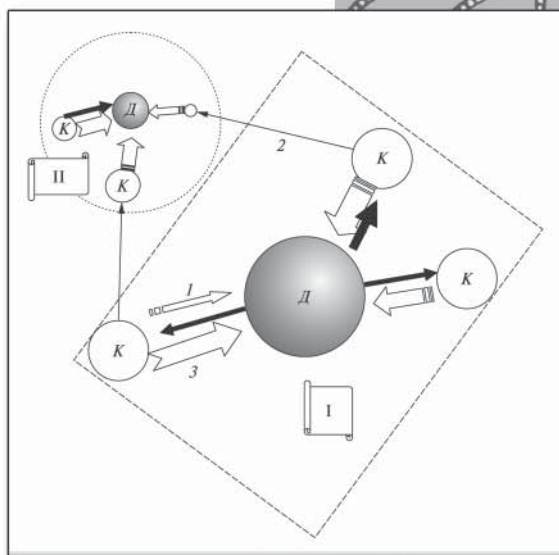


Часть  
**7**

Сообщества  
гидробионтов



*Все организмы, входящие  
в состав биоценоза, связаны  
между собой не только общей им  
способностью жить при данных  
физико-химических условиях,  
но и наличием соответствующей  
биологической обстановки...*

*Зернов, 1949, с. 50*

Совокупность всех организмов в биосфере в целом, в том числе в обитаемой части гидросферы, образует некую целостность — живое вещество, геомериду. Организмы не могут существовать обособлено, поэтому образуют различные ассоциации, которые могут функционировать только при определенной их структуре, упорядоченности, существовании системных связей. Имеется две предпосылки образования и функционирования сообществ организмов. Первая состоит в том, что живое вещество должно быть определенным образом структурировано и только при этом условии может выполнять свои особые функции в биосфере. Вторая — в том, что любой организм нормально функционирует, существует только во взаимосвязи с другими организмами, как родственными себе, так и генетически далекими.

## КОНЦЕПЦИЯ БИОЦЕНОЗА-СООБЩЕСТВА

По словам Ю. Одума (1975), концепция биотического сообщества важна потому, что подчеркивает факт, что различные организмы образуют организованную систему, а не разбросаны по Земле случайно как независимые существа. Биотическое сообщество — это совокупность живых организмов, обладающая определенной целостностью, поскольку является элементом живого покрова Земли, живого вещества биосферы, с более или менее выраженными границами (занимаемый биотоп, участок территории или акватории) и сохраняющая свою целостность за счет характерных связей между элементами определенной внутренней структуры.

Понятие сообщества организмов и сам термин «биоценоз» были предложены К. Мёбиусом (Möbius, 1877, цит. по Кашкаров, 1933; Кафанов, 2005) в работе, посвященной исследованию одного вида моллюсков (причем, судя по названию «Устрица и экономика устриц», в достаточно прикладном аспекте).

*«Каждая устричная банка в определенной степени представляет собой сообщество живых существ, подборку видов и определенное количество индивидуумов, которые как раз на этом месте находят все условия для своего появления и жизни, т.е. соответствующую почву, достаточное питание, надлежащее содержание солей и подходящую, благоприятную для своего развития температуру.»*

*«Всякий живущий здесь вид представлен наибольшим количеством особей, которое может развиваться до взрослого состояния в окружающих его условиях, поскольку у всех видов число зрелых индивидуумов каждого периода размножения меньше, чем количество воспроизводимых зародышей. Этот остаток созревших зародышей есть тот определенный квантум жизни «Quantum Leben», который, как и вся жизнь, благодаря размножению, поддерживает себя.»*

*«Наука еще не имеет слова, которым могло бы быть обозначено такое сообщество живых существ, соответствующего средним жизненным условиям количества видов и индивидуумов, которые обуславливают друг друга и, благодаря размножению, длительно сохраняются в данной области. Я предлагаю название «Biocenosis» для такого сообщества (гр. — βίος — жизнь, κοινότης — иметь что либо общее)» (Möbius, 1877, цит. по Кафанов, 2005, с. 27—28).*

**Понятие о биоценозе сыграло важную роль в становлении системной концепции в экологии, сосредотачивая внимание исследователей на взаимодействиях между видами и возникающими вследствие этого целостными свойствами биологических сообществ.**

*Федоров, Гильманов,  
1980, с. 220*

Несмотря на то, что позднее понятия «биоценоз», «сообщество» использовались в широком смысле, следует отметить, что изначально Мёбиус имел дело с вполне конкретным гидробиологическим объектом, что в определенной степени наложило отпечаток на его представления о биоценозе вообще. Он рассматривал сообщество с хорошо выраженным доминантом, эффективным эдификатором условий всего биоценоза. Им были выделены основные свойства и характеристики сообществ. В первую очередь была отмечена связь со средой и зависимость от условий среды: состав («подбор видов») и количественная представленность («количество индивидуумов») соответствуют условиям существования, поскольку именно здесь «они находят все условия для своего появления и жизни». Биоценоз представляет собой систему, где происходит отбор, каждый вид представлен «тем наибольшим количеством особей», которое смогло дожить до зрелого возраста, поскольку количество зародышей было значительно большим, чем количество взрослых особей. Вследствие этого совокупность организмов биоценоза в данный момент — это «остаток от всех зародышей предыдущего периода размножения», этим подчеркивались динамические процессы в биоценозе, его историзм и роль отбора в происходящих изменениях. Равновесие структуры устанавливается в динамическом взаимодействии между организмами и средой. Постоянно изменяясь, обновляя состав, биоценоз обладает определенной стабильностью, сохраняет свои характеристики и свойства. Остаток особей, результат действия отбора, есть частица жизни, проявляющаяся в определенном количестве индивидов, сохраняющаяся благодаря размножению. Состав и величина этого «кванта жизни» определяются отношениями совокупности организмов со средой, её абиотическими и биотическими элементами. Изменения условий приводят к преобразованию всего биоценоза, а в качестве таких факторов может выступать деятельность человека или проникновение в биоценоз нового вида. В основе подхода К. Мёбиуса прежде всего лежали принципы соответствия состава сообществ среде обитания, пригодной для каждого вида, и принцип отбора, отсекающего «лишних», жизнедеятельность которых не поддерживалась ресурсами и условиями среды.

К. Мёбиус писал о сложной системе живых организмов, объединенных в одновидовые популяции (только они поддерживают механизм размножения), количественные характеристики которых определяют условия среды и взаимодействие между отдельными организмами и их популяциями. Совокупность организмов — это совершенно особая общность, поэтому она должна получить особое название и для этого вводится новый термин «биоценоз». Хотя в

некоторых работах о принципах строения и развития водных сообществ делается акцент на том, что в определении К. Мёбиуса «подчеркивается прежде всего биологическая связь и взаимообусловленность организмов сообщества» (Несис, 1977, с. 5), единственное подтверждение его подхода к биоценозу как в основном биотической системе взаимосвязей — это «квантум жизни» совокупность организмов, избежавших действия отбора. Термин «биоценоз» впоследствии был перенесен и на наземные «общины», сообщества (Dahl, 1908, 1921, цит. по Карзинкин, 1926). В русскоязычную гидробиологическую литературу термин и само понятие «биоценоз» было введено в 1913 г. С.А. Зерновым.

Первое в практике отечественной гидробиологии реальное применение концепции биоценоза в исследованиях целого морского бассейна, на материале изучения донного населения Черного моря (Зернов, 1913) имело, без преувеличения, революционное значение. Было сделано несколько очень важных выводов, которые знаменовали переход от изучения населения водоема, дифференцированного на таксономические группы и еще не очень определенные экотопические группировки гидробионтов (планктон и бентос), к выявлению и изучению сообществ гидробионтов. С.А. Зернов показал, что гидробионты распределяются не хаотически, а в виде определенных комбинаций, биоценозов, а биоценоз развивается в том или ином местообитании с определенными свойствами и характеристиками и возникает тогда, когда сформируется комплекс необходимых экологических (физико-химических и биологических) условий и кардинально изменяется при их изменении. Ученый выделил и изучил биоценоз скал, биоценоз песка, биоценоз ракушечника, биоценоз зарослей водных растений и другие.

---

*«Население каждого биотопа состоит из ряда организмов разных жизненных форм, которые все вместе образуют биоценоз. Иначе можно сказать, что биоценоз есть термин для обозначения тех сообществ или комбинаций животных и растений, на которые распадается все население данного бассейна»* (Зернов, 1949, с. 49).

---

Концепция биоценоза прочно вошла в свод основных положений гидробиологии, и хотя она много раз уточнялась, это не затронуло её сути. Так, проведя биоценотическое деление бентоса Азовского моря, В.П. Воробьев (1949) даёт определение биоценоза как комплекса видов, который: 1) занимает вполне определенный участок дна или акватории с определенными свойствами, т.е. биотоп, причем для биоценоза важны не только современные условия, но история изменения условий; 2) имеет сходные экологические требования, однако сосуществует только благодаря расхождению по отдельным экологическим нишам; 3) имеет определенную структуру и количественное соотношение

между отдельными популяциями, что и является предпосылкой устойчивости.

С гидробиологической точки зрения важно отметить, что материал, на основании которого были сделаны биоценотические экологические обобщения, совершенно определенным образом был связан с экотопическими группировками гидробионтов. Устрицы, хотя и встречаются на различных субстратах, в том числе рыхлых, т.е. в бентали, все же наибольшего развития достигают именно в перифитали, на твердых субстратах. Как писал С.Н. Дуплаков (1933), «целый ряд вопросов экологии, вопросов о связи среды и организма, взаимоотношениях организмов друг с другом легче и точнее можно разрешить при изучении перифитона, чем планктона или бентоса» (с. 17), поскольку исследователь может фиксировать не только состав, но и пространственную структуру, отношения между организмами сообществ. В сообществах перифитона, тем более с хорошо выраженным доминантом, совершенно очевидна тесная взаимосвязь между организмами различных жизненных форм.

Исследования же бентоса, впервые планомерно, с применением количественных орудий лова (дночерпатель), выполненные К. Петерсеном в начале XX века, привели к формулировке концепции о сообществах как «статистических единицах, регулярно повторяющихся группах совместно встречающихся видов, обозначаемых и называемых по бросающимся в глаза многочисленным и наиболее характерным видам» (Нессис, 1977, с. 5). Эти виды находятся вместе благодаря сходной реакции на совокупность условий в данном биотопе. Клиinally изменяющиеся условия определяют континуальность биоценозов. Такой подход к хронологической биоценотической структуре получил название континуализма.

---

*«Для континуалиста (Раменский, 1910, 1938; Gleason, 1917, 1939) ценоз — это условно однородный отрезок континуума, взаимоотношения компонентов в котором не имеют значения; каждый вид — экологическая индивидуальность, по-своему реагирующая на изменения каждого экологического фактора и имеющая по отношению к нему свои показатели обилия» (Кафанов, 2005, с. 45).*

---

Концепция сообществ как статистических единиц, континуально переходящих друг в друга, была обоснована экологическим принципом Раменского-Глисона, согласно которому «в природе нельзя найти двух видов, которые имели бы сходное распределение; каждый вид распределён в градиенте условий по-своему, в соответствии со своими характеристиками» (Уиттекер, 1980, с. 125). Такой подход привел к формированию парадигмы континуальной структуры сообществ и континуальности связей между ними (Миркин, 1986; Миркин и др., 2001), т.е. континуалистских подходов к хронологической структуре геомериды в целом (Кафанов, 2004, 2005).

Совершенно очевидно, что организмы, обитая совместно и взаимодействуя между собой, не только влияют друг на друга, но и воздействуют на среду обитания. Тому есть множество примеров. На основании свидетельств огромной роли организмов в модифицировании среды была сформулирована концепция видов-экосистемных инженеров (Jones et al., 1994; Gutierrez, Jones, 2008). Организмы не только занимают некоторое пространство, условия которого соответствуют их адаптационным возможностям, но и активно воздействуют на среду. Частью среды для каждого организма являются другие организмы, и между ними формируется система прямых и обратных связей. Биоценоз представляет собой систему с определенной внутренней регуляцией, независимую от условий среды, поскольку «стабильность сообществ организмов превосходит стабильность окружающей его среды» (Несис, 1977, с. 13)<sup>1</sup>.

Рассматривая сообщество как систему с определенной структурой, следует предположить некоторые свойства, характерные для целостной структуры: ограничение в пространстве, историзм и динамику, реакцию на внешнее воздействие как определенной целостности. Сообщество лишено генеративных свойств, не воспроизводит себе подобных и поэтому не является «материалом» для эволюции путем отбора. Однако существует явление биоценотической конвергенции, когда в сходных условиях формируются сообщества с подобной структурой, сходным характером внутреннего метаболизма и связей с внешней средой и, возможно, с разным составом.

---

*«Входящие в сообщество виды должны находиться в гармонии с факторами среды. ...в различных, иногда очень удаленных странах развиваются в сходных экологических условиях сходные сообщества, экологические викариаты, при совершенно ином систематическом составе»* (Кашкаров, 1933, с. 119).

---

Сообщество изменяется соответственно условиям среды и в пределах экологических возможностей организмов, т.е. происходит некая гармонизация отношений, адаптация сообщества как целого. В адаптации организмов и сообществ имеются существенные различия. Адаптация организма есть процесс изменений, направленных на сохранение неизменности, совокупность приспособлений, ведущих к сохранению его целостности. Отбором могут быть «отвергнуты» весьма эффективные адаптации, если они нарушают необходимую преемственность, сильно отклоняются от

---

<sup>1</sup> Как альтернатива континуализму была предложена «индивидуалистская» или «организмистская» концепция Ф. Клементса. Аналогии с организмом допускались Ф. Клементсом (Clements, 1916, цит. по Кафанов, 2005) исключительно для акцентирования и иллюстрации целостных отношений в сообществе.

наследственной нормы. Организм детерминирован в рамках признаков своего вида, в то время как сообщество жестко не детерминировано. Последнему в его изменениях ничего не грозит, кроме как, в самом крайнем случае — создание элементов нового биома. Смерть организма предсказуема и безвозвратна, сообщество может циклически восстанавливаться и существовать очень долгое время (воспроизводимость «квантума жизни» Мёбиуса). В сообществах существуют механизмы установления структурно-функционального равновесия, например, в сообществе устанавливается динамическое равновесие между трофическими группами: развитие автотрофов и их продукция зависят от факторов внешней среды и потребления консументами, а обилие и продукция последних — от продукции автотрофов.

Один из принципов системологии гласит: подсистемы обладают определенной индивидуальностью и определенной независимостью (Реймерс, 1992). Независимость ответа различных популяций на действие факторов среды есть следствие экоморфного, экофизиологического разнообразия, а также предпосылка обособления экологических ниш, дифференциации способов разделения ресурсов, снижения конкуренции. Каждая концепция — индивидуалистская или континуума — в отдельности не может адекватно характеризовать сообщества, хотя бы в силу большого разнообразия последних. Нами была предложена концепция биоценотического градиента (Протасов, 1989, 1994, 2002). Предпосылкой её формулирования была оценка особенностей исследованных гидробиологических группировок. Изучая жизнь устричной банки, К. Мёбиус (Möbius), подчеркивая соответствие набора видов и их количественной представленности условиям среды, рассматривал сообщество с хорошо выраженным доминантом, определяющим характер сообщества. Работая с совершенно иными группировками, а именно с бентическими, где структурное и функциональное доминирование выражено слабо, К. Петерсен (Petersen) пришел к выводу, что сообщество построено не на сильном биотическом взаимодействии, а на индивидуальной реакции каждой популяции на воздействие среды.

Принцип МР (Möbius-Petersen) — градиента призван примирить эти две концепции. Все сообщества можно расположить в непрерывном градиенте их структуры соответственно условной близости к одному или другому полюсу со следующими характеристиками:

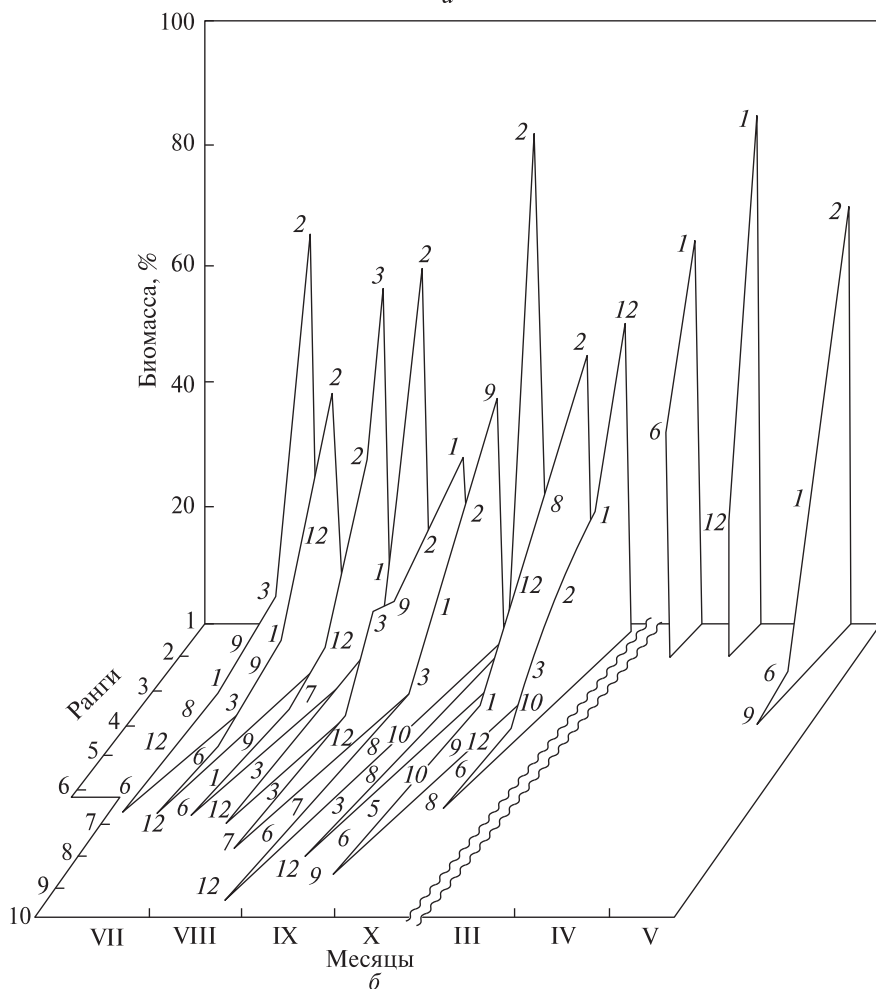
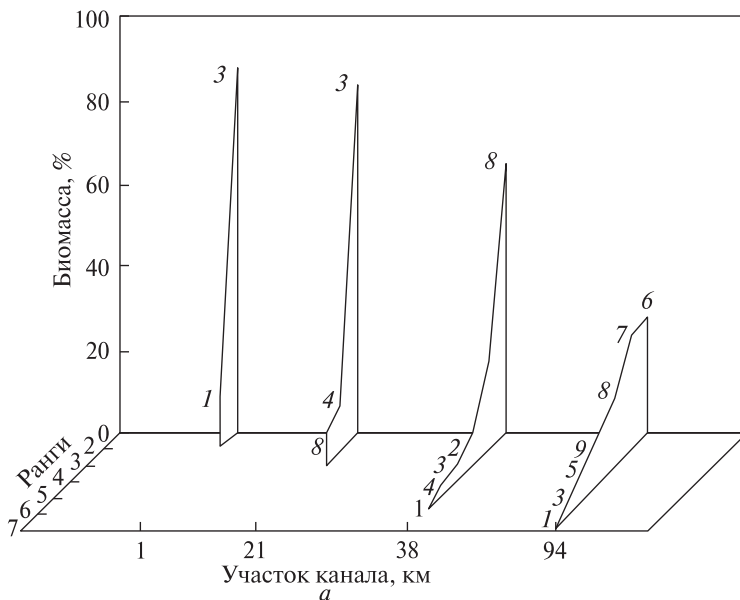
М-полюс	Р-полюс
Доминирующая форма реально и существенно модифицирует среду, изменяет характер биотопа. Влияет на доступность	Доминант формальный, статистический, не оказывает существенного влияния на формирование биотических взаимосвязей,



ресурсов для других членов сообщества	не оказывает существенного воздействия на условия обитания других членов сообщества
Доминирующая форма определяет преобладание биотических связей	Структура сообщества в большей мере определяется абиотическими факторами
Стабильность всего сообщества определяется стабильностью ценопопуляции доминанта. Гибель этой ценопопуляции приводит к гибели сообщества	Смена доминанта не имеет существенных, тем более катастрофических последствий для сообщества, носит характер флуктуаций
Доминант, вероятнее — вид с продолжительным жизненным циклом, крупными размерами, образует колонии	Доминант, вероятнее — вид с коротким жизненным циклом, малыми размерами, с выраженной подвижностью
Доминирующие виды имеют малую резистентность к резким изменениям условий	Сообщество высокорезистентно и может быстро восстанавливаться после воздействия неблагоприятных факторов

Предложения о выделении полярных типов сообществ имели место и ранее. Разделить сообщества на «ценотипы» и «ценоклины» предложил А. Линдрот (Lindroth, 1973, цит. по Несис, 1977). Типичный пример ценоклина — сообщества мягких грунтов, т.е. сообщества без выраженного доминанта, в которых иногда невозможно провести пространственные границы. Ценотипы по Линдроту разделяются на абиогенные и биогенные. Первые связаны с резкими градиентами среды, определяющими границы сообществ. Вторые — с выраженными экологически активными доминантами. Очевидно, существуют и некоторые промежуточные варианты. Провести четкие границы между абиогенными и биогенными ценотипами практически возможно. Исследования поясного распределения сообществ макроперифитона на причальных сооружениях в Японском море позволили выделить несколько четко различающихся сообществ: от поверхности до глубины 0,9 м — сообщество с доминированием гидроидов с биомассой 900 г/м<sup>2</sup>; 0,9—1,3 м — сообщество мидии с биомассой 12,4 кг/м<sup>2</sup>; до глубины 8,4 м — сообщество устриц с биомассой до 215 кг/м<sup>2</sup> (Звягинцев, 2005). Совершенно очевидно, что в таком поясном распределении играют роль как изменение условий среды, так и биотические факторы (хотя сам автор этого исследования полагает, что «развитие сообществ обрастания находится главным образом под контролем абиотических факторов» (с. 69). Клинальность структуры всего сообщества обрастания в целом определяется факторами среды, а довольно четкая поясность — доминантами, т.е. биотически.

Разнообразие типов сообществ предполагает и существование некоторых крайних вариантов. Представленные в



- ◀ **Рис. 7.1.** Примеры рангового распределения обилия организмов в различных сообществах:  
*a* — распределение основных групп беспозвоночных (% биомассы) в Каховском магистральном канале (по Шевцова, 1991): 1 — нематоды, 2 — полихеты, 3 — олигохеты, 4 — остракоды, 5 — мизиды, 6 — гаммариды, 7 — полужесткокрылые, 8 — личинки хирономид; *b* — ранжированное распределение биомассы (% беспозвоночных в перифитоне Каневского водохранилища в районе Трипольской ТЭС (по Протасов, 1994): 1 — олигохеты, 2 — личинки хирономид, 3 — гидры, 4 — *Urnatella*, 5 — *Plumatella*, 6 — нематоды, 7 — личинки ручейников, 8 — гаммариды, 9 — дрейссена, 10 — гастроподы, 11 — полипы *Craspedacusta*, 12 — прочие

виде ранговых кривых распределения обилия (рис. 7.1) сообщества могут быть разделены на так называемые «островерхие» с выраженным доминированием, и «плосковершинные» биоценозы.

К определению роли доминантов, однако, не следует подходить формально. Как нами было показано (Протасов, 1994), «островерхие» сообщества с доминированием прикрепленных двустворчатых моллюсков *Dreissena polymorpha* (их существует по крайней мере 6 типов) при формально одинаковой степени доминирования относятся к разным типам: консортивному с доминантом — эдификатором и переживающему неблагоприятные условия, здесь доминант формальный. Широкое распространение получили три модели распределения значимости видов: геометрических серий с резким преобладанием обилия одного вида и малым богатством видов, случайного распределения с высокой выравненностью и средним богатством видов и логнормальное распределение с большим богатством и относительно высоким доминированием (Уиттекер, 1980; Пианка, 1981; MacArthur, 1960).

В биоценологическом МР-градиенте должен проявляться принцип Олли, изначально предложенный для популяций (плотность популяции, группы организмов имеет некий оптимум, при котором выживаемость отдельных особей повышается, Одум, 1975). Этот принцип, очевидно, приложим к любым сгущениям живого вещества. При превышении оптимума возрастет конкуренция, при низкой плотности — снижается «взаимопомощь». В.И. Вернадский рассматривает биоценоз как один из типов сгущения живого вещества (1978), следовательно, должны существовать экологические механизмы регуляции плотности этих сгущений.

В определении сообщества Ю. Одум рассматривает его как совокупность *популяций*, но также обращает внимание, на то, что «облик сообществ определяется *не только разнообразием видов*» (читай: составом и количеством видовых популяций, А.П.):

«Различные варианты внутренней организации функционирующих сообществ организмов создают структурное разнообразие сообществ. К ним относятся:

- 1) характер стратификации (вертикальная ярусность);
- 2) характер зональности (горизонтальные подразделения);

- 
- 3) характер активности (периодичность);
  - 4) характер пищевых связей (сетевая структура пищевых связей);
  - 5) характер размножения (связи потомков с родителями, клоны и т.п.);
  - 6) характер групповых отношений (стаи, стада);
  - 7) характер совместной деятельности (определяемый конкуренцией, антибиозом, мутуализмом и т.п.)» (Одум, 1975, с. 199).
- 

Следовательно, сообщество представляет собой систему различных элементов, а не только видовых популяций. Характер хронологического облика во многом зависит от размеров организмов, поэтому размерные группы гидробионтов являются важными структурными элементами сообщества. От размеров организмов также зависит их метаболическая активность (Шмидт-Ниельсен, 1987). Организмы, принадлежащие к разным видам, в данном сообществе и в данных условиях представлены определенной экоморфой. Физиономический облик сообщества определяет не столько видовая популяция, сколько экоморфа. Так, прикрепленные организмы (экоморфы эфаптона) определяют облик всех наземных сообществ и значительной части водных. По характеру активности во времени также можно выделить некоторые элементы сообществ. Стабильность состава сообществ сильно различается. Например, сообщества зарослей литорали в дневное время значительно обогащаются организмами планктона из пелагической части (Семенченко, 2006). Существует некая группа более или менее постоянных мигрантов, присутствие или отсутствие которой может существенным образом влиять на структуру сообщества.

Трофическая структура, несомненно, является одним из важнейших показателей специфики сообщества. Энергетически оно может быть более замкнутым, включать автотрофных продуцентов и гетеротрофов, либо быть полностью гетеротрофным. Структура сообщества зависит от способа получения энергии извне — либо в виде солнечной или химической, либо в виде готового органического вещества. На наш взгляд не совсем оправдано положение о существовании больших, полночленных сообществ (биоценозов), в которых представлены все трофические уровни, и малых, в которых отсутствуют продуценты (Зайка, 1967). Всегда может быть установлено сообщество больше большого и меньше малого, замкнутость которых всегда относительна.

Отдельными элементами сообщества выступают онтогенетические стадии, особенно, если присутствует гетероморфность — представленность различных онтогенетических стадий различными экоморфами. В бентических сообществах континентальных вод в значительной степени представлены именно отдельные онтогенетические стадии

(напр. личинки атмобиионтных насекомых), которые являются лишь частью популяции. Некорректно говорить о «популяционной конструкции» неритического планктона, в значительной мере состоящего из личинок донных животных, как и считать одновидовые таксоцены ларватона «популяциями». Сообщества состоят отнюдь не только из популяций, но скорее из ценопопуляций, таксоценов, экоморфных групп. Например, структура сообществ перифитона может рассматриваться как комбинация более 40 ценоэкоморф (Протасов, 1994), сообществ зоопланктона — 10 экоморфных групп с различным сочетанием способов перемещения и добывания пищи (Крылов, 2005).

Конгрегации организмов (их скопления биотической природы) играют большую роль в структуре сообществ. Такие группы организмов обладают характерными свойствами, здесь имеет место правило эмерджентности. Конгрегации организмов перифитона, такие как друзы прикрепленных двустворчатых моллюсков, могут рассматриваться как отдельные полимерные ценоэкоморфы (Протасов, 1994). Организмы вообще редко входят в сообщество вне своего консортивного окружения (Беклемишев, 1951). Модель сообщества, согласно которой «биотическое сообщество — это любая совокупность видовых популяций, населяющих определенный биотоп» (Одум, 1975) не предполагает разнокачественности популяций отдельных видов. Также она не предполагает и того, что некоторые популяции могут входить в сообщество только при условии их тесной взаимосвязи с другими, поскольку популяции входят в сообщества скорее определенными пулами, нежели по отдельности. Сообщество как специфическая биотическая целостность обладает только ему присущими характеристиками: трофической структурой, устойчивостью, разнообразием, скоростью фиксации вещества и потоков энергии, различиями в значимости отдельных популяций и других подсистем, структурой гильдий, стадиями сукцессии (Пианка, 1981).

Элементы сообществ многообразны, как и связи между ними. Именно связи делают сообщество системой с присущими ей свойствами. Можно говорить о двух основных способах типизации этих связей: «знаковой» системе, определяющей направленность и тип взаимодействия, и биоценотической системе В.Н. Беклемишева, устанавливающей качественные различия связей. Связи в биоценозах могут быть классифицированы по их направленности с определенным знаком: положительные (+), отрицательные (-) или индифферентные (0). Традиционно рассматривается 6 вариантов сочетаний (Одум, 1975; Пианка, 1981): конкуренция (- -), нейтрализм (00), облигатные положительные или мутуализм и необлигатные положительные или протоко-

операция (++)), хищничество, паразитизм (+-), односторонняя выгода при нейтрализме партнера или комменсализм (+0) и отрицательное воздействие при нейтральной реакции партнера (-0).

Конкуренции в системе связей в сообществе придается большое значение. В экологии в определенном смысле это следствие воззрений Ч. Дарвина.

---

*«Борьба за существование неизбежно вытекает из быстрой прогрессии, в которой все органические существа стремятся размножиться.»*

*«Отсюда, так как производится потомков больше, чем может выжить, то в каждом случае должна быть борьба или между особями того же вида, или между особями различных видов...»* (Дарвин, 1907, с. 107).

---

Одной из важных составляющих отбора является конкурентная борьба. Не случайно концепция Г.Ф. Гаузе (1999) о борьбе за существование строится в первую очередь на исследовании конкурентных отношений.

---

*«Мы можем рассмотреть здесь следующий принципиальный вопрос: будет ли один из видов вытеснять другой после того, как вся доступная им энергия микрোকосмоса будет уже захвачена и если да, то до конца ли, в этих условиях один вид вытеснит другой полностью или между ними установится некоторое равновесие?»* (Гаузе, 1999, гл. V).

---

Исследования на экспериментальных популяциях простейших показали, что такое исключение одного вида другим действительно происходит — принцип конкурентного исключения Гаузе, согласно которому «два вида с одинаковыми экологическими потребностями не могут жить одновременно в одном и том же месте — один неизбежно вытеснит другой» (Пианка, 1981, с. 204). Строго говоря, этот принцип не имеет большой прогностической значимости, поскольку его следствие гласит: если близкие виды сосуществуют в одном местообитании, значит они в чем-то различны. Этот принцип был поставлен под сомнение Д. Хатчинсоном (Hutchinson, 1961) при описании так называемого «планктонного парадокса». Он обратил внимание на то, что в достаточно однородной среде сосуществует большое число видов водорослей, хотя все они нуждаются в одних и тех же питательных веществах и световой энергии. Сосуществование многих видов в одном местообитании свидетельствует о наличии не только определенных механизмов коадаптаций, но и положительного взаимовлияния, «взаимопомощи». Это позволяет рассматривать вопрос о существовании нескольких видов в одной экологической нише (Гиляров, 1981, 2002).

Различные элементы сообществ взаимодействуют между собой не хаотично. Идея упорядоченности взаимодействия и занятия каждым организмом и/или их совокупностями

определенного места в природе восходит еще к додарвиновской эпохе естественной истории (Гиляров, 2007). Конкуренция и представляет собой борьбу за сохранения своего места в общей конструкции сообщества. В связи с этим концепция экологической ниши стала одной из ключевых в экологии, хотя вокруг самого понятия и определений ведутся постоянные дискуссии (Одум, 1975; Пианка, 1981; Джиллер, 1988; Левченко, Старобогатов, 1990; Протасов, 2002).

Экологическая ниша — это место (в самых различных аспектах) популяции в сообществе (Джиллер, 1988). Понятие ниши связывают обычно с видовыми популяциями, однако по-видимому, нет ограничений для того, чтобы говорить о структурно-функциональном месте в сообществе и других элементов, например, экоморфных групп. Довольно широкое распространение получила концепция двух состояний видовой ниши, предложенная Г. Хатчинсоном (Одум, 1975). Фундаментальная ниша представляет собой наибольший абстрактный объем, в котором существование той или иной популяции не ограничено конкуренцией с другими видами и абиотическая среда приемлема для обитания. Реализованная ниша представляет собой часть фундаментальной ниши, охватывающей все многообразие оптимальных условий, в которых данный вид обитает (Джиллер, 1988; Левченко, Старобогатов, 1990).

Правомерность введения понятия фундаментальной ниши вызывает сомнение уже потому, что сформировать представления о ней для данного вида можно только на основе интегрального знания о реализованных нишах, т. е. об ответах реальных популяций на те или иные факторы среды. Простое суммирование информации (которая никогда не будет действительно полной), как нам представляется, нарушает принцип эмерджентности. Если говорить о фундаментальной нише, то не о видовой, а об экоморфной, поскольку общий характер условий определяет общую конструкцию тела, поведение, образ жизни, а экоморфа может быть представлена различными, таксономически очень далекими, видами.

Поскольку под фундаментальной нишей понимают все множество условий для того или иного вида, всегда можно найти некоторую область условий, удовлетворяющую требованиям какой-то популяции, которая могла бы здесь обитать. Такой подход породил идею существования незанятых ниш. Формально отвергая понятие «свободная», «незанятая» ниша, но по сути, модифицируя его, В.Ф. Левченко и Я.И. Старобогатов (1990) предложили концепцию лицензий, сравнивая их с незанятыми вакансиями в штатном расписании. Идея «лицензирования» популяций средой также представляется ограниченной, в значительной мере антропо-социальной. Потребности популяций могут существенно изме-

няться, кроме того, живые организмы активно влияют на условия обитания, поэтому не может существовать «лицензий» среды безотносительно их «получателей». Ниша не существует вне экологического единства популяции и среды, в силу чего следует согласиться с указанными авторами, что «понятия свободная, незанятая ниша лишены экологического смысла» (с. 625). Тем не менее, в природе бывают ситуации, когда некоторые ресурсы мало используются, что часто рассматривается как предпосылка возможной успешной интродукции видов-потребителей данного ресурса или её подтверждение (Карпинский, 2009, 2009а). Представляется, что в оценке «незанятости» ниши зачастую не учитывается фактор времени, не только в его экологическом масштабе, но и в геологическом.

Понятие экологической ниши как «гиперобъема» связано с идеей чрезвычайно большого числа ресурсов, факторов, связей в системе популяция—среда. Однако из всех осей гиперпространства ниш выделяют три основных — пространственную, временную и трофическую (Пианка, 1981). Конкурентные отношения чаще всего происходят по этим осям гиперпространства ниш.

Характер и объем ниши определяется не только конкурентными отношениями. Фундаментальное значение в формировании структуры сообществ имеют связи «отрицательно-положительные», то есть (+ -). Чаще всего их связывают с системой хищник—жертва, когда одни популяции существуют за счет других, полностью или частично потребляя другие организмы. Однако, хищничество — лишь один из аспектов таких отношений, в данном случае трофических. К такого рода отрицательным взаимодействиям относятся не только собственно хищничество, но и паразитизм, аллелопатию, т.е. любые отношения, при которых одна группа организмов использует другую как ресурс или объект угнетающего воздействия.

Необходимо отметить существенную в сообществах регуляторную роль хищников. Некоторые организмы, в первую очередь хищники, несмотря на своё формально невысокое обилие, играют важную роль в формировании всей структуры сообщества. Это легло в основу концепции ключевых видов (англ. — *key stone species concept*). Автором этой концепции (Pine, 1969, цит. по Davic, 2003) было отмечено, что эти виды, принадлежащие к высоким трофическим уровням, играют роль, непропорциональную своему обилию, выполняя функцию регулятора разнообразия в сообществе. Например, экспериментальное изъятие из сообщества хищной морской звезды *Pisaster ochraceus* приводит к резкому снижению разнообразия прикрепленных моллюсков за счет роста популяции с их высоким доминированием. Это при-



мер регулирования отношений в сообществе сверху вниз (англ. — *top down*), от верхних трофических уровней к нижним. Потенциальные доминанты в первую очередь становятся объектами питания немногочисленных хищников и таким образом сообщество продолжительное время сохраняет высокую выравненность и высокое разнообразие.

Обоюдоположительное (++) или положительное только для одного партнера (+0) взаимодействие также распространено в сообществах. Однако следует согласиться с Ю. Одумом, который отметил, что «распространение выдвинутого Дарвином представления о «выживании наиболее приспособленных» как важном механизме естественного отбора послужило причиной того, что внимание исследователей преимущественно сосредоточилось на различных проявлениях конкуренции в природе» (1975, с. 296). Для многих организмов само существование невозможно без тесных взаимосвязей с другими организмами, система которых могла сформироваться на основе первоначально менее тесных связей. Здесь можно выстроить цепочку отношений комменсализм—протокооперация—мутуализм. Примером подобного перехода адаптации может быть явление лоцмонирования (Алеев, 1986). Ставрида *Trachurus mediterraneus ponticus* может быть лоцманом, т.е. сопровождать крупных рыб, напр. осетровых. Лоцмонирующая ставрида держится вблизи тела крупной рыбы, находясь в зоне пограничного слоя, что снижает её энергетические затраты на перемещение. Рыба-лоцман (*Naucrates ductor*) постоянно находится вблизи тела крупных рыб. Следующий этап — контактный, у рыбы-прилипалы *Remora remora* уже имеется специальный орган прикрепления — присоска. Следующий этап — прирастание к подвижному живому объекту, иллюстрацией которого может быть пример постоянного прикрепления самцов к телу самок у рыб-удильщиков *Ceratias holbolli*.

Установление тесных мутуалистических отношений способствует выработке сложных поведенческих реакций, изменения морфологии гидробионтов. Некоторые виды рыб из губанов *Labroides* «организуют» в сообществах коралловых рифов настоящие «пункты санобработки» крупных рыб, очищая их покровы, жабры, ротовую полость от паразитов. Чистильщики имеют хорошо выраженную яркую сигнальную окраску. Эту окраску имитируют некоторые рыбы-собачки, которые используют статус неприкосновенности губанов и нападают на рыб, приплывающих на «санобработку» (Шеппард, 1987).

Взаимосвязи и взаимодействие в сообществах сложны, В.Н. Беклемишев (1951) обосновал необходимость формирования целого раздела экологии — симфизиологии, предметом которого должны были стать «все процессы взаимо-

действия между отдельными организмами или биоценозами, и между ними и средой, ведущие к поддержанию живого покрова Земли» (с. 3). Прямые и косвенные симфизиологические или биоценотические связи (по Беклемишеву) представляют собой систему отношений между организмами и/или популяциями, которые изменяют условия обитания (топические связи), доступность и характер пищи (трофические), перемещение в пространстве (форические), создание убежищ и различных построек (фабрические).

Выявление отдельных связей усложняется их взаимодействием. Так, после вселения дрейссены в оз. Онтарио численность брюхоногих моллюсков в бентосе и перифитоне возросла в 4—10 раз (Strayer, 1999). Это объясняется тем, что дрейссена создает дополнительный сложный субстрат (прямая топическая связь), её фекалии и псевдофекалии обогащают трофические ресурсы (прямая трофическая связь). Фильтрационная деятельность этих двустворчатых моллюсков способствовала увеличению прозрачности воды и более интенсивному вегетированию донных водорослей — пищи многих гастропод (косвенная трофическая связь). Однако моллюски-вселенцы отрицательно повлияли на аборигенных двустворок, в основном при непосредственном поселении дрейссены на раковинах последних (топическая связь), не только оказывая механическое воздействие, но конкурируя за пищу (трофическая связь).

В водных сообществах также важны взаимосвязи, основанные на химическом взаимодействии, чему способствует медиаторная функция воды как универсального растворителя. В планктонных сообществах существует тесное взаимодействие, основанное на химических факторах (Задеревев, 2002). Примером взаимосвязи зоопланктона и фитопланктона может быть образование колоний у нескольких видов водоросли *Scenedesmus* под влиянием продуктов жизнедеятельности *Daphnia*, что существенно снижает выедание водорослей ракообразными. Внутри- и межпопуляционные отношения в ассоциациях животных и растений также в значительной мере регулируются химическим взаимодействием. В популяциях кладоцер накопление метаболитов приводило к снижению доли самок. В ответ на экспериментальное увеличение плотности популяции дафний существенно изменялась масса тела, размер кладки, масса яиц, но таким образом, что генеративный рост популяции в целом оставался неизменным. Химическое взаимодействие играет значительную роль в отношениях хищник—жертва. Суточные миграции ракообразных регулируются в том числе и накоплением в светлое время суток метаболитов хищников, которые охотятся в приповерхностной зоне. Продукты жизнедеятельности хищных *Chaoborus* влияют на по-

вышение агрегированности *Daphnia*, что снижает их выедание. Экспериментально показано, что алкалоиды кувшинки желтой препятствуют прикреплению молоди дрейссены к субстрату и образованию друз (Сакевич, Усенко, 2008). Система химической коммуникации организмов предположительно осуществляется сигналами двух типов: продуктами обмена веществ, создавая некий химический фон, и феромонами или же специальными веществами строгой специализации (Шварц и др., 1976).

Необходимость выделения групп, различных по своей ценотической значимости, возникла давно. В середине XIX в. различали две группы — организующие виды и случайные (Logenz, 1858, цит. по Работнов, 1978). Две основные группы ценотипов — эдификаторов (созидателей, строителей сообщества) и ассектаторов или соучастников в построении сообществ различал В.Н. Сукачев (1928, цит. по Работнов, 1978). Для фитоценозов Т.А. Работновым (1978) была разработана система ценотипов. Он рассматривал последние как «типы стратегии жизни», определяемые совокупностью адаптаций, обеспечивающих виду возможность обитать совместно с другими и занимать определенное место в сообществах. Если ценотипы определяют биотические связи, то виды-экосистемные инженеры (Jones et al., 1994, 1997) воздействуют не только на биотические связи, но и на среду обитания.

---

*«Экосистемные инженеры — это организмы, которые прямо или опосредованно изменяют (англ. — modulate) доступность ресурсов для других видов за счет физических изменений биотических и абиотических факторов»* (Jones et al., 1994, с. 373).

---

Можно условно выделить несколько типов элементов сообществ по мере возрастания их ценотической роли: рядовые — доминанты — эдификаторы — экосистемные инженеры. Вопрос о роли отдельных популяций в сообществах может быть сведен к трем концепциям — избыточности и насыщения, линейности или непрерывности, поливариантности. Первая из них постулирует некоторое конечное число элементов сообщества для поддержания его нормального функционирования и избыточности сверх этого. Вторая — напротив, утверждает, что все элементы важны, сколько бы их ни было. (Ее еще называют гипотезой «заклепок», сравнивая с заклепками на корпусе самолета, каждая из которых играет свою роль в надежности всего летательного аппарата. Можно также вспомнить чеховского героя, откручивавшего «лишние» гайки). Третья гипотеза отвергает какую либо связь между числом элементов и интенсивностью процессов в сообществе вообще — связь эта непредсказуема. Рассматривая экспериментальные данные в подтверждении последней концепции, А.М. Гиляров (1996) отмечает роль отдельных видовых популяций, но не указы-

вает на роль различных экоморф, хотя их значение может быть определяющим. Концепция доминирования, основанная только на оценке продуктивности, биомассы популяций недостаточна, поскольку кроме трофических, важную роль в сообществах играют и другие связи, в первую очередь топические. Преобладание одной из популяций по биомассе, продуктивности предполагает некую «победу» в конкурентной борьбе (знаковые отношения (+ -). Однако доминанты, особенно седентарные экоморфы, могут создавать целый комплекс условий для развития других популяций (отношения ++ или +0). Каждая популяция занимает определенное место в сообществе как в соответствии с результатом конкурентных отношений, так и в силу действия положительных взаимосвязей.

Биоценотические отношения не могут строиться только и исключительно на основе отсеечения малоприспособленных и вытеснения неконкурентоспособных. Существование различных организмов предполагает наличие механизмов коадаптации, как в пассивной «буферной», смягчающей конкуренцию форме, так и в форме более или менее активного симбиоза. Идея обособленности ниш базируется на представлениях и существенных различиях между видами, их занимающих. Однако, есть основания считать, что «естественный отбор может работать не только на увеличение различий между экологическими нишами, но и на возрастание их сходства» (Гиляров, 2002, с. 73). Во всяком случае, «микроэволюционный успех» каждого вида в сообществе, который выражается в выживании и отрождении потомства, зависит не только от конкурентных, но и от симбиотических (в широком смысле) отношений. Сообщества, построенные только на антагонистических отношениях, существовать не могут. Это убедительно показано на примере сообществ микроорганизмов (Заварзин, 2006).

Существует несколько так называемых целлюлярных моделей или моделей ячеек, в которых важная роль отводится не конкурентным отношениям, а стохастическим процессам, поскольку ячеистая структура сообществ может заполняться и случайным образом (лотерейные модели, модели основателя сообщества). Согласно лотерейной модели, система всего сообщества может оставаться стабильной, в то время как в разных участках, «ячейках» происходит постоянная непредсказуемая замена одних видов другими (Гиляров, 2002). Помимо конкурентных отношений, важнейшими в формировании структуры сообществ К. Таунсенд (Townsend, 1989) считает выедание и хищничество, внешние нарушения, мозаичность среды.

## КОНСОРЦИИ И КОНСОРТИВНЫЕ ОТНОШЕНИЯ

Рассмотрение одного только комплекса биоценологических (симфизиологических) связей не является предпосылкой введения понятия «консорция», и только частный случай, а именно поселение одних организмов *на* или *в* теле других, привело В.Н. Беклемишева (1951) к заключению, что каждый организм обычно входит в состав биоценоза в тесной взаимосвязи с целой группой сопутствующих видов. Он определяет, что топическая связь между двумя видовыми популяциями, входящими в состав одного биоценоза, «заключается в том, что отдельные особи одного из партнеров или вся его популяция в целом видоизменяет физические или химические условия среды в сторону, благоприятную или неблагоприятную для другого партнера» (с. 5). Независимо от В.Н. Беклемишева к понятию консорции пришел Л.Г. Раменский.

**...каждый организм обычно входит в состав биоценоза не сам по себе, а в составе какого-либо консорция.**

*Беклемишев, 1951, с. 7*

*«Анализируя биоценозы в аспекте обмена веществ, мы легко приходим к выводу, что помимо синузиев и общеизвестных цепей питания целесообразно выделить также сочетания разнородных организмов, тесно связанных друг с другом в их жизнедеятельности известной общностью их судьбы.*

*...без выделения и изучения консорций наше знание биоценозов не будет полным и законченным»* (Раменский, 1952, с. 186—187).

По мнению Б.А. Быкова (1973), Раменский подчеркивал, что группы тесно связанных организмов формируются при длительном «консорциогенезе», длительном процессе коадаптации. Дальнейшее развитие понятия консортивности и консорции (Работнов, 1969, 1973, 1974, 1978; Быков, 1973; Воронов, 1974; Харченко, Протасов, 1981; Мальцев, 1987; Голубец, 2000; Протасов, 2006) не изменило сути первоначальной концепции<sup>2</sup>. Консорция представляет собой систему тесных взаимосвязей между центральным видом и консортами. Детерминант определяет основные виды взаимодействия и пространственные границы консорции. Консорция должна рассматриваться как система с эмерджентными свойствами. Организм-детерминант, как и сопутствующие виды, входят в систему биоценологических связей в сообществе в составе консорции. Модель консорции можно распространить и на ценоз, в котором есть ярко выраженный доминант-эдификатор. Таким образом, можно говорить о сообществах консортивного типа. В качестве примера консорции приводят такие сообщества, как мидиевая банка (Несис, 1977). Представить существование организма «стерильного», не связанного с некоторым числом

<sup>2</sup> Концепция консорции в понимании Беклемишева и Раменского не нашла широкого распространения в западной экологической литературе (Голубец, 2000).

консортов трудно, однако следует все же полагать, что консортивность не облигатна абсолютно. Определенные ценопопуляции могут входить в сообщество как бы самостоятельно, что и предполагают (для всех популяций) классические модели сообществ (Одум, 1975). Консорция — система биотическая, поэтому вряд ли целесообразно считать её минимальной или элементарной экосистемой (Голубец, 2000). Структура консорции, её общий характер определяют не столько видовые признаки детерминанта, сколько его экоморфа или, точнее, в биоценозе — ценоэкоморфа.

В водоемах Европы и Северной Америки два вида дрейссен (*D. polymorpha*, *D. bugensis*) образуют сложные пространственные поселения не только на инертных субстратах, но и на раковинах живых крупных унионид, а сами униониды как основной детерминант могут принадлежать к различным видам и родам (Харченко, Зорина-Сахарова, 2000; Lewandowski, 1976; Hunter, Bailey, 1992). Важна не видовая принадлежность, а характер ценоэкоморфы, в данном случае — подвижная бентическая раковинонесущая форма и друза прикрепленных раковинонесущих форм. Последняя представляет собой сложный микробитоп для различных более мелких подвижных и прикрепленных форм.

Такая консорция может рассматриваться как двухуровневая: дрейссена образует друзы самостоятельно и без унионид, однако детерминант первого порядка обеспечивает подвижность всей консорции (форическая связь). Моллюск-носитель друзы дрейссены с ее населением (связаны топически), избегая осушения литорали водохранилищ, перемещает все поселение в безопасную зону. В то же время основная трофическая роль принадлежит именно дрейссене — ее ассимиляция почти вдвое выше, чем унионид (Харченко, Зорина-Сахарова, 2000). Сложные пространственные поселения прикрепленных организмов, таких как друзы дрейссен, представляют собой привлекательные местообитания для других организмов (олигохеты, личинки насекомых, брюхоногие моллюски и др.).

Для оз. Лукомского показано (Дрейссена., 1994), что при возрастании численности моллюсков в друзе до 80 экз. богатство консортов возрастало, а затем стабилизировалось. Биомасса консортов была на порядок выше биомассы бентоса на окружающем друзу грунте (порядка сотен и десятков г/м<sup>2</sup>, соответственно).

---

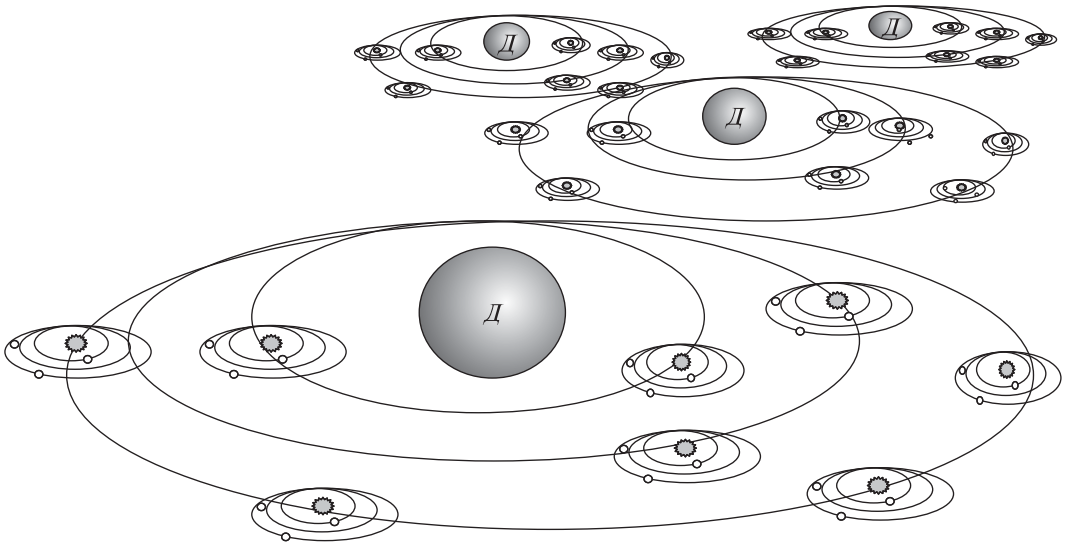
*«Агрегация может усиливать конкуренцию между особями за корм или жизненное пространство, однако это неблагоприятное следствие агрегации более чем уравновешивается тем, что она способствует выживанию группы в целом. У особей, объединенных в группу, по сравнению с одиночными нередко наблюдается снижение смертности в неблагоприятные периоды... поскольку группа способна изменять микроклимат или микросреду в благоприятном для себя направлении» (Одум, 1975, с. 268—269).*

---

Обнаружена тесная положительная корреляция между биомассой дрейссены в другах и численностью некоторых видов олигохет (Дрейссена., 1994).

Это положение, известное в экологии как принцип Олли, предполагает существование некоторой оптимальной плотности организмов, а также механизмов её регуляции. Принцип Олли можно распространить не только на одно-видовые популяции, но и на консорции. Обилие консортов не может превышать ёмкости консортивной среды. Степень облигатности консортивных связей может быть различной. Тесные симбиотические отношения могут кардинально изменять общую конструкцию экоморфы. Такова, к примеру, консорция нескольких бактерий-эндосимбионтов малощетинкового червя *Olavius algarvensis*, обитающего в верхнем слое донных отложений в Средиземном море (Woyke et al, 2006, цит. по Гиляров, 2007).

В консорцию входят организмы различных размеров, которые сами могут стать центрами консорций. Голубец М.А. (2000) прямо отмечает, что «каждая большая (в первую очередь автотрофная) консорция есть система меньших, ядрами которых являются консорты» (с. 49). Консортивные структуры распространены не только в сообществах бентоса и перифитона, где организмы сравнительно крупные, но и в планктоне. Распространенной формой эндобионтной консорции является сожительство планктонных инфузорий и зеленой водоросли *Chlorella vulgaris*. Разнообразны по составу эпибионтные консорции ракообразных и прикрепленных инфузорий и коловраток (Николаев, 1987). Колониальная инфузория *Ophrydium versatile* в оз. Нарочь образует колонии диаметром от несколько десятков мм до 10 см. В теле инфузорий присутствуют только зеленые водоросли *Ch. vulgaris*, однако между клетками в слизи обнаружено около 100 видов других водорослей: в центре колонии — диатомовые, далее от центра — сине-зеленые, на поверхности — снова диатомовые, но уже других видов (Михеева, Макаревич, 1985). Эта консорция также рассматривается как двухуровневая: детерминантом является инфузория, ближайшим симбионтным консортом — хлорелла, консортами второго уровня — другие водоросли, обитающие в слизи. В ирландских озерах в колониях этой же инфузории, помимо эндобиотической водоросли *Ch. vulgaris*, обнаружено 25 видов диатомовых, 2 вида зеленых и 3 вида синезеленых водорослей (Eaton, Carr, 1980). По данным Е.М. Парталы (2003), в сообществах перифитона Азовского моря на домиках балануса (центр консорции), отмечено более 100 видов водорослей и животных, из которых с центральным видом связаны: 41 — прямой топической связью, 40 — косвенными топическими, 1 — прямой тро-



**Рис. 7.2.** Планетарная модель консорциев. Д — детерминант консорции (пояснения в тексте)

фической, 21 — косвенной трофической и 1 — прямой формической связью.

Высшие водные растения изменяют условия среды и делают их пригодными для обитания организмов перифитона там, где в их отсутствие это было бы невозможно, например, в водоемах с заиленной литоралью. В горных тропических потоках и водопадах растения из семейства *Rodostemaceae* образуют своеобразную консорцию в условиях каменистого дна и скорости течения 1–2 м/сек. (Odinetz et al., 1998). Благодаря присутствию этих растений формируется довольно богатое сообщество, в которое входят насекомые из 31 семейства 9 отрядов.

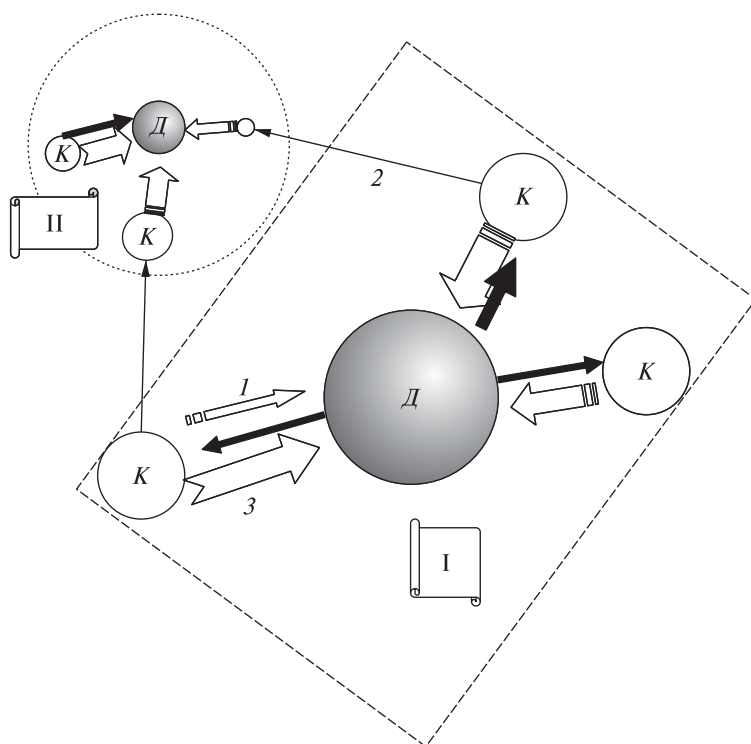
Большое значение в понимании самой концепции консорции и её принципиальной структуры имеет визуализация, адекватная графическая схема. Классической считается графическая модель консорции и консортивных связей В.В. Мазинга (1966), представляющая собой концентрическую структуру и гипотетическую систему связей между членами консорции. Графическую модель консорции целесообразно разделить на две подмодели (рис. 7.2, 7.3). Первая, её условно можно назвать «планетарной», демонстрирует основные положения концепции относительно взаимного расположения и влияния членов консорции и отношения между консорциями. Крупные детерминанты, обладая большей «силой притяжения», могут удерживать вокруг себя большие системы «планет»-консортов, «орбиты» которых могут располагаться ближе или дальше от детерминанта. У консортов могут быть системы спутников, а последние могут становиться центрами консорций низшего порядка. Однако, при всей многоступенчатости, роль основного детерминан-



та выражена в наибольшей степени. Таких «планетарных систем» может быть множество. Они создают «галактику» — сообщество. Некоторые «орбиты» могут пересекаться, т.е. консорты могут входить одновременно в разные консорции. Космические аналогии и параллели, безусловно, касаются только самых общих характеристик системы, условные «орбиты» консортов совсем не аналогичны действительным орбитам, т.е. траекториям движения планет.

Вторая подмодель необходима для того, чтобы показать направленность, характер и силу связей. Она показывает очень важный момент, а именно — сгущение связей, возрастание их силы и разнообразия в пределах консорции по сравнению со связями межконсортивными. Консорция всегда является сгущением биоценологических связей.

Каждая особь в составе консорции не может иметь всего состава консортов, отмеченных в популяциях данного вида, и возникает вопрос о полночленности консорции (Работнов, 1973). Этот вопрос важен в связи с возрастанием числа инвазий чужеродных видов. Есть все основания полагать, что в давно существующих природных биоценозах консорции «туземно-полночленны» (Работнов, 1973), однако вряд ли можно предположить, что обычно ограниченное число особей, для которых инвазия первична, могут перенести в новые биоценозы консорцию, характерную для вида, в полном составе. Вопрос об успехе инвазии в



**Рис. 7.3.** Графическая модель связей в консорциях I (обведена прямоугольником) и II (обведена кругом). Д — детерминанты консорций, К — консорты; 1, 2, 3 — различные типы связей; размер стрелок условно передает силу связей

связи с «полночленностью» переносимых консорциев изучен недостаточно.

Основными предпосылками образования и существования индивидуальных и ценогических консорциев являются, с одной стороны, способность эдифицирующей формы или вида изменять условия среды, а с другой — способность консорциев адаптироваться, находить благоприятные условия для обитания в области влияния эдификатора. На примере веслоногих ракообразных (Марченков, 2001) было показано, что эдифицирующая форма может предоставлять вполне определенное и довольно ограниченное количество основных типов микробиотопов. В данном случае, в индивидуальной консорции — это поверхность тела, узкие трубчатые и соединенные с внешней средой полости, относительно замкнутые полости и мезобионтное существование, когда часть тела симбионта находится в теле, а часть во внешней среде.

Консортивная система — это система взаимосвязей между организмами, в которой достаточно «строго» распределены функции и возможности. Консорты пользуются предоставляемым биогенным биотопом, а детерминант, в свою очередь, определенным образом улучшает среду обитания консорциев (табл. 7.1).

Относительно пространственных границ консорции, вполне можно согласиться с М.А. Голубцом (2000), что ее границы определяются границами объема, занятого детерминантом с ближайшими неподвижными и/или подвижными консортами. Этот объем рассматривается как «ближайшее жизненное пространство» (Хайлов и др., 2005), куда входит объем самих детерминанта и консорциев и объем водной среды, заключенный между частями тела или колонии, организмами конгрегации. Но, по мнению Б.Г. Александрова (2008), в ближайшее жизненное пространство следует включать весь объем «в пределах контура его структурных элементов плюс объем воды, активно вовлекаемый в процесс жизнедеятельности» (с. 266). И все-таки пространством консорции, очевидно, следует считать именно пространство контура элементов (пространство статическое); пространство, облавливаемое фильтраторами (пространство динамическое), следует считать функционально доступным пространством ценоза.

Центральным видом консорции могут быть как автотрофные, так и гетеротрофные организмы (Харченко, Протасов, 1981; Мальцев, 1987). Трофические отношения, безусловно, являются одними из важнейших в сообществах, однако в водных сообществах (в значительно большей мере, чем в наземных) распространены не только пастбищные, но и детритные цепи питания. Первичный источник пита-

ния может быть вообще не связан с жизнедеятельностью центрального вида.

В концентральной схеме консорции консорты различаются лишь по степени функционально-энергетической удаленности от детерминанта. Более сложную и дифференцированную схему классификации консортов предлагает В.И. Мальцев (1987). Согласно этой типизации, консорты связаны непосредственно с особью детерминанта. Супраконсорты связаны с ценопопуляцией детерминанта. Третью группу составляет так называемые «посетители». На примере консорций с детерминантами в виде высших водных растений (манник, телорез) автор проводит разделение: личинки хирономид отнесены к собственно консортам; к супраконсортам — пиявки, брюхоногие моллюски; к «посетителям» — рыбы. По нашему мнению, система биоценоtiche-

**Таблица 7.1. Характер кондиционирования среды в консорции (Харченко, Протасов, 1981; Протасов, 2006, с дополнениями)**

Тип связи	Характер кондиционирования среды
Топические	<p><i>А. Детерминант как «биотоп»</i>                      Предоставление для поселения поверхности тела, колонии. Предоставление внутренней среды*. Образование полостей, ходов, промежутков между частями тела или организмами в колониях и конгрегациях. Предоставление поверхности тела для поселений седентарных организмов-консортов, которые, в свою очередь, усложняют пространственную структуру для подвижных форм</p> <p><i>Б. Детерминант — модификатор среды</i>                      Изменение режима турбулентности и других гидродинамических условий. Изменение кислородного режима и других химических характеристик среды. Затенение, изменение режима освещенности. Изменение термических условий. Изменение геометрии, структуры основного субстрата, накопление детрита, фекалий, пеллет, псевдофекалий, отторгаемых покровов и посмертных остатков</p>
Трофические	<p>Непосредственное потребление некоторых частей тела. Потребление выделений, отторгаемых частей тела. Влияние на степень доступности внешних источников пищи. Трансформация пищевых объектов, увеличение доступности пищи. Накопление трансформированной пищи (фекалий, псевдофекалий, детрита). Накопление отмерших организмов, отторгаемых частей тела, отмирающих тканей, используемых как пища</p>
Фабрические	<p>Создание убежищ за счет биологического материала детерминанта и членов консорции</p>
Форические	<p>Перемещение, способствующее расселению консортов. Перемещение, способствующее избеганию негативных факторов и условий. Перемещение, улучшающее трофические условия консортов. Перемещение, обеспечивающее реализацию жизненных циклов</p>

\* Здесь, по-видимому, следует сделать оговорку, что консорциогенез представляет собой область «нормальной» экологии, система паразит—хозяин, очевидно, имеет свои особенности, представляет собой «патологический» вариант консорции.

ских связей В.Н. Беклемишева (1951) остается наилучшей основой определения структуры консорций. Выделение супраконсортов, консортов n-го порядка, представителей различных концентров не может быть однозначным. Организмы могут объединяться прямыми трофическими, но косвенными топическими связями, т.е. при разных критериях оценки степень их близости к детерминанту различна. Например, в сообществах с доминированием дрейссены, одним из наиболее часто встречаемых видов является пиявка *Eryobdella octoculata* (Протасов, 1994), которая не связана с детерминантом трофически, однако топические условия, создаваемые дрейссеной в ее пространственно сложных поселениях, определяют благоприятные трофические условия для пиявки, поскольку формируют благоприятные топические (прямые связи) для пищевых объектов хищника. Следовательно, эту пиявку следует отнести к близким консортам, а не супраконсортам.

**Консорция и концепция живого вещества В.И. Вернадского.** Разнообразное по характеру, свойствам живое вещество биосферы распределено далеко не равномерно. Существуют его сгущения и разрежения и консорции являются элементарными ценотическими сгущениями живого вещества. Именно на консортивном уровне происходят первичные явления глобальной средообразующей деятельности живого вещества. Любые исследования водных сообществ необходимо проводить с учетом возможной роли консорций, хотя о средообразующей роли гидробионтов, факторах консорциогенеза пока известно очень мало.

Явление консортивности в экотопических группировках гидробионтов и биомах проявляется в различной степени. Безусловным лидерами являются биогермовый и гидротермальный биомы. Доминирующие в них формы не только детерминируют существование эндосимбиотической консорции, определяющей трофические связи, но и создают условия для существования богатых эктоконсорций.

Консорция должна рассматриваться как система с определенными эмерджентными свойствами. Можно предположить, что эволюция в таких консорциях, как коралловый полип и зооксантеллы, вестиметиферы и серобактерии происходила не только на уровне отдельных популяций, но и целостной системы. Вероятно, отбор может идти на уровне целостных консорций. Общность судьбы организмов определяется именно коэволюцией, а определенная устойчивость состава консорций свидетельствует о существовании механизмов их воспроизведения.

## **ЗНАЧИМОСТЬ ВИДОВ В СООБЩЕСТВАХ. КОНЦЕПЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ СТРАТЕГИЙ**

Одним из основных положений дарвиновской теории эволюции является положение о заложенной в каждой популяции способности к неограниченному росту и постоянно действующих в окружающей среде механизмах ограничения этого роста. «Уменьшите препопу, смягчите истребление, хотя бы в самых малых размерах, и численность вида почти моментально возрастет почти до любых размеров», — писал Ч. Дарвин (1907, с. 109). В то же время он указывал, что характер приспособления тех или иных видов в достижении максимальной численности различны: «буревестник несет всего одно яйцо и однако полагают, что это самая многочисленная птица на земле» (там же). Многие виды исключительно плодовиты, но обилие их популяций может быть невелико.

Как писал Л.Г. Работнов (1978), еще в XIX веке исследователи растительных сообществ отмечали не только различную количественную представленность тех или иных видов, но и их ценоотическую значимость, различную способность к изменению среды. Это применимо не только к растительным сообществам. В изучении структуры сообществ широкое распространение получила концепция доминирования, указывающая на некоторую, характерную для каждого сообщества, последовательность значимости видов (Баканов, 2005).

Одним из первых попытался дифференцировать организмы по самым общим признакам их участия в жизни сообществ Дж. Маклеод (MacLeod, 1884, цит. по Миркин и др., 2001). Он разделил растения на «капиталистов» и «пролетариев». Организмы с «капиталистической» жизненной стратегией основную часть энергии тратят на соматическую продукцию, обеспечивающую накопление запасов питательных веществ, относительно продолжительные жизненные циклы, биоценотический «успех» за счет стабильного существования. Но при этом они не устойчивы к сильному внешнему воздействию. Жизненная стратегия «пролетариев», наоборот, строится на высокой скорости размножения и способности быстро заполнять свободное пространство. Популяции довольно легко восстанавливаются после сильного внешнего воздействия. Заметим, что любая классификация значимости видов не определяет того, что какая-то стратегия лучше, нет всеобщего понятия «успеха». Успехом популяции может считаться её выживание и появление новых генераций.

В середине 1930-х годов Л.Г. Раменский предложил триангулярную классификацию ценобиотических типов, в которой были выделены виоленты, эксплеренты и пациенты.

**Растения (и другие организмы) с различными требованиями к среде произрастают вместе в некоторых средних условиях как бы в порядке компромисса, конкурируя между собой, используя и дополняя друг друга.**

*Раменский, 1935, с. 37*

Необходимость выделения ценобиотипов состояла в том, что «от проблемы к чему и в какой мере приспособлены организмы и ценозы следует отличать вопрос о том *как и какими способами* (выделение наше, А.П.) они приспособлены» (Раменский, 1935, с. 37). Предлагая фитоценологическую классификацию, Л.Г. Раменский, тем не менее, воспользовался сравнениями из животного мира. Виолентов (лат. *violentia* — склонность к насилию) он сравнивал со львами, эксплерентов (лат. *explere* — наполнять, заполнять) — с шакалами, пациентов (лат. *patientia* — терпение) — с верблюдами. Эти сравнения сразу делают понятным характер стратегии. Виоленты, «силовики» по Раменскому, завоевывают место в ценозе за счет жизненной силы, высокой конкурентоспособности. Пациенты, напротив, в условиях со скудными ресурсами либо в условиях сильного воздействия виолентов поддерживают существование популяций за счет различных адаптаций, позволяющих им переживать неблагоприятные условия (многими исследованиями показано, что это не «любители» скудных условий, а те, кто может такие условия переносить (Работнов, 1978)). Эксплеренты, благодаря способности к интенсивному размножению, быстро захватывают освобождающиеся пространства, осваивают ресурсы. Таким образом, была предложена система жизненных стратегий, т.е. общего характера приспособлений к условиям обитания. Вслед за Т.А. Работновым (1978) необходимо подчеркнуть, что ценобиотипы или жизненные стратегии имеют динамическое содержание. Одни и те же виды в разных условиях, в разных сообществах могут придерживаться разной стратегии. При этом та или иная стратегия требует различных адаптаций, которые могут проявляться скорее на экоморфном уровне или уровне жизненных форм, а не быть строго видоспецифичными. Например, виолентность разных видов деревьев определяется именно тем, что они все принадлежат к древесной экоморфе.

Таким образом, Л.Г. Раменский ввел понятие ценобиотипов (или жизненных стратегий) прежде всего исходя из отношений в сообществе, ставя во главу угла вопрос о том как именно складывается этот «компромисс сосуществования».

Через 40 лет после Л.Г. Раменского, не зная о его работах, практически такие же три стратегии предложил Дж. Грайм (Grime, 1974, 1979). Организмы с разными типами стратегий были названы конкурентами, стресс-толерантами и рудералами (лат. *ruderalis* — сорный). Под стрессом он понимал нехватку ресурсов или действие сил, ограничивающих возможность их получения, воздействие неоптимальных физических условий; под нарушениями — неселективное выедание, физические нарушения за счет биотических (напр. вытаптывание) или абиотических факторов. Выделение жиз-

ненных стратегий определяет сочетание условий обитания организмов: слабый стресс (большое количество ресурсов) и слабые нарушения благоприятны для конкурентоспособных, *Competitors*; такое же количество ресурсов, слабый стресс, но сильные нарушения — для рудералов, *Ruderals*; сильный стресс и слабые нарушения — для устойчивых к стрессу, *Stress-tolerants*.

На процесс отбора в формировании жизненных стратегий обратили внимание Р. Макартур и Е. Уилсон (MacArthur, Wilson, 1967). Любая популяция при достаточном количестве ресурсов может расти экспоненциально, численность её будет стремительно возрастать до тех пор, пока не появится преграда, о которой говорил Ч. Дарвин. Далее возможны следующие варианты: если ресурс исчерпан, обилие популяции резко снижается (динамика численности такой популяции описывается пилообразной кривой). Рост популяции останавливается по достижении равновесного состояния с ресурсами. Для описания такого S-образного роста популяции можно использовать так называемое логистическое уравнение, впервые предложенное как модель роста народонаселения в 1838 г. бельгийским математиком П.-Ф. Ферхюльстом (Verhülst 1838, цит. по (Гиляров, 1990):

$$\frac{dN}{dt} = r_{\max} N \left( \frac{K - N}{K} \right),$$

где  $N$  — численность популяции,  $r$  — константа экспоненциального роста,  $K$  — численность, предельная для данных условий среды.

Таким образом, если  $N = K$ , то  $r = 0$ , при достижении численности, предельной для данных условий среды, рост прекращается. Эти параметры логистического уравнения и стали символами двух стратегий, вернее — двух полюсов условного градиента стратегий.  $K$ -стратегия связана с отбором, направленным на повышение выживаемости, активное, но сбалансированное потребление ресурсов в условиях стабильной численности, при сильном воздействии конкуренции;  $r$ -стратегия определяется отбором, направленным прежде всего на повышение скорости роста популяции в начальный период увеличения ее численности. Сформировались представления, что  $r$ -отбор — это отбор, направленный на высокую плодовитость, быстрое достижение половой зрелости, короткий жизненный цикл, способность к быстрому распространению в новые местообитания, относительно малые размеры особей, а также способность к переживанию неблагоприятных условий в криптическом состоянии.  $K$ -отбор — это отбор на конкурентоспособность, повышение защищенности от биотических факторов, возрастание вероятности выживания каждого потомка, на

развитие более совершенных внутрипопуляционных механизмов регуляции численности (Гиляров, 1990). К-*r*-градиент сравнивают с «капиталистами» и пролетариями» Маклеода (Миркин и др., 2001). Все 3 концепции довольно хорошо совпали: К-стратеги, конкуренты Грайма, капиталисты Маклеода, виоленты Раменского; *r*-стратеги, рудералы, пролетарии; эксплеренты, стресс-толеранты, пациенты — составляют три группы — С/К, R/г и S-стратегий, соответственно (Ильяш и др., 2003).

Однако трудно согласиться, что высокая плодовитость может сама по себе определять конечный успех популяции и вида. Выживание как многочисленных, так и малочисленных потомков определяется факторами абиотической среды и биотическим взаимодействием, механизмами адаптации и наличием ресурсов для дальнейшего развития. В связи с этим жизненная стратегия вряд ли может базироваться на одной, хотя и важной характеристике — скорости размножения — высокой у *r*-стратегов и низкой у К-стратегов (Одум, 1975).

Само понятие стратегии (греч. *στρατηγία* — наука об искусном, ведущем к успеху, ведении войны) предполагает многоплановость и значительное разнообразие адаптационных механизмов и возможностей. Стратегии можно характеризовать по достаточно большому количеству параметров и признаков (табл. 7.2).

Важно подчеркнуть, что выигрывая в одном, популяция проигрывает в другом. Нельзя **одновременно** быть и верблюдом, и львом, и шакалом. Увеличение виолентных свойств неизбежно приводит к снижению пациентности и наоборот. Жизненная стратегия — это совокупность биологических возможностей, проявляющихся в определенных условиях.

Можно рассмотреть жизненные стратегии в двух основных координатах условий среды: градиенте доступного ресурса и градиенте степени нарушения среды обитания (рис. 7.4, *a*), в каждом из которых можно выделить минимум по две области (по принципу «много — мало»). Всего таких областей образуется четыре (рис. 7.4, *b*). В области *a* значительны нарушения и скудны ресурсы. Примером таких местообитаний могут быть открытые пляжи морских побережий или крупных озер, граничащая с океаном зона флота коралловых рифов, морская нейсталь. Сильные и мало-предсказуемые по периодичности нарушения вызывают здесь гидродинамические процессы, также определяющие отсутствие аккумуляции органических веществ, т.е. общую бедность ресурсов. Условия в целом можно рассматривать как экстремальные.

В области *β* нарушения также значительны, однако много ресурсов. В некоторых случаях именно нарушения и внеш-

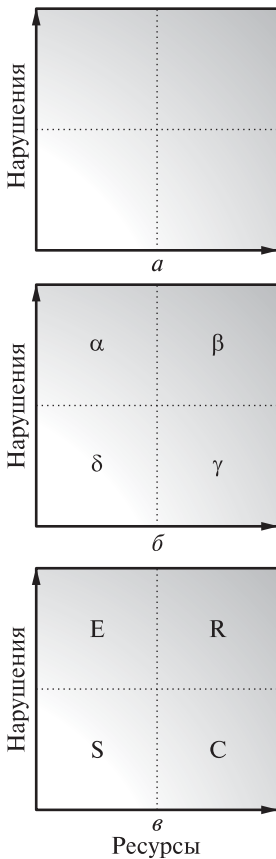


Таблица 7.2. Сравнительная характеристика условий обитания и жизненных стратегий (по Гиляров, 1990; Миркин и др., 2001; Халаман, 2008, с дополнениями)

Характеристика, признак	С/К	S	R/г	Е
Общая характеристика используемых ресурсов	Богатые	Бедные	Богатые	Крайне бедные
Общая характеристика степени нарушения среды обитания популяций	Низкая	Низкая	Высокая	Очень высокая
Плодовитость	Низкая	Высокая / низкая	Высокая	Низкая
Половое созревание	Позднее	Позднее	Раннее	Раннее
Скорость индивидуального роста	Малая	Малая	Высокая	Малая
Жизненные циклы	Длинные	Длинные	Короткие	Короткие
Размеры (относительно других членов сообщества)	Крупные (доминант)	Средние, мелкие	Мелкие	Мелкие
Сопrotивляемость стрессам, нарушению среды	Слабая	Сильная	Слабая	Сильная
Тип реагирования на стресс, внешнее воздействие	Морфологический	Физиолого-биохимический	Морфологический, физиологический	Физиологический, поведенческий
Переход в криптические состояния	Нет	Нет	Есть	Есть
Собственная подвижность, форезия (мобильность в пространстве)	Отсутствует / слабо выражена	Слабо выражена	Выражена	Выражена
Образование конгрегаций	Редко (на суше) часто (в гидросреде)	Редко (на суше) часто (в гидросреде)	Часто	Редко
Эврибионтность	Низкая	Высокая	Высокая	Высокая
Вероятность занятия в сообществе места и роли эдификатора	Очень высокая	Средняя / низкая	Низкая	Равна 0

нее воздействие определяют появление новых ресурсов. Примером таких условий могут быть твердые ювенильные поверхности в эвтрофных водоемах. Незанятый субстрат является важным ресурсом для организмов, образующих обрастание в море или пресных водоемах. Субстрат появляется в водоеме как следствие каких-либо малопредсказуемых процессов, может иметь антропогенный характер, быть временно внесенным в воду.

В области  $\gamma$  низкий уровень нарушений и богатые ресурсы. Эта область наиболее благоприятна для жизни. Но сразу можно предположить, что эти условия привлекательны для многих, а значит здесь могут возникнуть напряженные конкурентные отношения. Такие условия могут скла-



**Рис. 7.4.** Жизненные стратегии в градиенте условий среды обитания (по-яснения в тексте)

дываться в закрытой от волнового воздействия литорали, в мезотрофных зонах глубоководной морской бентали. В этой области должен существовать некоторый баланс богатства ресурсов и нарушений, поскольку без динамичности среды накопление чрезмерного количества вещества может привести к ухудшению условий. И наконец область  $\delta$ , в которой слабы нарушения и скудны ресурсы. Таковы условия в бентали олиготрофных участков океана, в гипolimнионе озера.

Указанные комплексы условий будут способствовать отбору определенных жизненных стратегий (рис. 7.4, в). Эксплеренты (R, r-стратеги) занимают область условий  $\beta$ . Так, новые субстраты в воде заселяются многочисленными мелкими, быстро размножающимися организмами перифитона. Часто именно эксплеренты своей жизнедеятельностью подготавливают условия для существования виолентов. В условиях стабильных, богатых ресурсами (область  $\gamma$ ), благодаря своей конкурентоспособности преимущество получают виоленты (K-стратеги).

Область условий  $\delta$  занята пациентами (S-стратегии). Стратегия пациентности отнюдь не предполагает отказа от возможности воспользоваться случайным возрастанием обилия ресурсов. Так, останки животных, попадающих на дно океана, подвергаются быстрой деструкции. В эксперименте 50 кг рыбы на дне Тихого океана было «скелетезировано» менее чем за 3 недели при участии огромного (по меркам абиссальных сообществ) скопления животных (Smith, Demopoulos, 2003).

Область условий  $\alpha$  по существующей триангулярной классификации жизненных стратегий не имеет своего «хозяина». Ресурсы здесь скудны, поэтому эту область могли бы занять пациенты, однако условия здесь для них слишком неустойчивы. Частые и непредсказуемые нарушения могли бы использовать рудералы, однако здесь слишком бедны ресурсы. Целесообразно ввести новую категорию — стратегию типа E, обозначив её как стратегию экстремалов. Как видно из таблицы 7.1, по некоторым характеристикам экстремалы ближе всего к пациентам, что и понятно в силу обитания в условиях с бедными ресурсами. С другой стороны, имеется сходство с эксплерентами, так как действует отбор нестабильной среды. Существует точка зрения, что сочетание сильного стресса и сильных нарушений, т.е. минимальных ресурсов в сочетании со слишком значительными нарушениями, несовместимо с выживанием любой популяции (Ильяш и др., 2003). Однако, если рассматривать два фактора — ресурс и нарушение в определенном градиенте (рис. 1, а, б), диапазон ресурсов для экстремалов такой же, как и для пациентов, а диапазон нарушений — как для эксплерентов. Следовательно, дело не в уровне нарушений или количестве ресурсов, а в их специфическом сочетании.

Показательный пример экстремальных условий и формирования специфических сообществ экстремалов приводит Ю.П. Зайцев (2008а). В очень широких масштабах, повсеместно, на всех морских побережьях образуются группировки прикрепленных организмов на скалах, омываемых морской водой в зоне заплеска. В период осушки перифитон здесь представляет собой сухую темную пленку. Она состоит в основном из водорослей, которые на воздухе пребывают в криптическом состоянии. Переход в криптическое состояние представляет собой одну из возможных адаптаций к экстремальным условиям.

Жизненная стратегия — характеристика прежде всего ценотическая, поскольку в разных условиях у одного вида могут быть разные стратегии. На примере нескольких видов беломорского обрастания была проведена (Халаман, 2008) количественная оценка соотношения разных типов стратегий. Такая оценка трех стратегий по 5-балльной шкале и 9 признакам показала, что мидии (*Mytilus edulis*) имели следующий «портрет» жизненной стратегии:  $C_5S_3R_3$ , асцидии *Styela rustica* —  $C_9S_1R_1$ , из чего можно сделать вывод, что второй вид гораздо больший виолент. На первый взгляд это довольно неожиданно, поскольку имеются данные, что именно мидии являются наиболее вероятным ценозообразователем в сообществах прибрежного морского макроперифитона (Брайко, Долгопольская, 1974; Ошурков, 1985). Однако оказалось, что в условиях Белого моря мидия остается доминантом в сообществе только в довольно нестабильных условиях (например, при периодическом распреснении), а при постоянной солености и достаточной стабильности других факторов доминирует асцидия (Халаман, 2005; 2008), т.е. последняя более успешна в сообществе именно в условиях, характерных для виолентов.

Виолентность часто трактуется в прямом смысле слова, причем с негативным оттенком (Миркин и др., 2001). Однако виолентные виды не только «захватывают», «вытесняют», но и создают дополнительные местообитания для многих других организмов. Они часто становятся центрами богатых консорциев, причем не только индивидуальных, но формируют сообщества консортивного типа (Протасов, 2006).

Исследования сообществ перифитона (Протасов, 1994; Скальская, 2002) показали, что существуют значительные различия в сообществах в зонах естественных температур и в зонах, подверженных влиянию подогретых сбросов тепловых и атомных электростанций. В первой группе биотопов доминантом и эдификатором сообществ выступала дрейссена (*Dreissena polymorpha*), во второй — мшанки из рода *Plumatella*. Подвижные формы были представлены личинками хирономид и других насекомых, олигохетами, нематодами, ракообразными.

Дрейссена обладает хорошо выраженными виолентными свойствами: это довольно крупный долгоживущий моллюск, создающий мощные конгрегации в виде щеток или друз, однако имеет и эксплерентные свойства — высокую плодовитость, пелагическую личинку, позволяющую занимать различные субстраты вдали от родительских поселений. Пациентные, а тем более экстремальные свойства выражены довольно слабо, хотя, закрыв раковину, моллюски могут долго переносить неблагоприятные условия, напр., снижение содержания кислорода, кратковременное обсыхание. Мшанки также обладают определенной виолентностью, создают на субстрате довольно большие, толщиной в несколько сантиметров колонии, могущие служить микробиотопом для подвижных форм, обладают эффективным седиментационным аппаратом. Эксплерентная стратегия определяется продуцированием большого количества плавающих вегетативных почек — статобластов, у которых выражена и экстремальная стратегия, поскольку оболочка позволяет им переносить самые неблагоприятные условия. Относительно быстрый рост колоний мшанок также определяется эксплерентной стратегией, причем в данном случае — в экстремальных условиях (высокая скорость течения, аномально высокие — до 38 °С — температуры).

Оценка жизненных стратегий доминантов исследованных сообществ перифитона по трехбалльной шкале, проведенная экспертным путем — для дрейссены выглядит как  $C_3R_2S_1E_0$ , для мшанки —  $C_2R_2S_2E_1$  и позволяет видеть, что возрастание роли одной стратегии происходит за счет снижения роли других.

Гидробионты получают дополнительную возможность разнообразить жизненные стратегии за счет гетеротопии, которую можно рассматривать как еще одну адаптацию жизненной стратегии. Целые экотопические группировки (перифитон в первую очередь) в формировании сообществ зависят от поступления на субстрат пелагических личинок, спор, молодых, активно перемещающихся особей. Около 70 % видов морских организмов, обитающих в бентали и перифитали, имеют пелагические стадии онтогенеза (Thorson, 1950).

В сообществах планктона существуют свои особенности проявления жизненных стратегий. В эксперименте (Федоров, Ильяш, 1991) было показано, что одни микроводоросли, выделяя при высоких концентрациях метаболиты, подавляющие рост других популяций водорослей, проявляют ярко выраженную виолентность, другие устойчивы к токсичным метаболитам, и медленно увеличивая свою плотность, проявляют хорошо выраженную стратегию пациентов.

Эффективность той или иной стратегии можно рассматривать в разных аспектах, однако первый уровень оценки ее

эффективности — это сам факт присутствия популяции в сообществе. Поэтому вряд ли можно согласиться с тем, что «виды, никогда не достигающие высокого обилия — это неудачники в борьбе за существование, у которых нет четко выраженных признаков ни одной из стратегий» (Василевич, 1987, с. 373). Какое бы место ни занимала та или иная популяция в сообществе, в ней заложен потенциал значительного роста, только препоны развития различны. Присутствие популяции в сообществе — это успех ее стратегии.

Каждому типу сообществ соответствует своя комбинация жизненных стратегий их видовых популяций, экоморфных групп. Говоря о виолентных сообществах, мы имеем ввиду структуру с хорошо выраженным доминантом-эдификатором или сообщество консортивного типа, М-типа. Это, мидиевая или устричная банка, заросшая высшими водными растениями литораль. Сообщества пациентные — это сообщества с невысокими показателями обилия, если формально доминант и имеется, он не играет эдифицирующей роли. Примером могут служить сообщества глубоководного бентоса. В сообществе рудералов могут быть хорошо выраженные доминанты, однако отличительная черта сообществ — высокая динамичность, они быстро образуются и быстро исчезают. Примером могут служить сукцессионные стадии перифитона на чистых, незанятых субстратах, начальные стадии формирования сообществ бентоса в водохранилищах. В сообществах экстремалов низкое разнообразие, очень малые показатели обилия.

Нельзя обойти вопрос жизненных стратегий и при рассмотрении сукцессионных процессов. Если выстроить ряд от азойного пространства до сформировавшегося сообщества, то в процессе сукцессии можно проследить последовательную смену основных жизненных стратегий. Первыми поселенцами могут быть только экстремалы, далее вероятнее всего поселение и развитие эксплерентов, которых сменяют виоленты, или пациенты, в зависимости от обилия ресурсов.

Если считать, что каждая популяция обладает собственной стратегией, одним из вариантов сочетаний 4-х типов, то  $\alpha$ -разнообразие стратегий (их богатство) должно быть равно количеству популяций. Полагать так нас заставляет концепция экологической ниши, поскольку значительная часть характеристики ниши — это и есть характеристика жизненной стратегии.

Вопрос о жизненных стратегиях может рассматриваться в различных аспектах. Наиболее важен ценотический аспект, в связи с выяснением не только значимости популяции или экоморфной группы в сообществе, но и возможностью установить путь, каким та или иная популяция завоевывает свое место в экосистеме.

Всякий результат,  
к которому приводит  
причина,  
повторяющаяся  
так часто, что самый  
множитель  
представляется нам  
столь же  
неопределенным, как  
дикарю число волос  
на его голове, наш ум  
в состоянии постигнуть  
только как результат  
некоторого медленного  
процесса.

*Дарвин, 1983, с. 281*

## ИЗМЕНЕНИЕ СООБЩЕСТВ В ЭКОЛОГИЧЕСКОМ ВРЕМЕНИ. СУКЦЕССИИ

Любая биологическая система имеет пространственные границы и временные. Последнее выражается в последовательности и продолжительности биологических процессов во взаимосвязи с изменениями условий среды. Время одномерно, однонаправленно и необратимо. Разнообразие биологических процессов во времени и их связи с процессами, происходящими в среде, обуславливает относительность биологического и экологического времени, что выражается в разной скорости процессов в отдельных системах. В целом, это еще одна составляющая биотического разнообразия в биосфере. Существует два типа изменений биотических сообществ во времени: циклические и поступательные. Первые во многом определяются повторяемостью природных явлений — сменой времен года, сезонов, суток и т.п. Необратимости времени не противоречит и то, что в природе существует множество циклических процессов, ибо поступательность процессов во времени абсолютна, а цикличность — относительна. Существует дробная система классификации изменений ценозов во времени, применяемая для растительности. В качестве основных различают три класса динамики ценозов: нарушения, сукцессия и эволюция (Миркин и др., 2001).

Поступательное изменение экосистем, называемое экологической сукцессией<sup>3</sup>, имеет несколько ключевых характеристик: упорядоченность, направленность, предсказуемость, возрастание биотического контроля над условиями среды, терминальность (Одум, 1975; Маргалеф, 1992). Основы учения об экологической сукцессии были заложены Ф. Клементсом (Clements, 1916, цит. по Одум, 1975) и одним из основных положений было то, что сукцессия есть процесс терминальный, сообщество приходит ряд сукцессионных стадий к заключительной фазе — климаксу, равносному, достаточно устойчивому состоянию в условиях данного местообитания. В дальнейшем это положение было существенным образом дополнено Г. Найколсом и А. Тэнсли в концепции поликлимакса (Миркин и др., 2001) и Р. Уиттекером в теории мозаичного климакса (Реймерс, 1992). Согласно последней, в природе существует некая мозаика климаксовых экосистем в соответствии с особенностями локальных условий (Уиттекер, 1980). Мера сходства в этом спектре мозаики достаточно условна, поэтому степень мозаичности либо континуальности климаксовых сообществ имеет клинальную природу, постепенность переходов.

<sup>3</sup> Понятие сукцессии в целом связано с необратимым развитием. Например, Г.А.Заварзин (2003, 2007) пишет о биосферной биогеохимической сукцессии в эволюционном времени.

*«Экологические сукцессии наблюдаются всюду вокруг нас: в лабораторных культурах, ... в обрастающих новых поверхностях, погруженных в воду, подобных корпусу кораблей» (Маргалеф, 1992, с. 161).*

---

Существует положение о том, что экосистемы сохраняют свою биоценотическую целостность на разных этапах развития при смене видов (Зимбалева, 1981). Биоценоз, «неповторим аналогично особи и аналогично ей претерпевает возрастные изменения» (с. 159), характер происходящих изменений присущ ему как целому.

Нет однозначного мнения, является ли сукцессия атрибутом жизни сообщества или экосистемы, то есть затрагивает только биотическую часть экосистем или в сукцессионных процессах участвует и косное вещество. Ю. Одум считает, что это развитие экосистем, по Р. Риклефсу (1979), Р. Уиттекеру (1980), И.А. Шилову (2000) сукцессия — процесс глубоко биоценотический. Очевидно, что разные по структуре системы должны по-разному изменяться во времени. Можно считать, что сукцессия — это континуально-дискретный процесс последовательной смены сообществ в определенных условиях, который приводит к относительно устойчивому состоянию экосистемы. Вряд ли вообще можно абсолютно разделять процессы ценотические и экосистемные, и Г.А. Заварзиным верно отмечено, что «при сукцессии наблюдается не только последовательная смена видов и их ассоциаций, но и изменение косной составляющей экосистемы» (2007а, с. 335). Смена сообществ представляет собой видимую часть процесса глубоких изменений во всей экосистеме. Факторы сукцессионных изменений могут быть различными, однако преобладающие процессы, особенно в предклимаксовом и климаксовом состоянии, имеют биотическую природу. Из 24 важнейших характеристик экологической сукцессии, приводимых Ю.Одумом (1975), только два аспекта касаются неорганического биогенного вещества, остальные — энергетики, структуры, функционирования собственно сообществ. Сукцессия может рассматриваться как процесс самоорганизации сообщества. Во времени «сохраняются такие структурные системы, которые в наибольшей мере способны влиять на будущее состояние ценой наименьших энергетических затрат» (Виноградов, Шушкина, 1983, с. 633). Хотя представить регулирование «будущих состояний» достаточно трудно, сукцессия происходит в целостной системе и все последовательные стадии взаимосвязаны.

Циклические и поступательные изменения в сообществах имеют широкий пространственно-временной спектр и могут связываться между собой различными способами. Принцип последовательной смены сообществ во времени справедлив как для экосистемы большого водохранилища,

так и для обрастания поверхности корпуса судна, экспериментального субстрата. Под сменой сообществ обычно понимают значительную его перестройку, прежде всего связанную со сменой доминирующих видов и форм. Внутри циклических процессов, например годовых циклов, происходят малые сукцессии, такие как колонизация организмами перифитона появляющейся весной высшей водной растительности и развитие эпифитных сообществ. Именно поступательный необратимый характер малых сукцессий делает каждый новый цикл своеобразным, отличным от предыдущих.

Существует, однако, другая точка зрения на поступательные и циклические процессы в экосистемах, фактически отвергающая концепцию сукцессии как процесса поступательного и терминального (Левченко, Старобогатов, 1990). Согласно этой теории, любая терминальная стадия рано или поздно заканчивается и сукцессия из поступательного процесса превращается в циклический. Процессы с очень длительными климаксовыми стадиями рассматриваются как «заторможенные» сукцессионные субциклические процессы. Необратимый же, поступательный процесс рассматривается как эволюционный. Однако представляется, что эволюцией экосистем могут быть названы не любые поступательные процессы, происходящие в них, а только приводящие к изменению ключевых характеристик: типа метаболизма, экоморфной структуры, основных биоценологических связей и т.п. Кроме того, даже самые крупные перестройки в пределах одной экосистемы вряд ли можно назвать эволюцией, аналогично тому, как в видовой эволюции участвуют популяции, а не отдельные особи. Другими словами, эволюция экосистем — это процесс, приводящий к формированию новых типов экосистем, в свою очередь формирующих новые биомы. Таковы были изменения в гидроэкосистемах в архее, когда островки циано-бактериальных матов с зонами кислородного метаболизма были пионерами в эволюции экосистем кислородной биосферы. Понятие эволюции экосистем как любого поступательного изменения лишено смысла еще и потому, что существенные изменения в экосистеме приводят к образованию новой экосистемы. Сама по себе «смерть» одной экосистемы и формирование на её месте другой не может рассматриваться как эволюционный акт.

Очень важный аспект развития, а именно преемственность, не столько вытеснение старого новым в процессе сукцессий, сколько накопление и взаимопроникновение элементов и явлений, отмечен Г.А. Заварзиным:

---

*«Однонаправленная эволюция или сукцессия — историческая последовательность — обусловлены не столько заменой компонентов, сколько их наложением на ранее имевшиеся системы. Процесс саморазвития аддитивен»* (Заварзин, 1999, с. 26).

---



Этот принцип является важным, если не основополагающим при рассмотрении временных изменений любого масштаба — от сезонной сукцессии до эволюции биосферы. При всем разнообразии сообществ и экосистем, характера и скорости процессов в них, для каждого типа сообществ существует определенная специфика экологического времени и характера как циклических, так и поступательных процессов.

Если скорость экологических процессов измерять временными интервалами от одного существенного изменения до другого, то очевидно, что в пелагиали крупные перестройки в сообществах, связанные с суточными миграциями организмов, происходят во много раз чаще, чем в глубоководной океанической бентали. Экосистемы коралловых рифов кажутся довольно стабильными во времени, однако и здесь имеют место внешние катастрофические нарушения, после которых начинаются сукцессии восстановления (Сорокин, 1990). Одной из характеристик гидротермальных экосистем является их относительная недолговечность, возникновение новых гидротерм и формирование новых сообществ неизбежно связано с сукцессионными процессами (Биология гидротермальных..., 2002). Прибрежные шельфовые экосистемы, пространственно чрезвычайно разнообразны, различного характера и типов процессов во времени. В высоких широтах сильнее, чем в тропиках выражены циклические сезонные явления. Антропогенные биотопы часто представляют собой биотопы временные, подвижные, что накладывает отпечаток на сукцессионные процессы их сообществ.

Сукцессию можно рассматривать не только с точки зрения смены сообществ, но и в плане изменения соотношения продукционных и деструкционных процессов. Для климатических экосистем характерна сбалансированность продукции и деструкции (Одум, 1975). Однако в пелагических экосистемах океана происходит последовательная смена источников биогенных элементов (Виноградов, Шушкина, 1983). Часть первичной продукции образуется за счет непосредственного выноса биогенных элементов в эвфотическую зону из глубинных слоев, эта доля уменьшается от 80—90 % в молодых сообществах в районе апвеллингов до 4—5 % в «зрелых» сообществах океанических зон. Для количественной оценки сукцессионной стадии предложен индекс зрелости сообществ:

$$\Theta = \lg \Sigma R/P_p,$$

где  $\Sigma R$  — суммарная деструкция всеми организмами сообщества,  $P_p$  — чистая первичная продукция.

Начальная стадия сукцессии океанических сообществ — это период создания условий для их дальнейшего развития.

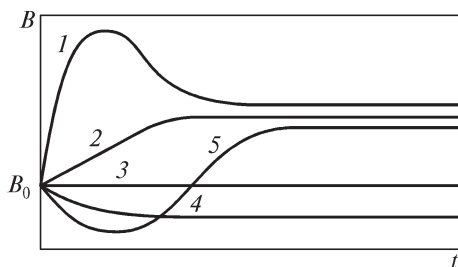
Молодое сообщество — это сообщество в период «цветения» водорослей. Продукция резко преобладает над деструкцией. Показатель  $\Theta$  составляет около  $-0,5$  (от  $-0,7$  до  $-0,2$ ). В равновесном сообществе происходит смена продукционной фазы на деструкционную. Продукция и деструкция уравниваются. Индекс зрелости близок к 0 (от  $-0,2$  до  $+0,2$ ). В развитом сообществе биомасса и продукция фитопланктона продолжает снижаться, высока продукция бактериопланктона. Возрастает биомасса зоопланктона. Индекс зрелости составляет от 0,2 до 1, т.е. деструкция в 10 раз превышает продукцию. В зрелых сообществах<sup>4</sup> показатель  $\Theta$  достигает 1—2, трофические цепи максимально длинные. В деградирующих сообществах биомасса очень мала, как и продукция. Сообщество обедняется и качественно, и количественно. Получив некоторое количество биогенов в зоне апвеллинга, сообщество даёт вспышку продукции и затем постепенно угасает, перемещаясь с водными массами из неритической зоны в океаническую.

В природе мы наблюдаем преимущественно терминальные состояния и именно они определяют облик сообществ разных типов. Однако возможность появления новых биотопов позволяет проследить этапы их заселения и дальнейшего развития сообществ. Так, наблюдения при создании новых водохранилищ позволили установить довольно закономерную последовательность смены сообществ в бентосе и перифитоне (Мордухай-Болтовской, 1955, 1961; Скальская, 2005). При создании водохранилища условия обитания гидробионтов сильно изменяются: увеличивается объем водоема, снижается скорость течения, возрастает волновое перемешивание, появляются ветровые течения и сейши, снижается мутность, происходит накопление седиментов на дне, в том числе и аллохтонной органики, идет переработка органических веществ на затопленных территориях, уровень режим больше зависит от технических, а не природных факторов. Вслед за изменениями условий происходят изменения биотической части экосистемы.

Обзор данных по динамике процессов в бентосе крупных волжских водохранилищ позволили сделать обобщения, которые легли в основу классической, однако несколько упрощенной модели сукцессии (Мордухай-Болтовской, 1955, 1961):

<sup>4</sup> Авторы называют их «близкими к климаксным», однако при такой высокой относительной деструкции сообщество живет практически на «старых запасах» и угасание процессов неизбежно. Климаксными (если вообще можно говорить о климаксе в общепринятом смысле подвижных, динамичных, крайне слабо выраженных пространственно океанических сообществ можно назвать, малопродуктивные сообщества гигантских антициклональных круговоротов океана.

**Рис. 7.5.** Типы динамики биомассы зообентоса при сукцессии водохранилищ (по Скальская и др., 2005)



1. Формирование бентоса в крупных равнинных водохранилищах происходит за 3—5 лет. Только в прибрежье оно задерживается из-за медленного развития растительности.

2. Первая стадия — разрушение реофильных ценозов. Оно происходит довольно быстро, в течение одного года, на следующее лето начинается массовое развитие гетеротопных насекомых — личинок хирономид, в основном мотыля *Chironomus plumosus*.

3. Через год ценозы хирономид сменяются сообществами гомотопных организмов — олигохет, моллюсков. На третий—четвертый год начинается стадия постоянных ценозов. Общее обилие снижается.

4. Первоначальное заселение водохранилищ за счет биостока в ходе его заполнения практически не оставляет следов.

5. Характер затопленных наземных угодий почти не имеет значения ни для заселения хирономидами, ни далее — олигохетами. Существенно лишь наличие древесных остатков для организмов перифитона.

Эти заключения были сделаны на основе исследований нескольких средневожских водохранилищ. Однако при рассмотрении более обширного материала было предложено гораздо больше моделей сукцессии бентических сообществ (Скальская и др., 2005). Первый тип (рис. 7.5) имеет хорошо выраженную стадию вспышки развития личинок хирономид, т.е. соответствует модели Мордухай-Болтовского. В Каунасском водохранилище биомасса личинок хирономид на этой стадии достигала 600 г/м<sup>2</sup>. В Волгоградском водохранилище на первом году существования мотыль развивался слабо и повышение биомассы происходило за счет развития бокоплавов. Второй тип формирования бентоса связан с плавным и постепенным увеличением биомассы, такие процессы наблюдались в Воткинском, Дубоссарском, Фархадском водохранилищах. Третий тип иллюстрирует практически несущественные изменения, например, если водохранилищем становится водоем озерного типа. Четвертый тип — снижение биомассы, был характерен для Иркутского водохранилища. Однако снижение затем может смениться повышением, что произошло в Братском водохранилище (пятый тип). В соответствии с тем или иным типом

начального развития более поздняя квазистационарная стадия формируется при разном уровне биомассы.

В Рыбинском водохранилище (заполнение происходило в 1941—1947 гг.) первичное эвтрофирование продолжалось до 1955—1956 гг., период низкой продуктивности отмечен с середины 1950-х годов до начала 1960-х, вторичное эвтрофирование — уже в начале 70-х годов (Лазарева, 2005).

В планктоне в первые годы создания днепровских водохранилищ наблюдались вспышки численности личинок дрейссены, хотя формирование её крупных поселений в бентосе происходило в более поздний период (Плигин, 1989).

В формировании перифитона Рыбинского водохранилища выделено 3 этапа (Скальская, 2002). Первый период при доминировании личинок хирономид *Glyptotendipes* (до 98 % общей биомассы) продолжался до середины 1950-х годов. Биомасса достигала 70 г/м<sup>2</sup>. Второй период был связан с доминированием *Dreissena polymorpha*. Этот период продолжался около 25 лет. Период максимума развития популяции дрейссены пришелся на 1981 год, т.е. через 13 лет после освоения ею всех плесов водохранилища. Биомасса достигала 3,8 кг/м<sup>2</sup>. Третий период связан с развитием полимиксных ценозов, в доминирующий комплекс которых входят дрейссена, мшанки, губки, личинки хирономид, олигохеты.

Сукцессии сообществ перифитона в волжских водохранилищах проходили иначе, чем бентоса. В частности, в Рыбинском водохранилище были затоплены большие массивы леса, которые представляли собой благоприятный биотоп для поселений организмов перифитона. Бенталь в водохранилищах постепенно приобретает характер, типичный для этого типа водоемов, а именно происходит перераспределение донных отложений, аккумуляция оседающей взвеси. Перифиталь разнообразна и богата в начале существования водохранилища, это затопленная наземная растительность — от кустарников до больших деревьев. Впоследствии происходит её разрушение и заиление твердых субстратов, «бентизация» биотопов. В этой связи интересным представляется одно наблюдение, сделанное нами на оз. Гославском (система Конинских озер, средняя Польша). Использование этого озера в качестве охладителя электростанции привело к повышению уровня воды. Остатки прибрежной высшей водной растительности (стебли тростника) в связи с этим оказались на глубине около 1,5 м в 200—250 м от берега и за несколько лет они, безусловно, подверглись бы деструкции, если бы не оказались защищенными плотными друзами дрейссены. Эти друзы над поверхностью илов мы обнаружили при подводном наблюдении. Таким образом, биотический фактор способствовал увеличению продолжительности существования перифитали.

В водохранилищах происходят сукцессионные изменения и в фитопланктоне. На начальных этапах основу сообществ составляют синезеленые водоросли. Обилие их достигает уровня цветения, причем это явление может наблюдаться буквально в первый год наполнения водохранилища, как это было в Киевском, где биомасса синезеленых водорослей в пик цветения достигала  $600 \text{ г/м}^3$  (Гидробиологический режим..., 1967). Площадь, занятая зонами цветения (биомасса более  $20 \text{ г/м}^3$ ) постепенно снижается по мере развития экосистем водохранилищ. В днепровских водохранилищах в 1960-х годах они занимали 50–95 %, в 1970–80-х — 4–15 %, в 1990-х — 3–16 %. Сократились относительно начальных стадий становления водохранилищ запасы синезеленых водорослей: в Киевском водохранилище в 3–17 раз, Кременчугском — в 2,5–6,6 раза, в Каховском — в 11–14 раз, причем именно за счет снижения обилия синезеленых водорослей (Щербак, 1998).

Изменения в бактериопланктоне отражают общий характер продукционно-деструкционных процессов в водохранилищах. Начальная стадия формирования экосистемы водохранилища характеризуется бурным развитием бактериопланктона вследствие активной деструкции органических веществ в водоеме при затоплении. В первый год существования Кременчугского водохранилища численность сапротрофных бактерий достигала  $32\,000 \text{ кл/см}^3$  (Михайленко, 1999). Максимальное же развитие бактериопланктона приходилось на третий год функционирования водохранилищ, в том же водохранилище численность бактериопланктона достигала  $10 \text{ млн кл./см}^3$ .

Большие возможности изучения динамических процессов в водных сообществах открывают экспериментальные методы, использование микро- и мезокосмов, экспериментальных субстратов. Исследования сообществ перифитона с помощью методов экспериментальных субстратов (ЭС) позволило достаточно подробно исследовать процессы сукцессии (Дуплаков, 1933; Брайко, 1985; Протасов, 1994; Парталы, 2003; Шарапова, 2007; Artificial..., 1982). Более того, если рассматривать сообщества обрастания на антропогенных субстратах как «всегда как бы возникающие заново» (Брайко, 1985; Брайко, Долгопольская, 1974), кратковременные сукцессионные процессы являются характерными для перифитона, более, чем для других группировок (Ottens, Willemse, 1988).

Первые фазы формирования биотической группировки на субстрате связаны с адгезией микроорганизмов на твердой поверхности (Звягинцев, 1973). Однако микроорганизмы контактируют не только непосредственно с твердым субстратом, но и с различными адсорбированными ве-

ществами, в том числе и органической природы. Еще Зобелл (ZoBell, 1933, цит. по Звягинцев, 1973; Раилкин, 1998) показал, что процесс бактериальной адгезии происходит как в минимум, в два этапа. Первый этап связан с непрочным или временным прикреплением, на втором формируются более прочные связи микроорганизмов с субстратом. Процесс заселения поверхности микроорганизмами активен лишь частично, «установлено, что многие подвижные культуры микроорганизмов не могут противодействовать своим движением силе адгезии» (Звягинцев, 1973, с. 2) и в то же время имеются данные о важной роли локомоторного аппарата микроорганизмов в заселении субстрата (Раилкин, 1998). Поселения микроорганизмов, так называемые бактериальные пленки, формируются быстро — в течение нескольких часов или даже меньше. Достаточно быстро поселяются также диатомовые водоросли (Горбенко, 1977) и становятся субстратом, на которых оседают различные расселительные формы беспозвоночных (личинки, геммулы, статобласты и др.).

Как отмечает В.Д. Брайко (1985), в Черном море основу сообществ макроперифитона на антропогенных субстратах создают седентарные формы — усоногие раки, гидроиды, туникаты, двустворчатые моллюски. В разные периоды тот или иной вид становится доминантом и определяет общий габитус сообщества и его пространственную структуру, т.е. происходит смена сообществ, сукцессия. Следует отметить, что мидиевая стадия сукцессии перифитонных сообществ наступает во второй половине лета, независимо от того, когда начинается экспозиция ЭС — в феврале или в начале июня. Только при очень короткой экспозиции ЭС, с конца июня до сентября в сообществе «не успевает» сформироваться структура с доминированием мидий (Брайко, Долгопольская, 1974). Таким образом, конечная стадия сукцессионного процесса определяется не столько процессами, происходящими в сообществе перифитона, сколько поступлением потенциальных поселенцев извне, в данном случае личинок мидии.

В Белом море (Кандалакшский залив) на первых стадиях формируется несколько вариантов сообществ, в зависимости от времени года, локальных особенностей биотопа: сообщество водорослей или гидроидов, сообщество мшанок и седентарных мелких полихет (*Spirorbis*), сообщество баланусов. Далее образуются и могут существовать в течение нескольких лет сообщества, в которых доминируют мидии (*Mytilus edulis*), хиателлы (*Hiatella arctica*), асцидии, губки. В верхних слоях воды сукцессия завершалась в течение 17—40 месяцев (Ошурков, 1985). Другими видами, которые могут занимать лидирующее положение, быть эдификаторами и длительное время формировать относительно устойчивые

климаксовые сообщества, являются асцидии *Styela rustica* или двустворчатый моллюск *Hyatella arctica* (Халаман, 2005).

Совершенно иные «фигуранты» сукцессионного процесса в Азовском море (Турпаева, 1977). В мае наблюдается совместное заселение субстратов личинками гидроидных полипов *Perigonimus megas* и усоногих раков *Balanus improvisus*. Через месяц первый покрывает весь субстрат и приподнятым над субстратом, ветвящимся столоном перекрывает поселения баланусов. Далее заметным элементом этого олигомикстного сообщества становятся сидячие инфузории, их поселение на гидроидах имеет сложную стратифицированную пространственную структуру. В июне в сообществе появляется хищный голожаберный моллюск *Tenellia adspersa*, который питается в основном гидроидами и сувойками. Затем начинает развиваться мшанка *Boverbankia imbricata*, которая поселяется не только на субстрате, но и на столонах гидроида. В июле начинают оседать личинки краба *Rhitropenopeus harrissii*, что способствует снижению пресса хищника тенеллии на гидроида, колонии которого к осени опять становятся доминирующими. Процесс сукцессии в целом определяется последовательностью поступления личинок из планктона и это значит, что процессы сукцессии в перифитоне во многом зависят от сукцессии в планктоне.

В связи с периодичностью появления личинок перифитонтов в планктоне, а затем их оседания, развитие сообществ перифитона также носит сезонный характер. Личинки разных видов оседают при разной температуре, определяя очередность появления и развития разных видов в составе перифитонных сообществ и обуславливая сукцессию (Зевина, 1972; Турпаева, 1977).

В континентальных водах лишь у некоторых организмов перифитона и бентоса имеются облигатно пелагические расселительные стадии. Тем не менее, заселение незанятых субстратов происходит именно из толщи воды, за счет активного дрейфа, перемещения. Многие формы на ранних стадиях развития довольно подвижны, активно перемещаются в воде, напр., личинки хирономид, ручейников.

Если в сообществах морского перифитона чаще всего выделяются сукцессионные серии сообществ, в которых хорошо выражено доминирование и эдифицирующая роль отдельных видов и форм, то в пресных водах исследователи часто выделяют две стадии, смену которых нельзя назвать собственно сукцессией — стадию качественных изменений и стадию количественной динамики обилия (Дуплаков, 1933; Скальская, 2002; Шарапова, 2007).

При рассмотрении процесса сукцессии особо отмечается, что она в первую очередь определяется обусловленностью последующих стадий, жизнедеятельностью организ-

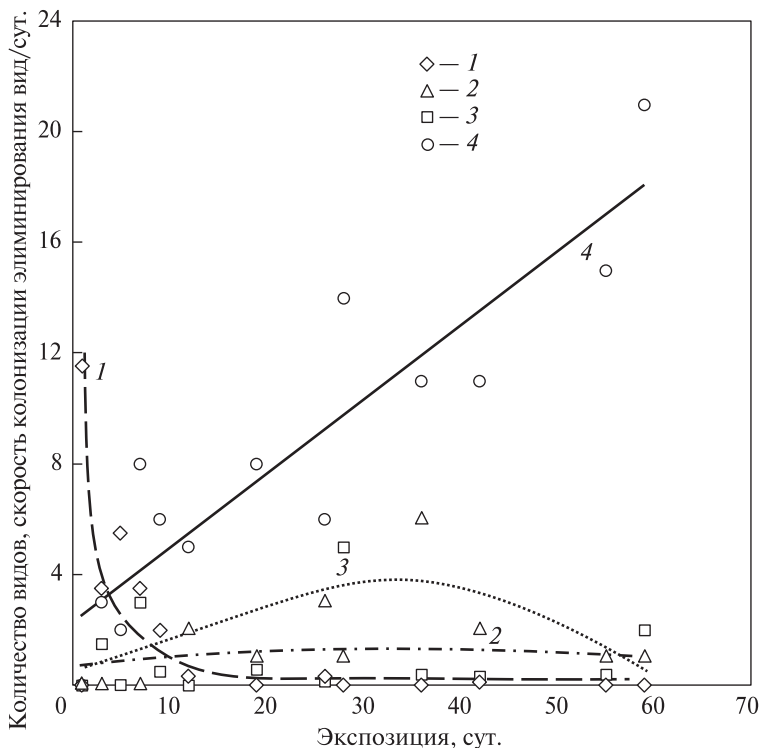
мов предыдущей стадии (Морское обрастание..., 1957; Раилкин, 1998). Однако это только одна из моделей сукцессий, хотя существует множество примеров, показывающих ее широкое распространение в природе (Одум, 1975; Уиттекер, 1980; Farrel, 1991). Известны модели сукцессии, основанные на взаимодействии между членами сообщества или между ними и вселенцами (Миркин и др., 2001; Connel, Slatyer, 1977). Согласно первой, организмы сообщества своей жизнедеятельностью подготавливают условия для последующей стадии сукцессии. Так, формирование бактериально-водорослевой пленки на субстрате часто рассматривается как необходимое условие заселения субстрата макроформами и формирования сообществ макроперифитона (Раилкин, 1998). Согласно второй модели, более поздние поселенцы довольно хорошо приспосабливаются к малому количеству наличных ресурсов при их распределении между уже имеющимися популяциями.

Согласно третьей модели, более поздние стадии сукцессии определяются более медленным развитием организмов по сравнению с доминирующими на ранних стадиях сукцессии. Они способны завоевывать лидирующее положение постепенно, медленно, определяя следующую стадию сукцессии. Может быть предложена также четвертая модель агрессивности, когда более поздние поселенцы активно захватывают жизненное пространство и пищу. Вторжение многих организмов развивается именно по такому «сценарию», например, вселение гребневика *Mnemiopsis leidy* в Черное море существенным образом изменило всю трофическую структуру пелагической подсистемы (Северо-западная..., 2006).

Можно предположить разные механизмы сукцессии, связанные со степенью и характером взаимодействия. Популяция одного вида или нескольких видов близких жизненных форм становятся доминирующими, сменяя предыдущего доминанта, и такая смена приводит к смене всего облика сообщества. Распространенность представления именно о таком механизме сукцессии отражается и в её определении: «Сукцессия — это результат взаимодействия организмов в сообществе, приводящий к замещению одних доминирующих видов другими» (Брайко, 1985, с. 51, курсив наш, А.П.).

Для сообществ гидробионтов, в частности перифитона, сейчас можно говорить о нескольких моделях сукцессионного процесса. Две основные стадии в сукцессионном процессе морского обрастания выделяет А.И. Раилкин (1998) — стадии микро- и макрообрастания, в пределах которых происходит развитие сообществ «по типу экологической сукцессии» (с. 34). Таким образом, сукцессии рассматриваются как неоднородный процесс. Несомненно, размеры поселенцев имеют большое значение, однако конечная ве-



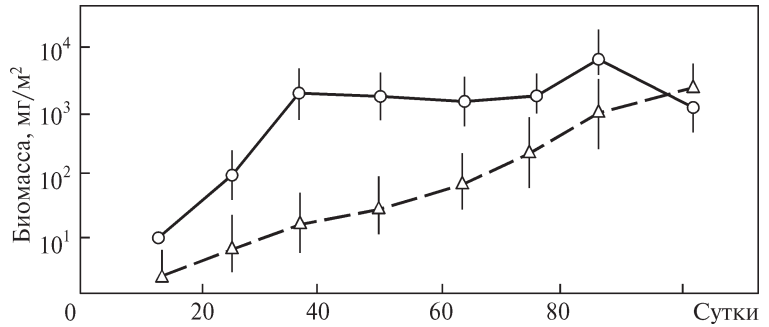


**Рис. 7.6.** Скорость колонизации (1), элиминации (2), число возвратившихся видов перифитона (3), число видов элиминированных в данной экспозиции, но отмеченных при любой другой экспозиции ранее (4). Расчитано по данным Дуплакова (1933, табл. 2)

личина бактериально-водорослевой пленки (порядка 10-1000 мкм) вполне сопоставима с размерами личиночных стадий макроформ. Последние постоянно присутствуют и в сообществах, где доминируют макроформы, следовательно, выделение двух стадий по размерному принципу носит скорее методический характер, нежели принципиально важный экологический.

Модель сукцессии сообществ перифитона из двух стадий — изменений качественных и количественных, была предложена С.Н. Дуплаковым (1933). Он отмечает, что в условиях оз. Глубокого уже на 10—12 сутки на экспериментальных субстратах встречались практически все виды, характерные для данного сообщества. Однако он не отметил, что многие виды затем элиминируются, т.е. процесс весьма условно можно разбить на 2 фазы. Следует скорее говорить о некотором равновесии процессов заселения и элиминации (рис. 7.6). Пересечение кривых скоростей колонизации и элиминации приходится на 10—12 сутки, что говорит об установлении равновесия. Важно отметить, что количество видов, зафиксированных всего один раз, составляет 45 % всего списка видов во всех экспозициях субстратов. Процесс высоко динамичен и можно говорить только о некотором равновесном состоянии, а не о четко различимых статичных фазах сукцессии. Тем не менее, состав организмов, образующих ядро сообщества, в котором и происходят ко-

**Рис. 7.7.** Динамика изменения биомассы беспозвоночных на экспериментальных субстратах в зоне подогрева (сплошная линия) и в зоне естественных температур (пунктир)



личественные изменения, остается довольно стабильным в течение всего летнего периода.

Одна из наиболее распространенных — модель замещения, когда на смену одним доминирующим видам или жизненным формам приходят другие, изменяя облик сообщества таким образом, что сукцессионный процесс выражается в габитуальной смене сукцессионных серий. С.Н. Дуплаков (1933) отмечал последовательную смену поселений прикрепленных протистов нитчатыми водорослями, после отмирания которых на субстрате снова доминировали простейшие.

Несколько (не обязательно всегда последовательных) стадий выделяет в сукцессии сообществ обрастания в Белом море В.В. Халаман (2005, 2008): стадия формирования бактериальной пленки, стадия сообществ короткоживущих организмов, стадия сообществ долгоживущих организмов. Последние могут поселяться непосредственно на свободных поверхностях, т.е. облигатной последовательности группировок нет, процесс сукцессии представляет собой не цепочку, а сеть возможных состояний.

В основе одной из моделей сукцессии в перифитоне (Скальская, 2002) лежит концепция взаимосвязи жизненных циклов гидробионтов и факторов среды. Само существование жизненных циклов определяется биологической природой, а их проявление — факторами среды. Поскольку циклы различны, но запускаются сходными факторами (в основном температурой), создается последовательность развития популяций. В целом, такая модель вполне адекватна сезонным сукцессиям. Автор сравнивает процесс сезонных сукцессий с колесом, а «маршрут» колеса со спиралью.

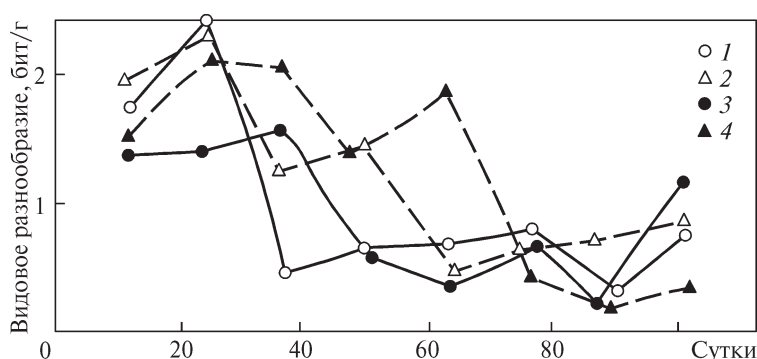
Состав организмов в данном биотопе определяет «набор» жизненных циклов и специфику сукцессии в разных условиях. Наши исследования в районе Трипольской ГРЭС (Каневское водохранилище) на двух точках с разным термическим режимом показали, что сукцессионный процесс сообществ перифитона протекает очень по-разному. В конце июня—начале июля в зоне естественных температур уже на 12-е сутки экспозиции численность одного вида — *D. ро-*

*lymorpha* составляла более 70 %, по биомассе доминировали личинки хирономид. Далее биомасса дрейссены возрастала и уже к 63-м суткам экспозиции составляла около 95 % от общей биомассы. Именно рост её ценопопуляции определял быстрый рост биомассы всего сообщества (рис. 7.7). Каждые 25—40 суток биомасса увеличивалась на порядок. Средняя скорость нарастания биомассы за первые 12 суток составила  $0,01 \text{ г/м}^2 \cdot \text{сут}$ , а в период между 86 и 102 сутками экспозиции на отдельных экспериментальных субстратах достигала  $18,9 \text{ г/м}^2 \cdot \text{сут}$ .

В то же время в зоне высоких температур (до  $30 \text{ }^\circ\text{C}$ ), где на 36-е сутки экспозиции доминантом становилась мшанка *Plumatella emarginata*, увеличение биомассы происходило очень интенсивно в первый период и почти прекращалось через 36 суток. Средняя скорость накопления биомассы за первые 12 суток составила  $0,089 \text{ г/м}^2 \cdot \text{сут}$ , в последующие 12 суток —  $0,52$ , в следующие —  $19,68 \text{ г/м}^2 \cdot \text{сут}$ .

В летний период видовое богатство достигало максимума в зоне естественных температур уже на 24-е сутки экспозиции, в зоне подогрева — на 36-е. При этом видовое разнообразие (по численности) резко возрастало на первых этапах заселения субстратов и формирования сообществ, а затем снижалось (рис. 7.8), причем более интенсивно в зоне подогрева. Очень сходная картина в летний период описана И.А. Скальской (2002) для Горьковского водохранилища в районе Костромской ГРЭС.

В динамических процессах, происходящих в сообществах перифитона в искусственных водотоках, выделяют две стадии, которые могут циклически повторяться: стадию накопления и стадию рассеивания (Кафтанникова, 1975). Такая модель определенно связана с особенностями жизненных циклов доминантов — микроводорослей, макроводорослей, губок или мшанок. В этих сообществах происходит интенсивное накопление биомассы, затем, при отмирании — рассеивание. В каналах процесс накопления биомассы и рассеивания часто наблюдался именно как периодический



**Рис. 7.8.** Изменение видового разнообразия (бит/г) в сообществах перифитона на экспериментальных субстратах в зоне естественных температур (1, 2 сплошная линия) и в зоне подогрева (3, 4 пунктир)

процесс образования водорослевых пленок и их отрыв от субстрата. В каналах юга Украины длительность таких циклов составляет около 10 суток.

Развитие сообщества, при котором его структура не усложняется, а упрощается, рассматривается как деградиционная сукцессия (Тихоненков и др., 2008). В условиях небольшого объема и разовом внесении корма (культура бактерий) в сообществе гетеротрофных жгутиконосцев сначала резко увеличивалось обилие, видовое богатство и разнообразие. Затем, по мере исчерпания пищевых ресурсов, происходило естественное угнетение всего сообщества, однако следует отметить, что в ходе количественных изменений происходит смена сериальных стадий. В первой присутствовали все трофические группы: бактерио-детритофаги седиментаторы, бактерио-детритофаги собиратели, полифаги, хищники. В конце сукцессии оставались только бактерио-детритофаги собиратели.

Сукцессии в сообществах перифитона и бентоса определяются процессами формирования условий в биотопах. Например облицованные щебнем, бетоном откосы каналов постепенно заиливаются, и биотопы организмов перифитона сменяются биотопами бентоса. В канале Сиверский Донец—Донбасс на 5—6 году эксплуатации выделялись две группировки — литореофильные (на щебеночных откосах) и пелореофильные (на заиленном дне), причем первые явно доминировали, поскольку площадь откосов была больше, чем дна. На 10-м году эксплуатации они утратили доминирующее положение, и в прибрежных участках все большую роль стали играть высшие водные растения со своей фитофильной фауной (Шевцова, 1991). Здесь во времени происходит то же, что и в пространстве при переходе от лотических условий к лентическим, например, в водохранилище.

В сообществах разных зон биоценотического М-Р градиента сукцессионные процессы происходят по-разному. Четко очерченные сукцессионные серии, как правило, представляют собой сообщества М-типа с хорошо выраженным доминантом, который и определяет характер и само название сообщества. Примером может служить сукцессия сообществ перифитона в Черном море (Брайко, 1985). В данном случае, при выпадении из него доминирующего вида и замещении его другим наблюдается довольно сильная перестройка всего сообщества (один из признаков М-сообществ).

Сукцессия в сообществах без выраженного доминанта (Р-типа) должна идти иначе, если вообще здесь можно говорить о классической сукцессии. В этой связи положение, которое постулирует Л.Н. Зимбалева (1981, с. 159): «Биоценотическим совокупностям присуще развитие во времени, выраженное через последовательные стадии экологиче-

ской сукцессии», кажется, по меньшей мере, неоднозначным. Можно выделить два крайних варианта: на относительно дискретной основе, когда одни хорошо определяемые сообщества сменяют другие, и континуальные изменения, когда сообщество через определенный период времени значительно отличается от ранее существовавшего, однако провести сколь-нибудь четкой границы между ними во времени невозможно, смена сообществ происходит постепенно. В терминах биоценологического градиента в первом случае наблюдается последовательная смена сообществ М-типа, во втором — сложно определить, происходит ли смена одних сообществ Р-типа другими, либо это модификации одного и того же сообщества.

Процесс сукцессии может быть прерван различными внешними воздействиями, либо сообщество может быть вообще разрушено. После этого происходят так называемые восстановительные сукцессии, причем обилие организмов может быть даже большим, чем до нарушений. Возможно, это связано с освобождением пространства и «стимулирующими их развитие веществами, освобождающимися при частичном разрушении микроорганизмов в этих сообществах» (Раилкин, 1998, с. 38). Этот автор установил явление «самосборки» сообществ перифитона. Смытые в воду с субстрата микроорганизмы (бактерии, водоросли, протисты) уже через 12—24 часа образуют сообщество, сходное по структуре с ранее существовавшим, причем в миниатюре повторяется вся последовательность его формирования.

В заключение обобщим представления о сукцессии, выделив наиболее важные:

- любые новые местообитания рано или поздно заселяются организмами, что определяется давлением жизни;
- абиотические процессы могут сыграть некоторую аттрактивную и «подготовительную» роль для начала биотической сукцессии;
- мелкие многочисленные подвижные формы первыми колонизируют новые местообитания;
- одной из наиболее распространенных моделей сукцессии есть подготовка сообществами условий для последующих поселенцев;
- существование более или менее стабильных сукцессионных стадий, серий, состояний сообществ предполагает дискретно-континуальную природу их изменений во времени;
- дискретно-континуальный процесс сукцессии — одно из свойств жизни сообществ: неизвестны случаи естественного развития непосредственно сообщества терминального характера, которое бы потом не изменялось продолжительное время;
- модель Ю. Одума (1975) с обязательным увеличением в процессе сукцессии биотического воздействия не всегда реа-

лизуется. Если в сукцессии сообщество Р-типа сохраняет свой статус, то преобладает абиотическое воздействие, если сообщество Р-типа переходит в сообщество М-типа, то роль биотического фактора действительно возрастает;

- экологическое время специфично для каждого типа экосистем, а также характерно для каждой экотопической группировки гидробионтов;

- «классическая» сукцессия есть процесс взаимодействия, конкуренции, смены в первую очередь доминантов. Субсообщество недоминантных видов реагирует достаточно самостоятельно, медленно или быстро и не всегда одинаково с течением процессов на уровне доминантов;

- внешние, чаще всего абиотические, явления могут прерывать процесс сукцессии или терминальную стадию, запуская новые сукцессионные процессы.

Занимая некоторое пространство, изменяясь определенным образом во времени, сообщество как система живых организмов находится в постоянной взаимосвязи со средой, образуя с ней биокосную систему, в жизни которой проявляются основные процессы, происходящие в биосфере.