

УДК 576.12:577.486:532.5

ГИДРОДИНАМИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ОБРАСТАНИЯ

© 1998 г. И. В. Довгаль

Институт зоологии НАН Украины, Киев

Поступила в редакцию 26.04.96 г.

С позиций концепции гидродинамического пограничного слоя как адаптивной зоны рассматривается гипотетическая картина эволюции пространственной структуры сообществ обрастания. Высказывается предположение, что существующие закономерности формирования современных сообществ могут отражать следующие этапы эволюции их структуры: 1. Образование пленочного (двухмерного) прокариотного сообщества. 2. Поселение простейших, имеющих прикрепительные органеллы (трехмерная структура). 3. Поселение многоклеточных организмов, на которых формируются вторичные сообщества.

Сообщества обрастания являются обычными компонентами водных экосистем. Процессы формирования подобных сообществ достаточно хорошо изучены и включают ряд обязательных этапов (Серавин и др., 1985), не зависящих от типа водоема, характера субстрата, солености и других факторов. Заселение стерильных субстратов в водоемах всегда начинается с микрообрастателей, сначала формируется бактериально-слизистая пленка, затем поселяются диатомовые водоросли, инфузории и т.п. Только после этого начинает формироваться сообщество макрообрастателей (Брайко, 1974; Горбенко, 1977; Серавин и др., 1985; Scheer, 1945; Russel, 1975). Поселяясь на поверхности субстрата, микрообрастатели изменяют его химические и физические (в частности адгезивные) свойства (Серавин и др., 1985). Известно довольно много свидетельств в пользу того, что поселение макрообрастателей без предшествующего образования бактериальной пленки невозможно (Журавлева и др., 1975; Wisley, Müller, 1969 и др.). На наш взгляд, вероятно, что макрообрастатели (и, возможно, эукариотные микрообрастатели) не способны прикрепляться к поверхности субстрата в силу отсутствия у них адаптаций для фиксации к стерильной поверхности. Это может быть связано с тем, что к моменту их появления пригодные поверхности уже были заняты прокариотными сообществами. Упомянутые закономерности формирования современных сообществ могут отражать некоторые этапы их эволюции.

Как известно, по поводу того, как эволюционируют экосистемы или отдельные сообщества не существует единого мнения. Достаточно распространены и, видимо, оправданными являются представления о том, что сообщества как таковые не эволюционируют. Зачастую термин

“эволюция” употребляется при описании по сути сукцессионных изменений в экосистемах. Но процесс заселения субстрата можно рассматривать не только как сукцессию, но и как изменение пространственной структуры сообщества¹. Структурное усложнение может отождествляться с морфологическим прогрессом (Красилов, 1995). Соответственно, тогда допустимо рассматривать процесс формирования подобных сообществ в историческом аспекте как процесс эволюции их пространственной структуры (Довгаль, 1995). Определять ход этого процесса должны какие-либо факторы, одинаково действующие как в современных условиях, так и в момент возникновения сообществ. По нашему мнению, в отношении пространственной структуры сообщества обрастания это должны быть физические, вероятнее всего, гидродинамические факторы.

Сообщества обрастания практически всегда подвержены воздействию потока воды. Даже в стоячих водоемах, например в достаточно больших озерах, могут возникать ветровые или конвекционные течения, сравнимые по скорости с течением равнинных рек (см., например, Поддубный, 1986). Известно (Silvester et al., 1985; Dovgal, 1993), что мелкие (до 1 мм) прикрепленные организмы в условиях течения оказываются в пределах пограничного слоя жидкости.

Пограничный слой жидкости образуется вокруг обтекаемых ею тел за счет вязкости. В его пределах скорость потока постепенно снижается, а у поверхности обтекаемого тела падает до нуля (т.е. происходит “прилипание” жидкости) (рис. 1). Толщина пограничного слоя (δ) может быть определена как расстояние от субстрата, на кото-

¹ Последняя, по нашему мнению, в какой-то мере соответствует понятию ансамбля реализованных ниш сукцессионной системы (Жерихин, 1995).

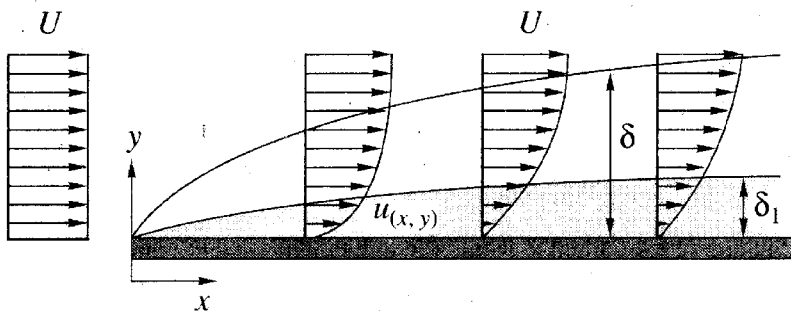


Рис. 1. Пограничный слой (δ) и толщина вытеснения пограничного слоя (δ_1) на пластине, обтекаемой в продольном направлении. U – скорость внешнего течения $u(x, y)$ – скорость течения в различных точках в пределах пограничного слоя.

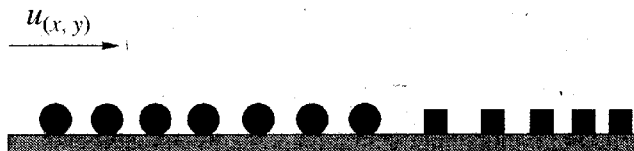


Рис. 2. Схема пространственной структуры пленочного (двухмерного) сообщества. Черными кружками и квадратами обозначены разные виды – компоненты сообщества. $u(x, y)$ – скорость течения в различных точках в пределах пограничного слоя.

ром скорость потока составляет 99% от скорости

внешнего течения: $\delta \approx \sqrt{\frac{\nu L}{U}}$ (1), где U – скорость

внешнего течения, L – длина пластины субстрата, ν – коэффициент кинематической вязкости. Для небольших объектов существенной является величина погранслоя с почти нулевой скоростью течения – “толщина вытеснения” (рис. 1) (Шлихтинг, 1974). Толщина вытеснения (δ_1) – это расстояние, на которое линии внешнего течения отодвигаются от поверхности за счет формирования пограничного I слоя: $\delta_1 = \int_0^\delta (1 - u_x/U) dy$ (2), где u_x – скорость потока, параллельная субстрату в любой точке, y – расстояние от поверхности субстрата. У поверхности пластины $\delta_1 \approx 1/3\delta$ (3) (Шлихтинг, 1974).

Кроме гидродинамического пограничного слоя у поверхности обтекаемого субстрата формируется также диффузный пограничный слой, в пределах которого, за счет отсутствия движения жидкости, имеет место только молекулярная диффузия. Толщина диффузного пограничного слоя у поверхности пластины (δ_0) составляет: $\delta_0 \approx 0.6(D/\nu)^{1/3}\delta$ (4), где D – коэффициент диффузии (Левич, 1959).

На тела, находящиеся в пределах пограничного слоя, воздействуют две основные разновидности нагрузки: напряжение сдвига (τ) и гидродинамический упор (R). $\tau \approx \mu \sigma V_x / \sigma y$ (5), где V_x – тангенциальная составляющая скорости, μ – коэффициент динамической вязкости. $R = \rho \int_0^l V_x dy$ (6), где ρ – плотность жидкости, l – высота тела.

Кроме перечисленных факторов существенным является также воздействие на прикрепленные объекты турбулентности (Carling, 1992). Кроме того необходимо отметить, что в природных условиях пограничный слой у обтекаемых объектов, как правило, нестабилен.

За счет перечисленных факторов создается пространственная неоднородность пограничного

слоя (рис. 1), к различным его участкам по-разному адаптируются его обитатели, что позволяет рассматривать пограничный слой в качестве особой адаптивной зоны (Dovgal, 1991).

Определяя место поселения тех или иных организмов на субстрате (в зависимости от наличия у них адаптаций к соответствующим нагрузкам), гидродинамические факторы играют существенную роль в формировании пространственной структуры современных сообществ. Например, виды, имеющие прикрепительные органеллы, могут поселаться ближе к переднему концу продольно обтекаемого субстрата, чем организмы, просто приклеивающиеся с помощью слизи. Обитатели сообщества обрастания могут быть подразделены на несколько групп по высоте тела (Bereczky, 1990), причем это может быть связано с нагрузками, которые действуют в пограничном слое (Dovgal, 1993). На сориентированном вдоль потока вытянутом субстрате плотность поселения организмов может значительно увеличиваться по направлению к его заднему краю – наблюдается “краевой эффект перифитона”, проявление которого связывают с параметрами пограничного слоя (Раилкин и др., 1988). В процессе заселения стерильных субстратов происходит смена типов нагрузки, которой подвергаются поселяющиеся на них организмы, в зависимости от степени поднятости тела последних над субстратом, локализации, ориентации в пространстве и т.п. Сходная смена факторов, вероятно, имела место и в процессе эволюции сообщества обрастания, определяя изменения в их пространственной структуре. Соответственно, возможна следующая последовательность этапов ее становления:

1. Формирование пленочного прокариотного сообщества. По-видимому, уже некоторые из первых прокариот перешли к прикрепленному образу жизни, не требующему адаптаций к парению в толще воды и дающему определенные преимущества в поступлении питательных веществ. Мелкие прокариотные клетки при этом оказались в пределах диффузного пограничного слоя

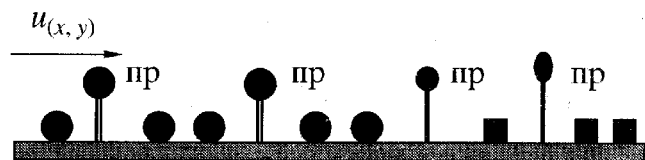


Рис. 3. Схема пространственной структуры трехмерного сообщества микроорганизмов. пр – стебельчатые простейшие. Остальные обозначения – как на рис. 2.

(уравнение 4), где они получали питательные вещества только за счет молекулярной диффузии. Но за пределами диффузного пограничного слоя имеет место конвекционная диффузия, скорость которой во много раз выше. Соответственно, значительно увеличивается принос веществ к поверхности и, благодаря увеличению разницы концентраций повышается и скорость молекулярной диффузии. Основным гидродинамическим фактором в этот период – напряжение сдвига (уравнение 5). Эта нагрузка действует только на тел, прикрепленные к субстрату и максимальна в точке прикрепления. К числу адаптаций к напряжению сдвига относятся увеличение площади контакта с субстратом (например, формирование распластанного по поверхности тела или колонии) и выделение клейкой слизи. Величина напряжения сдвига уменьшается по направлению к заднему концу субстрата. Адаптированные к разной его величине виды – компоненты сообществ обрастания могли распределяться по участкам субстрата с разными значениями τ , либо за счет краевого эффекта образовывали поселения с плотностью, увеличивающейся по направлению к заднему концу субстрата, формируя таким образом горизонтальную (двухмерную) структуру сообщества (рис. 2)². Ввиду отсутствия у прокариот приспособлений для поднятия тела над субстратом, вертикальная структура формировалась только за счет оседания новых поселенцев поверх старых. При этом, оказавшиеся в нижних слоях организмы перестали подвергаться воздействию факторов, связанных с пограничным слоем. Примером такого сообщества, вероятно, являются бактериально-водорослевые маты (строматолиты). Позже его компонентами могли становиться простейшие.

² Если данное предположение верно, возможны случаи обнаружения строматолитов с определенной закономерностью в распределении видов или градиентом плотности их поселения на поверхности, в соответствии с направлением течения. В этом случае можно делать выводы о наличии течения или конвекционные вихри, не имевшие постоянного направления, такая картина не будет наблюдаться.

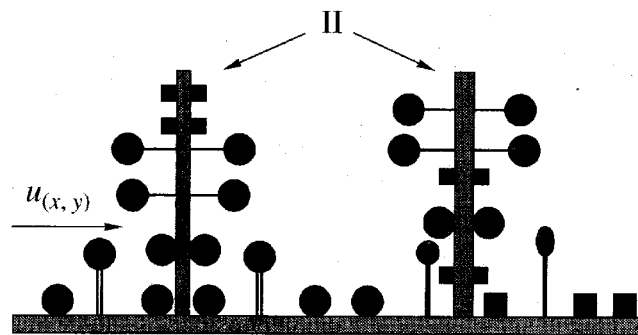


Рис. 4. Схема пространственной структуры сообщества макрообращателей. II – вторичные сообщества. Остальные обозначения – как на рис. 2 и 3.

2. Следующей адаптацией, позволяющей противодействовать напряжению сдвига (характерной для эукариот), является формирование (секреция) прикрепительных органелл (стебельков). При этом не только повышалась прочность прикрепления к субстрату, но организмы получали возможность подняться над субстратом и оказаться в зоне с повышенной концентрацией растворенных веществ. При этом на них начинал действовать гидродинамический упор (уравнение 6). Как следует из уравнения 6, величина гидродинамического упора возрастает по направлению от поверхности субстрата к свободному концу прикрепленного организма. Адаптациями к нему у современных обрастателей являются домики или раковины, способность отклоняться под воздействием потока, выбор защищенных участков субстрата и т.п. Выработав соответствующие адаптации одни виды поселялись так, что они оказывались в толщине вытеснения (уравнение 2), где значение R минимально, другие, с более эффективными системами защиты от нагрузки, выходили за пределы толщины вытеснения, оказываясь в более комфортных условиях массового обмена. Таким образом, за счет адаптаций к гидродинамическому упору (дополнительно к приспособлениям к напряжению сдвига), формировалась трехмерная пространственная структура сообщества (рис. 3).

3. С появлением прикрепленных колониальных, а затем многоклеточных водорослей и сидячих многоклеточных животных, образовалось сообщество макрообращателей. При этом пространственная структура усложнилась за счет более крупных размеров организмов, на которых сформировались вторичные сообщества (рис. 4). На этом этапе характер обтекания субстратов значительно усложняется, и гидродинамические факторы начинают играть только косвенную роль в развитии сообществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Брайко В.Д. Некоторые сукцессивные закономерности в сообществе макрообрастателей // *Океанология*. 1974. № 14. С. 345–348.

Горбенко Ю.А. Экология морских микроорганизмов перифитона. Киев: Наук. думка, 1977. 252 с.

Довгаль И.В. Некоторые гидродинамические аспекты эволюции сообществ обрастания // *Эволюция экосистем*. Тез. междунар. симпоз. М.: ПИН РАН, 1995. С. 43–44.

Жерихин В.В. На пути к общей теории эволюции экосистем // *Эволюция экосистем*. Тез. междунар. симпоз. М.: ПИН РАН, 1995. С. 46.

Журавлева Н.Г., Иванова Л.В. О поведении баренцево-морских губок в условиях морской аквариальной // *Поведение водных беспозвоночных*. Борок: Наука, 1975. С. 21–24.

Красилов В.А. Общая модель эволюции экосистем // *Эволюция экосистем*. Тез. междунар. симпоз. М.: ПИН РАН, 1995. С. 66–67.

Левич В.Г. Физико-химическая гидродинамика. М.: Гос. изд-во физико-химической лит-ры, 1959. 699 с.

Поддубный С.А. О вихревом характере отрицательной температурной аномалии в оз. Плесеево // *Биология внутренних вод*. Информ. бюлл. 1986. № 71. С. 46–49.

Раилкин А.И., Бесядовский А.Р., Амфилохий В.Б., Бабков А.И. Влияние течения на краевой эффект перифитонных диатомовых водорослей // *Вест. ЛГУ*. Сер. 3. 1988. Вып. 3. № 17. С. 28–36.

Серавин Л.Н., Миничев Ю.С., Раилкин А.И. Изучение обрастания и биоповреждений морских антропогенных объектов (некоторые итоги и перспективы) //

Экология обрастания в Белом море. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1985. С. 5–28.

Шлихтинг Г. Теория пограничного слоя. М.: Наука, 1974. 712 с.

Berezky M.C. Interspecific relationship of some Suctoria species in the Danube // *Arch. Protistenk.* 1990. V. 138. № 3. P. 251–255.

Carling P.A. The nature of the fluid boundary layer and the selection of parameters for benthic ecology // *Freshwater Biol.* 1992. V. 28. № 2. P. 273–284.

Dovgal I.V. Boundary layer as sedentary infusoria adaptive zone // *Current problems in protozoan ecology*. 2nd Internat. Conference. Tihany, Hungary. Program. Abstracts. 1991. P. 15.

Dovgal I.V. Boundary layer examination as an approach to sitting Infusoria ecology study // *IX Internat. Congress of Protozoology*. Berlin, Germany. Abstracts. 1993. P. 32.

Müller. Auslösung der Metamorphose durch Bacterien bei der Larven von *Hydractinia echinata* // *Zool. Jb. Anat.* 1969. Bd. 86. Neft 1. S. 84–89.

Russel B.C. The development and dynamic of a small artificial reef community // *Helgoland Wiss. Meeresuntersuch.* 1975. V. 27. № 3. P. 298–312.

Scheer B.T. The development of marine fouling communities // *Biol. Bull.* 1945. V. 85. № 1. P. 31–86.

Silvester N.R., Sleigh M.A. The forces on microorganisms at surface in flowing water // *Freshwater Biol.* 1985. V. 15. P. 433–448.

Wisley B. The setting and some experimental reactions of bryozoan larvae, *Waterispora cucullata* (Buck) // *Austr. J. mar. freshwater REs.* 1958. V. 1. № 3. P. 362–371.

Hydrodynamic Evolutionary Factors for the Spatial Structure of Encrusting Communities

I. V. Dovgal

A hypothetical evolutionary pattern for the spatial structure of encrusting communities is considered on the basis of the concept of the hydrodynamic boundary layer as an adaptive zone. It is proposed that the patterns for the formation of recent communities reflect the following stages of their structural evolution: (1) formation of a film (two-dimensional) procaryotic community; (2) colonization by protozoans possessing attaching organelles (three-dimensional structure); and (3) colonization by multicellular organisms forming the secondary communities.

Key words: aufwuchs. community, boundary layer, evolution.