сравнительно немногочисленных форм основано на огромном генетическом разнообразии. Д.Н. Кашкаров (1933) писал, что при установлении экологических типов или «жизненных форм» необходимо базироваться не на конституциональных, филогенетических признаках, а на признаках адаптивных, приспособительных, между которыми и факторами среды существуют определенная зависимость, гармония.

Понятие экоморфы, очевидно, следует ограничить собственно морфологическим обликом организмов, который определяется взаимодействием организма со средой обитания. Это понятие является общебиологическим и применимо ко всем живым организмам. Экоморфа есть следствие взаимодействия биологического «материала» и условий существования. В этом смысле удачна метафора, используемая Ю.Г. Алеевым (1968), который рассматривал экоморфу как литьевую форму, когда в одной форме могут быть отлиты одинаковые объекты из воска, чугуна или золота. Сходство экоморф не формально, а определяется взаимодействием со средой (их «литьевой формой»), однако дальнейшая их судьба в этой среде наверняка будет различной. Например, восковая и чугунная фигурки по разному будут реагировать на термические условия среды. Важно то, что влияние среды на формирование экоморф не абсолютно. По меткому замечанию Ю.В. Мамкаева (2003, цит. по Арефьев, 2008), организмы созданы «не из пластилина и среда не может лепить из них все, что угодно». Поэтому следует еще раз обратить внимание, что экоморфогенез является закономерным процессом, происходящим в разном масштабе времени (от эволюционного до онтогенетического), в котором взаимодействуют организм со своими свойствами и ограничениями условий среды.

Понятие «экоморфа» следует применять уже, чем более широкое понятие «жизненная форма». Кроме чисто морфологических, в последней должны учитываться и другие адаптации. Их совокупность определяет сходный образ жизни морфологически близких организмов (Кашкаров, 1933; Шарова, Свешников, 1988), равно как и морфологическое сходство вследствие близости экологических условий. Образ жизни определяется не только морфологическими характе-



ристиками. Существуют, однако, подходы, объединяющие экоморфу и жизненную форму в одно понятие.

---

«Жизненные формы или экоморфы — это группы видов растений и животных со сходными морфологическими чертами, экологическими и физиологическими особенностями и биологическими ритмами, отражающими их адаптированность к условиям среды» (Zaitsev, Mamaev, 1997, с. 39).

---

Очевидно, что в данной цитате речь идет именно о жизненной форме. Примером различия экоморф и жизненных форм могут служить безногие рептилии подотряда змей (Serpentes). Все они имеют очень сходное строение и принадлежат к одной экоморфе — секция аксокимофагон (Алеев, 1986), т.е. подвижные фагобионты с аксокимальным движителем. Однако в аспекте их гидробионтности может быть построен определенный ряд жизненных форм. Большая часть их ведет наземный образ жизни. Представители подсемейства настоящих ужей (Colubrinae) обитают вблизи воды, хорошо плавают и ныряют, но, как уж обыкновенный (*Natrix natrix*), питаются в основном наземными или околоводными мелкими позвоночными, размножаются на суше. Водяные ужи (*Natrix tessellata*) значительно больше связаны с водной средой, питаются в основном рыбой, но размножаются и зимуют на суше. Бородавчатые змеи (Acrochordinae) полностью перешли к водному образу жизни. В строении их тела появились признаки гидробионтов, дышащих атмосферным воздухом: закрывающиеся клапанами ноздри, перемещение глаз на верхнюю часть головы, адаптации кожного дыхания, яйцеживорождение. Морские змеи (Hydrophidae) — настоящие гидробионты, их морфологические адаптации коснулись строения уплощенного тела и отражены в названиях — кольчатый плоскохвост (*Laticauda laticauda*), спиральный ластохвост (*Hydrophis spiralis*). Они практически утратили связь с сушей. Очевидно, что на основе одной экоморфы сформировалось несколько жизненных форм. Таким образом, под **экоморфой** следует понимать комплекс, систему морфологических адаптаций организмов к определенной среде в процессе эволюции, индивидуума — к определенным условиям его обитания на той или иной онтогенетической стадии. Под **жизненной формой** — совокупность морфологических, фабрических, поведенческих и других адаптаций, характеризующих образ жизни в сообществах.

Экоморфогенез может рассматриваться как длительный эволюционный процесс и как адаптивная реакция в пределах онтогенеза одного организма. Абиотическая среда действительно формирует экоморфу. Но еще Ч. Дарвин (1907, с. 115) подчеркивал: «строение каждого органического существа... связано со всеми другими органическими существами». Например, обтекаемая форма тела быстро плаваю-



щего гидробионта есть не только следствие обитания в плотной среде, не только функция числа Рейнольдса, вязкости среды и т.п., но эта форма закрепились как более «рациональная» в отношениях биотической конкуренции, избегания хищников, успешной охоты, других взаимосвязей.

В дополнение к понятию «экоморфа» было введено понятие «ценоэкоморфа». Экоморфа связана собственно с организмом, конструкцией его тела, однако большая часть организмов входят в систему биоценологических связей в некоей, условно говоря, «надтелесной оболочке». Так же как человек находится в социуме не в виде антропоэкоморфы, а в одежде, выполняющей различные функции: терморегуляции, сигнальную, защитную и т.п., так и другие организмы могут обладать различными приспособлениями и образованиями, «дополняющими» экоморфу. Под **ценоэкоморфой** мы понимаем комплекс адаптаций на организменном и надорганизменном уровнях, рассматриваемых как в системе биоценологических связей внутри сообщества, так и в системе связей со средой обитания. Нами была предложена классификация ценоэкоморф (ЦЭМ) пресноводного перифитона: ценокриптон (неактивные в биоценозе ЦЭМ, напр., кладки яиц, куколки насекомых) и ценофанерон или активные ЦЭМ. В ценофанероне выделяются два класса: ценоадсон и ценофагон, которые разделяются по способу получения питательных веществ. Далее выделяются когорты в соответствии со способностью к подвижности. Мономерные ЦЭМ могут образовывать полимерные, сложные (Протасов, 1994).

Защитные образования — наиболее яркий пример ЦЭМ-адаптаций. Домик усонюгих раков является частью их тела, у коловраток *Floscularia* домик построен из комочков собственных фекалий (фабрическая адаптация, по Беклемишев, 1951), защитный домик личинок ручейников — из посторонних предметов. Однако, независимо от происхождения материалов, эти организмы относятся к одной ценоэкоморфе. Они относительно подвижны внутри убежища, а вместе в убежищем аналогичны другим седентарным организмам. В структуру биоценологических связей они входят как сложное биокосное образование. Особое значение в жизни организмов вообще и гидробионтов в частности имеют различные объединения, конгрегации, т.е. скопления, определяемые биологическими факторами (в отличие от агрегаций, связанных с внешними условиями среды (Милейковский, 1967). Друзы прикрепленных моллюсков представляют собой специфическое образование, нечто большее, чем просто скопление моллюсков, они обладают определенной структурой, формой, могут выполнять определенные функции в онтогенезе моллюсков (Протасов, 1981; Протасов, Афанасьев, 1984). Они становятся субстра-

том для поселения молоди, создают зоогенную перифиталь. Вопрос о проведении границ между конгрегациями, скоплениями, ценоэкоморфами организмов неоднозначен. Из атмобионтных организмов можно привести пример колоний термитов, которые представляют собой чрезвычайно сложные постройки насекомых со своеобразным внутренним газовым и термическим режимом и которые, учитывая трофолаксис между особями, можно рассматривать и как семью, и как чрезвычайно сложную конгрегацию, и очень сложную ценоэкоморфу. Скопления морских ежей и офиур, образуемые для улучшения трофических условий (Милейковский, 1967), можно рассматривать как временную полимерную ценоэкоморфу. Такой же следует, видимо, считать и стаи рыб. В этом случае важно то, что рыбы входят в структуру биоценоза не как отдельные особи, а как компоненты надорганизменного образования.

К одной экоморфе могут принадлежать организмы совершенно различных таксонов. Так, широко известно деление бактерий на отдельные морфологические группы. Достаточно хорошо разработанной можно считать систему типов морфологической структуры у водорослей, были попытки разработки систем экоморф и жизненных форм гидробионтов (Алеев, 1990). Одна из них, система жизненных форм беспозвоночных бентоса (Свешников, Алигаджиев, 1986; Свешников, Оленин, 1988) строится на выделении трех больших групп или разделов: эпибионты (обитающие на грунте), интрабионты (внутри грунта), бентопелагиобионты (всплывающие над дном). Для характеристик конкретных жизненных форм указанными авторами используются аналогии с «типовыми» организмами, например: «форма гаммаридная», «форма тела мизидная или похожа на креветку» и т.д. Несмотря на определенные зрительные ассоциации, подобная схема лишена универсальности.

Существуют типизации жизненных форм, в которых, что довольно странно, полностью игнорируются морфологические критерии. Например, система, построенная исключительно на характеристике трофической специализации и подвижности (Чертопруд, 2006).

Представления об экоморфах, жизненных формах для различных групп организмов разработаны неодинаково полно. В частности, они получили широкое распространение в микробиологии и альгологии. Исследователи давно обратили внимание на то, что многие водоросли генетически далеких таксонов могут объединяться в сходные морфологические типы. Еще в начале XX века К.С. Мережковский выделил 5 морфологических типов водорослей — от одноклеточных подвижных форм до древовидной особи (Топачевский, 1962). Несколько позже А. Пашер (Pascher) выде-

лил 6 морфологических типов, назвав их ступенями организации (цит. по Масюк, 1993). Концепция морфологического типа прочно вошла в альгологию, хотя классификация периодически пересматривается.

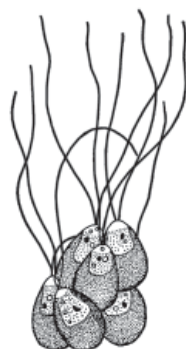
«Установлено, что в мире водорослей широко распространено явление морфологического параллелизма, которое наблюдается не только по горизонтали, но и по вертикали филогенетического древа. Наличие морфологических параллелизмов создает для систематики значительные проблемы...» (Масюк, Костіков, 2002, с. 10).

С точки зрения оценки разнообразия жизни в гидросфере важно отметить, что анализ морфологических типов выявляет как развитие, усложнение форм, так и сосуществование в современной гидросфере форм с разной степенью эволюционного развития. Следует заметить, что водоросли — это скорее экологическая группировка растительных организмов с выраженной гидробионтичностью. Именно гидробионтичность и является во многом основой конвергенции, морфологического сходства. Возможность сведения несколько десятков тысяч различных видов к нескольким морфологическим типам заслуживает большого внимания как возможность применения некоторых характерных общих признаков для описания сложных структур биотических группировок. Важно то, что значительное таксономическое разнообразие базируется на ограниченном числе типов общего плана строения. На примере водорослей можно рассмотреть типизацию, основанную на морфологической конвергенции.

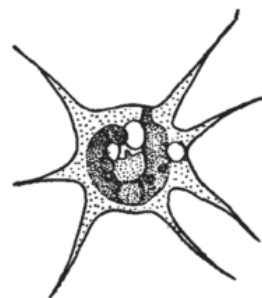
Выделяют около 10 типов морфологической структуры эукариотических водорослей (Масюк, 1993). Основываясь только на морфологическом сходстве, с некоторыми оговорками эти принципы можно распространить и на прокариотические водоросли. Следует отметить, что морфологическая типизация, применяемая для водорослей, широко используется и для представителей различных высших таксонов (Леонтьев, Акулов, 2002); характеристики типов выходят за пределы группы водорослей, тем более, что эта группа не является таксономической.

**Монадный** тип структуры объединяет одноклеточные и колониальные организмы, способные активно перемещаться в водной среде. С активным движением связана фоторецепция, развитая у многих видов жгутиковых форм. Подвижность жгутиковых организмов обуславливает полярность строения особей и колоний.

**Амебоидный** тип структуры рассматривается всего лишь как морфологический вариант строения тела водорослей, вторичный в эволюционном развитии. Его особенностью является способность к изменению формы тела с образова-



Монадная структура  
(*Pyrobotrys sp.*)



Амебоидная структура  
(*Chrysatoeba sp.*)

нием временных цитоплазматических выростов — псевдоподий (различают лобоподии, филоподии, ризоподии, аксоподии). Псевдоподии используются как особый тип псевдоподиального движителя, а также для увеличения поверхности тела, что улучшает адсотрофное питание. Амебоидный тип строения распространен довольно широко. Псевдоподии различного строения, в том числе в виде анастомозирующих нитей, образующих постоянную сеть, характерны для радиолярий.

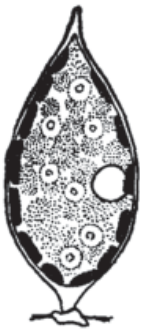
Все известные амебоидные организмы — типичные эукариоты и очевидно, что для развития такого морфологического типа необходима достаточно высокая общая организация. Амебоидные формы обитают в толще воды и на субстрате, ведут как прикрепленный, так и подвижный образ жизни. Они могут объединяться в колонии, в том числе прикрепляющиеся к субстрату.

*«Кажущаяся простота строения амебоидных организмов и амебоидного способа движения являются выражением крайней специализации, эволюционным тупиком, возникшим как результат катагенеза [регрессивной эволюции, греч. кат — приставка, означающая движение вниз (А.П.)] в ходе вторичного приспособления» (Масюк, 1993, с. 60).*

Вопрос первичности амебоидных форм не решается однозначно. Так, А.В. Топачевский (1962) полагал, что жгутиковая форма строения клеток прогрессивнее, чем амебоидная. Считается, что именно монадные формы были непосредственными предками всех эукариот. Такая точка зрения не проясняет, однако, такой проблемы: почему возникновение эукариотических организмов, несомненно более высокоорганизованных, чем прокариотические, сопровождалось морфологическим усложнением (монадные формы), а затем их эволюция сместилась в направлении катагенеза? Аргумент, что монадная структура обеспечивала возможность широкого расселения организмов в водной среде и поэтому была биологически прогрессивной, не кажется убедительным с точки зрения оценки возможностей распространения планктических организмов, поскольку вряд ли можно считать их локомоторные способности решающими в этом процессе.

С утратой локомоторного аппарата, но при сохранении некоторых признаков флаголлит (полярности, пульсирующих вакуолей, стигмы) возникает **гемимонадный** тип структуры. Он может быть представлен как отдельными клетками, так и колониями, в том числе слизистыми, которые могут находиться в воде или на субстратах в прикрепленном состоянии, но есть и обитающие в поверхностной пленке воды.

**Коккоидный** тип объединяет одноклеточные и колониальные водоросли, лишенные локомоторного аппарата и



Коккоидная структура  
(*Characium sp.*)

обладающие пассивной подвижностью, либо прикрепленные к субстрату. Исчезновение признаков монадной структуры, переход к малоподвижному образу жизни у эукариотических водорослей рассматривается как переход к собственно растительному образу жизни, однако следует признать, что коккоидная структура — отнюдь не «изобретение» эукариотических водорослей.

*«Наиболее примитивной исходной формой клетки прокариотических водорослей, пожалуй, можно считать шаровидную форму. Из нее практически нетрудно вывести все разнообразие иных форм клеток»* (Кондратьева, 1995, с. ...).

*«Бактерии по своей форме разделяются на три основные группы. К первой группе относятся микроорганизмы, имеющие шаровидную форму — кокки. Это наиболее простая форма»* (Утевский, 1975, с. 16).

Несмотря на некоторую морфологическую упрощенность, водоросли коккоидной структуры обладают широким спектром адаптаций к обитанию в толще воды, в поверхностной пленке и на субстратах, что может служить доказательством древности ее происхождения. Размер клеток автотрофного пикопланктона составляет всего 2—3 мкм (Herperle, Schlegel, 2002). Основным приспособлением к нейстонному образу жизни является несмачиваемость водной поверхности клеточной оболочки. У некоторых видов образуется так называемый плавательный колпачок, поддерживающий клетки у поверхности. Формы, обитающие на твердых субстратах, прикрепляются с помощью слизистых подушечек, стебельков, подошв. Некоторые формы, обитающие на дне, имеют длинные слизистые тяжи, поднимающие клетки над осадками.

При делении клеток в одной плоскости и дальнейшем их нерасхождении образуются последовательные цепочки — это **нитчатый (трихальный) и разноритчатый (гетеротрихальный)** типы структуры. Трихальный тип довольно широко распространен среди прокариот и эукариот.

Заварзин Г.А. указывает (2003), что древнейшие микроскопические ископаемые представляют собой нитевидные формы диаметром 0,5—2 мкм и длиной до 300 мкм, из отложений Пилбара (Австралия), интерпретируемых как глубинная гидротерма. Однако трихальная морфа — достаточно сложное образование и вряд ли может рассматриваться как первичная. По мнению А.В. Топачевского (1962), формирование трихальной структуры обусловлено полярностью среды — прикрепление к субстрату обеспечивает поднятие над ним всего трихома. Полярность, безусловно, имеет большое значение из-за различных функций полярных концов нитей, однако, колонии или организмы трихальной структуры бывают не только прикрепленными к субстрату, но и плавают в воде.



Нитчатая структура  
(*Colothrix* sp.)



Разноритчатая структура  
(*Fischerella* sp.)

Олигомерная и полимерная, цепочечная, структура характерна и для многих животных (Cestoda, Annelida, колонии Pirosona), здесь цепочкообразная структура также определяется полярностью направления движения или роста. У нитчатых форм появляется ветвление, а для гетеротрихальных этот важнейший морфологический признак становится основным.

«Ветвление является одним из основных свойств растительного организма. Возникновение ветвления приводит к увеличению поглощающей поверхности организма, в связи с этой особенностью оно приобрело широкое распространение среди всех отделов как низших, так и высших растений» (Топачевский, 1962, с. 109).

Рассматривая ветвление как морфоадаптацию, А.В. Топачевский отмечает наличие этого явления не только собственно для талломов водорослей, но и указывает на «ветвление слизистых тяжей» колоний коккоидных водорослей. Нитчатые разветвленные слоевища наиболее полно представлены сине-зеленых, зеленых, бурых и красных водорослей. Очень характерно образное сравнение слоевища с гидродинамически прочной антенной, улавливающей из окружающего пространства фотоны света и молекулы питательных веществ (Хайлов и др., 1992). С ее поверхностью напрямую связана интенсивность трофического потока на единицу массы. Один из важнейших способов наращивать поверхность быстрее массы — это ветвление. Ветвящиеся колонии существуют у инфузорий (*Zoothamnion*), кишечнополостных (*Obelia*), мшанок (*Plumatella*), гидроидных полипов и др.

Деление клеток в трех плоскостях с последующим их нерасхождением приводит к формированию талломов **сарциноидного** типа структуры. Сарциноидные водоросли занимают промежуточное положение между одноклеточными, коккоидными и многоклеточными паренхиматозными водорослями (Масюк, 1993). Подобные структуры имеются и у прокариотических организмов, напр. *Xenococcus kernerii*.

**Паренхиматозный**, тканевый тип структуры основан на дифференциации клеток, совокупности которых формируют разнофункциональные ткани. Он характерен и для первичных многоклеточных животных Prometazoa. Например, у *Trichoplax* тело состоит из внешнего жгутикового эпителия и внутренней паренхимы с несколькими типами клеток, т.е. при отсутствии четкой дифференциации тканей имеется разделение клеток по функциям (Малахов, 1990). Тот же принцип лежит в основе строения губок, однако дифференциация групп клеток здесь может быть выражена очень значительно, число типов клеток приближается к десятку. Следующим этапом эволюции уже на базе тканевого типа является формирование органов и систем органов, на основе большого числа типов клеток, различных по строению и функции.



Одна из важнейших эволюционных тенденций организмов, в том числе и водных — увеличение размеров. Некоторые одноклеточные животные достигают макроскопических размеров в несколько сантиметров и десятков сантиметров (*Foraminifera*, *Xenophiophoria*). Однако, основное направление в увеличении размеров — многоклеточность. У водорослей существует **сифональный** тип структуры, характерной особенностью которого является отсутствие клеточных перегородок внутри макроскопического слоевища и наличия большого числа оргanelл.

**Сифонокладальный** тип, известный только у зеленых водорослей, характеризуется в своем развитии первичной стадией многоядерного сифона. Этот тип структуры представлен разнообразными морфологическими вариантами: пузыревидным слоевищем типа *Valonia*, нитчатыми ветвящимися типа *Cladophora*, крупными объемными слоевищами типа *Dictiosphaeria*.

Таким образом, огромное разнообразие видов водорослей морфологически можно отнести всего к нескольким типам структуры. Это пример широчайшей дивергенции на фоне очень узкой конвергенции. Эволюционный процесс — это не только процесс формирования видов, но и процесс формирования общей конструкции тела организмов, соответствующей важнейшим условиям среды обитания. Живое вещество дифференцировано не только как видовое живое вещество, но и как живое вещество различных экоморф или морфологических типов, что хорошо видно на примере водорослей.

При всем богатстве видового состава, высшие водные растения также можно разделить на небольшое число эколого-морфологических типов, учитывая степень утраты их связи с сушей. Выделяют две большие группы — гидрофиты, постоянно растущие в воде, и гигрофиты — обитатели переувлажненных мест, периодически затопляемых территорий (Гигевич и др., 2001). Высшие водные растения легко меняют морфу в зависимости от условий среды: амфибийные, погруженные и плавающие на поверхности воды могут принадлежать к одному виду. Например, виды семейства *Nymphaeaceae* могут образовывать монодоминантные фитоценозы болотного типа (амфибийная форма в зоне осушаемых мелководий водохранилищ), лимнофильные сообщества (формы с плавающими листьями) и реофильные группировки, погруженная форма. Поэтому различные экоморфы (ценоэкоморфы) одного и того же вида могут рассматриваться как диагностические признаки выделения различных типов сообществ макрофитов (Зуб, 1996).

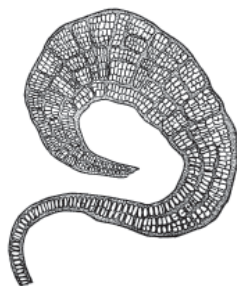
Роль экоморф в биоценотической структуре разнообразна. Довольно основательно разработанная концепция «организмов-экологических экосистемных инженеров» (англ. —



Сифонокладальная структура (*Caulerpa* sp.)



Пальмеллоидная структура (*Hydrurus* sp.)



Пластинчатая структура (*Prasiola* sp.)



*ecosystems engineers*) (Jones et al., 1994; Wright, Jones, 2006) оперирует в основном категорией организма и, скорее, на видовом уровне (Karatajev et al., 2002). Не вызывает сомнения, что и взаимосвязи в сообществах как индивидуума, так и вида довольно специфичны, однако обобщить их можно только на уровне экоморфы. Очевидно, что крупные водоросли и макрофиты в гораздо большей степени определяют пространственную структуру всего сообщества, чем микроводоросли, так же как на мидиевой банке средообразующую роль играют именно прикрепленные моллюски, независимо от конкретного вида мидий. Прикрепленные организмы (эфаптобионты), в силу их постоянного присутствия в сообществе, могут сильнее влиять на другие организмы, чем подвижные. Прикрепленные формы изменяют всю архитектуру биотопа. Средообразующая роль организмов в целом возрастает с увеличением их размеров (Хохряков, 1969), однако эдифицирующая роль экоморф проявляется как в макро-, так и в микромасштабах. Такие организмы, как гигантские бурые макроводоросли, герматипные кораллы образуют целые экосистемы. С размерами организмов связана продолжительность их жизни (Шмидт-Ниельсен, 1987), что может влиять на время существования всего биоценоза.

Каждое сообщество, биоту водоема либо региона можно охарактеризовать не только по таксономическому составу, но и спектру экоморф и жизненных форм (Алеев, 1986). Определенный спектр присущ и экотопическим группировкам гидробионтов. Формирование экоморф, экоморфогенез, следует рассматривать не только в связи с эволюцией отдельных видов или таксономических групп, но и как биоценотическое и биосферное явление.

В эволюционном становлении эколого-морфологической специфики экоморф автофанерона основополагающей стороной явилось формирование способов экзогенного питания.

Алеев, 1986, с. 205

## ПОЛУЧЕНИЕ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ ГИДРОБИОНТАМИ. АДСОБИОНТЫ И ФАГОБИОНТЫ

Существует три основных источника энергии для жизненных процессов организма: энергия светового излучения, прежде всего солнца (фотосинтезики); химических связей неорганических веществ (хемосинтезики); энергия, заключенная в органических веществах (гетеротрофные организмы). Энергия необходима для процессов жизнедеятельности, в том числе биологического синтеза, построения структур организма.

По способу получения экзогенного питания организмы можно разделить на две большие группы, которые представляют собой два типа экоморф — **адсон** и **фагон**.

**Адсотрофные** организмы получают питательные вещества путем адсорбции растворенных веществ всей поверх-

ностью тела или его особыми участками. Следовательно, необходимым условием жизни адсотрофов является присутствие растворов, окружающих все тело (водная среда) или контакт определенных органов, напр. корня высших растений, с водой и растворами. Именно поэтому все микроорганизмы следовало бы отнести к гидробионтам, поскольку они питаются адсотрофно, из окружающих их растворов (Заварзин, 2003). Грибы также адсотрофные организмы. Адсорбция — сложный процесс, со своими физико-химическими закономерностями. Адсорбционное питание у большинства животных вторично, напр. у комменсалов и паразитов (Скадовский, 1955). Эффективность адсорбции или относительная скорость адсорбции ( $M_w$ ) может быть определена как масса вещества  $M_a$ , приходящегося на единицу объема тела организма  $W$ :

$$M_w = M_a / W.$$

Относительная скорость адсорбции может быть выражена соотношением, связывающим массу адсорбированного вещества  $m_a$  и суммарную величину смоченной поверхности тела  $S$ :

$$M_w = m_a S / W = m_a S_w,$$

где  $S_w$  — удельная поверхность.

Соотношение объем—поверхность определяет важную закономерность. Поскольку с увеличением размеров тела величина  $S_w$  снижается, при прочих равных условиях снижается интенсивность адсорбции. Таким образом, одним из эффективных путей экоморфогенеза адсобионтов является уменьшение размеров тела. Вторым путем является увеличение поверхности тела за счет выпячиваний и углублений поверхности, ветвления осевых структур (Алеев, 1986; Хайлов и др., 1992). Для количественной характеристики развитости поверхности предложено соотношение, величина которого не зависит от размеров тела — приведенная удельная поверхность ( $S_0$ ), которая представляет собой отношение корня квадратного из поверхности к корню кубическому из объема (Алеев 1986). Шарообразные организмы имеют наименьшее значение  $S_0 = 2,199$  (табл. 5.1).

Фотоавтотрофные адсотрофы через поверхность тела получают не только питательные вещества, но и световую энергию. Увеличение фотосинтезирующей поверхности связано и с поступлением минеральных и органических веществ. Основными элементами для автотрофов являются С, N, P, Fe, Si, Mo и некоторые другие. Питательный субстрат бактериальных организмов очень разнообразен — от простых неорганических веществ у хемосинтезирующих до сложных органических соединений у гетеротрофных. Адсо-

Таблица 5.1. Удельная поверхность ( $S_w$ ) и приведенная удельная поверхность ( $S_0$ ) тела адсобионтов различных размеров (L) ( по Алеев, 1986)

Организм	L, м	$S_w$	$S_0$
Бактерия <i>Micrococcus luteus</i>	0,000001	6 000 000	2,2
Эвглена <i>Euglena viridis</i>	0,0001	168 596	2,24
Нитчатая водоросль <i>Spirogyra inflata</i>	0,1	40 000	8,92
Водоросль <i>Cystoseira barbata</i>	0,95	1838	11,18

трофия не создает предпосылок к самостоятельной подвижности, развитию локомоторных органов и механизмов. Тенденция к прикрепленному образу жизни прогрессирует с увеличением линейных размеров адсобионтов. Для адсобионтов характерны центральный, лучевой типы симметрии.

**Фаготрофный способ** питания связан с различными способами поглощения оформленной твердой или жидкой пищи. Это довольно сложный физиологический и этологический акт. Биохимические изменения поглощенной пищи происходят внутри организма. Адсотрофия, всасывание уже преобразованной пищи обеспечивается специальными органами и их системами. С точки зрения экоморфологии, весь организм, образно говоря, становится «обслуживающей системой» адсотрофного элемента. К таким системам относятся, напр. ротовые органы, которые по своему строению должны соответствовать характеру пищи (табл. 5.2).

Механизм питания животных пресноводного бентоса можно разделить на пять типов (Pavluk, 1997): 1) соскребание; 2) измельчение; 3) собирание; 4) всасывание; 5) фильтрация. В целом, для характеристики трофической группы можно использовать несколько критериев: характер пищи, механизм поглощения пищи, размер пищевых частиц, характер захвата пищи (пассивный или активный), частичное или полное использование пищевого объекта. Сочетание этих признаков позволяет выделить 12 трофических групп пресноводного зообентоса (Pavluk et al., 2000).

Разнообразие пищи фаготрофов, способы её получения являются одними из факторов разделения их по экологическим нишам. Относительный размер пищевых объектов играет существенную роль в трофических адаптациях. Можно выделить две основных стратегии получения пищи. Первая — индивидуальный захват отдельных объектов питания, вторая — концентрация пищевых частиц. Примером первой может быть охота, поиск и добыча отдельной жертвы, второй — фильтрация, седиментация. Самостоятельной стратегией следует также считать безвыборочное потребление

уже сконцентрированной пищи — заглатывание грунта, пастьба. По происхождению пищевые объекты фаготрофов можно разделить на растительные, животные, бактериальные и детрит. Происхождением определяется энергетическая ценность пищи, которая выше у продуктов животного происхождения: содержание энергии в водорослях планктона 0,35; животных бентоса — 0,45; рыбах — 1,1 ккал/г сырого веса (Богоров, 1974). По агрегатному состоянию пищу можно разделить на жидкую и относительно твердую. Первая группа включает соки растений, гемолимфу насекомых, ткани, разжиженные специально введенными в тело жертвы ферментами. Вторая группа — разнообразные живые организмы и их части, детрит.

Некоторое подобие фаготрофии наблюдается у альдрованды пузырчатой *Aldrovanda vesiculosa*, свободно плавающей в водоеме. Для захвата добычи — мелких водных животных — служат складывающиеся из двух половинок листовые пластинки. Очевидно, что фаготрофом это растение назвать нельзя, отловленные животные, как и у других плотоядных растений (пузырчатка обыкновенная *Utricularia vulgaris*, другие виды этого рода *U. minor*, *U. intermedia*), являются преимущественно азотной добавкой к минеральному питанию.

Простейшие, в основном микроскопических размеров, питаются бактериями, водорослями, т.е. еще более мелкими организмами, хотя могут охотиться и на относительно

**Таблица 5.2. Характер пищи гидробионтов-фаготрофов, способы получения пищи (по Шмидт-Нильсен, 1982, с дополнениями)**

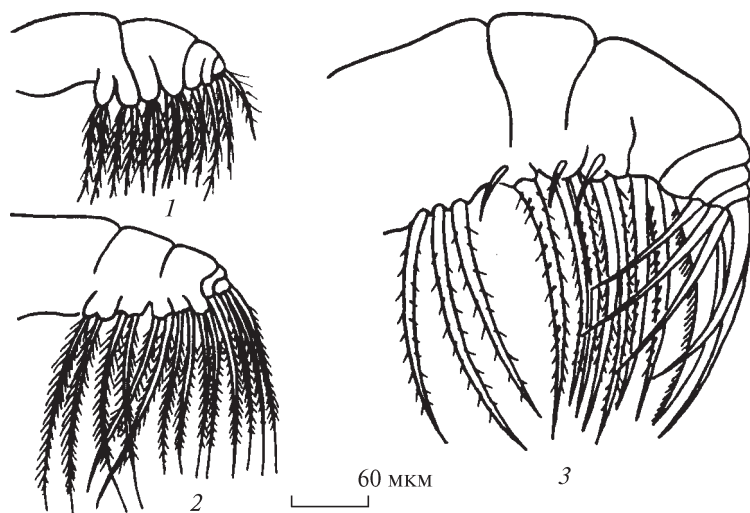
Тип пищи, пищевой объект	Размер, порядок величин	Способ захвата	Примеры
Бактерии, водоросли, мелкий детрит	1—10 мкм	Активный захват псевдоподиями, цитостомом, фильтрация	Амебы, радиолярии, инфузории, ракообразные, двустворчатые моллюски
Беспозвоночные, личиночные стадии и мальки рыб	1—10 мм	Активный захват ротовым аппаратом, фильтрация	Кишечнополостные, гребневники, рыбы, усатые киты
Беспозвоночные, позвоночные	10—100 см	Активный захват	Головоногие моллюски, рыбы, зубатые киты
Прикрепленные водоросли и детрит	1—10 мкм	Соскребание, собирание	Брюхоногие моллюски, иглокожие, кольчатые черви
Скопление детрита, бактерии, простейшие	1—10 мкм	Заглатывание, сортировка	Полихеты, олигохеты
Макрофиты, крупный детрит	1—10 см	Разгрызание, измельчение	Ракообразные, личинки насекомых
Жидкость	—	Высасывание	Насекомые, клещи, паукообразные

крупных. У инфузорий выделяют несколько трофических групп: 1) бактериофаги и детритофаги; 2) сапрофаги; 3) хищники; 4) миксофаги со смешанным питанием (Догель, 1951). Процесс потребления пищи происходит при помощи псевдоподий, как у амёб и радиолярий; клеточного рта, как у инфузорий и жгутиконосцев; сосущих шупалец, как у сукторий. Некоторые солнечники Heliozoa образуют так называемые трофические ассоциации, когда несколько особей, окружая крупный пищевой объект, сливаются телами, а после совместного потребления добычи опять расходятся (Догель, 1951).

Спектр питания и трофические адаптации водных беспозвоночных очень широки. Морфологическая структура и поведение взаимосвязаны и это позволяет дифференцировать ряд структурно-поведенческих типов: пасущиеся собиратели, активные хвататели, седиментаторы, фильтраторы (Монаков, 1998). Относительно небольшое число трофических типов в действительности подразделяется на огромное количество вариантов, построенных на разной морфологической основе и разнообразном поведении, что позволяет тонко дифференцировать характер пищи, ослабляя конкуренцию. Трофические адаптации в некоторых таксонах беспозвоночных довольно похожи. Например, тип кишечнополостные — активные хищники, но среди них распространена и симбиотрофия. Хищниками являются гребневики, плоские черви. Двустворчатые моллюски — в основном фильтраторы. Среди обитающих в воде насекомых и личинок присутствуют собиратели, хищники, пассивные фильтраторы. Также разнообразны трофические адаптации ракообразных.

Наиболее специфичным для водной среды является питание на основе различных способов сгущения sestона. Благодаря высокой плотности воды, в ней присутствуют взвешенные вещества, различные организмы. Фильтрационная система (рис. 5.1) включает три элемента: диспергированные частицы, жидкую среду, собственно фильтр (Rubinstein, Koehl, 1977; Гутельмахер, Алимов, 1979). К этому целесообразно добавить и механизм, создающий ток воды, поскольку фильтрация предполагает разность давления до и после фильтрующего элемента.

К фильтрационному типу питания следует отнести пассивную фильтрацию при помощи сетей и ловушек и активную фильтрацию, процеживание сквозь различные морфологические структуры. Личинки насекомых, напр. ручейников *Neureclipsis*, *Hydropsiche* строят сети различной конструкции. Ловчие сети ручейников имеют разный размер ячеек, в зависимости от возраста личинок и видовой принадлежности: от  $1 \times 6$  мкм у *Dolophides distinctus* до  $403 \times 534$  мкм у *Arctopsiche irrorata*. У ракообразных роль фильт-



**Рис. 5.1.** Строение вторых максилл копепод, используемых как элемент системы фильтрации (по Монаков, 1998).

1 — *Eurytemora velox*; 2 — *Acanthodiptomus denticornis*; 3 — *Heterocope appendiculata*.

ра играют конечности. Размеры пищевых частиц в питании кладоцер варьируют в широких пределах, напр. у хидорид от 3—6 до 50 мкм (Монаков, 1998).

Вододвижущий аппарат двустворчатых моллюсков относится к типу мерцательно-гидрокинетического (Беклемишев, 1964). Основная движущая сила создается функционированием мерцательного эпителия жабр, околоротовых лопастей. Щупальца вводного сифона, околоротовые лопасти сортируют пищевые частицы. Фильтрационный аппарат моллюсков позволяет улавливать частицы размером 1—3 мкм (*Dreissenidae*), 2—3 мкм (*Unionidae*), *Mytilidae* отфильтровывают частицы менее 2 мкм (Алимов, 1981).

Из всех доступных кормовых организмов каждый фильтратор потребляет довольно малое число объектов. Многие планктонные ракообразные предпочитают мелкие водоросли без каких-либо выростов. Для пресноводных рачков-фильтраторов наиболее потребляемыми являются водоросли размером от нескольких микрометров до 100 мкм (Сушеня, 1963). У морских фильтраторов максимальные размеры эффективно улавливаемых частиц значительно больше.

Эффективность фильтрации можно определить по объему профильтрованной воды. Зависимость скорости фильтрации ( $F$ ) от массы особи ( $W$ ) описывается степенным уравнением

$$F = aW^b,$$

где коэффициенты  $a$  и  $b$  для ракообразных, по данным разных авторов, варьируют от 250 до 56523 и от 0,667 до 1,000 (Гутельмахер, 1986).

При диапазоне сухой массы особи пресноводного ракообразного от 0,002 до 0,12 мг, интенсивность фильтрации составляла 7780—18 мл/мг сухой массы/сутки, экспоненциально снижаясь при возрастании массы особи (Сушеня, 1963).



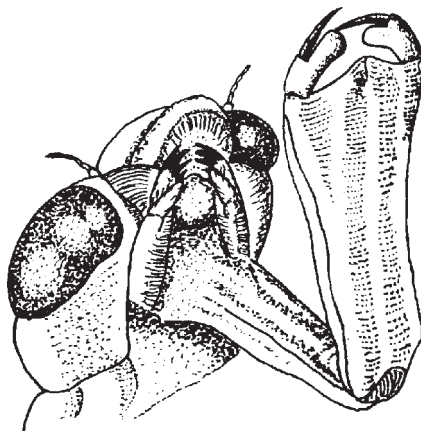
Имеется множество различных способов сгущения гидробионтами взвешенных в воде, дисперсных частиц пищи. Некоторые коловратки в качестве фильтра используют части ротового аппарата, но большинство являются «вертикаторами», т.е. при помощи коловращательного аппарата создают поток воды, который направляет частицы к ротовому отверстию. Мшанки, движением ресничек, расположенных на щупальцах, направляют ток воды к ротовому отверстию. Своеобразным способом концентрации пищевых частиц пользуются олигохеты *Ripistes parasita*. Гигантские волосовидные щетинки, колеблясь, собирают на клейкую поверхность взвешенные в воде частицы. Червь периодически протаскивает щетинки сквозь ротовую щель и очищает их. Личинки *Chironomus plumosus* строят в грунте U-образные трубки, через которые при помощи колебательного движения тела прокачивается вода, из которой на клейкие нити отфильтровываются взвеси.

Неизбирательное заглатывание грунта не требует особых затрат энергии на поиски пищи. Олигохеты сем. Tubificidae питаются в слое донных осадков толщиной 2—5 см, хотя могут проникать вглубь на нескольких десятках сантиметров. В верхних слоях грунта органического вещества содержится больше всего. Суточное потребление грунта олигохетами *Limnodrillus ubekemianus*, *L. hoffmeisteri* составляет 800—1200 % массы тела (Поддубная, 1961).

Хищники также широко представлены среди водных беспозвоночных. Успешной добыче животной пищи способствуют различные адаптации. У кишечнорастных имеются стрекательные клетки, у гребневиков — специальные клейкие клетки, у хищных организмов существует множество поведенческих адаптаций, обеспечивающих добывание живой пищи. На разных стадиях онтогенеза у хищников есть свои пищевые объекты. Например, пресноводная медуза *Craspedacusta sowerbii* питается организмами планктона, а её полип, обитающий на твердом субстрате, охотится на олигохет и личинок хирономид, живущих на том же субстрате. Хищными могут быть только некоторые стадии развития. Это хорошо видно на примере личинок хирономид рода *Parachironomus*. *P. vitiosus* на всех стадиях — фильтратор, строящий сети, сестонофаг. Другие виды этого рода — собиратели, *P. kuzini* в младших личиночных возрастах собиратель, а позже переключается на питание личинками хирономид и икрой земноводных.

Ресничные черви, будучи подвижными хищниками, могут нападать даже на брюхоногих моллюсков, более крупных, чем сами черви. Хищные формы коловраток охотятся на планктонных простейших, мирных коловраток, ракообразных. Активные хищники из олигохет (*Chaetogaser diapha-*





**Рис. 5.2.** Голова и ротовой аппарат (маска) стрекозы *Aeschna* (по Шванвич, 1949, из Монаков, 1998)

*nus*) питаются ракообразными, другие — *Agriodrilus vermivorus* — грунтовыми олигохетами. Пиявки по большей части — активные хищники. Суточное потребление пищи пиявкой *Herpobdella nigricolis*, может составлять 10–250 % массы особи, снижаясь с увеличением массы (Луферов, 1963).

Хищные ветвистоусые ракообразные относятся к активным хватателям. В литоральной части водоемов обитает *Polypheumus pediculus*, в пелагиали *Bythotrephes longimanus*, *Leptodora kindtii*. Крупный рачок лептодора (более 10 мм) может охотиться на самых крупных представителей планктона, размером более 1 мм, развивая при броске скорость 60 мм/с.

Из личинок насекомых одними из наиболее активных хищников являются личинки стрекоз. Эффективная охота обусловлена совершенным хватательным аппаратом — маской (рис. 5.2), гидроэкологическим движителем в дополнение к эуподиальному, сложным поведением. Суточный рацион разных видов корма личинок Anisoptera превышает 100% (*Aeschna grandis*). При оценке пищевых потребностей личинок стрекоз следует принимать во внимание особенности охотничьего поведения, когда личинки стрекоз добычу убивали, но не съедали (Монаков, 1998).

В отряде жуков выделяется подотряд плотоядных *Aderhaga*, из которых 8 семейств представлены водными формами. Среди них есть специализированные формы: одонатофаги, питающиеся личинками стрекоз (*Cybister lateralimarginalis*); кулицидофаги, питающиеся личинками комаров-кулицид (личинки жуков *Rhantus*, *Colymbetes*), однако большинство — хищники с широким спектром питания (Дядичко, 2009).

В типе Моллюсков двустворчатые являются фильтраторами, головоногие — хищниками, а среди гастропод есть как хищные (*Conus*), так и мирные формы, в основном собиратели.

Пищевые объекты и трофические адаптации водных позвоночных разнообразны и первое место здесь занимают рыбы

Этапы	Длина рыбы	Внешний вид	Рот	Глоточные зубы	Кишечник	Нервная система	Объекты питания
A			Неподвижный	Первичные зубы	Прямая трубочка со спавшимися стенками $l$ от 0,48 до 0,44		
B	5,0	$h = 14\%$ 	Невыдвижной схватывающий	Двурядные	$l/l = 0,48$		
C	5,7	$h = 14\%$ 	Слабо выдвижной схватывающий		$l/l$ колеблется от 0,44 до 0,42		
D <sub>1</sub>	8,5	$h = 15\%$ 	Начало полного выдвижения	Двурядные	$l/l$ от 0,56 до 0,59		
D <sub>2</sub>	9,5	$h = 18\%$ 	Выдвижной схватывающий		$l/l$ от 0,88 до 0,90		
E	12,0	$h = 20-22\%$ 	Выдвижной схватывающий и всасывающий	Однорядные	$l/l$ от 1,03 до 1,09		
F	14,5	$h = 22-25\%$ 			$l/l = 1,43$		
G	22,0	$h = 26\%$ 		Однорядные			
H		$h = 27-32\%$					
I		$h = 32-35\%$ 					

Рис. 5.3. Изменения строения тела и объектов питания каспийской воibly (по Никольский, 1974):

$h$  — отношение высоты тела к длине,  $l$  — длина тела,  $l/l$  — водоросли планктона, коловратки, ракообразные, донные личинки насекомых и олигохеты, дрейссена

(Никольский, 1974). У них существует определенная, иногда очень узкая, специализация относительно пищевого объекта. Этому способствуют морфологические, анатомические и поведенческие особенности. Только за счет высокой пищевой специализации в экосистемах коралловых рифов существуют столь плотные и таксономические богатые сообщества рыб (Paine, 1966). В их основных группировках наблюдается еще более узкая трофическая специализация (табл. 5.3).

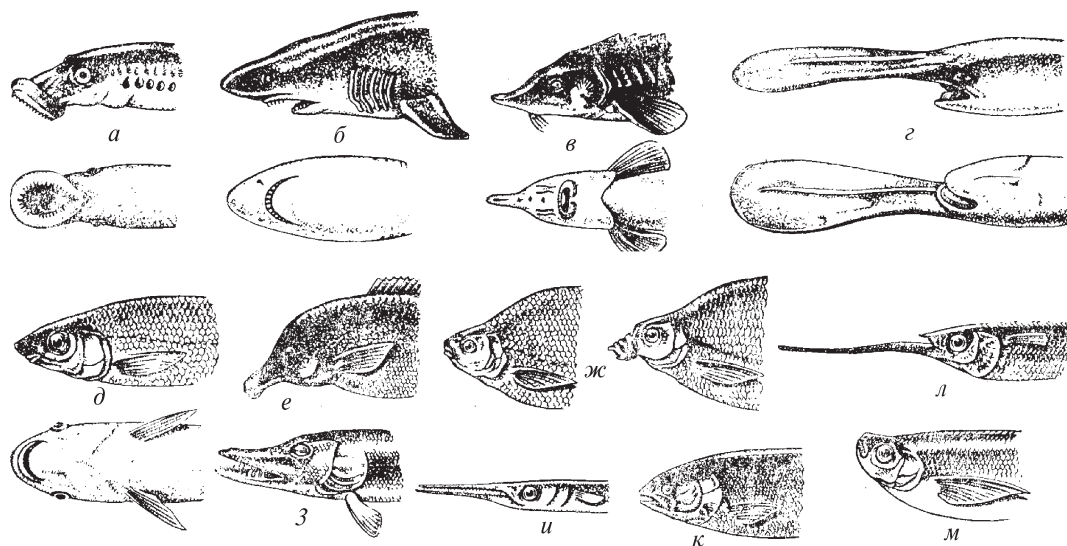
В онтогенезе пищевая специализация может меняться. Так, вобля *Rutilus rutilus caspicus* на первых стадиях онтогенеза питается ракообразными, бентическими личинками насекомых, а у взрослых особей основу пищи составляют моллюски (Никольский, 1974). В процессе индивидуального развития изменяется внешний вид, соотношение размеров тела, конструкция ротового аппарата, строение кишечника (рис. 5.3). Фактически, на каждой онтогенетической стадии формируется иной организм со своим характером пищи. У рыб и круглоротых выделяют несколько типов ротового аппарата: хватательный, присоскообразный, всасывающий, дробящий (рис. 5.4).

Существенную роль в добыче пищи у рыб играют жаберы. Хорошо развитые жаберные тычинки у планктофагов выполняют функции фильтра. Характер питания определяет длину пищеварительного тракта. У плотоядных рыб длина кишечника меньше длины тела, у растительноядных — значительно больше.

Из других позвоночных наиболее специализированными относительно характера пищи являются усатые киты.

**Таблица 5.3. Трофическая специализация рыб Большого барьерного рифа (по Сорокин, 1990)**

Трофическая группа	Источник и способ питания	Количество видов
Растительноядные	Всасывающие детрит, перифитон	3
	Скребущие перифитон	14
	Грызущие талломы макрофитов, корки водорослей	32
Планктофаги	Зоопланктон, детрит	59
	Фитопланктон	1
	Макропланктон	4
Бентофаги	Донные беспозвоночные	156
	Кораллы	15
	Смешанная пища	14
	Облигатные	11
	Факультативные	15



**Рис. 5.4.** Различные типы ротового аппарата у рыб и круглоротых (по Никольский, 1974): *a* — минога; *b* — акула; *v* — осетр; *г* — веслонос; *д* — подуст; *e* — мормирус; *ж* — лещ; *з* — щука; *и* — сарган; *к* — лосось; *л* — полурыл; *м* — чехонь

Строение их ротового аппарата соответствует фильтрационному способу питания. Другие водные млекопитающие преимущественно плотоядны.

При увеличении размеров фагобионтов (на 6 порядков, табл. 5.4) каких-либо тенденций к увеличению удельной приведенной поверхности тела нет. Таким образом, у них хорошо выражена закономерность сохранения показателя относительной поверхности тела относительно его объема. Исключение составляют колониальные седентарные организмы, развитость поверхности тела или колоний которых определяется необходимостью облавливать наибольший возможный объем воды. В этом аспекте они конвергентно сходны с адсотрофами. Это же следует отметить и для фораминифер с большой поверхностью аксоподий.

Для фагобионтов характерна направленность эволюции в сторону развития собственной подвижности, что требует развития локомоторных систем, движителей, систем получения и обработки информации. Подвижный образ жизни ведет к общему функционально-структурному усложнению организма, его общему прогрессивному развитию. Такие тенденции хорошо прослеживаются на примере моллюсков. У зарывающихся в грунт малоподвижных двустворчатых отсутствует фоторецепция, ослаблено тактильное восприятие, у более подвижных эпибентосных гребешков (*Pecten*) имеются глаза по краю мантии. У брюхоногих, подвижных форм, есть щупальца, органы зрения. Наконец, головоногие, быстрые активные пловцы, имеют совершенные зрительные

органы, развитую нервную систему. Особенности водной среды позволяют существовать и седентарным формам фагобионтов, однако такой образ жизни всегда ведет к упрощению общего строения организма.

Тип симметрии тела фагобионтов, по мере приобретения в филогенезе черт фаготорофности, закономерно изменяется в сторону билатеральной. Центральная симметрия тела характерна для наименее развитых фагобионтов, напр. радиолярий. Появление рта у кишечнополостных привело к формированию осевой симметрии. Вторичная осевая симметрия возникает у прикрепленных или малоподвижных организмов, таких как иглокожие. Билатеральная симметрия встречается также у инфузорий, но только у турбеллярий и других высокоразвитых организмов она становится постоянной. Развитие билатеральной симметрии обусловлено дифференциацией тела на брюшную и спинную стороны.

Можно сделать вывод, что для фагобионтов характерны тенденция к уменьшению поверхности тела, развитие локомоторных механизмов и собственной подвижности, наличие специализированной пищеварительной системы и связанных с ней систем органов.

В гидросфере довольно часто встречается явление симбиотрофии. В некоторых случаях облигатной симбиотрофии организмы могут выполнять трофические функции, вообще существовать только во взаимосвязи с симбионтами. Водоросли-симбионты играют очень важную роль в жизнедеятельности коралловых полипов. Они являются продуцентами органического вещества, способствуют построению известкового скелета, однако кишечнополостные могут жить и без симбионтов. Симбиотрофия у погонофор, напр. вестиментифер *Riftia* и других является обли-

Таблица 5.4. Приведенная удельная поверхность ( $S_0$ ) тела фагобионтов при изменении их размеров (L), по (Алеев, 1986)

Организмы	L, м	$S_0$
Фораминифера ( <i>Globigerina bulloides</i> )	0,0009	7,46
Дафния ( <i>Daphnia magna</i> )	0,005	2,92
Мидия ( <i>Mytilus galloprovincialis</i> )	0,08	2,53
Гидроидный полип ( <i>Obelia longissima</i> )	0,14	16,72
Коралл акропоровый ( <i>Acropora nasuta</i> )	0,20	13,80
Тунец малый ( <i>Auxis thazard</i> )	0,50	2,62
Ихтиозавр ( <i>Stenopterygius quadriscissus</i> )	2,10	2,85
Лещ ( <i>Abramis brama</i> )	0,60	2,99
Кашалот ( <i>Physeter catodon</i> )	18,00	2,70
Кит синий ( <i>Balaenoptera musculus</i> )	27,5	2,71

гатной. Наличие трофосомы, содержащей симбиотические серобактерии, сопряжено с полной редукцией пищеварительной системы. Вероятно, в процессе эволюции редукция органов пищеварения происходила постепенно и параллельно с формированием симбиотрофии. Эволюция иногда создаёт структуры, которые кажутся маловероятными. Таково, к примеру, сообщество нескольких бактерий — эндосимбионтов малощетинкового червя *Olavius algarvensis*, обитающего в верхнем слое донных отложений в Средиземном море. У этого небольшого червя наблюдается крайняя редукция всех внутренних органов: у него нет рта, пищеварительного тракта и выделительных органов, зато непосредственно под покровами находится множество бактерий, по крайней мере, четырёх разных видов. По-видимому, все они используют углекислый газ для синтеза органического вещества, которое и служит пищей для червя, но существуют за счёт разных окислительно-восстановительных реакций. Так, некоторые бактерии восстанавливают сульфаты и, соответственно, образуют сульфиды. Другие, наоборот, окисляют сульфиды и производят сульфаты. Перемещаясь в грунте, червь меняет источники энергии для бактерий-симбионтов (Гиляров, 2007).

Как полагает Ю.Г. Алеев (1986), миксотрофность, смешанное питание, было неизбежным этапом в ходе филогенетического становления фаготрофности. Следовательно, эволюционно фаготрофия явление более позднее, чем адсотрофия.

Наличие или отсутствие способности к поступательному движению во всех случаях оказывает влияние на общую конструкцию тела организмов.

Алеев, 1986, с. 239

## ПОДВИЖНОСТЬ И СЕДЕНТАРНЫЙ ОБРАЗ ЖИЗНИ ГИДРОБИОНТОВ

Одной из важных характеристик жизни является активная, направленная подвижность (Вернадский, 1978). Действительно, если в неживой природе преобладает движение, направление которого определяется силой тяжести, то живые организмы могут передвигаться в любых направлениях. Подвижность как свойство организма не может рассматриваться вне системы организм—среда. Скорость клетки водоросли планктона, которая перемещается вместе с водной средой, нулевая относительно этой среды. В то же время в потоке, водоросли, прикрепившиеся к субстрату, постоянно омываются водой и скорость в системе организм—вода не равна нулю.

Организмы, обладающие собственной подвижностью, объединены в класс экоморф **планон**, ведущие прикрепленный образ жизни — в класс **эфаптон**, по характеру питания — **планофагон**, **планоадсон**, **эфаптофагон**, **эфаптоадсон** (Алеев, 1986). Подвижность или относительная непод-

вижность прежде всего связаны со способом питания и способностью организма к расселению.

Фагобионты тяготеют к подвижности, адсобионты, наоборот — к прикрепленному, седентарному образу жизни. Очевидно, что подвижные формы могут расселяться более эффективно, однако существуют и эфаптонные расселительные стадии, напр. эпизоохорные семена растений, прикрепляющиеся к подвижным животным. Общее строение тела (экоморфа) и жизненные формы планобионтов определяются развитием адаптаций, связанных со способом поступательного движения. Движение может быть пассивным, не контролируемым организмом, и активным, контролируемым. Фактором пассивного движения гидробионтов является подвижная водная среда, гидростатические силы, а также подвижные объекты, с которыми организм связан. В последнем случае имеет место некоторая двойственность, поскольку организм, прикрепленный к подвижному, живому или неживому субстрату, строго говоря, относится к эфаптону.

Активное контролируемое движение может быть локомоторным и нелокомоторным. Первое происходит за счет регулирования сил, определяющих плавучесть организма, определяемой разностью плотности ( $\rho$ ) организма и среды. Положительная плавучесть обеспечивает движение к поверхности воды  $\Delta = (\rho_{\text{воды}} - \rho_{\text{организма}}) > 0$ , при отрицательной плавучести ( $\Delta < 0$ ) наоборот, сила тяжести увлекает организм в направлении дна. При равной плотности плавучесть нулевая, когда сила тяжести уравновешивается архимедовой силой выталкивания. Активное поступательное движение обусловлено функционированием того или иного движителя — совокупности частей тела, непосредственное механическое взаимодействие которых с внешней средой приводит к созданию движущей силы (Алеев, 1986). Способы поступательного движения различны (табл. 5.5).

При пассивном движении вертикальное перемещение происходит под действием гидростатических сил, пропорциональных величине плавучести организма. Организмам планктона чрезвычайно важно иметь нейтральную плавучесть, а их эволюция должна была идти путем формирования механизмов эффективного регулирования плавучести. Под действием водных масс перемещаются многие организмы, в том числе имеющие локомоторные системы. Именно за счет действия сил перемещения воды происходит дрейф водорослей (Algal ecology..., 1996; Комулайнен, 2004; Богатов и др., 2009). Способы коррекции плавучести организмов могут быть разными: изменение средней плотности тела; пассивные парашютные системы, несущие плоскости для планирования.



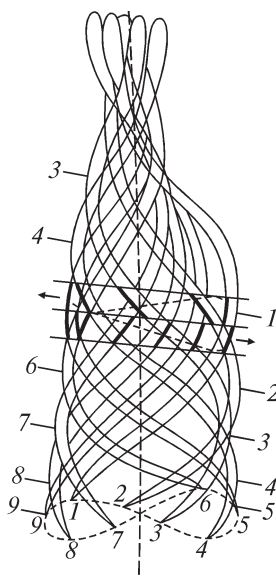
Специальные адаптации к перемещению под действием движения водных масс у гидробионтов довольно редки, но распространены у организмов эпинеястона. В основе этих адаптаций должны лежать морфологические изменения, направленные на увеличение парусности. Такие адаптации очень эффективны у эпинеястонных хондрофор и сифонофор из кишечнотелостных. У обитающей в тропических областях *Velella* на верхней стороне уплощенного пневматофора имеется пластинка, выполняющую роль паруса. У физалии (*Fysalia*) функцию паруса выполняет сам пневматофор.

С перемещением, определяемым подвижностью носителя, связано лоцмонирование у рыб. Мелкие ставриды, рыба-лоцман сопровождают других рыб, находясь в пограничном слое воды у поверхности тела крупной рыбы. Это не вызывает каких-либо морфологических изменений, только снижается плавательная активность, однако у рыб-прилипал *Echeneidae* первый спинной плавник превратился в мощную присоску, которой она прикрепляется к телу крупных рыб.

Планирующий полет в воде является активным способом движения в первой фазе — перемещении в точку на меньшей глубине, откуда и начинается планирование с использованием несущих плоскостей, выростов, всей поверхности тела. Ю.Г. Алеев (1986) приводит интересный пример экоморфологической реконструкции способа движения рыбоподобных девонских организмов *Heterostraca*. Жесткий панцирь размером около 20 см, форма тела с выпуклой брюшной стороной, гипобатический (с большей по величине нижней лопастью) хвостовой плавник при резком движении соз-

Таблица 5.5. Способы поступательного движения гидробионтов (по Алеев, 1986, с изменениями)

Общий характер движения	Движущая сила	Наличие движители	Типы движения
Пассивное	Экзогенная	Нелокомоторное — движитель отсутствует	Вертикальное перемещение под действием гидростатических сил Под действием движения водных масс
Активное	Эндогенная	Локомоторное — движитель имеется	При помощи подвижного носителя Движение в водной среде без опоры на субстрат Вертикальное перемещение за счет изменения плавучести Планирующий полет в воде Плавание Скользящее (ползание) Псевдоподиальное Аксоподиальное Эуподиальное
			Движение с опорой на поверхность раздела двух сред



**Рис. 5.5.** Схема функционирования холокимального движителя на примере движения угря (*Anguilla*), цифрами обозначены последовательные фазы движения, зачернены области «отталкивания» от воды при движении в направлении стрелок (по Александер, 1970)

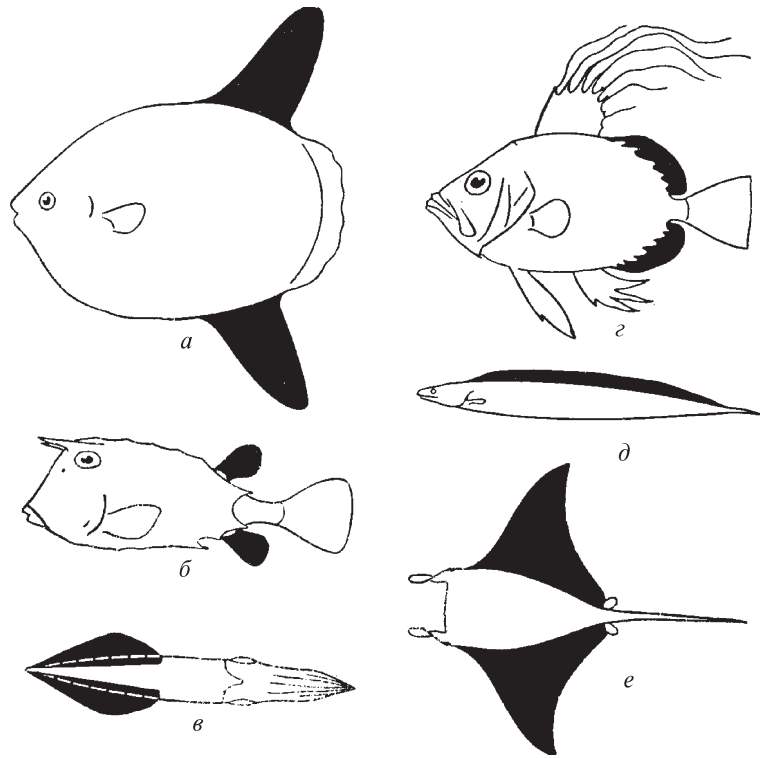
давали эффект взмывания животного над дном. В следующей фазе происходило планирующее перемещение по наклонной ко дну. Планирование в той или иной степени используют все организмы с плавучестью, немного меньшей нуля, поскольку такой способ выгоден энергетически. У морских черепах, уплощенных рыб (скаты) несущей плоскостью является все тело.

Локомоторное движение в водной среде или с опорой на субстрат обеспечивают разнообразные **движители**. Кимальный или волновой (греч. *χῶμα* — волна) движитель очень широко распространен среди гидробионтов. Он представлен несколькими вариантами: холокимальный, когда волнообразные движения выполняет все тело или некоторая его часть (рис. 5.5); мастигокимальный, если в качестве движителя используется жгутик; перифокимальный, за счет ундулирующего движения отдельных плавников или периферической части тела (рис. 5.6). Кимальный движитель встречается у представителей всех царств живых организмов и прежде всего у самых крупных и быстрых пловцов.

Эффект кимального движителя состоит в том, что на теле движущегося организма всегда есть участки (на рис. 5.5. обозначены жирными линиями), создающие отталкивающую силу. Кимальный движитель не имеет холостого хода.

*«Перемещаясь вправо или влево, тело всегда наклонено таким образом, что оно отталкивает воду назад и стремится продвинуться вперед. Иными словами, оно движется в воде несколько боком под некоторым углом атаки и на него действует подъемная сила, направленная вперед»* (Александер, 1970, с. 277).

Другим, довольно широко распространенным движителем является копиальный (греч. *χῶπι* — весло). Он менее



**Рис. 5.6.** Перифокимальный движитель. Зачернены плавники, выполняющие роль движителя. *а* — луна-рыба *Mola mola*, *б* — кузовок *Acanthostracion tricornis*, *в* — кальмар *Loligo vulgaris*, *г* — солнечник *Zeus faber*, *д* — электрический угорь *Gymnarchus niloticus*, *е* — манга *Manta birostris* (по Алеев, 1986)

экономичен, поскольку имеет холостой ход. Рабочие элементы такого движителя — реснички инфузорий, конечности ракообразных и насекомых — перемещаются вперед с возможно меньшим сопротивлением и в рабочем движении отталкиваются от воды (рис. 5.7). Поэтому работа движителя имеет две фазы — холостой и рабочий ход. Для того, чтобы к.п.д. движителя был высоким, скорость движения гребных элементов должна быть не намного больше скорости движения организма (Александр, 1970). Движитель может функционировать на основе множества элементов строения, таких как реснички инфузорий (мириокопиальный), пары или нескольких пар конечностей (диплокопиальный, полидиплокопиальный).

Еще один движитель плавающих животных — гидроэктоблический (греч. εχβολη — выбрасывание), т.е. выбрасывающий воду, также имеет два цикла работы. Принцип его действия основан на периодическом всасывании воды в специальную камеру и последующем её выбрасывании, что создает реактивную тягу. Такой движитель имеется у медуз, планктонных сифонофор, личинок стрекоз, огнетелок, боконочников, сальп, головоногих моллюсков. Движитель существует в нескольких вариантах. Кратероэктоблический движитель (у медуз, некоторых осьминогов) имеет непроточную рабочую камеру, заполнение и выброс воды из которой происходит через одно отверстие. Сифоноэктобличе-

ский движитель имеет входное отверстие и выводной сифон. У пелагических головоногих моллюсков высокая эффективность движителя обусловлена быстрым наполнением камеры через мантийную щель и наличием мускульного сифона, позволяющего менять направление движения и регулировать скорость выбрасываемой воды. У огнетелок гидроэкоболический движитель сложный, многокамерный. Из малых камер вода поступает в общую, которая и является движителем всей колонии.

Плотность и вязкость воды создают благоприятные условия для движения, но и накладывают определенные ограничения.

«...большая плотность воды уменьшает потребность в подъемной силе. Некоторые плавающие животные обладают той же плотностью, что и вода, и подъемная сила им вообще не нужна, вся необходимая для плавания энергия может быть использована для создания горизонтальной тяги. Существенное значение имеет большая плотность и вязкость воды — рыбы не плавают с такой быстрой, с какой летают птицы» (Шмидт-Ниельсен, 1982, с. 612).

Плотность воды увеличивает сопротивление движению, которое возрастает пропорционально квадрату скорости (Александр, 1970):

$$D = 1/2\rho V^2 S C_D,$$

где  $D$  — лобовое сопротивление,  $\rho$  — плотность воды,  $V$  — скорость организма,  $S$  — площадь мидельного сечения,  $C_D$  — коэффициент лобового сопротивления, который зависит от формы тела и числа Рейнольдса.

Форма тела также важна. Тела обтекаемой формы имеют суженые передний и задний концы. Постепенное сужение заднего конца тела, способствует плавному стеканию потока без образования зон пониженного давления в хвостовой части и образования вихрей. Характер обтекания зависит от такой характеристики тела, как удлиненность (отношение длины тела к наибольшему диаметру сечения). У тел с одинаковой площадью сечения в мидельной части ло-

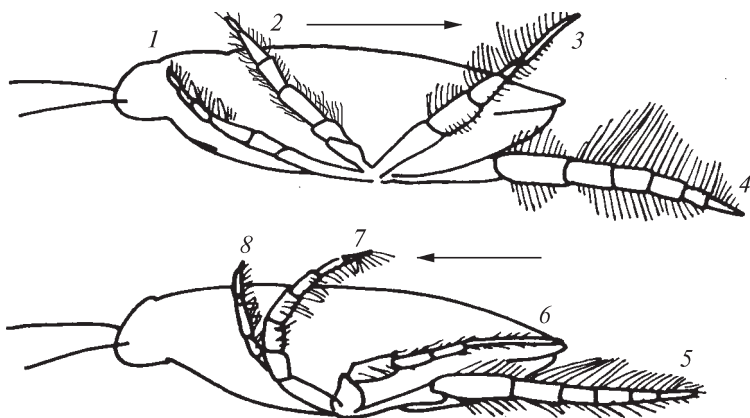


Рис. 5.7. Плавательные движения при работе копиального движителя жука *Acilis*. Цифрами отмечены последовательные фазы движения конечности в направлении стрелок (по Александр, 1970)

бовое сопротивление минимально при удлинённости, равной 2; у тел с одинаковым объёмом — около 4,5 (Александр, 1970). Для оценки сопротивления может быть использован и показатель  $U$  или относительная толщина (Алеев, 1986), представляющая собой отношение диаметра круга, равного по площади мидельному сечению, к длине организма. Хорошо обтекаемыми телами можно считать такие, у которых  $U \leq 0,4$  (Алеев, 1986) и удлинённость 4,5. Однако эта закономерность справедлива для чисел Рейнольдса ( $Re$ ) порядка  $10^6$ — $10^7$ .

Переход ламинарного течения в турбулентное происходит при  $Re$  порядка  $10^5$ , поэтому проблемы снижения лобового сопротивления у мелких, медленно передвигающихся форм выглядят совершенно иначе, нежели у крупных. Экоморфогенез, направленный на формирование обтекаемой формы тела, является важнейшей составляющей эволюции фагобионтов-гидробионтов при увеличении размеров.

---

*«Для организма длиной 1 мм, движущегося в воде со скоростью 1 см/с, число  $Re = 1$ . Когда оно меньше 1 лобовое сопротивление для тела длиной  $a$ , движущегося со скоростью  $v$  в среде с вязкостью  $\eta$  определяется по закону:*

$$D = k \eta a v,$$

*где  $k$  — коэффициент, зависящий от формы (для шара он равен  $3\pi$ ).*

*В это уравнение не входят ни плотность воды, ни площадь сечения, скорость не возведена в квадрат» (Александр, 1970, с. 221—222).*

---

Вязкость воды определяет существование у поверхности движущегося гидробионта пограничного слоя, в котором скорость на границе вода—поверхность тела уменьшается до 0. Весь объём этого слоя представляет собой присоединённый объём, который гидробионт при движении перемещает вместе с собой. Толщину пограничного слоя можно приближённо определить как корень квадратный из отношения произведения кинетической вязкости воды ( $0,0114 \text{ см}^2/\text{с}$ ) на длину тела организма (см), деленную на скорость (см/с). К примеру, у рыбы длиной 20 см, плывущей со скоростью 5 см/с, толщина пограничного слоя составит около 0,23 см. Площадь поверхности рыбы приблизительно равна  $140 \text{ см}^2$ , следовательно, объём пограничного слоя составит около  $30 \text{ см}^3$ . Это около 10 % от массы самой рыбы. Необходимость увеличения затрат энергии при движении очевидна.

Различные выросты и неровности на поверхности тела увеличивают объём пограничного слоя. Выступы размером в одну тысячную долю длины тела гидробионта создают значительное сопротивление уже при  $Re > 10^5$  (Александр, 1970), поэтому обтекаемая форма предполагает и гладкую поверхность. Для снижения сопротивления тело рыб покрыто слизью. У хороших пловцов, напр. у барракуд, слизь

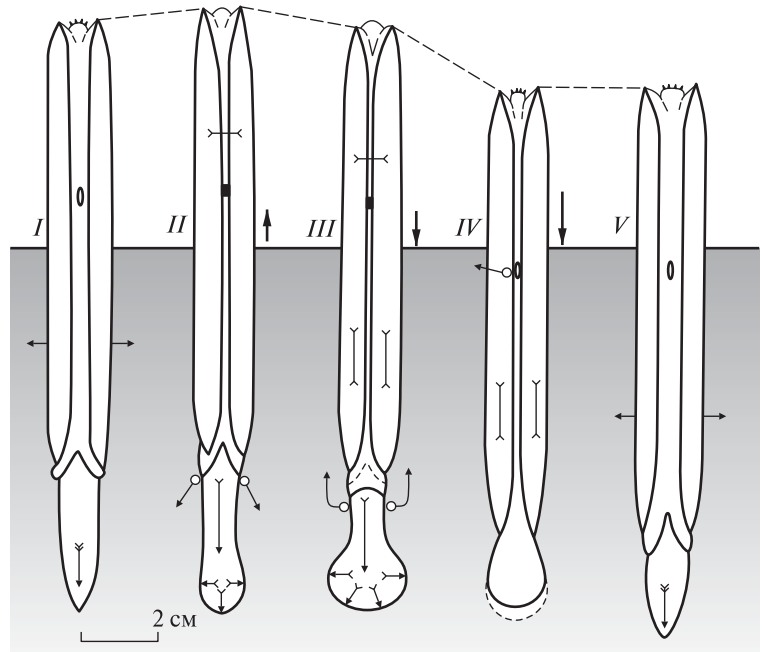
снижает трение примерно на 65 % (Никольский, 1974). Сопротивление трения вместе с лобовым сопротивлением является основной причиной дополнительных затрат энергии при перемещении в воде. У тел хорошо обтекаемой формы основная составляющая сопротивления движению — сопротивление трения, достигает 80 % (Александр, 1970).

Обтекаемая форма, структура внешних покровов, специальные выделения, мощный мышечный аппарат позволяют гидробионтам достигать при плавании высоких скоростей. Голубая акула *Carcharinus glaucus* развивает скорость до 10 м/с, тунец *Thunnus thunnus* — 20 м/с (Никольский, 1974), рыба-меч *Xiphias gladius* — до 36 м/с (Алеев, 1976). При коротких бросках дельфин *Tursiops gilli* развивает скорость 8,3 м/с, со скоростью 6,1 м/с он может плыть 1—2 минуты (Александр, 1970). При сравнении скорости плавания различных гидробионтов целесообразно использовать соотношение скорости и корня квадратного длины. У быстро плавающих рыб (акулы, тунцы) этот показатель достигает 70, у медленно (лещ) — 10—20 (Никольский, 1974). Абсолютная скорость плавания гидробионта возрастает с размерами его тела, однако эта зависимость сохраняется до длины 4,5 м. Снижение скорости у более крупных организмов определяется снижением частоты колебаний кимального движителя и достижением порога значений  $Re > 6 \cdot 10^7$ , когда обтекание становится полностью турбулентным (Алеев, 1976, 1986).

Вариантом движения в сплошной среде является движение в донных грунтах (размер частиц грунта значительно меньше размеров организма). Основной используемый здесь движитель — гидравлический. Принцип его функционирования состоит в периодическом наполнении жидкостью участков тела (как у олигохет) или специальных органов — нога у двустворчатых моллюсков (рис. 5.8).

Движение с опорой на субстрат осуществляется с помощью нескольких движителей, в том числе кимального. Так передвигаются по поверхности твердых субстратов, напр. олигохеты. Миоподиальный (греч.  $\mu\acute{o}\nu$  — мышца,  $\rho\acute{o}\delta\zeta$  — нога) движитель используют брюхоногие моллюски. Принцип его действия состоит в периодическом сокращении мышц подошвы ноги моллюска. Псевдоподиальный движитель на основе временных ножек распространен у организмов, способных к изменению формы тела — некоторых водорослей, амёб. Аксоподиальное движение осуществляется путем попеременного закрепления на субстрате переднего и заднего концов тела животного (пиявки, иногда гидры). Эуподиальный движитель (на основе функционирования постоянных конечностей) существует только у животных. Имеется много модификаций в соответствии с различиями морфологии организмов и такой движитель может состоять

**Рис. 5.8.** Последовательные этапы (I—V) роющего движения моллюска *Ensis* (гидравлический движитель). Моллюск изображен с вентральной стороны. Стрелками показано перемещение жидкости в гемоцеле, выталкивание воды из мантийной полости, сокращение мышцы-замыкателя или мышц-ретракторов (по Александер, 1970)



из множества элементов (мириоподиальный), напр. у турбеллярий или инфузории стилонихии. Опорные элементы совершают характерные для эуподиального движителя маятниковые движения, однако не сгруппированы в пары, как в диплоэуподиальном. Движитель с одной парой опорных конечностей у гидробионтов не встречается. У древних артропод, современных ракообразных насчитывается более десяти пар конечностей, однако в качестве эуподиального движителя используется всего несколько пар (рис. 5.9).

**Эфаптобионты** имеют различные способы прикрепления, определяемые отношениями организм—среда, поскольку важны и субстрат, его механические свойства, и механизмы прикрепления.

Анализ способов прикрепления организмов к твердому субстрату в воде позволил выделить 7 основных типов (Протасов, 1994).

1. Прирастание собственно телом или раковиной (гидророза, диатомовые водоросли, мшанки, моллюски, усонogie раки, асцидии).

2. Прикрепление изоморфной колонией (губки, некоторые мшанки).

3. Прикрепление стелюшейся разветвленной, сетчатой колонией (мшанки *Plumatella emarginata*, Камптозоа, гидроидные полипы).

4. Точечное прикрепление — базальными клетками, прикрепительными табличками (*Urnatella gracilis*, *Cymbella*).



5. Множественное прикрепление — биссусными нитями, ризоидами (*Dreissena*, *Mytilus*, нитчатые зеленые водоросли, бурые водоросли).

6. Прикрепление домиком (коловратки *Floscularia*, погонофоры, олигохеты).

7. Непостоянное, временное прикрепление прицепками, присосками (*Sida*, *Vlepharoceridae*, *Hydrozoa*).

Твердый субстрат является надежной опорой. Многие прикрепленные организмы противостоят сильному гидродинамическому воздействию. На мягких грунтах прочно закрепиться, закориться труднее. Якорные системы эфаптобионтов, как правило, разветвлены, имеют большую общую поверхность, напр. корни высших водных растений. У стеклянных губок, обитающих на донных осадках, имеется специальный пучок базальных спикул, которыми они удерживаются в субстрате (Догель, 1975).

Для экоморф эфаптона выделяют три типа, различающихся по характеру связи с субстратом и средой над ним: гигротрофный, гигробазотрофный, базотрофный (Алеев, 1986). В первом случае организм получает питательные вещества из водной среды, во втором — из водной и субстрата, в третьем — только из субстрата. В гидросфере преобладает первый тип. Субстрат, как правило, служит для прикрепления. Прикрепление и последующее развитие организмов может происходить очень быстро и в крайне неблагоприятных условиях. Ю.П. Зайцев (2008а) описывает формирование пояса прикрепленных организмов на скалах, которые омываются морской водой только при сильных штормах, т.е. достаточно редко и при сильном гидродинамическом воздействии. Отдельно следует рассматривать организмы, которые сами создают субстрат, на котором обитают. Это коралловые полипы, синезеленые, красные кораллиновые водоросли, зеленые водоросли *Halimeda*. Создаваемые ими постройки обладают большой прочностью и выдерживают значительное гидродинамическое воздействие.

Седентарный (эфаптонный) образ жизни накладывает отпечаток на все жизненные особенности гидробионтов (Кауфман, 2000):

- биологическое процветание седентарных форм достигается морфофизиологическим регрессом и чем он глубже, тем биологический прогресс выше;
- дезинтеграция организма — одно из важнейших направлений эволюции седентарных форм;
- одно из следствий дезинтеграции — широкое распространение колониальности;
- адаптации эфаптобионтов направлены на пластичность, изменчивость под действием среды, а не на противостояние среде;

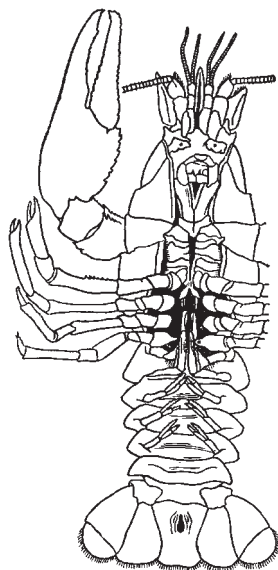


Рис. 5.9. Конечности речного рака, зуподильный движитель (по Догель, 1975)

- для животных седентарный образ жизни возможен только в водной среде;
- седентарность способствует формированию криптических форм;
- основными типами питания седентарных животных являются фильтрация, детритофагия, симбиотрофия, усиливается потребление растворенных органических веществ;
- в размножении седентарных организмов важную роль играет синхронизация полового процесса посредством сигналов среды (температура, свет);
- эффективность размножения седентарных форм достигается высокой плодовитостью (как следствие — высокая смертность личинок, важная роль ларватона в экосистемах);
- седентарность способствует гетеротопии (обитанию в разных биотопах) в онтогенезе, появлению подвижных расселительных стадий;
  - в функции подвижных личиночных форм входит выбор будущего местообитания для дефинитивных стадий развития;
  - седентарность приводит к выработке пассивных способов защиты;
  - модульность конструкций колониальных форм способствует распространению регенерации;
  - седентарным организмам присуща радиальная и осевая симметрия.

Существует определенная экологическая комплементарность планона и эфаптона — в сообществах и на различных стадиях развития организмов в онтогенезе. В онтогенезе экоморфы планона способствуют расселению вида, захвату новых местообитаний, избеганию врагов и неблагоприятных условий, активному потреблению других организмов. Эфаптон определяет стабильность сообществ, создание биогенных местообитаний. В целом, совокупность и взаимодополняемость планона и эфаптона, так же как адсона и фагона, определяют устойчивость сообществ. Разнообразие эфаптона и планона является важной оставляющей биологического разнообразия всей водной биоты.

С помощью специфических адаптивных механизмов организм компенсирует изменения воздействующих факторов.

*Шилов, 1985, с. 167*

## ПОДДЕРЖАНИЕ ГОМЕОСТАЗА ВНУТРЕННЕЙ СРЕДЫ ОРГАНИЗМА

Организм обитает в постоянно изменяющихся условиях, где происходят суточные и сезонные колебания температуры, изменение химического состава воды, насыщение её кислородом и т.п. Возможны две стратегии взаимодейст-

вия со средой — пластичные изменения свойств организма в соответствии с условиями (пассивная) и поддержание гомеостаза организма вопреки изменениям среды (активная). Оба пути имеют свои ограничения.

Одним из важнейших экологических факторов является **температура**. Её изменения в локальных местообитаниях и в водоеме определяется суточными, сезонными, годовыми колебаниями. Скорость биохимических и физиологических процессов при повышении температуры на 10 °С возрастает в 2—3 раза (показатель  $Q_{10}$ ). Как показал Г.Г. Винберг (1971), среднее увеличение составляет 2,25 раза. Но величина этого коэффициента у разных реакций разная, поэтому при повышении температуры выше определенного порога может происходить рассогласование обменных процессов (Шилов, 1985).

Скорость процесса  $R_2$  относительно начальной скорости  $R_1$  при температуре  $T_2$ , отличающейся от  $T_1$ , может быть рассчитана из уравнения:

$$R_2 = R_1 \cdot Q_{10}^{(T_2-T_1)/10}$$

или

$$R_2/R_1 = Q_{10}^{(T_2-T_1)/10}.$$

Скорость реакций возрастает до определенного предела температуры и начинает снижаться, как правило, при температуре более 30 °С, как это показано, напр. для моллюсков (Алимов, 1981).

Две стратегии — пассивная и активная — разделяет все организмы, включая гидробионтов, на пойкилотермных (температура тела которых изменяется соответственно изменению температуры среды) и гомойотермных (с постоянной температурой тела). Однако было бы правильнее делить организмы на эктотермные и эндотермные, т.е. такие, у которых температура тела определяется внешними факторами или внутренними процессами. Большая часть гидробионтов принадлежит к организмам с пассивной стратегией, но, вследствие того, что в процессах метаболизма выделяется некоторое количество тепла, особенно при сокращении мышц, температура тела и у эктотермов несколько выше температуры окружающей воды. Поддержание термического гомеостаза требует определенных затрат энергии и наличия специальных физиологических механизмов, поэтому общий метаболизм эндотермов интенсивнее, чем у эктотермов.

Скорость изменения температуры тела зависит от размеров организма и определяется соотношением массы и поверхности. Например, у крупных морских черепах в холодных водах температура внутренних органов на 10 и больше градусов выше температуры воды, следовательно эти, считающиеся пойкилотермными рептилии, по сути являются гомойотерм-

ными, однако у них отсутствуют механизмы терморегуляции, поддержания постоянной температуры (Шилов, 1985). У активных пловцов, таких как тунцы, температура тела также выше температуры окружающей воды (Никольский, 1974).

Большое значение имеет время воздействия температуры. Для прохождения отдельных этапов онтогенеза необходима определенная сумма эффективных температур. Эффективной называется температура, выше которой начинается развитие, этот порог можно назвать биологическим нулем. Для дрейссены (*Dreissena polymorpha*) нижний порог температуры активного метаболизма составляет 5 °С, а размножение начинается при 12–15 °С (Шевцова, 1991; Leach, 1993) и это ограничивает её распространение (Дрейссена..., 1994). Икра форели при температуре 2 °С развивается около 205 суток, при 5 °С — 82, при 10 °С — около 40 суток. Таким образом, сумма температур оставляет около 400 градусо-дней (Кашкаров, 1944, цит. по Шилов, 1985).

У эктотермных животных важное значение имеет явление акклимации, повышения порога теплоустойчивости после их обитания в высокотемпературных условиях. В эксперименте 50 % смертность омаров, акклимированных при 5 °С, наблюдалась уже при 25,7 °С, акклимированные при 15 °С выдерживали температуру 28,4 °С, а температура 30,5 °С был пороговой для акклимированных при 25 °С. Повышение температуры акклимации на 10 °С привело к повышению теплоустойчивости на 2–3 °С (Проссер, Браун, 1967). В географическом аспекте это приводит к тому, что организмы высоких широт более устойчивы к холоду, а тропические — к теплу. Способность к акклимации определяет способность эктотермных животных к расширению диапазона температуры среды обитания.

У эндотермных организмов, в отличие от эктотермных, терморегуляция не зависит от колебаний температуры внешней среды. Следует отметить, что постоянной температура любого физического тела, в том числе и организма, остается только в случае, если тепловой баланс равен нулю, т.е. приток и отток тепла уравновешены. Среди гидробионтов эндотермных животных сравнительно мало, причем практически все они — вторичноводные организмы, т.е. эндотермность «принесена» ими с суши. Однако в водной среде они столкнулись с проблемами терморегуляции в связи с высокой теплопроводностью и теплоемкостью воды. Последняя в 25 раз больше, чем воздуха, что смещает тепловой баланс в сторону потери тепла. Волосной покров, эффективный термоизолятор на суше, в воде неэффективен. У белого медведя через намочший в воде мех тепло проходит в 20–25 раз, а при активном движении — в 50 раз быстрее, чем на воздухе (Шмидт-Ниельсен, 1982). Самым эффективным приспособ-

лением водных эндотермов стала теплоизоляция при помощи подкожного жира. На поверхности кожи кита температура равна температуре воды, а на глубине 50 мм уже почти равна внутренней температуре тела (36—38 °С). Однако такая эффективная теплоизоляция может привести к перегреву организма при активной мышечной работе.

*«...главное отличие водных млекопитающих от наземных в отношении способов теплоизоляции состоит в том, что у водных животных изолирующий слой (подкожный жир) расположен глубже той поверхности, через которую происходит отдача тепла. Поэтому кровь может притекать к этой поверхности в обход теплоизоляции»* (Шмидт-Нильсен, 1982, кн. 2, с. 308).

Возникает также проблема охлаждения выступающих частей тела, таких как ласты у дельфинов и хвостовой плавник. Снабженные развитой сетью кровеносных сосудов, они могут терять много тепла. Для предотвращения такой потери выработалась система теплообмена между кровеносными сосудами. Каждая артерия окружена венами, которые работают как теплообменники, сохраняя тепло артериальной крови.

Сохранение **осмотического баланса** является важнейшей составляющей общего гомеостаза организма. Одним из условий поддержания жизни является сохранение в организме строго определенного количества воды. По законам осмоса, между двумя средами, разделенными проницаемой мембраной, вода будет перемещаться до установления равновесных концентраций растворов. Осмотическое давление не зависит от состава растворов, поэтому ионная регуляция свойственна всем животным, причем у первичноводных морских осмотическая регуляция выражена гораздо слабее, чем у пресноводных. Морские организмы изотоничны по отношению к среде. Соленость морской воды не абсолютно постоянна, изменяется и осмотическое давление у гидробионтов, которых можно отнести к пойкилоосмотическим. У гомойоосмотических животных, наоборот, осмотический баланс активно поддерживается на постоянном уровне. Хотя концентрация внутренних жидкостей у пресноводных организмов несколько ниже, чем у морских, она выше, чем в окружающей среде (табл. 5.6).

Пресноводные организмы всегда гипертоничны по отношению к среде обитания. Это приводит к постоянному притоку воды, поэтому выведение её избыточного количества — одна из важнейших функций организма. У простейших вода очень активно выводится сократительными вакуолями (Константинов, 1967, цит. по Шилов, 1985) напр. у инфузории *Paramecium* в растворах NaCl различной концентрации:

Концентрация раствора, %	0	2,5	7,5	10
Выведение воды (объем тела / час	4,8	2,8	1,1	0,2

У примитивных многоклеточных выделительную функцию в той или иной мере выполняют все клетки, специализированные выделительные органы появляются только у Turbellaria. Они выполняют функцию осморегуляции и выведения метаболитов.

Гомойоосмотические морские гидробионты оказываются гипотоничными, поскольку концентрация солей внутри их тела ниже, чем в окружающей воде. В организме создается отток воды и возникает угроза обезвоживания. Морские рыбы постоянно пьют воду, получая при этом в избытке соли. Лосось, при содержании в условиях 30 %, 50 % и 100 % морской солености поглощает 40, 95 и 130 см<sup>3</sup> воды, соответственно (Шилов, 1985). Морские рыбы выделяют небольшое количество концентрированной мочи, пресноводные наоборот — много разбавленной. Осморегуляция у хрящевых рыб происходит иначе, чем у костистых. Концентрация солей у них в крови близка к таковой у других морских рыб и ниже концентрации в морской воде. Выравнивание осмотического давления у хрящевых рыб происходит за счет повторного всасывания мочевины в почечных канальцах, 70—90 % которой возвращается в кровь, повышая осмотическое давление. Сходным механизмом обладают и кистеперые *Latimeria cholumnae*.

Физико-химические закономерности и физиологические особенности осморегуляции и регуляции солевого обмена накладывают определенные ограничения на обитание организмов в водоемах с различной соленостью и составом растворенных солей. Существует явление галинной акклимации, когда у организмов, обитающих в более переменных условиях солености, присутствует более широкий диапазон крайних концентраций существования. Кольчатые черви *Arenicola marina* из низкоминерализованных переменных условий Белого моря выдерживают колебания солености от 11 до 42 ‰, а баренцевоморские, из более стеногалинных условий — 23—40 ‰ (Константинов, 1986). Пассивный солевой обмен у гидробионтов возрастает с повышением температуры, что может

Таблица 5.6. Концентрация некоторых веществ в плазме крови водных позвоночных, моль/дм<sup>3</sup> (по Шмидт-Нильсен, 1982)

Организмы	Среда обитания	Na <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	Мочевина	Осмотическая концентрация, моль/дм <sup>3</sup>
Морская вода		450	10	0	1000
Скат <i>Raja</i>	Море	289	4	400	1050
Карась <i>Carassius</i>	Пресная вода	115	4	0	259
Лосось <i>Salmo</i>	Море	212	3	0	400
Лосось <i>Salmo</i>	Пресная вода	187	2	0	340



сказываться на пространственном распространении организмов в разных климатических зонах. Эврибионтность у большинства гидробионтов ограничена соленостью 5—8 ‰ (Хлебович, 1974). По обе стороны этого барьера солености обменные процессы протекают по-разному, морская и пресноводная фауны не смешиваются. При значительном повышении солености у морских организмов происходит обезвоживание организма, явление, аналогичное высыханию на воздухе. При этом организм может переходить в криптическое состояние. В морских прибрежных лужах, где при высыхании соленость повышается до 120 ‰, ракообразные *Harpacticus fulvus* утрачивают подвижность, приобретают компактную форму с малой поверхностью, становятся непрозрачными. Солевой анабиоз наблюдается у коловраток, жгутиковых, инфузорий (Константинов, 1986).

Общие закономерности **газообмена** у гидробионтов определяются как физическими процессами диффузии, так и физиологическими адаптациями. Мелкие организмы получают кислород в результате его диффузии через поверхность тела. В этом случае определяющим является соотношение поверхности тела и объема. При обычном парциальном давлении  $O_2$  0,2 атм., диффузионный процесс вполне может обеспечить кислородом организм сферической формы диаметром около 2 мм (Шмидт-Ниельсен, 1982). С увеличением размеров организма становятся необходимыми специальные органы дыхания или увеличение относительной поверхности тела. Принцип увеличения дыхательной поверхности сохраняется и в дыхательных органах. Жабры гидробионтов имеют не только значительную поверхность соприкосновения с водой, но и разветвленную сеть сосудов.

Дыхательная поверхность должна активно омываться водой. При концентрации кислорода выше 5 мг/дм<sup>3</sup> олигохета *Tubifex tubifex* почти не совершает дыхательных движений, при падении концентрации кислорода до 3 мг/дм<sup>3</sup> делает до 40 колебаний в минуту. С падением концентрации кислорода с 7,5 до 2 мг/дм<sup>3</sup> число дыхательных движений у радужной форели повышается с 60—70 до 140—150 в мин. (Константинов, 1986). Поверхность жабр больше у организмов, ведущих активный образ жизни, напр. у подвижного краба *Callinectes*, составляет около 1400 мм<sup>2</sup>, у малоподвижного *Libinia* 750 мм<sup>2</sup> (Проссер, Браун, 1967).

Общее потребление кислорода возрастает с увеличением размеров тела, но при этом его потребление на единицу массы снижается. Зависимость носит экспоненциальный характер (Hemingsen, 1950, цит. по Проссер, Браун, 1967) как для пойкилотермных, так и для гомойотермных организмов:

$$R = aW^b,$$

Таблица 5.7. Значения коэффициента  $a$  (мг  $O_2$  на г сырой массы/час (при  $b = 0,75$ ) (по Алимов, 1981)

Организмы	$a$
Рыбы	0,488
Личинки хирономид	0,298
Ракообразные	0,180
Брюхоногие моллюски	0,120
Олигохеты	0,105
Пресноводные двустворчатые моллюски	0,089

где  $W$  — масса тела,  $a$  и  $b$  — коэффициенты. Коэффициент  $b$  показывает скорость изменения обмена у организма при увеличении его массы. Его значение обычно находится в пределах 0,6—1,0, для большинства животных около 0,75 (Алимов, 1981); коэффициент  $a$  закономерно уменьшается при снижении активности и подвижности организма (табл. 5.7).

У активно движущихся организмов энергетические процессы протекают гораздо интенсивнее, чем у малоподвижных. Пелагическая ставрида *Trachurus mediterraneus*, активный пловец, потребляет в 1,5—2,5 раза больше кислорода, чем малоактивная придонная скорпена *Scarpaena porcus*. У активных рыб повышено количество эритроцитов и содержание гемоглобина в крови (Шульман, 1971). Потребление кислорода сильно зависит от его содержания в воде. У оксифильных рыб газообмен снижается, когда концентрация кислорода падает до 3—5 мг/дм<sup>3</sup>, у карпов, карасей — до 1—2 мг/дм<sup>3</sup>. При насыщении воды кислородом, скорость его потребления постоянна. Отмечено снижение скорости газообмена моллюсков с повышением содержания в воде ионов кальция (Проссер, Браун, 1967).

Подавляющее большинство гидробионтов — аэробные организмы, поэтому снижение содержания кислорода ниже критических значений приводит к их гибели, в водоемах наблюдаются заморы.

В сущности, всякий организм представляет собой биокосное тело.

Вернадский, 1988, с. 172

## ХАРАКТЕР АДАПТАЦИЙ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ МЕСТО ОРГАНИЗМОВ В ЭКОСИСТЕМАХ

Совокупность живых организмов биосферы представляет собой многоуровневую систему их взаимосвязанных ассоциаций. Каждый организм индивидуально выполняет основные функции поддержания жизни — питается, выделяет продукты обмена, регулирует параметры внутренней среды организма. Организмы воспринимают действие факторов среды и опре-

деленным образом реагируют на их изменение. Они проходят определенные стадии онтогенеза. Организм смертен. Смерть, так же, как и рождение отдельных организмов, является одним из атрибутов функционирования популяций. Конечность жизни каждого индивида предполагает репродукцию, пополнение популяции. Таким образом, «линейная» жизнь особи становится частью циклов в популяции. Отсутствие абсолютной точности репродукции создает внутреннее разнообразие популяций.

Организм занимает определенное пространство. Не только собственно пространство, занимаемое телом организма, но и ближайшее жизненное пространство, необходимое для его жизнедеятельности (Хайлов и др. 1992; Хайлов и др. 2005). Организмы расчленяют все обитаемое пространство биосферы на микроскопические (относительно всей биосферы) объемы, в которых они активно взаимодействуют со средой. Объем жизненного пространства пропорционален метаболической и двигательной активности, размерам организма. Диапазон размеров организмов в биосфере очень велик, разница между размером самых малых организмов и самых крупных составляет 21 порядок величин (Шмидт-Ниельсен, 1987). Это один из важнейших аспектов разнообразия биосферы. Жизненное пространство всей гидросферы разделено на массу разноразмерных ближайших жизненных пространств организмов, которые соседствуют друг с другом, перекрываются, взаимодействуют. Внутри этих пространств биологические процессы происходят с разной интенсивностью и скоростью (Винберг, 1971, 1971а). В один и тот же промежуток времени в жизни микроскопических организмов происходит во много раз больше биологических процессов, чем у крупных животных.

Биологическое время у организмов разных размеров измеряется разным масштабом. На скорость метаболических процессов влияют различные факторы, в частности, температура. Продолжительность циклов развития, напр. у планктонных ракообразных в высоких широтах может растягиваться на 2 года, в тропиках же за сезон отрождается два поколения (Богоров, 1974). Таким образом, организмы различным образом структурируют не только пространство биосферы, но и время. С появлением многоклеточности и началом «гонки размеров» (Заварзин, 2003) биосфера стала разнообразнее не только в аспекте появления новых планов строения организмов, пространственного освоения гидросферы, но и во временной структуре.

Организм неразрывно связан с внешним окружением не только зависимостью от поступления вещества и энергии, но и наличием многих биокосных элементов внутри себя. Скелет радиолярий, спикулы губок, панцири диато-

мовых, раковины моллюсков и другие элементы тела организма по составу ничем не отличаются от минеральных соединений в неживой природе. Амбулакральная система иглокожих заполнена водой, которая выполняет одну из функций организма (в данном случае гидравлического движителя) наравне с биологическими жидкостями организма. В качестве неотъемлемого компонента организма рыбы выступает газ в плавательном пузыре, близкий по составу к воздуху, в кишечнике олигохет постоянно находятся частицы грунта. Вода проникает в организм под действием осмотического давления и процесс этот происходит по физико-химическим законам. Связь гидробионтного организма с неживой средой очень тесна.

Состав, функции живого вещества биосферы определяются разнообразием жизни на уровне организмов — их собственной структурой и свойствами, интенсивностью связей со средой.