

**В.Г. МОРДКОВИЧ**

**СУКЦЕССИИ ЗООЭДАФОНА:  
специфика, новации,  
место и роль  
среди традиционных  
постулатов экологии**



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES  
SIBERIAN BRANCH  
INSTITUTE OF ECOLOGY AND SYSTEMATICS OF ANIMALS

**V.G. Mordkovich**

**SUCCESSIONS OF ZOOEDAPHONE:  
their peculiarities, novelties and significance  
among traditional postulates of ecology**

Academic editor

Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences *V.V. Glupov*

NOVOSIBIRSK  
2023

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ИНСТИТУТ СИСТЕМАТИКИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

**В.Г. Мордкович**

**СУКЦЕССИИ ЗООЭДАФОНА:  
специфика, новации, место и роль  
среди традиционных постулатов экологии**

Ответственный редактор  
член-корреспондент РАН *В.В. Глунов*

НОВОСИБИРСК  
2023

УДК 591.5  
ББК 28.68  
М79

**Мордкович В.Г.** Сукцессии зооэдафона: специфика, новации, место и роль среди традиционных постулатов экологии / В.Г. Мордкович, отв. ред. В.В. Глупов, Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние, Ин-т систематики и экологии животных. – Новосибирск: СО РАН, 2023. – 150 с.

ISBN 978-5-6048598-8-9

Монография посвящена аспектам сукцессионной теории, остающимся в тени монументальных устоев биоценологии. Растущий интерес к сукцессиям со стороны микробиологов, почвоведов, зоологов обуславливает вброс элементов новизны в традиционные фитоценологические концепции. На примере почвенно-зоологического контингента биоты продемонстрировано, что сукцессия – не произвольная формальная смена элементов биоразнообразия, а механизм упорядочения нарушенных экосистем. Вопреки назойливым попыткам уподобить процессы сукцессии и эволюции, объяснена их семантическая несовместимость. Пропагандируется катенная методология, убеждающая, что сукцессия – не сугубо хронологическое, а хронохорологическое явление. Генезис разных сообществ биоты происходит не сам по себе, а комплементарно с матрицей местообитаний, формируя в итоге катенный синтезограф времени и места, момента и экологической памяти в системе самоорганизации биоэкосистем.

Издание предназначено ученым, работающим в области ландшафтной экологии, биодинамики сообществ, почвенной зоологии, а также преподавателям, аспирантам и студентам биологических факультетов университетов в качестве учебного пособия к курсам экологии.

**Mordkovich V.G.** Successions of zoedaphone: their peculiarities, novelties and significance among traditional postulates of ecology / V.G. Mordkovich, ed. V.V. Glupov, Rus. Acad. Sci., Siberian Branch, Institute of Ecology and Systematics of Animals: Novosibirsk: SB RAS, 2023. 150 p.

The book describes in detail the aspects of succession theory that have been shadowed by the major biocenology foundations. Increasing interest of microbiologists, soil scientists and zoologists to successions introduced some novel elements in the conventional phytocenotic concepts. Using zoological component of soil biota, the author showed that succession is a mechanism to arrange disturbed ecosystems in an orderly way, rather than a random formal substitution of biodiversity elements. In contrast to importunate attempts to analogize succession and evolution processes, the author explains their semantic incompatibility. Catenary methodology, convincingly stating that successions should be regarded as chrono-chorological phenomena, rather than solely chronological ones, is championed. The genesis of various biotic communities does not happen independently, but complementary to a habitat matrix, which results in a catenary synthesesograph of time and place, a moment and an ecological memory in the system of bioecosystem self-organization.

The book is intended for the scientists, specializing in landscape ecology, community biodynamics, soil zoology, as well as to lecturers, doctorate and post-doctorate students of biological departments of universities as a textbook for ecology courses.

УДК 591.5  
ББК 28.68

Рецензенты:

доктор биологических наук *И.Н. Безкоровая*  
доктор биологических наук *Ю.Н. Литвинов*  
доктор биологических наук, профессор *М.Г. Сергеев*

*Утверждено к печати*

*Ученым советом Института систематики и экологии животных СО РАН*

ISBN 978-5-6048598-8-9  
DOI 10.53954/9785604859889

© Сибирское отделение РАН, 2023  
© Мордкович В.Г., 2023

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Представление о сукцессии занимает место в экологии не менее важное, чем учение об эволюции в общей биологии. Суть сукцессии заключается в интригующей способности биоэкосистем после разрушительных катаклизмов стереотипно воспроизводить состав и структуру сообществ биоты, возвращая их в исходное состояние, исторически предназначенное определенному месту земной поверхности.

На фоне глобальных изменений биосферы интерес к сукцессии растет и сопровождается сменой методологических парадигм. Методология холизма, основанная на принципах несамостоятельности частей, подчинения частного целому, иерархической соподчиненности субцелостностей, доминировала в сукцессионных исследованиях первой половины XX в. Позже холизм уступил ведущую роль методологии редукционизма с заостренным вниманием к деталям биоэкосистем, скрупулезному изучению артефактов, поиску различий, а не сходства. Редукционизм, в отличие от полевых методов холистов, опирается на экспериментально-приборные методы, физическое и математическое моделирование, многомерную статистику. Однако лавинообразный прирост разрозненных артефактов, увы, не добавил стройности и смысла сукцессионной теории, а сделал ее расплывчатой по содержанию. Результатом является негативная тенденция именовать сукцессиями какие угодно хронопоследовательности биоты на любом уровне ее организации. Перенасыщенность второстепенной информацией вызывает острую необходимость извлечь из чрезмерного массива данных квинтэссенцию эмергентного уровня, т. е. регламентированного возврата к методологии холизма.

Сегодня в экологии сложились три теоретические концепции, объясняющие феномен сукцессии. Согласно первой, сукцессия – это сугубо биологический процесс последовательной смены фаз развития сообщества биоты, аналогичный онтогенезу. Среде отводится роль сценической декорации, которая опосредованно влияет на условия обитания – в худшую сторону для ранних, в лучшую – для поздних стадий развития сообщества. Вторая концепция трактует сукцессию как непрерывный континуум смены биологических видов в хронологическом градиенте условий независимо друг от друга, без дифференциации на этапы. Согласно третьей концепции, движущей и направляющей силой сукцессии служит биологический круговорот химических элементов и их объединений. Сукцессия в этом случае представляется целостностью с постепенным сдвигом потока энергии на поддержание биоэкосистемы в целом, а не отдельных ее элементов. Условная роль сукцессии – максимально возможное замыкание биотического круговорота, чтобы придать ограниченному количеству вещества свойства бесконечности и необратимости. Все три концепции, несмотря на острые дискуссии, благополучно сосуществуют, ибо смена методологических парадигм – это не война на взаимоничтожение, а поиск компромиссов.

Предложенная монография не претендует на обзор или передел представлений о сукцессиях, а сосредоточена на нескольких аспектах, которые, по мнению автора, являются ключевыми и перспективными, но незаслуженно остаются в тени традиционных суждений.

## FOREWORD

The concept of succession occupies an important place in ecology, similar to the one occupied by the evolution concept in general biology. The main essence of succession resides in the intriguing capacity of bioecosystems to reproduce stereotypically the composition and structure of their biotic communities, bringing them to the original state, historically destined for a certain location on the surface of the Earth.

Due to global biosphere changes, the interest to succession has been increasing and accompanied by succession of methodological paradigms. In the first half of the 20<sup>th</sup> century research on successions was dominated by the holism methodology, based on the principles of dependence of the parts of the whole, subordination of the parts to the whole, hierarchy of coordination between the subholistic parts.

Later holism conceded to the reductionism methodology, focusing its attention on biosystem details, thorough examination of artifacts, seeking differences rather than similarities. Reductionism relies on experimental and apparatus methods, physical and mathematical simulation and multivariate statistics, differing from the field methods of holism supporters.

However, the avalanche of diverse artefacts, unfortunately, did not add structure and reason in the succession theory, instead making the latter rather vague and resulting in a negative tendency to attribute any chronosequences of biota at any level of its organization to successions. The overloading with secondary information urges scientists to extract from such excessively abundant data array the quintessence at the emergent level, i.e. necessitates regulated return to the holism methodology. Currently in ecology there are three theoretical concepts, explaining the phenomenon of succession. According to the first one, succession is a strictly biological process of successive changes of the phases of biotic community development, similar to ontogenesis. Environment is regarded as a scenery, indirectly affecting the habitat conditions towards worsen ones at the early stages and better ones at the later stages of community development. The second concept regards succession as an uninterrupted continuum of successive changes of biological species along a chronological gradient of conditions independently from each other and without any differentiation to distinct stages. According to the third concept, the biological turnover of chemical elements serves as a driving and directing force behind succession. In this case, succession is regarded as an entirety with a gradual shift of the energy flow to sustain a biosystem as a whole, rather than only its elements. The role of succession is to close the biotic turnover as maximally as possible in order to attribute the infinity and irreversibility properties to a limited amount of matter. All three concepts, despite heated discussion, safely coexist, since successions of methodological paradigms seeks compromising, rather than being a war to mutual destruction.

This monograph does not claim to present a comprehensive review or revision the succession concepts, but focuses on their several aspects that the author views as key and perspective, but remaining undeservedly shadowed by conventional ideas.

## ВВЕДЕНИЕ

Если правду сказать, я по крови – домашний сверчок,  
Заповедную песню пою над печною золой,  
И один для меня приготовит крутой кипяток,  
А другой для меня приготовит шесток золотой.

Арсений Тарковский

Сукцессии как природный феномен привлекли к себе внимание более 100 лет назад, но до сих пор остаются предметом острых дискуссий в экологии [Clements, 1916; Одум, 1975; Миркин, Наумова, 2012]. Неувядающий интерес к этим процессам биодинамики объясняется интригой, заключенной в способности биоэкосистем после разрушительных катаклизмов с поразительным упорством в режиме самосборки возвращаться в исходное состояние всего за несколько месяцев, лет, иногда столетий, стереотипно воссоздавая один к одному на том же месте облик и структуру биоты и среды, оптимальные и традиционные для геобиома, исторически предназначенного определенной зоне земной поверхности.

Сукцессии обусловлены уникальными свойствами жизни, присущими ей изначально: способностью меняться, адаптируясь к перманентному изменению внешней среды; избирательностью выбора местообитаний и времени, наиболее предпочтительных для соответствующих комплексов биоты; коммуникабельностью, т. е. способностью видов биоты к установлению контактов и связей между собой, а также стремлением биоты направленно воздействовать на среду обитания, трансформируя ее из косного состояния в биокосное с буферным эффектом по отношению к живой материи.

По мнению Р. Маргалефа, представление о сукцессии должно занимать в экологии такое же место, как учение об эволюции в общей биологии [Маргалеф, 1992].

Степень и суть интереса к сукцессиям менялись по ходу истории экологии. Своего апогея «сукцессионный бум» достиг в 70–80-е годы прошлого столетия, когда более половины биологической литературы, издававшейся в мире, так или иначе касалось различных аспектов биодинамики, в том числе сукцессионной [Миркин, Наумова, 2012]. Позже количество публикаций по сукцессионной тематике сократилось, а интерес изменился в связи со сменой методологических парадигм в биологии и экологии.

В начале XX в. превалировал холистический подход к восприятию природы (от древнегреческого *холос*, т. е. целое). В основе этой методологии лежит принцип несамостоятельности частей, подчинения частного целому, иерархическая соподчиненность субцелостностей. Начиная с середины XX и до начала XXI в. методология холизма уступила ведущие позиции парадигме редукционизма [Гиляров, 1988]. Императивом стал интерес не к целостностям и логическим обобщениям, а к деталям сукцессионного процесса, скрупулезному углубленному исследованию артефактов, выявленных с помощью экспериментально-при-



борных методов, математического и физического моделирования, статистически безукоризненных по сравнению с приемами полевой экологии [Kardol et al., 2006; van der Putten et al., 2009; Eisenhauer, Schäder, 2011; Fountein-Jones et al., 2015; Auclerc et al., 2019; Johnston, Sibly, 2020]. Однако лавинообразный рост массива разнородных данных, очень интересных сами по себе, не добавил стройности и смысла сукцессионной концепции, а наоборот, делает ее трудновыразимой, расплывчатой по содержанию и предназначению. Недаром Я.С. Старобогатов [2007] и И.А. Жирков [2010] заметили, что в последнее время сукцессией стали именовать какие угодно хронопоследовательности биоты, от стадий онтогенеза, циклических сезонных или многолетних колебаний структуры популяции, изменения таксономического состава многовидовых группировок до смен региональных фаун в произвольном интервале времени и чередой геологических эпох.

В такой ситуации рано или поздно избыток разнообразнейших артефактов и их трактовок вольно или невольно побуждает сравнивать их между собой, затем систематизировать, типологизировать, вычленять с помощью логических обобщений из общего массива информации квинтэссенцию эмерджентного толка, т. е. возвращаться в той или иной мере к холистической методологии.

Периодическая смена методологий в науке – явление закономерное. При этом замещение одних императивов другими обычно бывает не альтернативным, а постепенным, избирательным по отношению к разным аспектам, с рецидивами некоторых постулатов, которые нередко вписываются в новый контент удачно, несмотря на изменение условий их восприятия [Кун, 1975].

К настоящему времени в экологии сложились и одновременно существуют три теоретические концепции, объясняющие феномен сукцессии: организмистская, континуальная и круговоротная [Миркин, Наумова, 2012; Титлянова, Самбуу, 2016].

*Организмистская концепция*, базирующаяся на холистической методологии, обязана своим возникновением основоположникам сукцессионного учения [Clements, 1916; Работнов, 1978; Разумовский, 1981]. Ее апологеты, будучи классическими биологами, считали своим долгом в поисках истины не выходить за рамки титульных отраслей науки. Соответственно, процесс сукцессии они представляли как сугубо биологический, в виде жестко упорядоченной смены стандартных фаз саморазвития растительного сообщества. Фитоценоз воспринимался ими как целостность, аналогичная последовательно растущему и развивающемуся организму. Инициатором сукцессии организмисты считают фитоценоз, а движущей силой процесса – внутренние противоречия в растительном сообществе, связанные с его «взрослением». Среди обитания отводится роль «сценической декорации» к биологическому спектаклю, опосредованно влияющему на ход сукцессии изменением местообитания в худшую сторону для ранних, в лучшую – для поздних стадий формирования сообщества.

Сукцессия проявляется ростом разнообразия биологических видов и связей между ними. Темпы изменения фитоценоза постепенно замедляются, благодаря чему внутренние стимулы к изменению структуры фитоценоза исчезают.

В итоге достигается финальное состояние равновесия между сообществом и средой, именуемое климаксом. Состав и структура фитоценоза на терминальной стадии сукцессии становятся стабильными, флуктуации приобретают маятниковый или циклический характер. Сущность сукцессии сводится к выполнению стандартной программы развития биоценоза благодаря прогрессирующей коадаптации биоты с ростом достатка ресурсов жизнеобеспечения [Разумовский, 1981]. Такую модель саморазвития экосистем Б.М. Миркин назвал моно-векторной коэволюционной [Миркин, Наумова, 2012].

*Вторая концепция сукцессий, именуемая континуальной*, базируется на канонах редуccionизма и рассматривает сукцессию как временной континуум с более или менее независимым распределением видов биоты относительно градиентов экологических условий. Характер сукцессии, в противовес жестко детерминированному у организмов, континуалисты оценивают как стохастический, со сменой видов, без четких стадий. Сущность сукцессии заключается в последовательной подгонке друг к другу популяций видов биоты с разной ценотической стратегией в поисках баланса интересов в меняющихся условиях. Под ценотическими стратегиями подразумевается способность организмов противостоять нарушениям среды обитания благодаря наличию у определенных групп видов биоты приспособлений, которые обеспечивают им преимущество на соответствующих этапах сукцессии [Миркин, Наумова, 2012]. Континуальная концепция трактует сукцессию как процесс, рассчитанный на дифференцированное использование среды видами биоты с разной специализацией. Соответственно, модель самоорганизации биоценоза понимается как поливариантная сеткообразная [Там же], допускающая, в отличие от организмистской, параллелизм нескольких вариантов развития у разных организмов (авто-, гетеро- и хемотрофов), повторяемость сукцессий и запуск их с любого состояния в нужном направлении. Кроме того, концепция континуалистов признает значимость абиотических факторов среды в сукцессионном механизме на равных с биотическими [Kardol et al., 2006; Auclerc et al., 2019].

*Третья концепция сукцессии – экосистемно-круговоротная*, формируется с 60-х годов прошлого столетия с нарастающим успехом. Ее главный постулат заключается в том, что процесс взаимодействия особей, популяций, видов растений, животных, микроорганизмов происходит не хаотично, а под контролем биотического круговорота. Соответственно, сукцессия представляется процессом упорядочения структуры и функционирования биоэкосистем как целостности, с постепенным сдвигом потока энергии в сторону увеличения ее количества, направленного на поддержание системы в целом, а не отдельных ее элементов [Одум, 1975]. Движущей силой сукцессии служит биологический круговорот химических элементов и их соединений. На ранних стадиях сукцессии уровень первичной продукции и общий валовой фотосинтез превосходят уровень дыхания сообщества. По мере развития сукцессии отношения этих параметров приближаются к единице. В зрелых сообществах наблюдается тенденция к равновесию между связанной энергией и энергией, затрачиваемой на

поддержание системы в целом. Биоэкосистемы инициальных стадий сукцессии выделяются большим количеством продукции, а терминальных – ее высоким качеством и регуляцией по типу обратной связи [Маргалеф, 1992]. Зрелые экосистемы отличает, по сравнению с промежуточными, более совершенная способность захватывать биогенные элементы и надолго удерживать их для полноценного круговорота, реализуя главный принцип любой системы – связи внутри себя важнее наружных. Ключевой тенденцией саморазвития биоэкосистем является стремление к замыканию биотического круговорота как единственно возможного способа придать ограниченному количеству вещества свойства бесконечной достаточности [Одум, 1975; Титлянова, Самбуу, 2016]. Модель саморазвития биоэкосистем с учетом невозможности полного замыкания биотического круговорота резонно именовать спиралевидной.

Все три концепции сукцессии, несмотря на острые дискуссии, благополучно уживаются, подтверждая точку зрения, что смены парадигм – это не война на уничтожение, а поиск компромиссов [Кун, 1975; McIntosh, 1981, 1985]. Опираясь на сильные стороны каждой из концепций, сукцессия представляется процессом многогранным, многоликим, многоуровневым и многоразовым, протекающим в разных блоках биоразнообразия в неодинаковом порядке и не всегда синхронно, стартуя с любого этапа и прерываясь по обстоятельствам, сложившимся в среде обитания. Сукцессия, наряду с биотой, обязательно захватывает косные и биокосные составляющие биогеоценоза, давая право относить к сукцессиям метаморфозы почв, приземных ярусов биогеоценозов, заиленного дна водоемов с бентосом, пелагиали океанов с их планктоном, nekтоном, супрали-торали морей, озер, рек с их биотой и мортмассой.

Значимость и актуальность изучения сукцессий, ориентированных на противостояние катаклизмам среды обитания и регенерацию биоэкосистем, многократно возрастают в условиях наблюдаемых сегодня глобальных трендов трансформации биосферы. При этом интересы исследования сукцессий, наряду с описанием подробностей в стиле редукционизма, снова смещаются в сторону холистической методологии, имея целью построение единой синтетической сукцессионной теории [Johnson, 1979; Johnson, Miyanishi, 2008; Миркин, Наумова, 2012]. На этом пути возникает много вопросов. Вот некоторые из них:

1. Какой статус имеют сукцессии в иерархии биодинамики биосферы? К какому уровню организации жизни относятся сукцессии? Можно ли считать сукцессиями биодинамику незкосистемного уровня?

2. Если ценотические стратегии биоты – маркер эффективности сукцессии, то каковы критерии их идентификации? Соответствуют ли друг другу ценотические стратегии растений и животных?

3. Сукцессия – это строго детерминированный векторный или стохастический процесс? Если детерминированный, то почему такой многовекторный? Если стохастический, то почему в результате возникает не какая угодно, а конкретная стереотипная биоэкосистема, оптимально соответствующая эталонам определенного геобиома?

4. Совпадают ли скорости, ритмика и направления сукцессий разных контингентов биоты?

5. Обратимы ли сукцессии, относятся ли они к «инструментам многоразового использования»?

6. Сукцессии – это сугубо хроно- или хронохорологический процесс? Как влияет сукцессия в одном биогеоценозе на соседние и наоборот?

7. Является ли климаксовая биоэкосистема пределом превращений геобиома? На какой стадии трансформации заканчивается сукцессия и начинается филоценогенез?

8. Можно ли сукцессию аналогизировать с эволюцией, в частности с эволюцией биоэкосистем?

Предлагаемая читателю монография не претендует на обзор или передел представлений о сукцессии. Цель книги – сосредоточиться на нескольких аспектах, которые, с точки зрения автора, являются ключевыми и перспективными, но незаслуженно остаются в тени традиционных суждений. К таким относятся, прежде всего, соотношение понятий «сукцессия», «дарвиновская эволюция» и «эволюция экосистем» как категорий биодинамики. Не менее важным служит представление о сукцессии как хронохорологическом явлении, где пространство и время рассматриваются как две стороны «единой медали». Повышенное внимание в монографии обращено на катенный подход к изучению сукцессий, ибо их детерминированность и стереотипность определяются не только биотическими, но и абиотическими факторами: геоморфологией и топографией местности, гидрологией, микроклиматом, почвой и т. д. Третий аспект, затерявшийся в океане представлений о сукцессиях, – их множественность и гетерохронность. Автор надеется, что обсуждение этих проблем, хоть в какой-то мере исправит односторонний крен сукцессионной теории с сугубо биологических позиций (ни в коем случае не умаляя их значения) в сторону абиотических, в первую очередь – топических и климатических.

# Часть I

## ДИСКУССИОННЫЕ ПРОБЛЕМЫ СУКЦЕССИОННОЙ ТЕОРИИ

### Глава 1

#### СТАТУС СУКЦЕССИЙ В ИЕРАРХИИ КАТЕГОРИЙ БИОДИНАМИКИ

##### Abstract

The phenomenon of self-organization is a fundamental initial feature of nature. It represents a process of putting in order the elements of the same system level by means of local interactions among the parts of the initially disordered system. As a result of self-organization, there emerge the forms of the higher quality and organization level. The philosophic concept of self-organization is applied in many sciences, including biology ranging from molecular to ecosystem ones. The self-organization concept provides an alternative to the world creation by some spiritual entity. A system reaching a state of instability, inevitably transits to a new state, more stable and ordered. During self-organization, along with spontaneous stochastic changes of the living matter, the system shows a tendency towards irreversibility of the processes. Specific elementary objects, their composition, transformation mechanisms and results characterize each successive layer of life improvement by self-organization. The self-organization mechanisms involve nucleic acids' replication at the cellular and molecular levels, ontogenesis at the organismal level, composition and structure of biotic populations at the species level. At the ecosystem level the self-organization mechanism means succession, involving formation and fixation of the complementary ecological relations. Their number, diversity and strength determine succession efficacy. Based on their genesis, ecological relations can be differentiated into topical (according to the preference of some habitats), trophic (according to the nutrition mode and utilization of life resources), fabric (according to the ability to transform environment), phoric (according to the propensity of biota to be transported by biotic and abiotic agents), demographic (according to the reproduction potential and the ratio of the specimen number to the diversity of species in a community).

The information about the direction, rate and order of species substitution in a community is provided not only by the community itself. Abiotic environment self-organizes earlier, thus predetermining self-organization of biota. Reaching the structural and functional optima, standard ones for a respective geobiome, can be considered the most important result of a biosystem self-organization. Not all biosystems can reach it, as non-optimal biota composition, unfortunate habitat location in respect to the territory's relief, deficit of life resources and other conditions can slow down the process.

Succession is often mixed up with evolution, which is a serious mistake. Several key postulates can discriminate the concepts. Evolution is defined as a process, aiming at emergence and survival of the novel forms and functions, not existing in the biosphere before. Successions regenerate disturbed bioecosystems by substituting their structural blocks in a regulated order. Evolution is a process of infinite biota changes, whereas succession operates with carefully selected contingent of species with a priori known functional roles and substitution programs. Evolution cannot be repeated, whereas successions are repeatedly and stereotypically reproduced. Evolution advances biodiversity, which may result in some unforeseen consequences for biosphere. Successions seek to maintain accumulated positive ecological experience while restoring disturbed bioecosystems according to the standard of a respective geobiome. Lastly, due to the deterministic nature, successions can be managed during economic use of Nature, which is in contrast with evolution prone to surprises.

### **1.1. Самоорганизация – фундаментальный принцип упорядочения динамики природных систем**

Одной из ключевых особенностей Природы является беспредельная изменчивость форм и состояний живого и неживого вещества во времени и пространстве в ответ на нестабильность внешних космических и планетарных факторов. Однако неограниченная изменчивость объектов и процессов неизбежно ведет к хаосу. Миновать этой участи помогает Природе априори присущее ей свойство самоорганизации, вектор которой направлен от хаоса к высокоупорядоченной системе с предельно низкой энтропией [Тейяр де Шарден, 1987; Май, 1994; Logeau, 1996].

Самоорганизация – фундаментальное, «врожденное» качество, изначально присущее неживой, а затем и живой материи. Оно сводится к упорядочению элементов в системе благодаря локальным взаимодействиям структурных частей. Результатом оказывается появление элементов более высокого уровня сложности и эффективности. Повышение общего уровня организации позволяет более успешно противостоять бесконечной и непредсказуемой изменчивости среды. Философская концепция самоорганизации применяется во многих отраслях знаний, в том числе в биологии – от молекулярной до экосистемной. Самоорганизация служит альтернативой идеям сотворения мира неким духовным началом [Хаген, 1991; Философия, 2011]. По ходу самоорганизации на фоне спонтанных изменений вещества проявляется стремление к достижению идеальной цели развития – состояния необратимости процессов [Пригожин, 1985; Пригожин, Стенгерс, 2000].

Благодаря самоорганизации физических и химических систем, дополненных и обогащенных живым веществом, сформированы современный облик, структура, характер функционирования, взаиморасположения и взаимодействия сообществ биоты и биоэкосистем [Тейяр де Шарден, 1987; Лима-де-Фария, 1991 по Бурковскому, 2006; Хаген, 1991].

Инициаторами самоорганизации служат: а) неумная изменчивость абиотической среды, б) дефицит абиотических и биотических ресурсов, необходимых биоте, их неудачное размещение по местообитаниям, в) несоблюдение видами биоты принципа взаимодополняемости (комплементарности), г) природное свойство биоты настойчиво заполнять обитаемое пространство живым веществом сколько влезет, используя репродуктивный потенциал.

Вектор самоорганизации на всех уровнях биоразнообразия, как правило, направлен от хаоса к порядку. Признаками порядка служат: единая направленность и сопряженность многих процессов, синхронность их протекания, непротиворечивое поведение элементов экосистемы, наличие правил самоорганизации, единых для большинства компонентов биоты, комплементарность элементов в экосистеме, контроль биоты над средой обитания, иногда – полного подчинения ее своим нуждам. Самоорганизация происходит с помощью широкого набора механизмов, сменяющих друг друга по ходу развития биосферы.

Термин «механизм» имеет два значения: во-первых – это устройство для передачи и преобразования движений чего-либо; во-вторых – «совокупности состояний и процессов, из которых складывается какое-либо физическое, химическое или физиологическое явление» [Словарь иностранных слов, 1982]. Вторая дефиниция вполне допускает толкование механизмов самоорганизации в биологическом и экологическом смысле.

При наличии принципов действия, общих для всех уровней устройств жизни, на каждом из них самоорганизация отличается спецификой элементарных объектов живого, его структурой, способами и конечным результатом упорядочивания. На клеточно-молекулярном уровне механизмом самоорганизации служит репликация макромолекул нуклеиновых кислот с целью обеспечить точное копирование генетической информации и передачу ее от поколения к поколению с минимальной частотой ошибок. Точность репликации обеспечивается ферментативным матричным синтезом ДНК и РНК.

На организменном уровне механизму самоорганизации соответствует онтогенез. Его цель – дать возможность организмам выжить и оставить жизнеспособное потомство. Самоорганизация на популяционно-видовом уровне достигается маневрированием генофондом и структурой популяций (демографической, половой, возрастной) во времени и пространстве с целью повысить уровень биоразнообразия и заполнить своими особями побольше доступных местообитаний с подходящими ресурсами.

На биоэкосистемном уровне механизмом самоорганизации служит сукцессия, направленная к наиболее эффективному распределению ресурсов местообитания между многочисленными видами биоты, содействуя их консолидации в более сложные комплексы, увеличению комплементарности разных контингентов биоты, а также с неживой и биокосной компонентами. Предназначение сукцессий – достижение баланса между перепроизводством и переупотреблением ресурсов жизнеобеспечения в структуре биотического круговорота и стимуляция совершенствования биоэкосистем до уровня эталонов соответствующего

геобиома\* [Жерихин, 2003]. Специфика разноуровневых биодинамических механизмов самоорганизации дезавуирует правомерность их объединения под общим «знаменем» сукцессии, которая представляет собой наиболее яркий и сложный пример самоорганизации биоразнообразия на экосистемном уровне.

## **1.2. Сукцессия – механизм самоорганизации экосистем**

Словосочетание «механизмы сукцессии», часто употребляемое в публикациях о сукцессиях, откровенно «мозолит» глаза и ум, ибо семантически представляет собой тавтологию. Сукцессия – это и есть механизм, т. е. совокупность состояний и процессов, последовательно сменяющих друг друга с обменом веществом и энергией внутри и между экосистемами во времени и пространстве.

Особенности самоорганизации экосистемы обусловлены ее структурой, которая включает элементы живой и неживой природы и имеет вполне определенные пространственно-временные масштабы существования. Сукцессионный механизм включает: потребление ресурсов (в том числе пищи), воздействие на организмы абиотических факторов внешней среды, формирование потоков вещества и энергии и организацию экологической среды. Взаимодействие элементов биоэкосистемы приводит к завязыванию экологических связей: от случайных коакций до прочных долговременных структурообразующих био- и биогеоценотических. Числом, разнообразием и качеством экологических связей определяется эффективность сукцессии [Маргалев, 1992; Wardle, 2006; Wallinger et al., 2014; Fountein-Jones et al., 2015].

Среди многих попыток классифицировать экологические связи наибольшим признанием у отечественных экологов пользуется система, давно предложенная В.Н. Беклемишевым [1970], который, прежде всего, выделил из бесконечного множества экологических связей особую категорию – связи биоценотические, имея в виду не их формальную принадлежность к какому-либо биоценозу, а роль в укреплении его целостности. Среди биоценотических связей наиболее значимы четыре типа: а) топические, по предпочтению одних местообитаний другим; б) трофические, по способу питания биоты; в) фабрические, по способности к преобразованию местообитаний, в том числе строительной деятельности; г) форические, по склонности биоты к расселению с помощью форезии.

С первого взгляда складывается обманчивое впечатление, что приоритет в схеме Беклемишева безоговорочно отдается живой компоненте, оставляя неживую за скобками рассмотрения. Однако из других работ [Беклемишев, 1970] видно, какое важное значение придается местообитанию.

---

\* Здесь и далее в связи с хаотическим использованием термина «биом» (от генетики до биогеографии, от торговли до градостроительства) к привычному экологическому, по сути, понятию приходится добавить гео-, чтобы дистанцироваться от стихийной ярмарки толкований.



Абиотический аспект с очевидностью прослеживается и в классификации биоценологических связей. В первую очередь обращает на себя внимание выделение в особый разряд топических связей, причем в ранге, равном остальным типам связей. Ключевая роль косной и биокосной материи как физико-химической матрицы, наложившей неизгладимый отпечаток на химический состав живых организмов, их физические формы, структуру биоразнообразия, характер его распределения в пространстве и во времени, особенности его функционирования, стала аксиомой. Жизнь не просто вобрала в себя, как губка, многие элементы неживой компоненты, но и преобразовала их в более сложные органические соединения, восприняв многие законы динамики неживой материи (циклические ритмы, закон сохранения веса (массы) веществ и энергии, круговорот веществ и др.) [Вернадский, 1960; Маргалев, 1992; Пономаренко, 2013]. Более того, по закону прямой и обратной связи жизнь щедро снабдила абиотическую матрицу земной поверхности веществами и свойствами, ранее ей не присущими (биокосным веществом, эволюционными потенциалами и др.).

Опираясь на эти фундаментальные положения, биоценологические связи в классификации можно толковать расширительно, дополнив биоценологический контент биогеоценологическим.

В таком ракурсе топические связи биоты обусловлены географическим положением местообитания (биотопа) в системе широтной зональности [Wardle, 2006; Johnston, Sibly, 2020], градиентом континентальности и высотной поясности, принадлежностью к тому или иному материку или тектоническим кратонам, геоморфологической позицией местообитания, его микроклиматом, геохимией почв, механическим составом подстилающих пород [Мордкович, 2005; Seer et al., 2021]. Трофические связи кроме способа питания включают также потребление химических и физических продуктов, усваиваемых параллельно с пищей или отдельно из космоса, воздуха, воды или почвы, и многих элементов таблицы Менделеева, входящих в состав сложных органических соединений живого вещества, без которых его существование невозможно [Вернадский, 1960; Курчева, 1971; Стриганова, 1980; Покаржевский, 1985]. Многие животные употребляют в качестве пищи биокосное вещество почвы (подстилку, гумус, торф, морской и речной ил; косные вещества, используемые для лучшего переваривания пищи, построения скелета, поддержания осмотического давления, солевого баланса). Фабрические связи в расширительном плане подразумевают дополнение архитектуры среды обитания многочисленными деталями ландшафта (кочки, бутаны, норы грызунов, муравейники, термитники, кукольные и другие камеры насекомых, ракообразных, хелицерных). Инженерная деятельность животных вовлекает в биотический круговорот мегатонны косных и биокосных продуктов, создавая совершенно новые для земной поверхности среды жизни: известняки, донные илы, почвы, рифы, пещеры, торфяники. Форические связи, кроме форезии в узком, сугубо биологическом значении, тоже допускают семантическое расширение. Слово «*rhogeo*» переводится с древнегреческого как перемещение каких-либо элементов с помощью

любых внешних сил. К внешним агентам переноса биоты на сотни километров относятся: ураганы, морские течения, речные артерии, дождевые потоки, ветровая и водная эрозия почв и горных подстилающих осадочных пород, пеплепленизация гор, переотложение осадков к подножию гор. На таких агентов переноса рассчитаны разнообразные морфологические, физиологические, поведенческие адаптации животных и растений, обеспечивающие полет, плавание, планирование, парение, рытье, бег, ползание, пассивную миграцию во взвешенном состоянии [Гиляров, 2012].

На уровнях организации, ниже экосистемного, где биодинамика направлена прежде всего на увеличение резерва  $\alpha$ -биоразнообразия, многие виды биоты, различаясь по форме и таксономическому рангу, функционально дублируют друг друга. Экологические связи между ними сводятся к кратковременным взаимодействиям и большей частью случайны. Их замещение в сообществе, как бы эффективно не выглядело физиономически, почти не влияет на экологическую конструкцию экосистемы. Такие виды называют ценофобами. Они сопровождают сукцессию в виде «массовки», включаясь в процесс лишь при необходимости срочной замены какого-либо из штатных агентов сукцессии. Решающую роль в биоэкосистеме играют виды-ценофилы с надежными постоянными экологическими связями, способствующие комплементарности разных контингентов биоты и среды [Жирков, 2010].

Налаживание, упрочнение, совершенствование экологических связей, прежде всего био- и биогеоценологических, являются основой сукцессионного механизма и его «памяти», которая обуславливает более-менее точное воспроизводство нарушенной экосистемы.

С точки зрения многих экологов, сукцессионный механизм заключается в том, что одни виды биоты в процессе своей жизнедеятельности создают условия существования для других видов, их сменяющих [Александрова, 1964; Одум, 1975; Разумовский, 1981; de Deyn et al., 2003; Wallinger et al., 2014; Thompson et al., 2021]. Такая позиция, в качестве одной из базовых, требует пояснения – каким образом виды биоты, сменяющие прежних обитателей определенного местообитания в развивающейся биоэкосистеме, своевременно получают информацию о вакантной обители еще до своего туда вселения, да еще и синхронно с другими потенциальными новопоселенцами, и не какими-нибудь, а с комплементарными, подходящими для образования прочных экологических связей, необходимых биоэкосистеме на очередном этапе совершенствования? Попытки ответить на скользкие вопросы в литературе встречаются не редко, но, как правило, в предположительной форме, чаще инерционно, по аналогии с процессами на более низких, чем экосистемный, уровнях организации жизни. Например, В.В. Жерихин предпринял попытку реанимировать отвергнутую большинством экологов аналогию сукцессионного механизма с онтогенезом. Такое допущение он объяснил глубинным сходством сукцессий и онтогенеза как процессов «детерминированных, эквивифинальных, осуществляемых через неодновременную регенерацию частей в стремлении к более устой-

чивому состоянию» [Жерихин, 2003]. Такие процессы, с точки зрения автора, невозможны без программирующего аппарата. Основные отличия сукцессии от классического онтогенеза, по его мнению, заключаются в том, что биоэкосистема проходит развитие не целиком, как организм, а по частям. Роль устройства, программирующего развитие сукцессии, исполняет, по-видимому, набор реализованных популяциями экологических ниш. Пока он постоянен, структура сообществ биоты и последовательность их замещения воспроизводятся в детерминированном порядке. Изменение среды или сообщества приводит к отклонению от привычной нормы развития [Жерихин, 1995, 2003]. Существование программы совершенствования структуры сообщества и биоэкосистемы и наследование элементов организации не только на организменном, но и других уровнях биологической организации допускали В.И. Вернадский [1960], А.А. Любищев [1982], но оговариваясь, что это принципиально другие механизмы, не охваченные дарвинизмом.

Наличие «программы аутомониторинга», где закодирована система коммуникаций, необходимых на том или ином этапе упорядочения биоэкосистемы, предполагали Г.В. Михайловский [1984] и S. Naylor [1984].

Важную роль в создании сукцессионной программы могли сыграть стандартные маятниковые и циклические смены биоты в приливно-отливной зоне океана. Их можно рассматривать как апробации и тренинг самосборки экосистем под прессом регулярных трендов супернестабильной среды на заре перехода жизни от водного образа жизни к литосферному. Не исключено, что именно там и тогда сформировался эталонный архетип сукцессионного механизма, который в дальнейшем пополнялся новыми деталями по мере развития биосферы [Бек, 1999; Бурковский, 2006; Olejniczak et al., 2021].

Существенную роль в работе сукцессионного механизма играет «изобильное разнообразие», предоставляя в распоряжение сукцессии богатый выбор биоты (на все случаи жизни), среди которой многие виды имеют широкую амплитуду толерантности, перекрывающую диапазон изменчивости конкретного биотопа [May, 1991, 1994; Чернов, 2008]. Информация о том, куда, как, в каком ритме и с какой скоростью должно развиваться сообщество (биоэкосистема), заключена не только в живом веществе, но и во внешней абиотической или биокосной среде, которая самоорганизуется первой среди структур экосистемы, даже раньше, чем биота, допуская существование жизни. Обретение биотой места предопределяет рост числа особей, биомассы и разнообразия видов [Мордкович, 2005; Бурковский, 2006; Seer et al., 2021]. Следующий этап сукцессии – возникновение и закрепление экологических связей между разными видами биоты, их специализированными блоками и новообретенной средой [May, 1991; Kardol et al., 2006; Johnston, Sibly, 2020; Seer et al., 2021]. Далее происходит изменение самой среды, отчасти позитивное, но не без негативных последствий для определенных обитателей, обусловленное текущим положением биоэкосистемы в градиенте «хаос – упорядоченность». Наконец, важное значение в сукцессионном механизме занимают периодические или спонтан-

ные флуктуации среды и качества ресурсов, провоцирующие пертурбации в биоэкосистеме.

Важнейший результат развития биоэкосистемы в ходе сукцессии – достижение структурно-функциональной взаимодополняемости составляющих ее элементов. Показателем высокого уровня организации сообщества или биоэкосистемы служат высокая эффективность эксплуатации доступных ресурсов, обратимость использованных веществ в биотическом круговороте, приближение к замкнутости биогеохимических циклов и устойчивость структуры в постоянно флуктуирующей среде [Чернова, 1977; de Deyn et al., 2003; Бурковский, 2006; Титлянова, Самбуу, 2016].

В подавляющем большинстве местообитаний земной поверхности достижение конечной цели самоорганизации, т. е. климакса, происходит по принципу «движение все – цель ничто». Количество биоэкосистем, достигших климаксового состояния, невелико по сравнению с числом биоэкосистем, которым суждено никогда не достичь климакса в связи с неудачным местоположением, ограниченностью ресурсов жизнеобеспечения и других факторов среды, лимитирующих сукцессию. Сукцессионный механизм предназначен не для создания чего-то принципиально нового, а для оперативной, регламентированной регенерации биоэкосистем, нарушенных спонтанными изменениями среды или биоты, опираясь на исторически унаследованный экологический опыт.

### **1.3. Сукцессии и эволюция**

Еще одна категория биодинамики, которой нередко уподобляют сукцессию, – эволюция. Повод к этому дали еще основоположники сукцессионной теории [Cowels, 1899; Clements, 1916]. Формулируя ее основы, они невольно проводили параллели между сукцессией и эволюцией, видимо, потому, что новые теоретические концепции возникают не на пустом месте, а отталкиваются от уже существующих [Кун, 1975]. В сукцессионной теории многие ключевые термины и понятия заимствованы из онтогенетики, микро- и макроэволюции. Да и само слово сукцессия в изначальном смысле дословно означало вовсе не смену чего-либо чем-либо, а наследование качеств, накопленных на предыдущих этапах развития. Однако по мере «взросления» сукцессионной теории многие термины изменили смысл. Сегодня общим между эволюцией и сукцессией остались разве что большая протяженность во времени той и другой хронопоследовательностей, принцип самоорганизации и векторный в целом характер изменений. В остальном сукцессия и эволюция не просто различаются, а альтернативны друг другу [Мордкович, 2017].

В качестве буфера между эволюцией биологических видов и сукцессией в научном лексиконе прижился термин «эволюция экосистем». Однако его толкование сильно различается у разных авторов. Еще С.С. Шварц [1967], признавая связь между эволюцией организмов и организацией сообществ биологических видов, не считал возможным разобраться с этой проблемой, уповая на будущее. Однако через полвека «воз и ныне там». Сегодня эволюцию биоэко-

систем чаще всего приравнивают к историческому развитию коадаптированных метасообществ [Хански, 2010]. В.В. Жерихин [1995], анализируя историю обсуждаемого термина, отметил, что эволюция сообществ – один из наименее разработанных аспектов современной эволюционной теории. Ю.И. Чернов [1984] убеждал, что связывать понятия эволюционной теории и эволюции сообществ – нет смысла. С.М. Разумовский [1981] утверждал, что у сукцессии нет ни онто- ни филогенеза, в том смысле, какой придается этим терминам и понятиям в биологии. Для обозначения исторического преобразования сообществ В.И. Сукачевым [1954] введен термин «филоценогенез», с оговоркой, что эволюция видов и эволюция организуемых ими сообществ – это принципиально разные вещи. Компромиссная позиция нашла отражение в популярном словаре Н.Ф. Реймерса «Природопользование» [1990]. Там автор, признавая эволюцию биоэкосистем «процессом непрерывного, одновременного и взаимосвязанного изменения видов и их взаимоотношений, внедрения в биоэкосистему новых видов, совокупного воздействия биоценоза на субстрат обитания и обратного влияния его изменения на живую составляющую» [Реймерс, 1990], подчеркивает, что механизмы и стратегии эволюции в дарвиновском понимании (изменчивость, наследственность, естественный отбор и др.) не могут использоваться для объяснения сукцессии биоэкосистем.

С другой стороны, невозможно пренебречь постулатом, что знаменитая триада принципов биодинамики (изменчивость, наследственность, естественный отбор), впервые использованная Ч. Дарвином для объяснения процесса эволюции, не является «фирменным знаком» только популяционно-видового уровня организации живого, а имеет гносеологический статус универсального ранга и может быть применена на других уровнях. При этом, безусловно, необходимо помнить, что движущие силы, механизмы, порядок самоорганизации биоты на разных уровнях ее организации принципиально различаются.

На экосистемном уровне организации потенциал изменчивости определяется балансом видового богатства и количества особей в сообществе биоты. Маневрируя соотношением видового разнообразия и запаса индивидуумов, сообщество теряет и инкорпорирует в состав определенные биологические виды, подбирая их необходимую комбинацию, потенциал и порядок замещения экологических связей в экосистеме по ходу ее самоорганизации.

Изменчивость сообщества по ходу его самоорганизации регулируется репродукционным потенциалом видов биоты, соотношением числа видов и особей, а также отношением числа видов к числу потерянных из состава населения.

Наследование – это доля видов, их особей и биомасса, оставшихся в последующем по ходу сукцессии сообщества от предыдущего, это качество обозначено уже в дефиниции сукцессии и переводится с латыни как последовательность, преемственность, наследие. Благодаря ему сукцессия обретает свойства интеркалярного, неразрывно сцепленного, целостного механизма.

Естественный отбор наиболее приспособленных форм жизни на экосистемном уровне предусматривает предпочтение и доминирование в структуре

сообществ видов биоты с биотической стратегией, наиболее перспективной для каждого этапа сукцессии.

Попытки уподобить эволюцию экосистем с эволюцией биологических видов встречаются нередко. Различия понятий «эволюция биоэкосистем» и «сукцессия» можно свести к нескольким ключевым постулатам. Во-первых, эволюция включает процессы самоорганизации всех уровней организации живого, каждый со своими механизмами и стратегиями развития. Сукцессия же происходит исключительно на биоэкосистемном уровне организации биосферы. Во-вторых, эволюция на всех уровнях, в том числе биоэкосистемном, – процесс революционный, направленный на появление и закрепление в экосистеме новаций, прежде неведомых (новых видов, новых экологических связей, новых функций, новых принципов организации), что ведет к частичному или полному отрицанию прежней биосистемы. Сукцессия, наоборот, стремится уже на ранних этапах к наследованию и воспроизводству однажды созданного, а на терминальных этапах – к климаксу, т. е. консервации стандартных параметров, стереотипных для определенного геобиома. В-третьих, эволюция на всех уровнях организации жизни – это процесс беспредельного изменения в непредсказуемом направлении. В сукцессии задействован ограниченный, давно подобранный контингент коадаптивных видов биоты с заранее известными функциональными ролями, детерминированными для экосистем данного типа. В-четвертых, в процессе эволюции обязательно проявляется эффект неожиданности, творчества. Цель сукцессии прямо противоположна – не творчество, а эффективное и быстрое подавление микроэволюционных потенций биоты уже на ранних стадиях тренда, а на терминальных – реставрация по возможности всех прежних элементов структуры и манипуляция только традиционными блоками биоразнообразия. В-пятых, эволюция, в том числе биоэкосистем, – процесс неповторимый дважды. Сукцессия любого типа может в одном и том же или разных местообитаниях воспроизводиться неоднократно и стереотипно. В-шестых, главное в сукцессии – вовсе не переход сообщества (биоэкосистемы) в меняющейся среде в качественно иное состояние (что часто педалируется биологами), а сохранение в геобиоме однажды достигнутого и передача его во времени и пространстве в неизменном состоянии путем создания условий для доминирования не революционных, а консервативных элементов структуры.

Главный императив сукцессии – в стремлении к лучшему, не утратить то хорошее, что накоплено в качестве экологического опыта наперекор эволюции, непредсказуемой, чреватой сюрпризами, в том числе негативными. Сукцессией с ее детерминированной программой совершенствования экосистем можно, в отличие от эволюции, управлять при хозяйственной эксплуатации природы.

## Глава 2

### СУКЦЕССИЯ – ХРОНОХОРОЛОГИЧЕСКОЕ ЯВЛЕНИЕ

#### Abstract

Recently the so-called “orthodox chronists” have been setting the tone of succession studies. They consider as succession only a multiyear trend of bioecosystem changes within a specific, supposedly invariable habitat. But a bioecosystem is not a fortress, separated by unsurmountable borders from other bioecosystems. Because of this, the methodology of chrono-chorological analogues has been popular since the time of succession theory founders till nowadays. The core idea of the method is to study not just one bioecosystem, subjectively chosen, but a broad range of inter-related bioecosystems of different ages and similarity to the climatic bioecosystem. Paleo-ecological analogy of bioecosystems’ history is an indispensable prerequisite requirement.

At first substituting time with space may produce an impression of the excessively extravagant methodology. However, it is fundamentally deep-rooted in philosophy, relativity, biospherology and mathematical simulation, as these sciences have as their axiom the idea that time and space are not independent categories and can turn from one to another, being essentially inseparable whole. Time flows non-stop, without any perceptible grades, intervals, limits and vectors. Time is evasive and intangible, and living beings perceive it as an objective reality via spatial forms and processes. The need to analyze successions of bioecosystems against an ordered matrix of habitats is an indispensable condition in using the chrono-chorological analogy approach. Neglecting this requirement was the major drawback of the ecology in the previous century. Geo- and topographic properties of the Earth surface bear key significance in the arrangement of space and time that it captured. The sequences of the habitats, linked along a mesorelief profile, are the most important. Such sequences are called catenas. More than 90 % of land area are occupied by slopes with inclines of  $10^\circ$  and dozens or hundreds of meters in height drop. Surface air and heat as well as surface, inter-soil and ground waters, bearing dissolved and soluble solids, actively flow along the slopes. As a result, any catena on Earth represents an a priori self-organized matrix with a standard set and interposition of differently aged habitats: an upland position (PL) at the flat or subtly convoluted watershed; eluvial position (EL) at the topmost slope position, transit position (TR) at the midslope, accumulative position (AK) at the footslope, and super-aqual (SA) position at the margin between land and water body. All catenary positions receive the same amount of atmospheric precipitation, common for the respective geobiome. At the PL position atmospheric precipitation is the sole source of water, which does not flow downslope. However, most of the atmospheric precipitation is lost from the EL position due to the sharp incline and resulting lateral water flow. As for the TR position, alongside with atmospheric precipitation it gets additional water from the EL position and from the groundwater, which level reaches there to the lowest part

of a soil profile. At the AK position atmospheric precipitation is supplemented with the water flow from the geomorphologically higher catenary positions, as well as from the groundwater, reaching even to the soil surface. The SA position is constantly excessively moist and from time to time overflowed. Due to such arrangement, from the top to the foot there is a gradient of increasing soil and surface air moisture, salts' content and decreasing heat, the instability of environmental conditions increasing. Such gradient nature of environmental conditions does not prevent habitat differentiation according to their integrated properties, but does not exclude direct and indirect links between bioecosystems along the entire catena.

Along a catena, biological species and their communities spread in accordance with its habitats' matrix. Biotic communities, as well as habitats, having singular character at different parts of a geomorphological profile, can almost freely exchange their constituent elements due to biota migration along the gradient. As a result, each catenary position is characterized by specific succession with its specific vector, rhythm, rate and agents. Rapid substitution of a water ecosystem by an amphibious one regularly occurs at the SA position. In the AK habitat succession takes longer time, and its pendulum character switches to a vector one. Yet at the TR position succession takes dozens and hundreds of years, following a pattern of cascading stages. The massive outflow of water with lateral discharge, moderate in humid and extraordinary in arid geobiomes, determine the character of succession at the EL position. Because of this, the habitats at EL positions serve as an entry of species from the more southern latitudes, i.e. from biota with arid ecological standards. At the PL position with its ordered environmental conditions, as compared with those at other catenary positions, succession stagnates, displaying just seasonal fluctuations of some of its bioecosystem's components. However, anthropogenic disturbance may resume succession.

Each biotopic succession at a catena in its near or far away past goes through the states, characteristic for certain stages of self-organization. Certain gleyic features as well as those of salinization provide evidence about this in currently steppe chernozems, living reed roots found in the currently mesophytic meadow phytocenoses. Along a catena from down to top, each subsequent bioecosystem has higher age and more advanced towards mature climax state, than the bioecosystems, preceding it at the geomorphological profile.

Summarily successions at all catenary positions form an intercalating meta-succession, combining space and time, elements of the past with the present, complementarity with differentiation of the self-organization stages.

## **2.1. Неразрывное единство времени и пространства**

Одна из главных проблем изучения сукцессий – их значительная протяженность во времени. Большинство сукцессионных трендов растянуто на годы, десятилетия, столетия и даже тысячелетия, что требует от исследователей недостижимого долголетия, бесконечного терпения и понимания, что, начав изучать сукцессию, так и не увидишь ее конец. Выходом из затруднения служит



широко практикуемый методологический прием – замена времени пространством. Такая, казалось бы, экстравагантная процедура вполне оправдана, прежде всего с гносеологических позиций. Достаточно вспомнить базовые принципы гносеологии. И. Кант [1964] воспринимал природу как реальность в пространстве и во времени. В.И. Вернадский [1960, 1975] был еще более радикален, сформулировав принцип неразделимости пространства и времени. Современная физика утверждает, что пространство и время образуют единый континуум, тесно связанный с веществом. Пространство – форма существования тел, а время – их состояний. Согласно общей теории относительности, пространство и время представляют собой не самостоятельные реальности, а находятся в тесной взаимосвязи, переходя из одного в другое. Изменение хронологических и пространственных категорий и величин происходит согласованно. Время течет безостановочно, равномерно, без ощутимых градаций, интервалов, границ, вектора, поэтому – неуловимо и невыразимо. Пространство, наоборот, отличается выразительностью, дифференциацией форм и определенным порядком их взаиморасположения, т. е. структурой. Невыразительность времени компенсируется его запечатленностью в пространстве [Философский энциклопедический словарь, 1983]. О том, что время имеет градации, ритм, вектор, мы судим только по характерному следу, который оставили те или иные отрезки времени в пространстве. Пространство, по сути, оказывается свойством времени, которое переходит в фиксированное состояние, ощущаемое биотой (в том числе человеком), как объективная реальность. Таким образом, восприятие времени через категории пространства имеет солидные методологические основания. Тем не менее метод пространственно-временных аналогов должен быть максимально упорядочен в структурно-функциональном отношении.

В экологической практике метод пространственно-временных аналогов заключается в том, что вместо многолетней последовательности состояния экосистемы в одном и том же местообитании изучается серия экосистем в градиенте местообитаний, находящихся на разных этапах аналогичных сукцессионных трендов, типичных для данного региона. При этом обязательно привлекаются аргументы, подтверждающие, что все участки пространственного градиента имеют одинаковую или похожую историю своих абиотических и биотических компонентов, отличаясь друг от друга только возрастом, набором этапов и степенью завершенности сукцессии, оставивших характерные следы в морфологии почвенного профиля или структуре сообщества биоты.

Такой подход был характерен для основоположников сукцессионной теории при изучении серий растительности на прибрежных песчаных дюнах [Cowles, 1899], болотах, усыхающих озерах, гидрических сериях фитоценозов, последовательно удаленных от уреза воды, но обязательно прошедших в своем развитии гидроморфный и полугидроморфный этапы [Clements, Schelford, 1939], а также на моренных субстратах после последовательного отступления ледника [Cooper, 1923; Crocker, Major, 1955], на заброшенных пахотных полях, по-

следовательно возвращающихся этап за этапом в нативное дохозяйственное состояние [Billings, 1938]. Соответствующие представления лежат в основе классических постулатов, изложенных в базовых сводках по общей экологии [Одум, 1975; Риклефс, 1979; Rose, Mueller, 2006; Keddy, 2007]. Метод пространственно-временных аналогов и сегодня имеет много приверженцев, к числу которых принадлежит и автор этой монографии [Структура ... , 1974, 1976; Мордкович и др., 1985; Мордкович, 2017; Johnston, Sibly, 2020].

Претензии к обозначенному методу существовали с первых шагов его применения, но особенно обострились в последнее время [Johnson, Miyanishi, 2008]. Наиболее резкие возражения вызывает ключевое допущение, что все участки хорологической последовательности действительно представляют собой этапы одной и той же сукцессионной серии. Этот постулат в ряде случаев не выдерживает проверки другими методами, тоже не безукоризненными: многолетними исследованиями на одних и тех же участках, стратиграфией, палинологией, реконструкцией древостоев и др. Сравнение хорологических последовательностей сообществ, выстроенных в работах классиков с хронопоследовательностями, выявленными через 100 лет в тех же регионах на тех же участках разными методами, показало их несовпадение. Из этого сделаны жесткие выводы о необходимости дополнительного обоснования метода пространственно-временных аналогов, его обязательной проверки другими методами и даже неправомерности его использования для объяснения сукцессий [Johnson, Miyanishi, 2008]. Кроме того, критики хронохорологического подхода акцентируют внимание на смещении фокуса интересов в экологии, в том числе при исследовании сукцессий, с типологических аспектов (выделение и классификация объектов) на изучение процессов, обеспечивающих взаимодействие компонентов и элементов экосистем между собой и со средой обитания [de Deyn et al., 2003; Kardol et al., 2006; Wardle, 2006; wan der Putten et al., 2010; Zhao et al., 2014; Johnston, Sibly, 2020]. Также важны аспекты миграции биоты из одной группировки в другую.

Главное внимание в сукцессионных исследованиях, с точки зрения чистых «хронистов», должно быть сосредоточено на познании механизмов, обуславливающих наблюдаемые типы экосистем, а не на попытках подогнать эти типы под гипотетическую или идеализируемую «общую картину сукцессии» [Roosen, Westhoff, 1985; Hotchkiss et al., 2000; Olejniczak et al., 2021, Thompson et al., 2021]. Венцом жесткой критики выглядит призыв категорически запретить использовать примеры сукцессий, полученные методом пространственно-временных аналогов, в учебниках и лекциях по экологии [Johnson, Miyanishi, 2008].

С критиками метода хронохорологических аналогов можно согласиться с большими оговорками. Совпадение закономерностей, полученных несколькими методами, безусловно, увеличивает доверие к полученным результатам. Однако, если они не совпадают, это, согласно формальной логике, отнюдь не гарантирует преимущества какой-либо из гипотез. Во втором случае остается наращивать число способов получения результатов, пока они не совпадут, а не

ликовать по поводу несовпадений через 100 лет, забыв, что в одну и ту же наземную экосистему, как в реку, нельзя войти дважды. Еще один, казалось бы, неотразимый аргумент – обязательное проведение долговременных сукцессионных исследований, непременно в одном и том же местообитании от начала сукцессии до конца, тоже не может считаться безукоризненным. Если принять во внимание, что сукцессии на разных участках одного и того же региона происходят стохастически, то с учетом необъятного «ассортимента» местообитаний в биосфере для изучения всех вариантов пришлось бы тотально привлечь все население Земли под лозунгом – «каждому по сукцессии»!

Полученный в этом случае хаос результатов, уникальных, но, увы не повторяемых в принципе, не укладывается ни в одну из известных систем представлений и не может образовать новую систему, так как бессистемен в своей основе. Поэтому метод пространственно-временных аналогов рано списывать со счетов, хотя в дополнительных обоснованиях он, безусловно, нуждается.

Р. Маргалеф [1992] анонсировал, в качестве одного из главных принципов экологии, потребность рассматривать живые организмы и их совокупности как элементы взаимодействия со свободно организованной матрицей внешней среды. Ее существование предопределено структурой и скульптурой земной поверхности, сформированной совместным влиянием космических и планетарных факторов независимо и задолго до появления жизни (округлой формой, вращением планеты вокруг Солнца и своей оси, площадью и конфигурацией материков и океанов, макро- и мезорельефом местности). Наличие матрицы гарантирует определенный долговременный порядок, противостоящий возможному хаосу [Мордкович, 2005].

С точки зрения И. Хански, крупным недостатком экологии сообществ в 70-е годы прошлого века, если оценивать ее с современных позиций, был недоучет значимости пространственной системы местообитаний не только в хронологическом, но и в хорологическом аспекте. В 90-е годы количество статей, где упоминается термин «местообитание», наконец-то сравнялось с количеством упоминаний термина «экологическая ниша». Новые направления исследований призваны отдать «местообитаниям» должное наравне с биотой [Хански, 2010]. В XXI в. набор, структура и конфигурация местообитаний признаны важнейшими факторами, лимитирующими размножение, расселение, динамику и перекombинации биоты. Местообитания различаются набором, запасом и качеством ресурсов жизнеобеспечения, размерами, объемом среды обитания, конструктивными особенностями, образуя в биосфере сложную иерархическую систему, сложившуюся в значительной мере еще до возникновения жизни на Земле. Сегодня они усовершенствованы биотой, но по-прежнему предопределяют образование совокупностей биоты разного уровня сложности – от сообществ и метасообществ до геобиомов [Мордкович, 2005; Хански, 2010; Johnston, Sibly, 2020; Meloni et al., 2020; Seer et al., 2021].

Попытки выстроить экологическую модель географической среды (ту самую матрицу местообитаний) предпринимались неоднократно. К наиболее

фундаментальным разработкам относятся: учение о географических зонах В.В. Докучаева [1948], Л.С. Берга [1952], Периодический закон географической зональности А.А. Григорьева и М.И. Будыко [1956], климатическая матрица земной поверхности как изложница почвенного покрова [Волобуев, 1963], климатоландшафтные системы местообитаний Уиттеккера [1980], Холдриджа (по: [Риклефс, 1979; Fountein-Jones et al., 2015; Johnston, Sibly, 2020]). Эти разработки убеждают, что действие большинства экологических факторов в биосфере носит не хаотический, а организованный, градиентный характер, определяемый взаимодействием пространства и времени [Хански, 2010; Johnston, Sibly, 2020]. Наиболее популярны у экологов четыре типа градиентов среды. Во-первых, широтно-зональные (правильнее – инсоляционно-экваториально-полюсные) глобального масштаба, существующие благодаря различиям доз и состава инсоляции, поступающей на различные широты нашей планеты. В результате формируется определенная последовательность широтных зон и соответствующих им геобиомов, т. е. экосистем самого крупного ранга, не считая биосферы [van der Putten et al., 2010]. Широко востребованы экологами высотно-поясные градиенты условий обитания в горных областях, предопределяющие существование специфических горных геобиомов с закономерным замещением экологических условий от основания гор к их вершинам. Эти ряды, отчасти, напоминают широтно-зональные, но далеко не идентичны им. Набирает популярность сравнение экологических параметров биоразнообразия вдоль веера радиусов от центров континентов к их океаническим окраинам со стабильно влажным климатом. Вдоль всех отмеченных градиентов, не формально по долготам, а закономерно, меняются параметры биоразнообразия и выделяются последовательные ряды геобиомных провинций (концентрическая материково-океаническая зональность). Внутри широтных зон чрезвычайно важное значение в построении и восприятии экологической матрицы местообитаний имеют топокатены – цепочки местообитаний по профилю мезорельефа [Глазовская, 1964; Мордкович и др., 1985].

## **2.2. Катенно-зональная матрица местообитаний, предопределяющая дифференциацию, пространственно-временной порядок и вектор самоорганизации биоэкосистем**

Для формирования экологической матрицы внешней среды и ее структуры решающее значение имеет неоднородность мезорельефа. На равнинах, занимающих 2/3 земной суши, 90 % площади составляют склоны, в том числе 60 % с уклоном поверхности не более 10° [Демек, 1977]. Этого достаточно для местного перераспределения вдоль склонов потоков почвенного воздуха, а с ним тепла, атмосферных осадков и грунтовых вод, вместе с растворенными в них химическими соединениями, которые отлагаются в почве в виде особых горизонтов со специальными условиями жизни для биоты. В результате формируется катена местообитаний (по латыни – цепь), пространственно сопряженных в градиентную последовательность вдоль геоморфологического профиля,

который градуирован естественным образом по отдельным экологическим факторам (влажность, температура, засоление и др.) и эмерджентным совокупностям условий внешней среды.

Все звенья катены местообитаний, от верхних до нижних, получают одинаковую зональную норму тепла и атмосферных осадков. Кроме того, каждое местообитание катены заимствует или отдает часть воды, тепла, минеральных веществ в соседние местообитания с поверхностным, почвенным, боковым или грунтовым стоком [Структура..., 1974, 1976].

Благодаря особенностям мезорельефа катена местообитаний априори дифференцирована на стандартные позиции. Самая верхняя часть катены, приуроченная к плоскому или слабоогнутому водоразделу, получает только стандартную для региона норму осадков и тепла, типичную для соответствующей широтной зоны. Небольшая часть воды и тепла теряется с испарением, но ничего – со стоком, из-за отсутствия уклона. Эта позиция катены получила название «плакор» и наиболее адекватно отражает зональные особенности территории [Мордкович, 2017]. Плакоры хорошо выражены на Русской равнине, хуже – на Западно-Сибирской.

Перепад от плоского плакора к склону именуется элювиальной позицией. Она, как и все остальные позиции катены, получает зональную норму тепла и воды, но теряет большую их часть со стоком, выделяясь самой низкой на топокатене влажностью почв, особенно в аридных широтных зонах с ярко выраженным дефицитом влажности [Мордкович и др., 1985].

Ниже элювиальной, в средней части склона, располагается одна или серия транзитных позиций. Они, кроме стандартной для региона нормы осадков, получают дополнительное увлажнение за счет стока воды из вышерасположенной элювиальной позиции. Однако из-за уклона и срединного положения в цепочке местообитаний транзитные позиции одновременно теряют со стоком примерно столько же воды, сколько получают из элювиальной позиции. Тем не менее транзитная позиция отличается значительной увлажненностью почв, благодаря капиллярному подтягиванию от грунтовых вод в периоды наибольшего подъема их зеркала.

Грунтовая вода сильно минерализованна в аридных и семиаридных широтах, с капиллярным подтягиванием обогащает почвы солями (хлоридное, сульфатное или содовое засоление) с образованием солонцов и даже солончаков на границе с аккумулятивной позицией, расположенной ниже транзитной. Здесь задерживается вода, стекающая с верхних частей катены. Сюда же в большом количестве поступают грунтовые воды. Чуть ниже, на аккумулятивной позиции, грунтовые воды достигают поверхности почвы, периодически заливая ее полностью. Это самая влажная часть катены с активно развитыми в почве процессами торфообразования и оглеения с анаэробным в значительную часть сезона режимом.

При наличии постоянного водоема на границе водной и сухопутной сред формируется супераквальная позиция с амбивалентными экологическими ус-

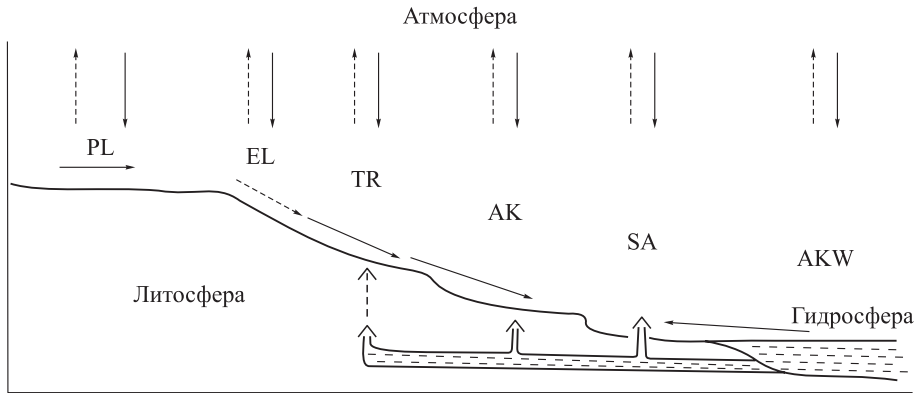


Рис. 1. Схема стандартной катены местообитаний.

Позиции топокаты: АКW – аккумулятивная, SA – супераккумулятивная, АК – аккумулятивная, TR – транзитная, EL – элювиальная, PL – плакорная. Стрелки: —> – поступление влаги, - - -> – испарение влаги, ==> – поступление влаги с грунтовыми водами

ловиями [Глазовская, 1964; Мордкович и др., 1985]. Наконец, выделяется зеро-позиция в том случае, если имеется озеро в нижней части катены, которое пересыхает полностью, надолго обнажая дно (рис. 1).

Охарактеризованная последовательность местообитаний, различающихся гидрологически, геохимически, микроклиматически, создает разные возможности для жизнедеятельности организмов на протяжении катены от сотен метров до нескольких километров. Поскольку условия жизни на катене меняются постепенно и последовательно, то разные представители биоты, каждый со своим набором адаптаций, имеют возможность выбора жилплощади, меняя ее на соседнюю при необходимости [Мордкович и др., 1985].

Катену нередко путают с трансектой местообитаний, допуская грубую ошибку. Трансекта – это маршрут произвольной протяженности, градуированный исследователями применительно к конкретным субъективным запросам. Катена же имеет четко обозначенные начало и конец, стандартный набор позиций, определенный порядок изменения среды, продиктованный геоморфологией, гидрологическими и климатическими особенностями конкретного региона.

Катены – универсальная и всюдная форма организации равнинного пространства, а при определенных оговорках – и в горах.

Дифференциация топокаты на стандартные позиции исключает хаос в размещении местообитаний и приуроченных к ним биоэкосистем, противопоставляя беспорядку универсальную градуированную линейку, с помощью которой можно корректно сравнивать экосистемы разных природных зон и регионов, несмотря на различия климатов, почв и состава биоты.

Специфика местообитаний каждой катенной позиции предопределяет особенности экзогенных составляющих сукцессий, приуроченных к этим позициям. Благодаря детерминированной структуре катенной матрицы, сукцессии на каждой ее позиции отличаются качеством состояний, их набором, порядком

замещения, интенсивностью, скоростью, продвинутостью процессов и конечным результатом. В итоге на катене складывается не произвольный, а строго детерминированный набор экосистем, адекватно числу катенных позиций и заданных ими экологических условий. Каждая из образовавшихся биоэкосистем, какого бы уровня саморазвития она не достигла, так и не обретает полной независимости, оставаясь лишь звеном общей метакатены, находящейся в состоянии динамического равновесия, благодаря непрерывному, регулярному или хотя бы спорадическому обмену косным и живым веществом в рамках единой универсальной матрицы местообитаний.

### **2.3. Гетерохронность местообитаний и биоэкосистем катены, ее хронологический потенциал**

Своеобразие местообитаний разных позиций катенного профиля и приуроченных к ним биоэкосистем, наряду с дифференциацией пространства, предопределено еще и различиями истории их формирования, а также продолжительностью эрозионно-геоморфологических трендов. Эта гетерохронность наложила неизгладимый отпечаток не только на экзогенную, но и на автогенную составляющую происходящих там сукцессий.

Рассмотрим и проанализируем эти процессы на примере катены «Карачи», всесторонне изученной многочисленным коллективом специалистов: климатологов, почвоведов, геохимиков, гидрологов, ботаников, зоологов под общим руководством Н.И. Базилевич в рамках Международной биологической программы (МБП), в которой автору посчастливилось участвовать.

Барабинская низменность (Бараба), расположенная южнее границы последнего покровного оледенения (54–57° с.ш.), представляла собой арену бурной деятельности приледниковых вод, а также подпруженных ледником рек, текущих с юга. В послеледниковое время происходили медленный сток вод в соответствии с общим наклоном местности с северо-востока на юго-запад и прогрессирующее обсыхание территории [Структура..., 1974]. В наследство от предшествующих этапов истории Барабе достались: остаточное переувлажнение, способствующее заболоченности 20–30 % территории, избыточное засоление, преимущественно содовое, слабая дренированность территории, соленность пород, подстилающих почвы. Эти факторы и последующая аридизация климата обусловили дальнейшее осушение и засоление территории, продолжающееся и поныне. Отмеченные долговременные тренды часто, но ненадолго прерывались под влиянием резких колебаний климата, но неизбежно возвращались в традиционный для лесостепи режим.

Результатом водно-эрозионной деятельности, поначалу интенсивной, являются особенности геоморфологии Барабы. Ее определяют такие формы мезорельефа, как увалы (по-местному, гривы) длиной от 10 до 50 км, шириной от 3 до 19 км, относительной высотой 10–12 м, и корытообразные лощины между гривами шириной от 3 до 10 км, представляющие собой русла старинных рек, а ныне цепочек озер и болот. Не менее характерным элементом мезорельефа Ба-

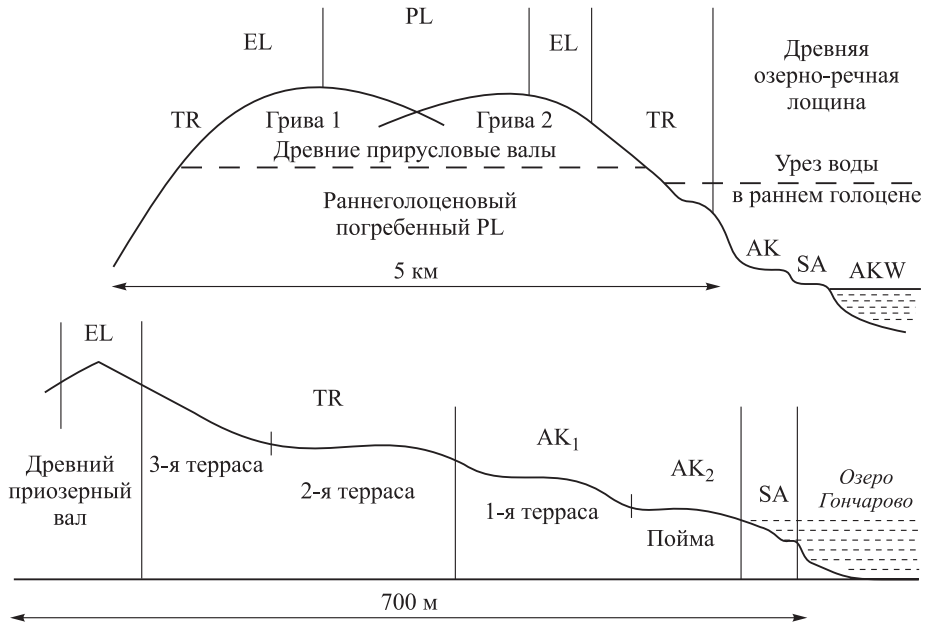


Рис. 2. Схема трансформации рельефа и дифференциации местообитаний топокатыны «Карачи» в Барабинской лесостепи Западной Сибири [Структура..., 1974].

Позиции топокатыны: PL – плакор, EL – элювиальная, TR – транзитная, АК – аккумулятивная, SA – супераккумулятивная, АКВ – аккумулятивная

рабы служат блюдцеобразные западины глубиной 2–5 м, обусловленные суффозией почв (рис. 2).

Гривы сформированы в раннем голоцене (10–12 тыс. лет назад) прирусловыми валами кластического материала, главным образом песка, отложенными мощными речными водотоками в фазу максимального обводнения Барабы и активного сброса вод. Затем произошло небольшое заглубление Барабинской депрессии в результате тектонических подвижек, что тормозит водный сток вплоть до нашего времени. При наличии двух параллельных, близко расположенных водотоков их прирусловые валы постепенно смыкались, полностью покрывая более древние невысокие водоразделы, образуя новые, приподнятые на 10–12 м над местным базисом эрозии, разделяющие лощины. Проточное обводнение, корытообразная форма древних долин, значительная крутизна их бортов и легкий механический состав грунтов, слагающих древние прирусловые валы, с самого начала обеспечили хороший дренаж почв на макушках грив, ограничивая их засоление. Последующее резкое снижение базиса эрозии в ходе общего тренда осушения обусловило смену лугового режима на макушках грив лугово-степным. Во влажные циклы лет, тоже нередкие в условиях резко-континентального климата, даже полностью пересохшие озера и болота Барабы вновь переполняются водой, которая возрождает к жизни высохшие было реки. Они вяло текут, упираясь в гривы, откладывая у их подножия при-



озерные валы высотой 5–7 м, сложенные песчаными породами. Возраст этих отложений и сформировавшихся на них местообитаний по сравнению с гривами на порядок величин меньше. Во влажные циклы лет в почвах, сформировавшихся на приозерных валах, активизируются процессы гумусонакопления и осолонцевания, формируя средние и глубокие солонцы. В сухие циклы лет в этих почвах усиливаются процессы минерализации гумуса и засоления. Склоны грив и приозерных валов геоморфологически, геохимически, микроклиматически оформились значительно ближе к нашему времени (около 1 тыс. лет назад) и продолжают формироваться доныне, образуя TR-позиции катен (см. рис. 2). Последние 150–200 лет на TR-позициях формировались полугидроморфные ландшафты, сильно зависимые от водного стока и близко залегающих минерализованных грунтовых вод.

Первые террасы современных озер, где располагаются современные АК-позиции катен, имеют возраст лишь несколько десятков лет, часто заливаются водами озера, заболочены, регулярно омолаживаясь при весенних разливах, половодьях. В поймах рек на SA-позициях формируются пойменно-болотные почвы [Структура..., 1974].

Таким образом, тренд почвообразования в Барабе сводится к постепенной утрате почвами признаков гидроморфизма, переходу их из болотного ряда в лугово-болотный, затем луговой и лугово-степной. Общий тренд осложнен процессами осолонцевания, осолодения и засоления. Преимущественно содовый химизм природных вод и почвенных растворов обуславливает осолонцевание почв, а при определенном сочетании водного и солевого режимов – их осолодение или засоление. На аккумулятивных позициях катен, даже в глубине болотных массивов, но особенно интенсивно по их периферии, в условиях пульсирующего водно-солевого режима застаиваются весной снеготалые воды. Летом они пополняются капиллярными растворами, восходящими от близких грунтовых вод, что приводит к формированию торфянисто-болотных почв с заметным количеством легкорастворимых солей. Они обуславливают осолонцевание торфяного и минеральных горизонтов болотных почв, создавая весной предпосылки их осолодения в результате сквозного промачивания и выноса продуктов выщелачивания [Структура..., 1976].

На границе АК- и TR-позиций почвы при последовательно растущей минерализации грунтовых вод и уменьшения промывного действия поверхностных вод трансформируются сначала в лугово-болотные, затем в луговые осолодевшие солончаково-солонцеватые, а позднее в корковые солонцы, а при условии полной бессточности – в луговые солончаки.

На транзитных позициях дренированность рельефа, при наличии даже небольшого уклона, способствует преобразованию корковых солонцов в черноземно-луговые солонцевато-солончаковые почвы. Они имеют в профиле отчетливые следы реликтового осолодения, маскируемого гумусонакоплением. Дальнейшее заглубление грунтовых вод превращает такие почвы в лугово-черноземные солонцеватые, а луговые корковые солонцы – в лугово-степные сред-

ние и глубокостолбчатые, в случае отрыва верхней части профиля лугово-степных солонцов от капиллярной каймы грунтовых вод (EL-позиция). На плакорах высоких грив формируются обыкновенные черноземы остаточно-солонцеватые и осолоделые. В глубоких частях их вертикального профиля наблюдаются слабые следы оглеения – свидетельство прохождения этими почвами полугидроморфной стадии генезиса во флювиальные эпохи истории Барабы [Структура..., 1974].

Таким образом, катена местообитаний представляет собой гетерохронное образование, составленное в интеркалярный ряд разновозрастными почвами и биоэкосистемами. Самоорганизацию этой конструкции следует считать метасукцессией, дающей представление не только о временной биодинамике, но и об истории ее становления (см. рис. 2). Порядок исторической смены почв и сообществ биоты в них соответствует порядку их расположения снизу вверх по склону.

Импульсивные, стремительные сукцессии на SA-позиции катены являются адекватной реакцией биоты на ультраконтрастную смену условий внешней среды в пойме оз. Гончарово с анаэробных в период паводка в аэробные при усыхании водоема. Здесь ежегодно и не раз за безморозный период возникает осушная зона по климатическим и гидрологическим причинам. Жесточайший стресс вынуждает амфибионтную биоту трансформировать состав видов и структуру сообществ адекватно импульсивному режиму среды обитания. При спаде паводка в осушной зоне оседает на поверхности минерального горизонта почвы своеобразный субстрат, образовавшийся еще в озере, из мумифицированных остатков водной и земноводной растительности. Эта субстанция получила народное название «няша», которое прижилось даже в научной литературе [Структура..., 1974; Бурковский, 2006]. Няша, оказавшись в аэробных условиях, быстро разлагается, обогащая минеральные слои озерных отложений легкоусвояемыми фракциями органического вещества, способствуя образованию примитивной пойменно-болотной почвы с начальными формами торфонакопления, формируя сообщество тростниково-осокового болота с местным народным названием – займище.

Происходящие в осушной зоне скоропостижные изменения биоэкосистем отличаются сумбурной периодикой, зависящей от любого каприза природы, но хронопоследовательность в целом соответствует понятию «сукцессия».

Современные олиголетние сукцессии продолжительностью 5–20 лет происходят на аккумулятивной позиции катены (1-я надпойменная приозерная терраса (см. рис. 2)) под диктовку устойчивого регионального тренда усыхания Барабы.

В условиях слабых, кратковременных, но регулярных подтоплений в почвах преобладают процессы гидроморфизма, особенно – торфонакопление и оглеение. В растительном покрове тростник уступает место осокам и вейнику, а при усилении засоления – светлухе. Исходной стадией характеризуемой сукцессии служит осоково-светлухово-вейниковое болото на торфяно-болотной

осолоделой солончаковой почве. При усилении процесса осолодения в почве происходит трансформация торфяно-болотной почвы в торфянисто-болотную и преобразование осоково-светлухово-вейниковых болот в светлуховые.

По мере дальнейшего сокращения акватории озера и обсыхания первой надпойменной террасы начинается деградация болота, сопровождающаяся минерализацией торфа, активизацией осолонцевания, осолодения и засоления, внедрение в фитоценоз луговых форм, тогда как болотные виды растений, если сохраняются, то в угнетенном состоянии. Травостой со значительным участием мезофитного разнотравья превращается из болота во влажный луг с редкой порослью карликовой ивы. Охарактеризованная сукцессия на аккумуляторной позиции катены «Карачи» в целом направлена к превращению болота во влажный луг со склонностью к обратимости биоэкосистемы ради соответствия резким, спонтанным колебаниям гидрологического и микроклиматического режимов аккумулятивных местообитаний. Во влажные циклы лет растительные сообщества отбрасываются назад на стадию болот, в сухие – прогрессируют во влажные солонцевато-солончаковые луга. По сумме превращений сукцессию, происходящую на аккумулятивной позиции, можно номинировать как болотную, совмещающую в себе свойства современных и уже далеких лет позднего голоцена.

Вековая (200–250 лет) сукцессия представлена на транзитной позиции катены местообитаний (вторая надпойменная терраса (см. рис. 2)). Началом трансформации здесь можно считать умеренно-влажный солончаковый луг на луговой осолоделой солонцевато-солончаковой почве. Кардинальной особенностью этой экосистемы является отрыв почвы от зеркала грунтовых вод, сохраняющийся на протяжении большей части безморозного периода. В этой почве вынос солей из почвы и количество грунтовых вод по сравнению с почвами болотной серии резко уменьшаются, а вход их в почву с восходящими пленочно-капиллярными растворами продолжает оставаться значительным. Под влиянием прогрессирующего засоления и резкого уменьшения увлажнения в почве в сухие годы активизируются процессы осолодения.

В случае усиления интенсивности и продолжительности процесса осолодения в почве во влажные циклы лет и неизбежных суффозионных просадок происходит накопление снеготалых вод и сброс солей в грунтовые воды. Усиленная весенняя промывка профиля луговой осолоделой почвы способствует выносу несолевых минеральных компонентов из почвы, благодаря чему процесс осолодения резко активизируется. В просадках создаются условия для поселения древесно-кустарниковой растительности. Со временем в таких западинах формируется влажный осиново-березовый колок с *Betula pubescens*, *Populus tremula* и вейником на дерновых солодах.

На следующем этапе самоорганизации биоэкосистемы на транзитной позиции катены решающую роль в растительном покрове играют мезофиты. В небольшом количестве удерживаются гигрофиты и появляются ксерофиты (до 30 % видов). Почвы трансформируются в луговые корковые солонцы. Доми-

нантом растительного покрова становится бескильница. Дальнейшая трансформация биоэкосистемы обусловлена заглублением грунтовых вод, образованием солонцового горизонта, препятствующего воздействию на почву восходящих пленочно-капиллярных растворов, большим влиянием поверхностного стока и увеличением продолжительности иссушения почвы.

В случае резкой смены периодов увлажнения периодами засухи, сопровождающейся увеличением привноса солей над их выносом из почвы, луговые солонцы легко и быстро превращаются в луговые солончаки, зарастающие сведой или остающиеся без высшей растительности, укрытые пухлой коркой выпотевших солей.

При последовательном и долголетнем понижении местного базиса эрозии, характерного для климатического тренда Барабы, все процессы в почвах идут главным образом под влиянием поверхностного стока с приозерного вала, увлажняющего и рассоляющего почву. В результате в средней части катены образуются мезофитно-луговые экосистемы на черноземно-луговых почвах, происходящих по генезису из луговых солонцов.

Тысячелетняя сукцессия на элювиальной позиции древнего приозерного вала в верхней трети катены «Карачи» (см. рис. 2) совершалась в местообитаниях, получавших лишь атмосферное увлажнение, теряя значительную его часть со стоком в условиях практически постоянного дефицита влаги. Здесь преимущество получают солонцеватые разнотравно-типчаково-пырейные остепненные луга на средне- и глубокостолбчатых солонцах, оторванных от грунтовых вод, но способных удерживать влагу коллоидами. Эти обстоятельства тормозят дальнейшую самоорганизацию биоэкосистемы, побуждая ее тысячелетиями «топтаться» на луговом этапе в преддверии ожидаемого, но, увы, не достижимого на EL-позиции катены климакса.

Десяти-двенадцатитысячелетняя сукцессия на плакорной позиции мезорельефа (высокая грива) давно миновала активные фазы развития и находится сегодня в условиях солидной доли осадков при относительно невысокой испаряемости. На данный момент здесь сформировалась типчаково-ковыльная разнотравная луговая степь на обыкновенном черноземе со слабым засолением, отличающаяся небольшим по сравнению с настоящими и сухими степями дефицитом влаги в середине лета. В плоских микропонижениях, образовавшихся в результате суффозии, сформировались суховатые парковые лесочки-колки с *B. verrucosa* и неплохо развитым под разреженным пологом леса травяным покровом из разнотравья. Парковые колки, наряду с луговыми степями, можно считать зональными биоэкосистемами лесостепного биома, находящимися на климаксовом этапе сукцессии, когда циклические процессы преобладают над векторными. По генезису луговые степи на обыкновенном черноземе и парковые леса на серых лесных почвах являются производными от остепненных разнотравно-злаковых суходольных лугов на лугово-черноземных почвах и березово-осиновых колков на дерновой солоди [Структура ..., 1974, 1976].

## 2.4. Интеркалярная метасукцессия – синтезограф сопряженного саморазвития биоэкосистемы и топокатены

Дифференциация катены на стандартные позиции, каждая со своим набором экзогенных факторов самоорганизации, обеспечивает биоте возможность выбора условий обитания, но не хаотично и безгранично, а в рамках инварианта, заданного соответствующим геобиомом.

Конструкция катены «Карачи» складывалась в голоцене последовательно – тысячелетиями. Результатом явился лесостепной геобиом в его западно-сибирском варианте. Свидетельством единства времени и пространства служит сохранность солонцового горизонта или следов солонцеватости в современных лугово-черноземных почвах остепненных лугов и обыкновенных черноземах климаксовой луговой степи. Еще более ярким примером предусмотрительной сохранности прошлого в нестабильных условиях среды служат живые корневища тростника, обнаруженные в давным-давно негидроморфных остепненных луговых почвах катены [Вагина, Шатохина, 1976]. В обыкновенном черноземе на PL-позиции высокой гривы найдены следы древнего оглеения, проявляющиеся весной, до сих пор в ныне степной экосистеме [Базилевич и др., 1974].

В гораздо более молодых почвах транзитной и аккумулятивной позиций на протяжении нескольких лет, на глазах исследователей, в циклы сухих лет происходит поверхностное остепнение луговых корковых солонцов, а в плювиальные эпохи – их осолодение и превращение в черноземно-луговую почву [Структура ..., 1974].

В многоплановых условиях лесостепного геобиома, если собственного запаса ресурсов жизнеобеспечения не хватает для резкой смены направления и ускорения сукцессии, успех достигается благодаря мобильному вовлечению в сукцессию ресурсов других местообитаний, доставляемых с водным стоком и миграциями биоты. Универсальная композиция катены предоставляет разные возможности для запуска и продвижения сукцессии к климаксу. Потенциал сукцессии, т. е. степень ее приближения к климаксу на SA-позиции катены, равен нулю, на АК-позиции – минимален, на TR-позиции – гарантирует достижение лишь медиальной стадии самоорганизации сообществ на пути к климаксу, а на PL-позиции, достигнув климакса, застопоривается в своем развитии, ибо других идеалов нормативами геобиома не предусмотрено. Особое предназначение в системе катенной организации имеет элювиальная позиция. Благодаря неизбежным перманентным потерям влаги со стоком (ключевого фактора жизнеобеспечения), EL-позиция катены, нерегламентированно изменчивая, представляет собой портал для выхода сукцессии при крайней необходимости в глобальных катаклизмах за привычные рамки региональной детерминированной программы самоорганизации на просторы филоценогенеза с непредсказуемыми возможностями и последствиями.

Каждая из биоэкосистем, какого бы уровня саморазвития она не достигала, так и не обретает 100 % автономии, оставаясь лишь частью общей катенной системы с интеркалярным устройством.

Самодостаточность катены как синэкологического блока предопределяет совмещение в ее конструкции элементов «памяти и момента». Этот универсальный принцип организации природных систем назвали «синтезографом» [Соколов, Таргульян, 1976; Боул и др., 1977], интегрирующим в своем устройстве хроно- и хорологические последовательности прошлых, настоящих и будущих биоэкосистем. С позиций катенной методологии правомочно говорить о катенном синтезографе как механизме самоорганизации биоэкосистем.

# Часть II

## ЗООЭДАФОН КАК ОБЪЕКТ СУКЦЕССИОННОГО ИНТЕРЕСА

### Глава 3

#### СУКЦЕССИОННЫЕ ПОТЕНЦИИ ЗООЭДАФОНА

##### Abstract

The foundation of succession theory, developed by phytocenologists, has been actively build on by microbiologists and zoologists. Zoedaphone, i.e. all animals, related to soil and its unique properties, has been receiving increased attention. Soil is the most conservative block of the biogeocenoses, responding to the key features of succession mechanism. Biological turnover, except for production and destruction processes, involves depositing in soil some non-living matter, primarily humus. The buffering role of soil during the arogenic transition of animals in the course of evolution from the aquatic life style to the terrestrial one was of ultimate significance. The life of 90% of animals is connected to soil in varying extents. Based on the extent of their functional links with soil, animals are grouped as geoxens, herpeto – and geobionts; based on their body size, animals are collectively called nano-, micro-, meso- and macrofauna. Strong reproductive potential, expressive adaptations and distinct differentiation of communities distinguish zoedaphone from phytocenoses, supplementing the spectrum of succession features.

To diagnose different succession stages, morpho-adaptive type of organization, life forms, types of cenotic strategy (TCS) of biota are commonly studied. The three-component system of Ramensky-Grime is the most popular.

Ruderals have strong reproduction energy, high population density, low species diversity, and utilize only those mineral resources, that are easily available in environment. Such species dominate communities at the early stages of succession. At the median stage of succession, stress-tolerant species get preferences by being able to tolerate wide gradients of various limiting factors. Competitor species prevail at the later stages of succession when it already stagnates. All three types of cenotic strategy occur at all stages of succession, but their relative contribution differ. In the course of succession, community prevalence goes from ruderals to stress-tolerants and further to competitors. The described TCS are common for both plants and animals.

However, zoedaphone has its own specific TCS, supported by peculiar adaptation tactics. Specific TCS are displayed by animals, inhabiting the interface between hydro-, atmo- and lithosphere at the sea and lake supralittoral, where environmental conditions combine liquid, gaseous and solid phases, aerobic and anaerobic regimes, with autotrophs being exotically absent. There the choice of a cenotic strategy aims at benefiting invertebrate animals, which should eliminate discomfort after the sudden ruin of aquatic bioecosystem. Such zoedaphone representatives can be called clea-

ners. Their purpose is to clean the habitat from decomposing waste from the aquatic cenosis, switching it to the aerobic regime. The close attachment of cleaners to the narrow area of the contact between the water body and the land serves as an effective topical tactics. As for the trophic tactics, cleaners prefer non-selective saprophagy, i.e. utilizing sediments, detritus, as well as necro-, copro- and zoosaprophagy.

Loosening mineral layers, boring there horizontal and vertical tunnels is an indispensable fabric tactics. By perforating the ground, turning over organic waste and consuming plenty of it, cleaners provide good aeration and hence decomposition and mineralization of organic matter.

Such phoric tactics as sprinter migrations and sensoric adaptations, focused on hydrogen sulfide odor, ensure the accurate choice of a suitable habitat. The majority of the cleaners (crustaceans, cheliceric animals, insects) use a very wide spectrum of transportation means in the unsteady polyvalent environment: they swim, run, jump, fly, roll, crawl, squeeze in solid ground, dart through algae heaps, easily switching from one mode to another. A short ontogenesis and the very high reproduction potential serve as the most important demographic tactics.

Another peculiar cenotic strategy is displayed by the invertebrates, prone to the outbreaks of mass reproduction and sudden intervention into suitable habitats. The intervenors have well developed kinetic capabilities, enabling long-distance flights. Among the trophic tactics they prefer mixophagy. Sudden invasion of intervenors most commonly occurs at the EL catenary positions. The TCS of obscurants is characteristic for climax communities. Obscurants are the species that oppose any progress in order to maintain the existing traditions. Topically, they are homebodies, preferring a limited range of habitats and ecological niches. Their phoric adaptations are aimed at stabilizing their environment by accumulating and conserving humus. All zooedaphone members with a nightman function also display specific TCS. Their aim is fast utilization of fecal masses, animal corpses, which are sporadically spread throughout the background environment.

The matrix of catenary habitats plays the most important role among the factors, favouring selection into a bioecosystems of those species that follow the TCSs, adequate to a specific stage of succession. Cleaners prefer the supra-aquatic position, ruderals favour the accumulative one, whereas stress-tolerants prefer the transit position. As for the intervenors and obscurants, they mostly inhabit the eluvial and upland positions, respectively. Nightman species can be encountered anywhere. In degraded habitats, destined to become an ecological dead end, hermit species follow yet another specific TCS. For example, ascetic hermits can survive the toxic environment of solonchaks or takyrs on the former bottom of irrevocably dried-out lakes with critically small set and stock of life resources.

The comprehensive list of cenotic strategy types significantly broadens horizons of succession analysis, unifies the TCS system of various biotic taxa, enables organisms' TCS identification not only on the basis of their habitus, but also according to their preferred bioecosystems of different ages and catenary positions.



### 3.1. Зооэдафон в экосистеме

Понятие и термин «экосистема» благодаря просторному смысловому диапазону популярны в среде биологов. Однако в последнее время они неожиданно переключались в различные сферы гражданского общества. Сегодня сплошь и рядом возникают «цифровые экосистемы, экосистемы банков, промышленно-финансовых корпораций, торгово-развлекательных центров» и т. д.

В этой ситуации биологам, работающим в области экологии, пора либо заменить, либо трансформировать термин «экосистема». В качестве заместителя в первую очередь приходит на ум «биогеоценоз». Это тем более соблазнительно, что в большинстве биологических энциклопедий, справочников и словарей [Биологический энциклопедический словарь, 1986; Реймерс, 1990] биогеоценоз преподносится как полный аналог экосистемы. Между тем биогеоценоз – это, без сомнения, экосистема, но лишь один из ее типов. Зато не каждая экосистема представляет собой биогеоценоз.

Экосистема широтно-зонального геобиома – это совокупность множества разнообразных биогеоценозов и биоценозов, смонтированных в объем друг друга по принципу матрешки (коакции, консорции, парцеллы и т. п.), поэтому замена термина «экосистема» биогеоценозом (биоценозом) – неадекватна. Более приемлемым вариантом может быть добавление к привычному термину «экосистема» приставки «био». Такой прием использован в данной монографии. Биоэкосистема – композитное образование, состоящее из множества взаимозависимых блоков биоразнообразия, выполняющих разные функции, взаимодополняющих друг друга.

Начало изучению сукцессии положили фитоценологи, изучавшие смены растительного покрова на береговых дюнах Великих Американских озер [Cowles, 1899; Clements, 1916]. В России тон в сукцессионных исследованиях всегда задавали фитоценологи [Раменский, 1935; Сукачев, 1954; Александрова, 1964; Разумовский, 1981; Работнов, 1995; Миркин, Наумова, 2012]. Зооценологи обычно выступали в роли апологетов, отдавая должное ботаническим устоям классиков сукцессионного учения. Обитатели почв среди животного мира привлекали всегда повышенное внимание в качестве объектов сукцессии. Этому способствовало бурное и успешное развитие почвенной зоологии – научно-го направления на стыке зоологии, экологии и почвоведения. В его основу заложена теоретическая концепция А.М. Гилярова [2012] о роли почвы в качестве буфера при революционном переходе беспозвоночных от водного образа жизни в однородной умеренно-изменчивой среде к наземному с предельно-экстремальными, разнородными и неустойчивыми условиями среды. Буферные свойства почвы обусловлены консолидацией веществ твердой, жидкой и газообразной фаз в единую субстанцию. Жизнь, удачно вписавшись в изначально абиотический субстрат с широчайшим диапазоном экологических условий, дополнила его живым и биокосным веществом, превратив первоначально трехфазную среду обитания в пятифазную. В процессе при-

способления к ней ее обитатели проявили недюжинные сукцессионные потенции благодаря более сложной и мобильной организации по сравнению с автотрофами.

Мир обитателей почвы получил в экологии статус самостоятельной биоценотической категории, именуемой эдафоном (от *эдаφος* – почва, фон – ее живая компонента) [France, 1921]. Первоначально к нему относили только микроскопические организмы: микроводоросли, бактерии, грибы, Protozoa и некоторых мелких Metazoa (энхитреид, нематод, ногохвосток, клещей и др.), не покидающих по своей инициативе пределы почвы и образующих якобы замкнутое в себе сообщество. По мере углубления изучения эдафона выяснилось, что 90 % беспозвоночных животных суши, хотя бы на одной стадии онтогенеза, связаны с почвой [Гиляров, 2012]. Поэтому почвенные животные, прежде всего беспозвоночные, заслуженно выделяются в особую категорию – зооэдафон. По составу эдафона долгое время велись жаркие дискуссии. Их негативным итогом стало вытеснение терминов «эдафон» и «зооэдафон» из научного лексикона. Заменой долгое время служили термины «педобионты» и «педофилы», которыми, вследствие двусмысленности, лучше не пользоваться в экологии, вернув в оборот «эдафон» и «зооэдафон», безупречные по контенту.

Одним из первых усомнился в замкнутости почвенного зооценоза В.А. Догель [1924], дифференцировав зооценоз почвы на геобий (мелких и крупных беспозвоночных, обитающих в толще почвы постоянно) и герпетобий – животных, сочетающих жизнь в толще почвы с продолжительной активностью на ее поверхности и в подстилке. По времени пребывания и степени функциональной связи с почвенным ярусом биогеоценоза различают геобионтов, геофилов и геоксенов. Первые проводят в почве большую часть времени и связаны с ней безальтернативно. Вторые надолго выходят из почвы на ее поверхность. Третьи используют почву в качестве временного укрытия от неблагоприятных факторов, чаще всего на пассивной стадии индивидуального развития (куколки, яйца). В составе зооэдафона по размерам организма различают нано-, микро-, мезо- и макрофауну (по: [Гиляров, 2012]).

### **3.2. Роль и значение зооэдафона в конструкции сукцессионного механизма**

Био- и биогеоценотические связи зооэдафона гораздо разнообразнее и сложнее, чем у фитоценоза. Топические связи почвенных животных проявляются наличием зооэдафона на всем протяжении суши на всех широтах, долготях и высотах. При этом, наряду с космополитами, в составе зооэдафона много видов, родов, семейств с ярко выраженной избирательностью местообитаний [Бей-Биенко, 1966; Стебаев, 1974; Стебаев и др., 1993; Мордкович, Любечанский, 1998]. Следствием экологической избирательности педобионтов служит широкая дробная шкала их адаптированности к климатическим различиям (амфи-, гигро-, мезо- и ксеробионты, ардо-, термо-, психро-, калькофилы, гипсофилы), а также избирательное отношение к определенным типам ландшаф-

тов: тундровые, лесные, степные, пустынные, болотные, луговые и т. д. Их адаптивные пристрастия наглядно отражены в их неповторимом габитусе, физиологии, поведении.

Трофические связи зооэдафона по сравнению с растениями отличаются широчайшим спектром гетеротрофного питания (зоофаги с внутрикишечным и внекишечным пищеварением, сапрофаги, некрофаги, детритофаги, гумусофаги, фито-, мико- и эврифаги) [Чернова, 1977; Стриганова, 1980; Шарова, 1981; Покаржевский, 1985].

Фабрические связи зооэдафона проявляются прежде всего ярко выраженной способностью активно и глубоко трансформировать среду своего обитания – почву. Все без исключения представители зооэдафона преднамеренно или невольно вносят в твердую, жидкую и газообразную фазы почвы продукты своей жизнедеятельности: живые и мертвые тела, физиологические секреты, фекалии, участвуя в образовании почвенного гумуса, превращая косную породу в биокосную почву. Помимо этой важной и общей для всех педобионтов функции, многие из них оказывают на почву специфическое фабрическое воздействие. Наиболее впечатляет роющая деятельность почвообитающих позвоночных и беспозвоночных животных (норных грызунов, дождевых червей, термитов, личинок мух и жуков и т. д.). В результате производимой ими работы меняется ярусная структура почвы, ее геохимический состав, порозность, водоудерживающая способность, другие физические и химические свойства [Валлахмедов, 1962; Курчева, 1971; Покаржевский, 1985; Стриганова, 2006, 2012].

Фабрические связи почвенных животных играют существенную роль в регуляции почвообразования благодаря пассивным или активным миграциям педобионтов, в которых задействовано огромное количество особей и видов беспозвоночных с суммарной массой тел, не уступающей по массе многим минеральным фракциям почв. Хорошо развитые сенсорные способности многих почвообитающих животных, их совершенные бегательные, ходильные, копательные конечности, эффективные крылья и полет позволяют десантироваться в любые местообитания, закрепляться в них и своевременно подключаться к функционированию соответствующей экосистемы на необходимом этапе сукцессии.

Необычайно высокое обилие особей и видовое богатство почвенных беспозвоночных в любой биоэкосистеме, широчайший спектр образуемых ими биоценологических и биогеоценологических связей многократно превосходят возможности растений, что позволяет считать зооэдафон неотъемлемым, оригинальным и эффективным блоком сукцессионного механизма, вносящим неповторимый колорит в самоорганизацию биоэкосистем.

Одна из наиболее интригующих особенностей процесса самоорганизации экосистем – поиск возбудителей, инициирующих сукцессионный механизм. Наиболее наглядно и убедительно это проявляется в первичных сукцессиях. Зияющие пустотой «тонзуры» среди привычного ландшафта возникают внезапно, чаще всего под влиянием абиотических факторов (степные и лесные

пожары, оползни в горах, обнажившиеся днища пересохших мелководных озер, речные отмели). На первый взгляд они производят безжизненное впечатление. На самом деле, подчиняясь незыблемому фундаментальному принципу – «природа не терпит пустоты», формирование биотического сообщества на свободном месте начинается априори, до оформления потенциального местообитания. Ярким примером служат суглинки с примесью алевролитового щебня, извлеченные с глубины 50–100 м ниже почвенного слоя на территории КАТЭКа (Канско-Ачинского теплоэнергетического комплекса) при угледобыче открытым способом в лесостепной зоне Сибири. Извлеченный наружу субстрат четвертичного геологического возраста, еще до образования отвала, оказался отнюдь не безжизненным. В пробах, взятых прямо из ковша, через несколько минут после захвата пород экскаватором, обнаружены в инцистированном состоянии микрофлора и протозои (голые амебы, жгутиконосцы, инфузории), идентичные современной почвенной микробиоте. Они успешно активировались в лаборатории и в новообразованном отвале [Сукцессии..., 1993]. Дальнейшая жизнедеятельность этой микробиоты, в том числе нанозооэдафона, поддерживается в грунте рекультивированного отвала аэральным режимом предпочвы, атмосферным увлажнением и органическими веществами, принесенными ветром или дождевыми потоками извне (ветошь, подстилка, живые и мертвые беспозвоночные-педобионты – ногохвостки, панцирные клещи, нематоды, насекомые, паукообразные и др.) [Dunger, 1968; Сукцессии..., 1993; Мордкович, Любечанский, 2018]. Уже на следующие сутки после формирования отвала численность микроэдафона (микроводоросли, микроорганизмы, протисты, нематоды, микроартроподы) достигает сотен экземпляров на квадратный метр, а мезофауны – сотен экземпляров на 100 ловушко-суток [Бабенко, 1980, 1982; Стебаева, Андриевский, 1997; Мордкович, Любечанский, 2018]. В такой же последовательности (микробиота → мезобиота → высшие растения) происходит заселение новообразованных песчаных барханов в пустынях, наскальных местообитаний, днищ пересохших мелководных озер.

Вышеизложенное позволяет считать зооэдафон, наряду с микробиотой, пионерами самоорганизации биосистем.

### **3.3. Вклад зооэдафона в селекцию ценотических стратегий биоты и прогрессию их замещения**

В поисках критериев диагностики многогранного и полифункционального механизма регенерации нарушенных экосистем используются разнообразные системы тестов, которые отражают стресс-реакции биоты на абиотические или популяционные катастрофы, перманентно случающиеся на Земле. Биота, реагируя на эти вызовы, меняет набор, численное соотношение животных в сообществах, консолидируясь в экологические общности с адаптациями, наиболее адекватными текущему состоянию экосистемы.

Наиболее популярны морфоадаптивные, топозокологические, трофоэкологические группы видов, жизненные формы [Raunkier, 1934; Криволуцкий,

1967; Стебаев, 1970; Шарова, 1981; Мордкович, 2011], а в фитоценологии – биоценоотипы (экоценоотипы) [Миркин, Наумова, 2012]. В этой череде категорий их семантический акцент последовательно смещался в пользу критериев универсальных и поливалентных. Наиболее информативными для анализа сукцессий признаны типы эколого-ценотических стратегий биологических видов [Миркин, Наумова, 2012]. Кстати, эти авторы отмечают, что обсуждаемый термин первоначально возник в среде зоологов в 50-е годы XX в. и лишь потом перекочевал в экологию растений. Критерии отнесения биологических видов к тому или иному типу экоценоотической организации очень различаются в разных таксоценах и у разных авторов, что ведет к размыванию понятия «ценотическая стратегия». В основу типологии ценотических стратегий поначалу был положен демографический критерий, но его явно недостаточно для животного мира. В реальности, в подавляющем большинстве случаев исследователи сукцессии сначала выделяют этапы сукцессии, а потом наделяют виды биоты соответствующей ценотической стратегией по принципу приуроченности к априори выделенным этапам. При таком подходе селекция стратегий осложняется, так как практически на любом формально выделенном этапе сукцессии присутствуют виды биоты сразу нескольких типов ценотической стратегии в разном количественном соотношении. Кроме того, четко выраженной ценотической стратегией обладают далеко не все виды биоты. Например, нет никаких оснований говорить о стратегиях применительно к видам, не способным из-за низкой численности занять доминантные позиции в сообществе биоты. Культурные растения имеют смешанные ценотические стратегии, так как произрастают в искусственно созданных человеком условиях [Василевич, 1987]. К этому есть резон добавить, что культурные виды имели диких предков, обладавших четкой стратегией, которая не исчезла бесследно.

Термин «эколого-ценотическая стратегия вида» стал особенно популярным после выхода в свет работ Дж. Грайма [Grime, 1979]. Однако, как отметил Б.М. Миркин, в науке понятие нередко опережает появление соответствующего термина. Так получилось с ценотическими стратегиями Грайма, сущность которых один в один совпала с типологией фитоценоотипов Л.Г. Раменского [1935]. Разве что Раменский именовал выделенные им категории иначе, чем Грэйм. Однако подразумевалась под этим все та же совокупность действий определенных группировок видов растений, способствующих достижению генеральной цели сообщества – уцелеть и выжить в условиях стресса в том или ином этапе сукцессии. Раменским выделено тоже три типа ценотической стратегии реагирования биоты на нарушение экосистемы (растительного сообщества): эксплеренты, пациенты, виоленты. Эксплеренты доминируют в сообществах на самых ранних этапах сукцессии, в условиях сильного нарушения системы экологических связей. Эти виды получают преимущество в сообществе благодаря мощной энергии размножения, достижению беспрецедентно высокой плотности популяции на фоне очень низкого видового разнообразия. Эксплеренты способны усваивать из среды с высокой энтропией легко доступ-

ные абиотические ресурсы, образуя огромную биомассу, быстро достигая 100 % проективного покрытия, заполняя весь объем среды обитания. Большинство растений-эксплерентов – однолетники с высоким репродуктивным потенциалом. Они способны формировать банк семян в почве или имеют приспособления для распространения плодов и семян (летучки, прицепыши и др.).

Пациенты предпочитают медиальные этапы развития сообществ, адаптируясь к особенностям среды не за счет экспрессии, а благодаря гипервыносливости и терпимости к широкому диапазону абиотических факторов, в соревновании с другими видами за ресурсы среды. Успех пациентам обеспечивает богатый набор постоянных морфологических и гибких физиологических адаптаций, помогающих выжить в условиях широчайшей амплитуды лимитирующих факторов. Растительный покров из пациентов обычно разрежен. При этом каждый вид выживает по-своему, практически без конкуренции с другими видами. Их сообщество, в отличие от эксплерентов, всегда «распахнуто настезь» для пополнения видами.

Виоленты обретают доминирующие позиции в сообществе на заключительном этапе сукцессии. В условиях изобилия и разнообразия ресурсов виоленты используют их сполна. При изменении условий быстро погибают, так как маломобильны и нетолерантны, отличаются высокой конкурентоспособностью, не элиминируя потенциальных соперников, а сосуществуя с ними в одном сообществе за счет разделения экологических ниш. Поэтому терминальные сообщества сукцессии отличаются высоким уровнем биоразнообразия, функциональной комплементарностью его сочленов и стабильностью сообщества во времени.

По ходу сукцессии эксплеренты постепенно замещаются в сообществе пациентами и, наконец, – виолентами, формируя сообщество, наиболее близкое к зональным эталонам. Тем не менее на любом этапе сукцессии в сообществе встречаются виды нескольких стратегий в разных процентных соотношениях [Раменский, 1935]. Для убедительности Л.Г. Раменский использовал образное сравнение разных типов ценотической стратегии растений с характерными представителями животного мира: шакалами, верблюдами, львами, тем самым допуская наличие аналогичных структур у разных контингентов биоты.

Прогрессивные идеи Л.Г. Раменского по старинному русскому обычаю произвели на экологов впечатление лишь после того как «британские ученые установили». Сорок лет спустя в системе ценотических стратегий биологических видов, разработанной Дж. Граймом [Grime, 1979], тоже выделено три ключевых типа, именуемых рудералами (R), стресс-толерантами (ST) и компетиторами (C). Б.М. Миркин предложил отныне называть систему экоценотических стратегий биологических видов двойным именем: Раменского–Грайма [Миркин, Наумова, 2012].

Эта система, при очевидной привлекательности в качестве аппарата сравнения сообществ биоты на разных стадиях их саморазвития, разных скоростей и направлений сукцессии, имеет ограничения применительно, по крайней

мере, к зооценозам. Поэтому требуется: во-первых, коррекция контента цено-тической стратегии; во-вторых, расширение трехкомпонентного набора стратегий, достаточного для фитоценологии, но слишком тесного для анализа более сложно организованных зооценозов; в-третьих, унифицировать процедуру сравнения сукцессий растений и животных, увеличив ее четкость.

Авторы концепции экоценологических стратегий считают их главным предназначением выживание биоты в экстремальных условиях нарушенных экосистем на разных этапах их восстановления [Работнов, 1995; Миркин, Наумова, 2012]. Б.М. Миркин так и называл экоценологические стратегии биоты – стратегиями выживания. Между тем выживание в обиходном и научном лексиконах ассоциируется скорее с жалким прозябанием на нижнем пределе возможностей, чем с сукцессией – механизмом регламентированного созидания, предназначенного для успешного последовательного продвижения к балансу отношений биоты и среды (климаксу). Состояние выживания более-менее соответствует сукцессионным моделям ингибирования и отчасти толерантности, когда условия жизни жестко лимитированы или безнадежно ухудшаются, но противоречат сукцессионным моделям нейтрализации, а уж тем более – благоприятствования, когда условия существования стабильны, предсказуемы и последовательно улучшаются (по: [Connel, Slatyer, 1977]).

Все сукцессии, имея одну общую цель – реабилитировать, а в идеале – воссоздать экосистемы, существовали в конкретном месте до какой-либо катастрофы. Этот общий план осуществляется поэтапно, выстраивая в цепочку решение задач по мере их поступления. Ресурсом для перехода с одного этапа на другой служит результат, достигнутый сообществом на предыдущем этапе. Суть этих переходов отражает смена типов цено-тической стратегии.

Термин «стратегия» везде, кроме экологии, употребляется в сочетании с термином и понятием «тактика», т. е. конкретным способом и приемами успешного достижения стратегической цели. Семантически тактики занимают подчиненное положение по отношению к стратегии. К разряду тактик относятся охарактеризованные ранее биоценологические и биогеоценологические связи организмов: топические – выбор местообитаний; трофические – выбор пищевых объектов и способов питания; фабрические – трансформация среды; форические – миграции; репродуктивные – скорость и продолжительность онтогенеза, количество особей. Манипулируя связями, биологические виды реализуют цено-тическую стратегию, необходимую на том или ином этапе сукцессии. Стратегий, ориентированных, как правило, на решение масштабных задач, в отличие от тактик, не может быть много. Тем не менее подключение цено-ценологии к концепции цено-логических стратегий требует увеличения стратегий с трех до восьми.

Несомненно, заслуживает выделения в особый разряд цено-логическая стратегия видов биоты, обреченной существовать в местообитаниях на стыке гидро-, атмо- и литосфер. К таким относятся: а) морская супралитораль с ее регулярными приливами и отливами в маятниковом ритме, импульсивным прибоем волн,

внезапными штормовыми атаками, чередованием ветров-бризов то с берега, то с моря; б) урезы внутриконтинентальных озер. Условия жизни в отмеченных местообитаниях отличаются экологической поливалентностью: сочетанием твердой, жидкой и газообразной физических сред, анаэробного и аэробного режимов, отсутствием автотрофного звена биотического круговорота, абсолютным господством процессов деструкции органического вещества над его продукцией, хроническим непостоянством экологической обстановки. Несмотря на эфемерные эксцентричные условия, указанные местообитания заселены разнообразными организмами. Среди них отсутствуют живые высшие растения, но в изобилии процветают амфибионты мезофауны. В такой среде селекция биоты направлена в пользу видов с ценотической стратегией, рассчитанной на устранение или хотя бы нивелировку негативных последствий гибели водной экосистемы. Обладателей такой стратегии можно именовать клинерами (от англ. cleaning – зачистка, очистка). Предназначение их стратегии – зачистить местообитание, пограничное между водоемом и сушей, погрязшее в гниющих отходах погибшей экосистемы, и создать предпосылки перехода в наземное состояние с аэробным режимом.

Разложение азотсодержащих органических соединений посредством ферментативного гидролиза под воздействием анаэробных аммонифицирующих микроорганизмов приводит к неполной минерализации продуктов гниения с образованием аммиака, сероводорода, аминов и других химических соединений, токсичных для аэробных организмов.

Трофические связи большинства клинеров ориентированы на детрит, остающийся после отлива морей или паводка озер. Природный детрит представляет собой конгломерат растворенного и взвешенного органического вещества, минеральных веществ и разнообразных микроскопических организмов: бактерий, грибов, микроводорослей, простейших и самых мелких беспозвоночных. Каждый из компонентов имеет самостоятельную пищевую ценность для детритоядных беспозвоночных животных [Бек, 1999; Бурковский, 2006]. На ранних стадиях разложения детрит плохо усваивается беспозвоночными животными из-за недостатка соответствующих ферментов. На следующих стадиях разложения, обязательно с помощью внутриволокнистой микрофлоры, детрит усваивается беспозвоночными наиболее эффективно. На зрелых стадиях разложения образуется гумус, который не усваивается большинством микроорганизмов и захоранивается в связанном состоянии, подвергаясь очень медленному химическому разложению. Важнейшее свойство детрита и гумуса – их постоянное присутствие в среде в качестве надежного пищевого резерва для беспозвоночных-клинеров. Они альтернативно меняют направление биотического круговорота и характер самоорганизации биоэкосистем с маятникового на созидательный, позитивный. Свою ценотическую стратегию клинеры реализуют с помощью разнообразных адаптивных тактик. Наиболее эффективной топической тактикой является массовая экспансия клинеров в земноводные экосистемы по воздуху, земле или с временными водными потоками. Безошибочному



выбору подходящих биотопов способствуют характерные форические тактики. Развитый сенсорный аппарат позволяет клинерам быстро находить нужный биотоп по запаху сероводорода. Этому же способствует разнообразие способов передвижения. Большинство клинеров в совершенстве владеет крыльями и полетом, бегательными, ходильными, роющими и прыгательными конечностями, обеспечивающими высочайшую мобильность, необходимую в экстремальной, резко и часто меняющейся среде. Многие представители клинеров успешно сочетают несколько способов передвижения: плавание, бег, полет, прыжки, роющую деятельность. Жуки-коротконадкрылы, карапузики, полужесткокрылые, медведки, уховертки обладают укороченными надкрыльями, позволяющими экстренно включать полет. Из трофических тактик клинерам свойственна неизбирательная сапро- и детритофагия, часто в сочетании с хищничеством с помощью внекишечного пищеварения, представляющего собой по форме зоофагию, а по сути – детритофагию. Из фабрических тактик клинеры чаще всего склонны к протискиванию в рыхлом субстрате песка, толще мертвых макроводорослей или бурению вертикальных и горизонтальных ходов, образование норок, камер для окукливания. Перфорируя и вспахивая твердый субстрат, клинеры обеспечивают свободный доступ в него кислорода, дополняя гниение полным разложением и выделяя углерод в виде  $\text{CO}_2$  в атмосферу. Парадоксальным эффектом интенсивной деятельности клинеров оказывается поедание собственной среды обитания – мортмассы морского происхождения с участием наземного мусора, сносимого в море с коренного берега.

Характерной демографической тактикой клинеров служит достижение высочайшей плотности популяций за счет немногих видов. Плотность их населения на морских и озерных пляжах достигает сотен и тысяч особей на квадратный метр в сутки [Mordkovich, 2003]. Важнейшей для клинеров репродуктивной тактикой служит скоротечность и укороченность во времени всех фаз онтогенеза.

Беспозвоночные животные с традиционными ценотическими стратегиями – рудералы, стресс-толеранты, конкуренты – представлены в составе зооэдафона наиболее обильно и разнообразно на средних этапах сукцессии. Зоорудералы, как и растения с такой стратегией, отдают предпочтение экосистемам с сильно нарушенными экологическими связями, среди которых легко найти свободные. Топические адаптации рудералов-беспозвоночных сводятся к предпочтению аккумулятивных позиций катен. Встречаются рудералы и в более продвинутых по сукцессионной лестнице сообществах, в случае проявления там хронических или ситуационных нарушений среды или сообщества. Ненадежные условия существования в АК-местообитаниях обязывают к подбору в сообщество зооэдафона видов, способных легко и быстро находить легкоусвояемую пищу с заключенными в ней необходимыми минеральными элементами. Поэтому из трофических тактик предпочтительными для рудералов оказались фито-, сапрофито-, зоофитофагия, рассчитанные на обильную фитомассу рослых рудеральных растений. Среди беспозвоночных рудералов имеются и хищники. Всех рудералов отличает высокая репродуктивная способность и ко-

роткие, рассчитанные на один год, циклы онтогенеза. Фабрические тактики беспозвоночных-рудералов сводятся к тесной связи с почвой, использование ее естественной скважности, без активного прокладывания в ней ходов. Из форических тактик широко используется передвижение с помощью бега или ходьбы, протискивание сквозь тесные щели, а также способность «шнырять» в рыхлой толще лугового или лесного войлока, образуемого отмирающими бурьянными растениями-рудералами. Характерной репродуктивной тактикой, как и у клинеров, остается безудержное размножение для быстрого изъятия из экосистемы необходимых ресурсов, а также для компенсации высочайшей в экстремальных условиях смертности особей.

Стресс-толеранты в составе зооэдафона наиболее выразительно представлены на медиальном этапе сукцессии. Характерной чертой беспозвоночных-толерантов является, как и у толерантов-растений, широкая терпимость к перманентному изменению условий среды, характерному для проходных транзитных позиций катен. Соответственно, этим видам свойственна эврибионтность, т. е. способность, наряду с предпочтением транзитных позиций, настойчиво вторгаться в другие местообитания, пользуясь широким спектром адаптивных возможностей. В трофическом отношении среди толерантов доминируют сапро- и зоофитофаги, способные варьировать способами питания, например, фитосапрофаги-чернотелки *Crypticus* и *Opatrum* или жужелицы-зоофитофаги родов *Amara*, *Curtonotus*, *Harpalus*, *Ophonus*, и в лесостепной и степной зонах – зоофитофаги. Фабрические тактики стресс-толерантов зооэдафона выражены слабее, чем у видов с первыми тремя типами ценотической стратегии, и сводятся к перемешиванию почвы и использованию мощных дерновин растений в качестве стадий переживания неблагоприятных условий. Форические тактики стресс-толерантов отличаются широким набором приспособлений, позволяющим комфортно передвигаться в почве или подниматься в травяной ярус с помощью передних конечностей с лазательными устройствами. Репродуктивные тактики стресс-толерантов скромнее, чем у клинеров и рудералов, что выражается в умеренной плотности их популяций.

Ценотическая стратегия видов беспозвоночных, предпочитающих EL-позиции катен с постоянным дефицитом влажности почвы из-за усиленного плоскостного и внутрипочвенного стока, диктуемого геоморфологией катены, обязывает обитателей таких местообитаний использовать жесткую конкуренцию в борьбе за хронически уплывающие ресурсы. Недостаток на катене собственных видов с такой стратегией допускает в качестве компенсации регулярное вторжение в характеризующие местообитания пришельцев из более южных широтных зон, имеющих специальные физиологические и морфологические адаптации к перманентному дефициту влаги в почве. Виды беспозвоночных с такой стратегией резонно именовать интервентами-конкурентами. Дальние миграции многократно усиливаются в период глобальных климатических трендов. Сегодня на фоне тренда потепления и аридизации наблюдается энергичная экспансия в лесостепь по EL-позициям катен ксерофилов из степной зоны

и даже полупустынь. Агрессивные пришельцы, не имея собственных экологических ниш, ведут себя агрессивно по отношению к аборигенам – луговым и парково-лесным мезофилам. В случае усиления массовых вторжений интервенты могут в ближайшей перспективе привести к повороту традиционной для данного геобиома сукцессии в иное русло. В характеризуемой ситуации трофические тактики интервентов-конкурентов сочетают фито-, сапро- и зоофагию в расчете на непредсказуемость условий среды. Форические тактики отличаются наличием надежных средств миграции.

Ценотическую стратегию – конкуритория, Дж. Грайм [Grime, 1979] выделил для видов, формирующих климаксовое сообщество, считая их главной отличительной особенностью конкурентную мощь и способность перехватывать лимитированные ресурсы у соперника. Однако такие черты скорее характерны для интервентов EL-позиций катен, а конкуритория, т. е. партнеры (в переводе с английского – соучастники, соглашатели, соревнователи), больше подходят для сообществ PL-позиций катен с предназначением сохранения климаксовой экосистемы как можно дольше в неизменном режиме. Такую ценотическую стратегию можно обозначить как конкуритория-обскуранты, т. е. противники всего лучшего, прогрессивного, ради устойчивого сохранения того, что уже давно отлажено. В топическом отношении конкуритория – домоседы, предпочитающие ограниченный набор биоэкосистем с консервативными условиями и партнерами, занимающими каждый свою экологическую нишу, избегая слишком острой конкуренции. В трофическом плане конкуритория пользуются широким набором способов питания. Фабрические наклонности обскурантов направлены на глубокую физико-биохимическую трансформацию почвенной среды в мягкий, стабильный, гомогенный субстрат – гумус. Репродуктивный потенциал обскурантов ограничен. Недостача особей восполняется высоким разнообразием видов в сообществе. Оно отличается консервативной структурой, обычно стабильной, но очень хрупкой при внезапном изменении среды.

Шестой тип ценотической стратегии демонстрируют виды зооэдифона, выживающие в деградирующих биоэкосистемах, например на бывшем дне высохшего соленого озера, где выпот легкорастворимых солей приводит к образованию поверх почвы мощного слоя солей, токсичных для всего живого. Беспозвоночные, способные жить в такой аскетической среде, живут в пазухах под соленой коркой и вынуждены довольствоваться лишь растительными остатками, случайно занесенными ветром или с дождевыми потоками извне. Видам с такой ценотической стратегией, оттесненным на обочину сукцессионной системы местообитания, представляющим собой экологический тупик, подходит название отшельники. Они готовы выживать в чрезвычайных обстоятельствах, где стихия преобладает над закономерностями.

Наконец, еще один тип ценотической стратегии зооэдифона присущ видам с функцией ассенизаторов. Они призваны в экспресс-режиме утилизировать фекалии позвоночных животных и птиц, их трупы, скопления мортмассы беспозвоночных во время массовых размножений и т. п. Этот ресурс поставля-

Таблица 1

**Ценогические стратегии и адаптивные тактики зооэдафона**

Стратегия Тактики		Предпочитаемая позиция катены местобитаний							Σ позиций
		SA	AK	TR	EL	PL	Форс-мажоры		
Топические	Клинеры	Рудералы	Стресс-толеранты	Конкурентно-интервенты	Компетиторы-обскуранты	Форс-мажоры	Ассенизаторы		
Трофические	Космополиты-кочевники	Временные окуланты	Долговременные колонизаторы	Гастролеры-аллохтоны	Аборигены-автохтоны	Отшельники	Десантники		
Фабрические	Детритофаги, зоофаги	Сапрофаги, зоофаги, зоосапрофаги	Сапрофаги, зоофаги, миксофаги	Зоофаги, миксофаги	Зоофаги, сапрофаги, фитофаги	Зоосапрофаги, альгофаги	Некрофаги, копрофаги, сапрофаги, зоофаги		
Фабрические	Прокладывание ходов, нор, камер, вспашка грунта	Перфорация девственного грунта	Перемешивание органических и минеральных слоев почвы	Участие в формировании почвенной яркости	Гумификация почвы	Пассивные скважинки	Поглощение субстрата обитания		
Фабрические	Летуны, пловцы, скакунь, бегуны, копатели	Летуны, скакунь, шныри, бегуны	Ходоки, скважинки	Летуны, бегуны, ходоки	Бегуны, ходоки, рыхлители	Летуны, бегуны	Летуны, стратобюнты		
Репродуктивные	++++	+++	++	++	+	++	+++		
Предназначение	Зачистка погибшей водной экосистемы	Создание предпосылок саморазвития в аэробных условиях	Переход на медальный этап сукцессии	Переход на терминальный этап сукцессии	Переход в климатический режим	Освоение топоэкологических тупиков	Наложение локальных микросукцессий на основной фон саморазвития		

*Примечание.* SA – супераквальная; AK – аккумулятивная; TR – транзитная; EL – элловиальная; PL – плакорная. Плюсами показана интенсивность использования адаптивной тактики.

ется в любое местообитание перманентно или регулярно, образуя мозаичные локусы, вкрапленные в основную биоэкосистему. Ассенизаторы там осуществляют свою собственную сукцессию, не взирая на основную, на любом этапе [Чернова, 1977]. Трофические пристрастия ассенизаторов – копро-, некро-, сапрофагия. Сюда относятся личинки мух семейств Calliphoridae, Muscidae, Sarcophagidae, жуки-мертвоеды, кожееды, некоторые коротконадкрылы и др. Фабрический эффект их деятельности сводится к полной утилизации субстрата обитания, вбирая его в себя. В связи с дефицитом времени существования некроструктур для ассенизаторов первостепенное значение приобретают форические тактики – внезапное десантирование, а после окончания работы – мгновенная эвакуация. Время действия микросукцессии ассенизаторов – от нескольких дней в лесном ландшафте до нескольких часов в пустынях.

В целом, обновленная концепция ценологических стратегий биоты значительно расширяет горизонты анализа процесса регенерации биоэкосистем, нарушенных экологическими катастрофами. Усовершенствованная за счет зооэдафона схема ценологических стратегий биоты представлена в табл. 1.

**Глава 4**  
**МЕСТО И РОЛЬ ЗООЭДАФОНА**  
**В ПЕРСИСТЕНТНЫХ СУКЦЕССИЯХ**  
**МОРСКОЙ СУПРАЛИТОРАЛИ**

**Abstract**

The supralittoral geobiome occupies specific place on Earth. The borders of other geobiomes are limited by certain geographical latitudes, whereas supralittoral is azonal, stretching from the equator to the poles, embracing all continents and islands. Supralittoral has been in the biosphere since the earth surface divided in ocean and land. Along the geological history its total area decreased to 10 % of the Earth surface.

The habitats at SA positions with ambivalent terrestrial-aquatic environmental positions roam along the beach with tides and ebbs. After water subsides, heaps of algae and other organisms remain on the beach; and temperature under such heaps even during hot July weather does not exceed 10–12 °C, whereas the moisture of the surface air, waste and sand is 100 % due to constant waves' splashing. The habitats at the AK catenary positions, i.e. between the upper margin of the sygygium and the lower margin of the perigee high tides represent a medley of the alternating spots of decomposing wastes and bare sand, heated to 42–52 °C. The temperature decreases to 25–28 °C under the waste heaps, whereas soil moisture is 50–60 %.

The habitat at the TR catenary position, i.e. above the beach, represents a mesophytic meadow of herbs, grasses and shrubs. Soil temperature and moisture decrease to 17–18 °C and 30–40 %, respectively. The EL position on the ancient sea terrace, accumulated abrasive material thousands of years ago, when the ocean level was higher than the current one. Today this area is occupied by the low Kuril bamboo phytocenosis. A sloping mountain plane, covered by park forests, combining boreal, nemoral and subtropical biotic elements, completes the sea catena. The habitat is hundreds of thousands of years old, the age being confirmed by the brown forest soils.

Self-organization of zoedaphone communities along the chain of differently aged habitats is controlled by the fundamental biodynamics principles: variability, heritability and natural selection of the optimal elements of organization. This well-known triad was firstly articulated by C. Darwin in relation to the origin of species. But these principles gnoseologically have higher rank and can be used at the ecosystem level of life organization, albeit, naturally, with other semantic content. In such case variability denotes the variation of the demographic structure while seeking the optimal balance between species diversity and the number of their individuals. The SA-position zoedaphone was dominated by aquatic (Branchiata) and terrestrial organisms (Tracheata), adapted to living in extremely changeable environment. Dynamic density of nine invertebrate species reached 1787 ind./m<sup>2</sup>/day, with Branchiata (Amphipoda, Oniscoidea) dominating the community. The AK position of the sea

catena had very high total dynamic density of zoedaphone (1166 ind./m<sup>2</sup>/day), provided by 28 species instead of nine. The dominant role in the community shifted from Branchiata to Insecta (88 % of the total population). There appeared small numbers of Chelicerata with 17 % of the relative abundance. The Tenebrionidae beetles were community leaders. At the TR position the population density decreased by several orders of magnitude, species diversity being maintained at the same level. Sharp decrease in Branchiata numbers to 8 % was accompanied by the increase in Chelicerata to 21 %. Big spiders of the *Pardosa* and *Trachosa* genera became the leaders. As for insects, Carabidae beetles were the most prominent. The EL position was dominated by Insecta (79 % of the total number of individuals and 56 % of the total number of species). Insecta still dominated the UP position (74 % of the total number of individuals, attributed to 28 species), with Carabidae prevailing. The contribution of Aranea increased to 28 %, Branchiata being present even in the climax environment. The Menchinik's  $\alpha$ -biodiversity index (IM) reflects the ratio of species number to the number of individuals. At the SA position the index was not high (0.2), complying with the disordered community. At the AK position IM increased two-fold as compared with the preceding stage of succession. Starting from the TR position, upwards the catena, IM increased 1.5–1.7 times, confirming the increased orderliness of community self-organization. The similarity of species composition in the described successional sequence was very well illustrated by biota similarity index of Jaccard. The share of species, preserved from the preceding stage in the following one, at the beginning of succession was 47 %. Along the community self-organization, Jaccard index everywhere decreased two-fold, except for the EL position, where it increased to 55 %. The choice of a TCS, optimal for a certain succession, reflects the domination degree of corresponding species of biota. In the SA-position community cleaners were the ultimate dominants. At the AK position their share decreased to 57 %, with the share of ruderals increasing. The AK-position community was dominated by stress-tolerants (43 %) and interveners (31 %). The upland climax community had the pedobionts' population dominated by obscurants (86 %). Comparison of the cenotic strategy spectra on the basis of the Bray-Curtis dissimilarity index, that can change from 0 to 1, showed that SA and AK communities did not differ much (0.4), whereas the difference between AK and TR, as well as EL and PL positions, was twice as big (0.7–0.8). However, the dissimilarity index ( $\rho$ ) of their cenotic strategies was not high due to the close proximity of TR and EL positions along the geomorphological profile of the studied sea catena. According to the key criteria of successions, the chrono-chorological sequence of the supralittoral bioecosystems and zoedaphone communities followed the pattern of classic successions. Besides that, succession at the studied sea catena clearly showed the features, absent or non-explicit in other successions: ancient origin, persistent nature, continuity at all stages of succession up to the climax one, the presence of semi-aquatic Branchiata even at the EL and UP catenary positions, easy reversibility of the community states under changes in environmental conditions, explicit features of hydromorphism in soil profiles along the entire catena.

#### **4.1. Морская супралитораль – уникальный земноводный геобиом**

Среди других биоэкосистем морская супралитораль выделяется множеством особенностей самоорганизации. Она представлена на всех широтах и меридианах, составляя около 10 % современной площади земной поверхности [Ericson et al., 2004]. Феноменальной особенностью супралиторали служит непосредственный физический контакт не двух, как на суше и в океане, а сразу трех оболочек планеты: аэро-, гидро- и литосферы. Этот эффект создает широчайший диапазон условий жизни в пространстве и во времени с непременным соблюдением строго регламентированного порядка. Здесь в предельно напряженном экологическом режиме издревле и до сих пор формируются бактериально-водорослевые многослойные маты с чередованием тонкодисперсных толщ минеральных осадков и органогенных слоев (народное название – «лабза»). При изоляции от света под слоем минеральной массы бактериально-водорослевые маты частично разлагаются. Получившийся биокосный субстрат, еще не обладая композитными качествами развитых почв, представлял собой «слоеный пирог» с чередованием обугленной неокисленной органики и глинистых тонкодисперсных слоев. Многоликость экосистем и их частое перевоплощение в вечном маятниковом ритме, благодаря волнению моря, приливам, отливам, морскому прибою, ежесуточным ветрам-бризам то с суши, то с моря, совокупно вели к обогащению субстрата прапочвы не только влагой, но и кислородом, превращая супралитораль в местообитание, приемлемое для аэробных организмов [Розанов, 2003; Пономаренко, 2013]. К моменту появления на Земле первичной жизни 3,6–4,1 млрд лет назад резкой линейной границы между первичным океаном и сушией не было, а существовала огромная по площади интразональная полоса, аналогичная современной супралиторали. Многие ее первичные обитатели, вероятно, возникли именно в этой, периодически заливаемой и осушающейся среде, а не в океане, и были одновременно водными и литосферными существами.

Вышедшие в кембрии на сушу кольчатые черви и проточленистоногие морского происхождения в условиях жесточайшего стресса унаследовали многие адаптивные тактики от эволюционных бентосных предков, что позволило в дальнейшем осваивать полугидроморфные наземные субстраты. Довольно крупные и чрезвычайно активные гетеротрофы, активно перемещаясь в вертикальном градиенте слоев земноводного «пирога», способствовали перемешиванию органогенных и минеральных слоев прапочвы, передав эту функцию современным наземным малоцетинковым червям и членистоногим [Гиляров, 2012]. В результате их жизнедеятельности еще в древних земноводных экосистемах сформировались пастбищные и детритные трофические цепи, а почвенные беспозвоночные стали непременным участником почвообразования задолго до появления на земной арене сосудистых растений. Кроме перемешивания органических и минеральных соединений, почвенные беспозвоночные (олигохеты, многоножкоподобные членистоногие, ногохвостки, хелицеровые) создавали в своих кишечниках с помощью специфической внутрикишечной



микрофлоры прогумусовые вещества, перманентно поставляя их в почву с фекалиями [Стриганова, 1980; Стебаев и др., 1993; Пономаренко, 2013]. Перемещаясь в твердых грунтах, беспозвоночные оставляли там бесчисленные полые ходы, куколочные камеры, другие пазухи, увеличивая скважность почвы на 30–40 %.

Древнейшие галогидроморфные прапочвы, густо пронизанные ходами беспозвоночных животных, известны с верхнего ордовика [Retallack, 2001]. Скважность обеспечивала свободный доступ в почву атмосферного кислорода и стимулировала деятельность аэробных грибов, бактерий, протистов, а в последующем – сосудистых растений. За миллиарды лет существования супралиторали в результате глобальных арогенезов состав ее биоты менялся неоднократно. Однако порядок и дислокация в пространстве и времени, заданные неизменным ритмом моря, перемещения твердого грунта, частые смены суточных и сезонных температур воды, ее соленость не менялись миллиарды лет. Результатом оказался главный феномен морской супралиторали – амбивалентность среды и амфибионтность ее обитателей, независимые от смены таксонов по ходу эволюции [Растительный и животный мир ..., 1974]. Амфибионтов отличают от постоянно водных и наземных животных высокая скорость и краткосрочность онтогенеза, толерантность к стрессам, гибкость адаптаций, их обширнейший набор и комплементарность, помогавшие успешно противостоять экстремальным свойствам среды.

Изобилие пищи в виде мертвой или полумертвой органики морских выбросов способствует высочайшей плотности населения гетеротрофов-амфибионтов, компенсируя невысокое видовое разнообразие. Численность малощетинковых кольцецов-энхитреид в выбросах мортмассы достигает десятков, а то и сотен тысяч особей на 1 м<sup>2</sup>. Такие же порядки численности характерны для многих ракообразных супралиторали Курильских островов. Динамическая плотность популяций водяных блох в супралиторали Курил и Сахалина превышает 3 тыс., мокриц – 1200, жуков-чернотелок – более тысячи, жуков-коротконадкрылов – более 500, уховерток, многоножек-литобиид и геофилид – сотни особей на квадратный метр ловчей площади ловушек за сутки. Благодаря высокой динамической плотности, прожорливости, высокой скорости потребления пищи, низкому коэффициенту ее усвояемости амфибионты-сапрофаги успевают за сутки сократить массу выбросов в несколько раз.

Характерной особенностью супралиторали как среды обитания служит не мозаичный, а полосчатый характер организации жизненного пространства, что обуславливает градиентный ряд экосистем последовательно нарастающего возраста, сменяющих друг друга в пространстве по мере удаления от воды к коренному берегу. Их возраст увеличивается от нескольких часов до сотен тысяч лет. Такой порядок предопределен с древности колебаниями уровня Мирового океана, космическим притяжением Луны и Солнца, изменением атмосферного давления над океаном и тектоническими пертурбациями. Период обращения Луны вокруг Земли составляет 24 часа 50 минут, время между пе-

ригийными приливами – 6 часов, 12 минут, 2 раза в сутки. Раз в 29,5 суток, когда суммируется притяжение Луны и Солнца, случаются сизигийные приливы. Тогда морем заливаются, а потом вновь обнажается от воды большая часть пляжа. Приливы–отливы регулярно пополняют и подновляют мортмассу выбросов.

Другой важный фактор, лимитирующий условия жизни в супралиторали, – волнение моря, т. е. колебательные движения жидкости, заполняющей гигантскую чашу Мирового океана. В отличие от длинных волн, контролируемых космическими ритмами, короткие волны обязаны своим возникновением колебаниям атмосферного давления и ветрам над морем. Снижение давления атмосферы над морем всего на 6 мм вызывает толчок волн на высоту 60 см. При наличии ветра на поверхности моря появляются волны в виде мелкой ряби. С усилением ветра длина, высота и крутизна волн растут в геометрической прогрессии, приближаясь к берегу, даже слабые волны образуют заплески, обильно орошающие SA-позицию приморской катены. Крупные волны, обладающие мощной ударной силой, создают эффект прибоя. Если глубина моря у берега большая, морская волна, спотыкаясь о крутой откос, образует взброс, выплескивая на сушу, вместе с тяжелой массой воды, еще и взвешенные в ней продукты разрушения берега (гравий, песок, глина), распределяя их в пространстве супралиторали и формируя таким образом морские террасы. Продолжительные, векторно направленные «ветры-оборотни» тоже вызывают существенные изменения экологических условий супралиторали. Сезонные муссоны особенно важны для биоты летом, когда дуют с моря на сушу, а ежесуточные бризы – постоянно.

#### **4.2. Хронохорологическая последовательность местообитаний и приуроченных к ним биоэкосистем курльского о. Кунашир**

Рассматриваемая здесь хронохорологическая последовательность – типичный пример приморской катены. По ее профилю снизу вверх по рельефу градиентно меняются гидротермические, геохимические, гидрологические и биотические параметры.

Наиболее близкую к морю SA-позицию катены занимает нижняя кайма перигийного прилива, часто именуемая в литературе полосой заплесков [Берега, 1991]. Это местообитание формируют приливы–отливы, откладывая огромные массы водорослей вперемежку с погибшими морскими беспозвоночными и позвоночными животными (рис. 3).

Поскольку сила приливов часто меняется, они продвигаются по пляжу на разное расстояние в глубь пляжа. Нижняя кайма прилива, ближайшая к морю, перманентно орошается заплесками волн, поэтому температура внутри валика выбросов составляет здесь даже в самую жаркую июльскую погоду не более 15–16 °С. Зато влажность субстрата выбросов и песка всегда близка к 100 %.

Чем дальше от нижней каймы прилива, тем дольше валики выбросов перигийного прилива остаются в сухом аэробном режиме. Количество валиков, остающихся на пляже после перигийных отливов, варьирует. Наиболее удален-

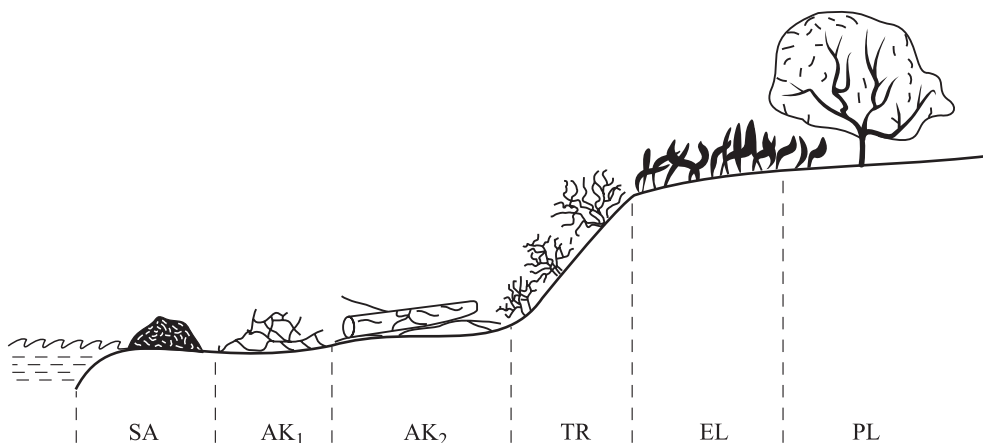


Рис. 3. Приморская катена местообитаний на берегу о. Кунашир (Ивановский мыс).

SA – пояс заплесков на нижней кайме перигийных приливов; АК<sub>1</sub> – верхняя кайма перигийных приливов; АК<sub>2</sub> – приливно-отливная полоса сизигийных приливов; TR – клиф – покатый откос под древней абразивной террасой; EL – древняя приподнятая абразивная терраса; PL – педмонт (подгорная равнина коренного берега на вулканических породах)

ный от моря валик на верхней кайме перигийного прилива образует особое местообитание. Влажность выбросов здесь уменьшается благодаря испарению до 50–60 % при температуре 28–30 °С, а обнаженного песка – до 42 °С.

На АК-позиции катены, представляющей собой современную морскую низкую террасу, располагается местообитание, формируемое сизигийным приливом, более сильным, но редким (см. рис. 3). Ширина этой полосы с аспидно-черным песком и выбросами крупного формата (водоросли-фукусы, ветки и даже стволы сухопутных деревьев, снесенных в море, антропогенный мусор – поплавки, обрывки рыбацких сетей и др.) достигает 40–50 м. Песок пояса сизигийных приливов, благодаря черному цвету и удаленности от моря, прогревается в середине июльского дня до 45–52 °С. Под бревнами и водорослями, а также в корневой зоне злаков-элимусов температура песка и высохших водорослей снижается до 25–28 °С.

На TR-позиции катены, за пляжем, располагается клиф с уклоном поверхности 30–40°, образованный вбросом прибоя во время штормов. Эта позиция приморской катены большую часть времени пребывает в сухопутном режиме, позволяя существовать здесь довольно разнообразной наземной растительности (кусты шиповника и дикого винограда, луговое разнотравье: ирисы, герани, клевер и др.). Температура примитивной почвы в верхнем 5-сантиметровом слое в июле не превышает 17–18 °С, влажность – 30–50 %.

Над клифом, на EL-позиции катены, находится древняя терраса, сложенная абразивным материалом, намытым морем во времена значительного подъема уровня Мирового океана в далеком прошлом. Не исключено, что имело значение опускание коренного берега под влиянием землетрясений из-за действующего

вулкана Головнина, расположенного неподалеку. Значительное влияние в наши дни на характеризуемое местообитание и его биоту оказывают ветры-бризы, несущие с собой солидные порции солей и влаги, когда дуют с моря на сушу. Благодаря бризам на абразивной террасе развита густая растительность из малорослого курильского бамбука с небольшой примесью многолетних бореальных трав.

Завершает приморскую катену пологая подгорная равнина – пьедмонт, поросшая парковым лесом, сочетающим в своем составе бореальные (пихта, можжевельники, шикша), неморальные (дубы, ильм, липа, клены, каменная и японская березы) и субтропические реликтовые элементы (магнолии, бархат, курильский бамбук, аралия, белокрыльник и др.). Возраст этого местообитания – минимум десятки, максимум – сотни тысяч лет, что подтверждают хорошо развитые под лесом бурые лесные почвы. Несмотря на солидный возраст плакорные местообитания часто омолаживаются катаклизмами вулкана Головнина и ежесуточными солеными ветрами-бризами с моря.

Таким образом, на приморской катене складывается упорядоченная матрица местообитаний, образующих ряд последовательно улучшающихся условий жизни и ослабления стрессоров, что вынуждает биоту, в первую очередь зооэдафон, наиболее чувствительный к стрессам, реагировать адекватно, выстраиваясь в градиентно упорядоченную хронохорологическую последовательность (см. рис. 3).

#### **4.3. Самоорганизация сообществ почвообитающих беспозвоночных на приморской катене местообитаний**

Самоорганизация сообществ зооэдафона в цепочке разновозрастных местообитаний совершается под контролем фундаментальных принципов биодинамики гносеологического ранга: изменчивости, наследования благоприобретенных форм и свойств и естественного отбора наиболее удачных элементов жизненного опыта. Эта знаменитая триада принципов организации биоты, впервые обозначенная Ч. Дарвином применительно к процессу биологической эволюции, содержит семантический контент, выходящий за рамки только популяционно-видового уровня организации жизни. На экосистемном уровне категории «изменчивость» соответствует комбинаторика видового богатства, обилия особей и их соотношения в сообществах.

На кочующей в пространстве SA-позиции приморской катены доминантные позиции в населении делят примерно поровну водные (бокоплавы, водяные блохи, мокрицы) и наземные (мухи семейства Calliphoridae, Tendipedidae, Ephydriidae, Muscidae и др.) артроподы, а также жуки семейств Tenebrionidae, Staphylinidae, Histeridae, хорошо приспособленные к жизни в амбивалентной среде. Динамическая плотность населения беспозвоночных на нижней кайме перигийных приливов достигает 1787 экз./м<sup>2</sup>/сут. Ядро сообщества составляют три вида ракообразных, на которые приходится 65 % населения. Конкуренцию им составляют насекомые: чернотелки *Callicomus riederi* – 65 экз., коротконожки *Hadropinus fossor* – 233 экз./м<sup>2</sup>/сут. Хелицеровые на первом этапе в самоорганизации сообщества зооэдафона участия не принимают (табл. 2, 3, 4).

**Количественное распределение ракообразных и хелицерных  
на приморской катене местообитаний о. Кунашир (экз./м<sup>2</sup>/сут)**

Членистоногие	Местообитание катены						ЦС
	SA	AK <sub>1</sub>	AK <sub>2</sub>	TR	EL	PL	
Branchiata							
Amphipoda							
<i>Orchestia ochotensis</i> Dana, 1852	781	101	20	17	9	3	Cl
Oniscoidea							
<i>Ligia</i> sp.	296	102	17	–	–	–	Cl
Copepoda							
Sp. sp.	75	5	17	–	–	–	Cl
Chelicerata							
<i>Opiliones</i> sp.	–	17	40	3	–	–	R
ARANEI							
Gnaphosidae							
<i>Drassodes lapidosus</i> (Walckenaer, 1802)	–	6	1	–	–	–	R
<i>O. pubescens</i> (Thorell, 1856)	–	–	–	4	1	–	ST
<i>Drassylus pr. pusillus</i> (C.L. Koch, 1833)	–	–	–	7	2	–	ST
Lycosidae							
<i>Lycosa ishikariana</i> (S. Saito, 1934)	–	16	7	–	–	–	R
<i>Pardosa lugubris</i> (Walckenaer, 1802)	–	–	–	–	2	13	OK
<i>P. plumipes</i> (Thorell, 1875)	–	–	1	7	17	9	IK
<i>P. riparia</i> (C.L. Koch, 1847)	–	–	–	5	17	41	OK
<i>Tarentula</i> sp.	–	–	13	–	–	–	R
<i>T. pulverulenta</i> (Clerk, 1758)	–	–	3	–	–	–	R
<i>Trochosa</i> sp.	–	–	–	7	2	–	ST
<i>T. terricola</i> (Thorell, 1856)	–	–	3	8	–	–	ST
<i>Xerolycosa nemoralis</i> (Westring, 1861)	–	–	–	2	1	–	ST
Thomisidae							
<i>Xysticus ephippiatus</i> (Simon, 1880)	–	–	–	3	6	4	IK
<i>X. saganus</i> (Bosenberg et Strand, 1906)	–	–	–	–	2	13	OK
Agelinidae							
<i>Agelena</i> sp.	–	–	–	–	2	4	OK

*Примечание.* Местообитания: SA – нижняя кайма перигийного прилива (полоса заплесков), AK<sub>1</sub> – верхняя кайма перигийного прилива, AK<sub>2</sub> – полоса сизигийного прилива, TR – клиф, EL – абразивная древняя терраса, PL – пьедмонт (коренной берег). ЦС – цено-тические стратегии видов: Cl – клинеры, R – рудералы, ST – стресс-толеранты, IK – интер-венты-конкуренты, OK – обскуранты-компетиторы.

**Количественное распределение насекомых  
в приморской катене местообитаний о. Кунашир (экз./м<sup>2</sup>/сут)**

Членистоногие	Местообитание катены						ЦС
	SA	AK <sub>1</sub>	AK <sub>2</sub>	TR	EL	PL	
1	2	3	4	5	6	7	8
Tracheata							
Insecta							
Diptera							
Calliphoridae							
Sp. sp.	100	20	7	–	–	–	CI
Coleoptera, im.							
Tenebrionidae							
<i>Callicomus riederi</i> (Fald. 1833)	65	6	–	–	–	–	CI
<i>Gonocephalum reticolle</i> Motsch., 1866	–	–	163	15	–	–	R
<i>Idisia ornata</i> Pascoe, 1866	–	272	–	–	–	–	R
<i>Micropedinus algae</i> Lewis, 1894	–	28	–	–	–	–	R
<i>Phaleromella humeralis</i> (Marshall, 1876)	–	483	648	–	–	–	R
<i>Stenophanes mesostena</i> Solsky, 1871	–	–	20	–	–	–	R
Staphilinidae							
<i>Caphius nudus</i> Scharp, 1874	224	10	1	–	–	–	CI
<i>Coprophillus impressus</i> Scharp, 1889	5	1	–	–	–	–	CI
<i>Hadropinus fossor</i> Scharp, 1889	233	4	–	–	–	–	CI
<i>Liusus hilleri</i> Weise, 1877	8	5	–	–	–	–	CI
<i>Tachinus japonicus</i> Scharp, 1888	–	–	–	3	–	–	ST
Histeridae							
<i>Hister concoice</i> Lewis, 1884	–	6	–	–	–	–	R
<i>Hypocaccus lewisi</i> Schmidt, 1890	–	50	33	–	–	–	R
<i>H. varians</i> Schmidt, 1890	–	6	–	–	–	–	R
Carabidae							
<i>Amara communis</i> (Panzer, 1797)	–	–	2	27	2	–	ST
<i>A. fudji</i> Tanaka, 1959	–	–	–	–	–	2	OK
<i>A. tibialis</i> (Paykull, 1798)	–	–	1	31	–	–	ST
<i>Badister lacertosus</i> Sturm, 1815	–	–	–	6	11	1	IK
<i>B. marginellus</i> H. Bates, 1873	–	–	–	–	–	1	OK
<i>Bembidion quadrimpressum</i> Motsch., 1860	–	28	–	–	–	–	R
<i>Calathus micropterus</i> (Duft., 1812)	–	–	–	–	2	36	OK
<i>Calosoma maximowiczi</i> A. Mor., 1863	–	–	–	–	–	8	OK
<i>Carabus arboreus</i> Lewis, 1882	–	–	–	–	–	6	OK
<i>C. arvensis hokkaidensis</i> Lapouge, 1921	–	–	–	–	–	21	OK
<i>C. granulatus yezoensis</i> H. Bates, 1883	–	–	–	–	–	4	OK

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>C. kolbei</i> Roeschke, 1897	–	–	–	–	–	7	OK
<i>C. kurilensis</i> Lapouge, 1913	–	–	–	–	–	1	OK
<i>C. opaculus</i> Putzeys, 1875	–	–	–	6	7	2	OK
<i>C. rugipeniis</i> Motsch., 1861	–	–	–	3	4	11	OK
<i>Cychnus morawitzi</i> Gehin, 1863	–	–	–	–	–	2	OK
<i>Dromius kurilensis</i> Lafer, 1989	–	–	–	–	–	8	OK
<i>Eraphius ephippiatus</i> H. Bates, 1873	–	–	–	–	–	48	OK
<i>Eucolpodes japonicas</i> (Motsch., 1980)	–	–	–	–	–	2	OK
<i>Harpalus latus</i> (L., 1758)	–	–	–	10	8	–	IK
<i>Leistus niger</i> Gebler, 1847	–	–	–	–	–	4	OK
<i>Notiophilus impressifrons</i> A. Mor., 1862	–	–	–	–	–	1	OK
<i>Parena tripunctata</i> (H. Bates, 1873)	–	–	–	–	–	1	OK
<i>Poecilus fortipes</i> Chaudoir, 1850	–	–	–	11	48	–	IK
<i>P. reflexicollis</i> (Gobler, 1830)	–	–	–	–	65	–	IK
<i>Pterostichus adstrictus</i> Esch., 1823	–	–	–	–	–	6	OK
<i>P. haptoderoides</i> (Tschit., 1888)	–	–	–	–	8	–	IK
<i>P. orientalis</i> (Motsch., 1844)	–	–	–	–	3	–	IK
<i>P. rhaeticus</i> Heer, 1838	–	–	–	–	–	12	OK
<i>P. ripensis</i> Motsch., 1865	–	–	3	40	15	–	ST
<i>P. subovatus</i> Motsch., 1862	–	–	1	3	2	–	ST
Silphidae im., l.							
<i>Silpha carinata</i>	–	–	–	20	49	25	AS
Coprinae							
<i>Geotrupes</i> sp.	–	–	–	10	–	–	AS

Примечание. AS – ассенизаторы. Ост. обозн. см. табл. 2.

На верхней кайме перигийных приливов, значительную часть времени пребывающей в сухопутном состоянии, динамическая плотность населения беспозвоночных снижается в 1,5 раза, а видовое разнообразие, наоборот, удваивается (см. табл. 2, 3, рис. 4). При этом доминантная роль в сообществе переходит от ракообразных к насекомым, их 13 видов. Наибольшей плотностью популяций отличаются жуки-чернотелки: *Phaleromella humeralis* – 483 экз., *Idisia ornata* – 272 экз., и жужелицы *Bembidion quadriimpressum* – 28 экз. Из хелицеровых появляются сенокосцы – 17 экз., и пауки *Lycosa ischikariana* – 16 экз./м<sup>2</sup>/сут. Сохраняют солидные позиции в составе этого сообщества водяные блохи и мокрицы – 101 и 102 экз./м<sup>2</sup>/сут соответственно. Однако их относительная доля в составе населения по сравнению с полосой заплесков сокращается до 18 %. Доля хелицеровых здесь минимальна (3 %). Доминантные позиции безоговорочно переходят к насекомым – 79 % населения, 68 % видового разнообразия (см. табл. 2, 3, 4).

Таблица 4

**Изменение таксономического спектра членистоногих в различных сообществах сукцессионной серии на приморской катене о. Кунашир**

Позиция катены Таксон членистоногих	Местообитание катены					
	SA	AK <sub>1</sub>	AK <sub>2</sub>	TR	EL	PL
Количество особей, экз./м <sup>2</sup> /сут						
Ракообразные	1152 (65 %)	208 (18 %)	37 (4 %)	17 (8 %)	9 (3 %)	3 (1 %)
Хелищеровые	–	39 (3 %)	68 (7 %)	45 (21 %)	52 (18 %)	84 (28 %)
Насекомые	635 (35 %)	919 (79 %)	878 (89 %)	157 (71 %)	229 (79 %)	209 (71 %)
Σ особей	1787	1166	988	219	290	296
Количество видов, м <sup>2</sup> /сут						
Ракообразные	3 (33 %)	3 (16 %)	2 (11 %)	1 (4 %)	1 (4 %)	1 (3 %)
Хелищеровые	–	3 (16 %)	7 (39 %)	9 (39 %)	10 (40 %)	6 (21 %)
Насекомые	6 (67 %)	13 (68 %)	9 (50 %)	13 (57 %)	14 (56 %)	22 (76 %)
Σ видов	9	17	18	23	25	29

Примечание. Обозначения катен см. в табл. 1.

В поясе сизигийных приливов на АК-позиции катены общая динамическая плотность населения беспозвоночных сокращается по сравнению с предыдущим сообществом с 1166 до 988 экз./м<sup>2</sup>/сут. Резко сдают позиции ракообразные – 5 % населения. Скромное место сохраняют хелищеровые (7 % населения). Господствующей группой остаются насекомые: 89 % – по числу особей, 50 % – по числу видов (см. табл. 3 и 4). Доминантами становятся чернотелки: *Phaleromella humeralis* – 648 экз., и *Gonocephalum recticolle* – 163 экз./м<sup>2</sup>/сут. Из хелищеровых наиболее заметны сенокосцы – 40 экз., и пауки *Tarentulla* sp. – 13 экз./м<sup>2</sup>/сут (см. табл. 2, 3).

На TR-позиции катены, пребывающей большую часть времени в сухопутном режиме, прерываемом нечастыми штормовыми приboями, суммарная динамическая плотность зооэдафона снижается на порядок величин по сравнению с предыдущими сообществами – 219 экз./м<sup>2</sup>/сут. Ви-

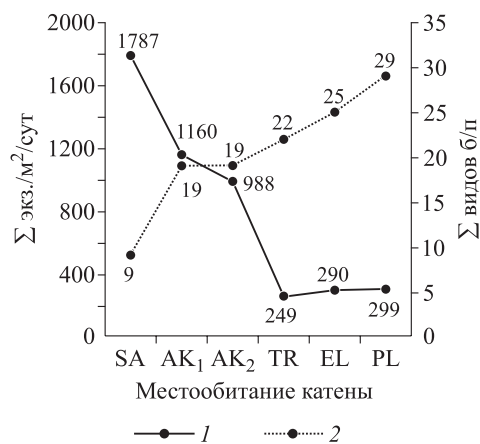


Рис. 4. Изменение общей численности (1) и видового разнообразия (2) почвенной мезофауны на приморской катене о. Кунашир.  
б/п – беспозвоночные



довое разнообразие возрастает до 23 видов. На фоне резкого сокращения в сообществе ракообразных (8 % населения) возрастает до 21 % доля хелицеровых. Доминантами среди них становятся крупные виды родов *Pardosa* и *Trachosa*. Среди насекомых наиболее влиятельны жуужелицы (*A. communis* – 27 экз., *Pt. ripensis* – 40 экз.), чернотелки (*G. recticolle* – 15 экз./м<sup>2</sup>/сут). Тем не менее относительная доля насекомых из-за конкуренции пауков сокращается до 57 % (см. табл. 4).

На EL-позиции катены общая динамическая плотность населения сохраняется примерно на том же уровне, что и в предыдущем сообществе (290 экз.). Доминантной группой остаются насекомые (79 % численности и 56 % видового разнообразия). Среди пауков наиболее представительно выглядят пауки (*P. riparia* – 17 экз., *P. plumipes* – 17 экз./м<sup>2</sup>/сут), а среди насекомых – жуужелицы (*Poecilus reflexicollis* – 65 экз., *P. fortipes* – 48 экз./м<sup>2</sup>/сут).

На PL-позиции катены, зависимой от влияния моря только благодаря ежедневным ветрам-бризам, следы бывшего гидроморфизма сохраняются в почве как память о временах, когда уровень Мирового океана был выше. Из биологических причин зависимости от моря бросается в глаза присутствие в составе зооэдафона плакора небольшой, но стабильной доли водяных блох. Доля хелицеровых в характеризуемом сообществе достигает максимальных на приморской катене значений (28 % общей численности населения). Насекомые по-прежнему сохраняют доминантные позиции (74 % общей численности населения). Их видовое разнообразие достигает здесь максимальной величины – 29 видов. Из пауков наиболее заметно представлены *Pardosa lugubris*, *P. riparia*, *Xysticus saganus*. В составе насекомых ведущую роль в сообществе играют жуужелицы: *Calathus micropterus*, *Carabus arvensis*, *C. rugipennis*, *Epaphius ephippatus*, *Pterostichus rhaeticus*, *Calosoma maximoviczi*, *Dromius kurilensis* (см. табл. 2–4).

Отношение числа видов к общей численности населения в сообществе выразительно отражает индекс Менхиника  $D_{Mn} = \frac{A}{\sqrt{B}}$ , где  $A$  – общее число видов в сообществе,  $B$  – общее число особей в нем же.

Значения индекса менее 0,5 служат показателем низкого уровня организации сообщества, в котором тон задают 2–3 вида с очень высокой плотностью населения. При значении индекса более 1 сообщество представлено множеством видов, занимающих каждый свою экологическую нишу и потому не мешающих друг другу уживаться в одном местообитании. При этом численность каждого из видов не превышает средних значений. В характеризуемой хронохорологической последовательности сообществ приморской катены индекс Менхиника на первом этапе самоорганизации амфибиотического сообщества едва достигает значения 0,2, свидетельствуя о низком уровне энтропии в системе экологических связей. На следующем этапе самоорганизации в местообитании месячного возраста значение индекса Менхиника увеличивается в 2 раза, указывая на некоторую стабилизацию демографического устройства сообщества. На последующих этапах самоорганизации, начиная с сообществ TR-по-

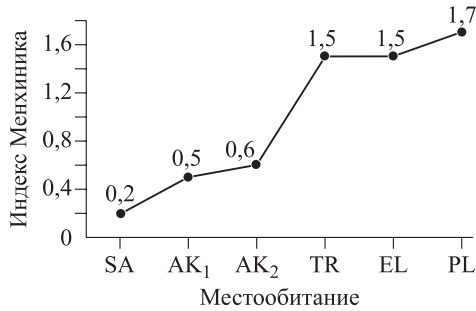


Рис. 5. Изменение индекса Менхиника в сообществах мезофауны почв приморской катены «Кунашир». Усл. обозн. см. на рис. 3 и 4

зиции катены, индекс Менхиника возрастает до 1,5, а на PL-позиции даже до 1,7, олицетворяя уровень самоорганизации, максимально возможный на данной приморской катене (рис. 5).

Наследование, т. е. преемственность видового состава населения в сукцессионом ряду сообществ катены «Кунашир», иллюстрирует изменение коэффициента общности состава по Жаккару,  $k = \frac{a \cdot 100 \%}{b}$ , где  $a$  – число общих видов;  $b$  – сумма видов в двух сообществах.

Наибольшим контингентом видов, переходящим по наследству от предшествующего сообщества последующему, выделяется население приливно-отливной полосы, где количество общих видов в пределах действия перигийного и сизигийного приливов составляет 47 %. На этом первом этапе приморской сукцессии наибольший вклад в наследование вносят ракообразные *Orchestia achoolensis* и Oniscoidea. Общность сообществ SA- и АК-позиций катены, несмотря на территориально близкое соседство и отсутствие физических преград для миграций, снижается в 1,8 раза. Происходит это не за счет ракообразных, которые остаются обильными на АК-позиции, а благодаря появлению в этом местообитании на втором этапе сукцессии обильных сенокосцев, пауков и насекомых (*Gon. recticolla*, *Phaleromella humeralis*, *Stenophanes mesostena*) (см. табл. 4). На том же солидном уровне сохраняется наследуемость состава зооэдафона от АК- к TR-позиции на третьем этапе сукцессии. Сходство состава беспозвоночных между сообществами TR- и EL-позиций на четвертом этапе сукцессии увеличивается до 55 %, главным образом за счет жуужелиц *H. latus*, *Poec. fortipes*, *Pt. ripensis*, *Pt. subovatus*, *Amara communis*, *Badister lacertosus*, *Car. opaculus* (табл. 5).

Между сообществами EL- и PL-позиций катены наследуемость видового состава зооэдафона вновь опускается до 32 %. В целом, фактор наследования элементов биоразнообразия по ходу приморской сукцессии можно считать значительным (25–55 %) (см. табл. 5).

Выразительным показателем самоорганизации сообщества биоты служит выбор доминантной ценотической стратегии видов и их спектра, адекватно по-

**Индекс общности видового состава (по Жаккару)  
сообществ мезоартропод катены местообитаний «Кунашир»**

Катена	Позиция катены					
	SA	AK <sub>1</sub>	AK <sub>2</sub>	TR	EL	PL
SA		47	1,7	3	3	3
AK <sub>1</sub>			28	5	2	2
AK <sub>2</sub>				27	13	4
TR					55	18
EL						32
PL						

*Примечание.* Усл. обозн. см. на табл. 2, 3.

этапному ходу сукцессионного процесса. Однако в отличие от эволюции, выбор наиболее эффективных элементов производится не стохастически, а в рамках ограниченного выбора из заданного априори набора стратегий.

Анализ структуры населения беспозвоночных катены «Кунашир» показал, что контингент видов зооэдафона, предпочитающих узкую полосу нижней каймы перигийного прилива (полоса заплесков) с земноводными условиями жизнеобеспечения и избытком мортмассы, обладает оригинальными свойствами, не свойственными видам с традиционными ценотическими стратегиями: рудеральной, толерантной, конкурентной. На рубеже воды, суши и воздуха обнаружено всего девять видов членистоногих (ракообразных и насекомых), но с высочайшей динамической плотностью популяций, достигающей тысяч особей на квадратный метр за сутки (табл. 6, см. рис. 5). Такая насыщенность среды с дефицитом площади, объема и времени существования исключает вселение в характеризующее местообитание видов с другой ценотической стратегией. Стопроцентная преференция всех девяти видов клинеров предопределена также их трофическими предпочтениями, сапрофагией широкого профиля (от детрита и грубой мортмассы до зоосапрофагии). Фабрические тактики этих видов сводятся к глубокой трансформации среды обитания вплоть до ее полного уничтожения. Форические тактики обитателей пояса перигийных приливов-отливов направлены на осуществление спринтерского перемещения и эвакуации в зыбкой многоликой среде. Например, водяные блохи и бокоплавы сочетают плаванье, прыжки в воздухе, шмыгание в рыхлом субстрате выбросов и закапывание в песок. Высокая эффективность и универсальность локомоторных функций подтверждаются присутствием водяных блох во всех сообществах приморской катены, даже на плакоре. Мокрицы кроме спринтерского бега по плоской поверхности песка с помощью многочисленных конечностей могут при внезапном изменении экологических условий успешно плавать, зарываться в грунт или сворачиваться в шар, полый внутри, герметично изолированный хитинизи-

Таблица 6

**Динамическая плотность зооэдафона мезофауны и спектры  
ценотических стратегий видов в сообществах приморской катены,  
экз./м<sup>2</sup>/сут (% от суммы особей в сообществе)**

Тип ценотических стратегий	Позиция катены					
	SA	AK <sub>1</sub>	AK <sub>2</sub>	TR	EL	PL
Клинеры	1787 (100)	660 (57)	85 (9)	47 (19)	58 (20)	28 (9)
Рудералы	–	500 (43)	893 (91)	18 (7)	–	–
Стресс-толеранты	–	–	9 (1)	108 (43)	23 (8)	–
Интервенты-конкуренты	–	–	–	76 (31)	167 (58)	14 (5)
Обскуранты-компетиторы	–	–	–	–	42 (14)	257 (86)

Примечание. Усл. обозн. те же, что и в табл. 3, 4.

рованными птероморфами от агрессивной внешней среды, сохраняющий воздух при затоплении или воду при слишком долгом пребывании на жарком солнце. Чернотелки *Callicomus riederi*, кроме способности быстро бегать по песку, протискиваться в рыхлом субстрате выбросов, могут переносить затопление, используя обширную субэлитральную полость, исполняющую функцию пластрона. Удлиненное гибкое тело с укороченными надкрыльями позволяет жукам-стафилинам родов *Liusus*, *Hadropinus*, *Caphius* мгновенно включать вторую пару хорошо развитых крыльев для перелетов с места на место, а также эффективно пользоваться скважностью выбросов и песка.

Следующая приморская катена – сообщество зооэдафона верхней каймы перигейных приливов, как и предыдущие, характеризуется обилием видов-клинеров, численность которых, однако, сокращается до 57 %. Кроме них характеризуют сообщество популяции виды-рудералы: чернотелки (*Phaleromella humeralis* – 463 экз., *Idisia ornata* – 272 экз.), карапузики (*Hypocaccus lewisi* – 50 экз.), жужелицы (*Bembidion quadriimpressum* – 23 экз.), сенокосцы – (17 экз.), пауки (*Lycosa ishikariana* – 16 экз) (см. табл. 2, 3). Виды, доминирующие в характеризуемом местообитании с подсохшими или высохшими до хруста выбросами, предпочитают фитосапрофагию в сочетании с зоофагией. Фабрические тактики членов этого сообщества ориентированы на энергичную деструкцию мортмассы выбросов. Здешние рудералы обладают способностью быстро зарываться в песок, благодаря лопатообразно расширенным голням передних ног. Форические тактики, как и у обитателей предшествующего сообщества, предусматривают возможность мобильной эвакуации из экстремального местооби-

тания с помощью полета или бега, а также переживания прилива в вырытых ими же норках.

Сигизийный прилив, накрывая пляж водой, после отлива оставляет местобитание АК-позиции катены в наземном режиме на целый месяц, снабдив его обитателей, кроме выбросов водорослей, еще и отличными укрытиями от непогоды в виде крупногабаритного мусора наземного происхождения (бревна, доски, коряги) и крупнодерновинных злаков (элимус). Реакцией зооэдафона оказывается передача доминирующей роли в сообществе от клинеров к рудералам (90 % населения). Наиболее заметную роль в их составе играют фитосапрофаги (чернотелки: *G. recticollis*, *Ph. humeridens*, *Stenophanes mesostena*) и зоосапрофаги (карапузики *Hypocaccius lewisi*), которые, как и их предшественники, обладают надежными адаптациями к эвакуации, без которой в приливно-отливном поясе невозможно обойтись (см. табл. 2, 3).

В сообществах транзитной позиции приморской катены доминирующие позиции в сообществе захватывают виды со стресс-толерантной ценотической стратегией. На их долю приходится 60 % населения, в составе которого наиболее заметное место занимают жужелицы-зоофитофаги: *Amara communis* – 27 экз., *Pterostichus ripensis* – 40 экз., *Amara tibialis* – 31 экз./м<sup>2</sup>/сут. Трофические тактики этих видов отличаются широким диапазоном способов питания – от зоосапрофагии и некрофагии до фитофагии, обусловленной появлением здесь высшей растительности.

В сообществе зооэдафона древней абразивной террасы, приподнятой на 25–80 м над пляжем, вытесняют виды с ценотической стратегией интервентов-конкурентов. Их доля в составе населения достигает здесь 78 %. Особенно высокой численностью выделяются жужелицы *Poecilus fortipes* (48 экз.) и *Pt. reflexicollis* (65 экз./м<sup>2</sup>/сут). Их появление на EL-позиции приморской катены обусловлено кратковременным дефицитом влаги в почве из-за ее неизбежной потери с плоскостным и внутрпочвенным стоком. Адаптируясь к возможному кратковременному дефициту влаги, пришельцы с семиаридным ареалом способны переключаться с обычного для них хищного способа питания на факультативную фитофагию.

Сообщество зооэдафона PL-позиции приморской катены выделяется среди других безальтернативным доминированием видов с ценотической стратегией обскурантов-компетиторов, которые составляют здесь 87 % населения. Большой частью это виды-стенобионты с ограниченными по площади ареалами: пауки (*Pardosa riparia*, *P. lugubris*), жужелицы (*Carabus arvensis* ssp. *hokkaidensis*, *C. colbei*, *C. arboreus*, *C. rugipennis*, *Calosoma maximovizci*, *Epaphius ephippiatus*, *Dromius kurilensis*, *Cychrus moravitschi*). Большинство из них – облигатные зоофаги с имаго-герпетобионтами и личинками-геобионтами, каждый со своей специфической, недоступной для других видов экологической нишей, что исключает острую конкуренцию, заменяя ее сосуществованием (см. табл. 6).

#### **4.4. Метасукцессия сообществ зооэдафона приморской катены-местообитаний как архетип литосферных сукцессий**

По ходу анализа особенностей самоорганизации сообществ приморской катены возникают вопросы. Во-первых, правомочно ли относить к зооэдафону беспозвоночных-амфибионтов и прежде всего ракообразных с морскими эволюционными корнями. Во-вторых, какое отношение к сукцессиям имеют выявленные хронохорологические последовательности сообществ беспозвоночных морской супралиторали?

На первый вопрос однозначно следует положительный ответ. Обитатели морской супралиторали, в том числе ракообразные, де-факто являются обитателями трехфазной среды, которая уже в АК- и TR-местообитаниях становится полноправной почвой. Морские выбросы мортмассы, где большую часть времени сосредоточены обитатели супралиторали, по своей фактуре аналогичны лесной подстилке, степному войлоку, тундровому очесу. Соответственно, набор и направленность адаптаций обитателей морских пляжей вполне совпадают с адаптациями сугубо почвенных животных. Таким образом, по совокупности параметров организации обитатели морской супралиторали соответствуют экологическим стандартам зооэдафона.

Для ответа на второй вопрос необходимо сопоставить порядок самоорганизации экосистем и сообществ зооэдафона приморской катены с классическими представлениями об организации сукцессий. Наиболее общепризнанными закономерностями сукцессий считаются: а) увеличение видового разнообразия биоты и уменьшение численности особей в ряду самоорганизации сообществ; б) векторная направленность изменений от простого к сложному; в) наследование каждым последующим в ряду саморазвития сообществом значительного контингента биоты предшествующего сообщества; г) переход сообществ биоты в процессе самоорганизации от неспецифичной маргинализации состава, структуры и функций к узкой специализации и разделению экологических ниш; д) перманентная интенсивная трансформация среды обитания в пользу последующих видов биоты, более мощная на ранних стадиях сукцессии и ослабевающая к климаксу; е) последовательное замещение в градиенте самоорганизации видов биоты с разными типами ценотической стратегии; ж) замедление темпов саморазвития по ходу сукцессии; з) последовательная смена во времени качественно оригинальных фаз саморазвития сообществ (по: [Чернова, 1977]). Все перечисленные ключевые закономерности присутствуют в серии сообществ зооэдафона супралиторали о. Кунашир.

Сравнение спектров ценотических стратегий беспозвоночных на приморской катене с помощью индекса различия Брэя–Кёртиса:

$$\rho = \frac{\sum_{k=1}^n |\alpha_k^{(1)} - \alpha_k^{(2)}|}{\sum_{k=1}^n \alpha_k^{(1)} + \sum_{k=1}^n \alpha_k^{(2)}}$$

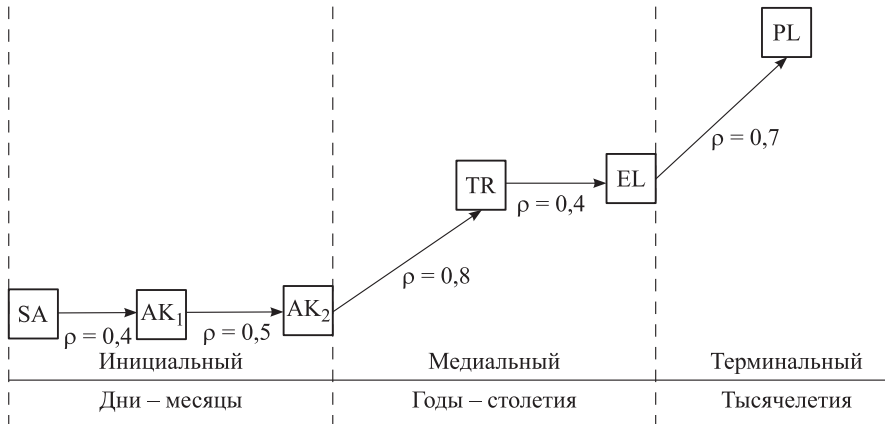


Рис. 6. Этапы интеркалярной метасукцессии зооэдафона на приморской катене «Кунашир». Усл. обозн. как на табл. 3, 4

(где  $\alpha_k^{(1)}$  – значение элементарного признака  $k$  в первом объекте;  $\alpha_k^{(2)}$  – значение этого же признака во втором объекте;  $\Sigma^n \alpha_k^{(1)}$  – сумма значений элементарных признаков (от 1-го до  $n$ -го) в первом объекте;  $\Sigma^n \alpha_k^{(2)}$  – сумма тех же признаков во втором объекте), показало наличие отчетливых хиатусов в значениях индекса в цепи саморазвития (рис. 6).

Различия сообществ поясов перигийного и сигизийного приливов невелики ( $\rho = 0,4-0,5$ ). Однако вверх по катене различия спектров ценотических стратегий возрастают. Значительно различаются спектры зооэдафона АК- и TR-позиций катены ( $\rho = 0,8$ ). Спектры ценотических стратегий сообществ TR- и EL-позиций катены близки ( $\rho = 0,4$ ), а вот различия спектров сообществ EL-позиции с климаксовым сообществом пьедмонта увеличиваются до 0,7. С учетом этого в цепочке самоорганизации сообществ выделяются три неформальных этапа сукцессии: превентивный инициальный, медиальный прогрессивный и терминальный консервативный (см. рис. 6).

Все сообщества зооэдафона приморской катены на разных этапах саморазвития, благодаря разной периодичности проявления лимитирующих факторов морской среды (заплесков, приливов и отливов, бризов, штормов), неоднократно начинают свою самоорганизацию с нуля, но заканчивают ее на разных уровнях приближения к климаксу. На инициальном (превентивном) этапе самоорганизации сообщества, подчиняясь «железной воле» приливов–отливов, прибой и ветровых нагонов волны, изменяются в вечном маятниковом ритме, успевая перевести экосистемы их анаэробного режима в аэробный. На медиальном этапе сообщества биоты по сравнению с предыдущим этапом имеют больше времени для совершенствования в наземном режиме. Наконец, на терминальном этапе самоорганизации климаксовое сообщество получает в свое распоряжение не часы и месяцы, а сотни лет для оптимизации структуры и укрепления ее устойчивости. Гарантами консерватизма служат виды-обскуранты, непримиримо враждебные любым новациям. Охарактеризованную конструкцию интерка-

лярной сукцессии способны расшатать лишь катаклизмы, обусловленные деятельностью вулкана, расположенного неподалеку, или катастрофы глобального масштаба.

Соответствуя большинству параметров сукцессии, приморская серия сообществ биоты включает в себе целый ряд архаических черт организации, не свойственных наземным сукцессиям. К таковым относятся: а) древность происхождения; б) сохранность организации сообществ в первозданном виде на протяжении миллионов лет; в) отсутствие в структуре биотического круговорота звена первичной продукции; г) признаки повышенного гидроморфизма в почвенном профиле, даже на коренном берегу; д) участие в составе зооэдафона на всех этапах сукцессии ракообразных, водных по эволюционной судьбе; е) предусмотрительное сохранение в структуре сообществ зооэдафона видов-клинеров с примитивной архаичной ценотической стратегией на всем протяжении интеркалярной сукцессии, вплоть до климакса.

Приведенные аргументы убеждают, что рассмотренная хронохорологическая последовательность сообществ зооэдафона представляет собой образование, близкое к исходному архетипу персистентного упорядоченного воспроизводства биоэкосистем.



**Глава 5**  
**СУКЦЕССИИ ЗООЭДАФОНА**  
**НА БЕРЕГУ ВНУТРИКОНТИНЕНТАЛЬНОГО ОЗЕРА**

**Abstract**

The bioecosystem series of lake littoral is the most favored object of succession studies, as the biodynamics there is determined by the frequency and scale of area fluctuations and lake configuration. The importance of lake littorals in the Earth's surface structure usually lacks attention due to the small contribution of lake water surface area of just 1.8 % of the total continental area. Globally, however, the bulked over 117 mln lakes perimeter reaches 7 mln km, i.e. 14 times as long as the coastal line of the World ocean. The area of the drying land around lakes is huge, thanks to the pulsing regime of these continental waterbodies. In Russia alone such drying area around lakes occupies thousands of square kilometers. The Chindant lake littoral in Trans-Baikal region is one of the numerous enclaves of the Torey Reservoir. In the semiarid climate, common for the region, the lake overflowed and dried many times. The drying provided series of terro-aquatic, semihydromorphic and paleohydromorphic habitats, from dozens to thousands of years old.

In the Lake Chindant's beach area waves and surf in spring result in several parallel rollers of the mortmass, brought by the surf. The rolls alternate with stripes of bare sand. Such habitats are very similar to sea littoral. But under continental conditions the mortmass rollers, in contrast to the ocean's drying zone, do not move along the beach with tides and ebbs, but during the entire summer period remain where they had formed. In our case four rollers formed compacted chrono-chorological sequence of differently aged habitats, with their mortmass at different stages of decomposition under aerobic conditions. Depending on the distance from the water edge, the existence time of lake rollers can range from two weeks to three months. The roller, closest to the water, was five meters wide and up to 20 cm thick. The width and thickness of other rollers decreased with increasing distance from the water edge to one meter and 5–7 cm, respectively. The salt layer on the beach surface was composed predominantly of sulfates. Substrate oxidation by reducing microflora results in sulfur reduction and ferrous sulfides formation. The latter form a specific horizon, becoming part of the soil profile. Below it a gley horizon forms, saturated with ferrous oxides. A thin humus horizon developed above the gley one over summer. The profile consisting of more than two soil genetic horizons allows to consider the studied soils as relatively well developed and structured, in contrast to unstoppably mixing substrates of the sea supralittoral with a hectic structure of vertical profiles.

Alongside with microflora, invertebrate animals are indispensable actors of biogenic accumulation. Imago forms of the flies belonging to the families of Stratiomyidae, Heleidae, Ephydriidae, Syrphidae, Tendipedidae, and of the beetles of such families as Hydrophilidae, Dryopidae, Staphylinidae, Malachidae, were the first to

descend on decaying waste rollers. Trophically, all of them are saprofagues of broad specialty. Fabric tactics of the insects inhabiting the lake's drying zone show a tendency to loosen waste and soil using special body parts. By perforating soil, they facilitate transition from anaerobic to aerobic regime. Extreme conditions require phoric tactics: sensoric apparatus, accurately adjusted to the odor of hydrogen sulfide; and flight ability, for rapid annexing of an ephemeral habitat or sudden evacuation from such. The demographic tactics of the drying zone inhabitants involves express ontogenesis and high reproduction potential.

In the studied chain of beach rollers, differing in age, substrate temperature, moisture and salt content, the population number decreased 9230 to 786 ind./m<sup>2</sup> with increasing distance from the water edge, whereas species diversity increased from 9 to 35. The nearest to the water edge waste roller had larvae of Diptera and Driopidae beetles predominating in zoedaphone. Alongside with these species, the second roller was dominated by larvae and imago of the beetles from such families as Heteroceridae, Malachidae, Carabidae, Hydrophilidae, Saldidae bugs and spiders. The similarity of zoedaphone composition was clearly shown between the first and the second waste rollers and especially between the third and the fourth ones.

At all stages of zoedaphone community transformation, the cleaners, accounting for 99 % of the population, played a leading role in the spectra of cenotic strategies. Only at the 4th roller, the oldest and of the most decomposed waste, cleaners were joined by ruderals with their 1.5 %.

The stages of the multi-centennial lake drying along the aridization trend are recorded in the area relief as a sequence of terraces of different age and height. Together they constitute a modern intercalating mega-catena with a regular set of geomorphological positions. In the contemporary drying zone, the SA position is aged several days to several weeks; the AK position at 3 m above the water table, is several years old; the TR position (8 m) is several decades old, whereas the EL and Up positions (90–120 m) are of hundreds of thousands years old. All soils in this sequence, i.e. from sulfidic and meadow solonchaks to meadow- and dark-chestnut soils, preserved hydromorphic features in their morphology and chemistry. Along the sequence the plant cover changed from wet solonchaks with seepweeds to mesophytic and stepped meadows, followed by dry steppe with leymus and feather grasses. Nonetheless conspicuous are the shifts in species composition (from 9 to 40 species), the number of geobionts (from 9,000 to 290 ind./m<sup>2</sup>) and herpetobionts' dynamic density (from 2432 to 186 ind./m<sup>2</sup>). Along the meta-succession the Menchinik's index increased from 0.2 at the SA position to 1.4 at the TR one, decreasing at the non-comfortable EL position to 1.0 and then increasing to 1.8 at the upland position.

Similarity of the community compositions was clearly displayed at the start of self-organization, when the similarity coefficient between SA and AK positions reached 61 %. The similarity between the TR and AK positions was estimated as 28 %, whereas the similarity between TR and EL was as low as 11 %. According to the Bray-Curtis dissimilarity index ( $\rho$ ), the difference between the cenotic strategy spectra at SA and AK positions was 0.6. Higher up along the catena  $\rho$  increased to 0.8–0.9. The meta-

succession start was dominated by species with cleaner strategy (91–82 %), the initial stage was dominated by ruderals (86 %). The medium stage was dominated by stress-tolerants, whereas EL and climax stages were dominated by interveners and obscurants, respectively, each with 82 %.

Comparison of sea and lake meta-successions showed significant similarity in their architectonics. However, sea supralittoral undergoes shifts more regularly and frequently. The demographic trends were similar as well: at the sea supralittoral from 0.2 to 1.7, and at the lake supralittoral from 0.6 to 1.8. Gradual increase of the Menchink's  $\alpha$ -biodiversity index along both catenas was interrupted by the drastic decrease at EL position. The dissimilarity index ( $\rho$ ) of the demographic curves was 0.2 in both cases, whereas the dissimilarity of cenotic strategy spectra was 0.1.

The obtained results emphasize the genesis similarity of the sea and lake supralittoral meta-successions, strengthening the idea of sea meta-succession as being an archetype of continental ones.

### 5.1. Система местообитаний озерного берега

Берега озер, периодически меняющие свой облик и конфигурацию в связи с колебаниями уровня воды в водоеме, – излюбленный полигон изучения сукцессий [Cowles, 1899; Clements, 1916; Clements, Schelford, 1939]. Изменения конфигурации, площади озер и объема воды в них обусловлены геоморфологией местности, определяющей глубину водоема и пологость берегов, тектоническими или эрозионными сдвигами, ритмами солнечной активности, диктующими особенности климата (термический режим, количество атмосферных осадков, испаряемость, степень засоления воды и др.). Местообитания озерных берегов широко представлены на земной поверхности. При относительно небольшой суммарной площади водного зеркала озер (1,8 % территории континента) суммарная протяженность береговой линии 117 млн озер мира (7 млн км) в 14 раз больше абриса Мирового океана (504 тыс. км) [The World Atlas, 1999]. Солончатые водоемы, сильнее других подверженные колебаниям уровня воды, занимают около 26 % суммарной площади всех озер, вмещающая около 81 тыс. км<sup>3</sup> воды [Реймерс, 1990]. Среди них имеются гиганты – Каспийское, Аральское озера, превосходящие по площади многие моря. Тем не менее первое усохло за последнее столетие на 30 %, второе – целиком. Многие озера, сегодня уступая Каспию и Аралу по площади в недалеком прошлом, разливались втрое-вдесятеро (Сара-камыш, Тенгиз, Ала-коль, Лобнор, Убусунур, Торейское, Чаны и др.), периодически высыхали, полностью или частично, и восстанавливались вновь неоднократно. Берега, обрамляющие такие озера широким кольцом, только в России занимают около 15 тыс. км<sup>2</sup>. Мелководных озер с пульсирующим водным режимом только в междуречье Оби и Иртыша на юге Западно-Сибирской равнины насчитывают 38 855 с суммарной площадью, равной Байкалу. Отступление воды на берегу при усыхании озера составляет 50–250 м, а в долговременных циклах – до 1,3–2,6 км. Колебания уровня воды в мелководных озерах внутри континента Евразия, и без того пульсирующие в

условиях резко-континентального климата, резко усиливаются под влиянием глобальных климатических трендов [Васильев и др., 2005]. Например, озера степного Забайкалья расположены между двух контрастных климатических областей: Центрально-Азиатской внутриконтинентальной и Тихоокеанской муссонной. Это обеспечивает периодическую смену климатического режима от семиаридного, регулируемого Азиатским антициклоном с его предельно высоким атмосферным давлением и периодическим дефицитом влаги, до гумидного с атрибутами циклональной погоды. В результате взаимодействия разных воздушных масс экологический пейзаж Забайкалья время от времени кардинально преобразуется [Природные условия..., 1965; Севастьянов, 1998; Береснева, 2006]. Усыхающие озера в резко-континентальном климате оставляют после себя на освободившемся от воды пространстве серии гидроморфных, полугидроморфных и палеогидроморфных местообитаний.

В качестве модели рассмотрим берег оз. Большой (Б.) Чиндانت, входившего когда-то в систему пра-Торейского гигантского озера, усыхавшего в предыдущее столетие несколько раз.

## **5.2. Сезонная сукцессия зооэдафона в выбросах мортмассы на волно-прибойном пляже оз. Б. Чиндانت в Забайкалье**

В волно-прибойной полосе шириной 10–12 м вдоль уреза оз. Б. Чиндانت весной при полной воде откладывается несколько параллельных валиков озерной мортмассы, разделенных узкими полосами голого песка. Положение этого местообитания обуславливает экстремальную экологическую среду, отчасти схожую с морской супралиторалью. Однако в континентальных условиях валики мортмассы на озерном пляже не перемещаются в пространстве супралитерали силой приливов, отливов, прибоя и остаются на том месте, где возникли. Озерные выбросы не уничтожаются штормами, как морские, неоднократно возникающие с нуля, а сохраняются в первозданной конфигурации с весны до осени. Озерные выбросы, как и морские, образуют хронохорологическую последовательность местообитаний разного возраста и степени разложения мортмассы. В нашем конкретном случае с весны, по мере спада воды в озере, образовалось четыре валика органических выбросов. Время их существования, по мере удаленности от уреза воды, увеличивается с двух недель до трех месяцев. Валик, ближайший к воде, иногда подновляемый прибоем, имел в ширину 5 м, а толщину 20 см. Ширина других валиков уменьшалась от первого к последнему до 1 м, толщина – до 5–7 см (рис. 7).

Воды оз. Б. Чиндانت имеют карбонатно-хлоридно-сульфатный состав с минерализацией 21 г/л, рН 9. Соли, выступающие на поверхность почвы, состоят преимущественно из сульфатов. Специализированная микрофлора осуществляет их редукцию. Кислород  $O_4$  тратится на окисление органики выбросов, приводя к восстановлению серы и образованию сульфидов железа ( $Fe_2S$ ), нерастворимых в воде. Они отлагаются на месте возникновения, образуя отдельный слой почвы толщиной 3–5 см интенсивно черного цвета. Под ним формируется глее-

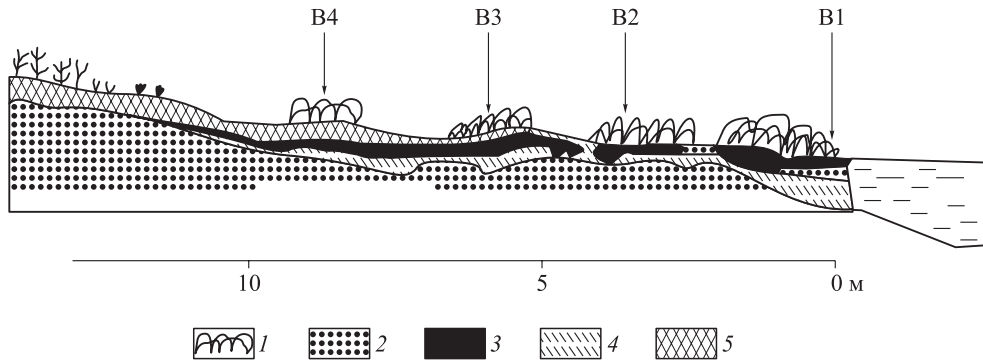


Рис. 7. Почвенный профиль на урзе воды оз. Б. Чиндانت: 1 – органические выбросы, 2 – песок, 3 – сульфидный слой, 4 – глеевый слой, 5 – гумусово-дерновый горизонт, В1–В4 – валики выбросов

вый горизонт сизого цвета толщиной до 7 см, насыщенный закислами железа ( $Fe_3O_4$ ). Под глеевым залегает слой желтоватого песка, насыщенного легкорастворимыми сульфатами, хлоридами и содой [Титлянова, Мордкович, 1970]. Этот субстрат отличается накопительным балансом веществ, в котором главную роль играют механические процессы, дополняемые геохимическими. Биогенная аккумуляция имеет импульсивный характер. Ее продукты успевают отложиться в вертикальном профиле почвы и образовать устойчивые горизонты с характерными свойствами, формируя, в отличие от морской супралиторали, примитивную, но уже почву [Мордкович, Любечанский, 2017].

Непременным участником биогенной аккумуляции, кроме органического субстрата гниющих водорослей и снесенной ветром в озеро ветоши наземных растений, служат неспорозные и флюоресцирующие микроорганизмы, а также беспозвоночные животные.

Представители мезофауны почв обладают большей частью ценотической стратегией клинеров. Топические тактики этих видов отличаются однозначным предпочтением скоплений мортмассы, которые на озерном пляже меняются не маятникообразно, как в морской супралиторали, а векторно – от весны к осени в течение одного лета. Такие сукцессии можно относить к типу сезонных.

Первыми из беспозвоночных десантируются на выбросы имаго мух-львинок (*Stratiomyidae*), береговушек (*Ephydriidae*), журчалок (*Syrphidae*), звонцов (*Tendipedidae*), которые, будучи аэробонтами, шныряют в рыхлой толще выбросов. Компанию им составляют жуки-водолубы и прицепыши, коротконокрылы и малашки.

В трофическом отношении клинеры, как и в морской супралиторали, сочетают сапро- и зоофагию, ликвидируя субстрат собственного обитания. Также обильны облигатные зоофаги: клопы-скакунчики, пауки и др. Попутно клинеры активируют и регулируют элементарные почвенные процессы: оглеение, сульфидонакопление, солончакование, гумусонакопление. Оглеение, активное уже на самом раннем этапе сукцессии, – процесс очень энергоемкий, требует

обильного и непрерывного поступления энергоносителей. Их источником служат легкоподвижные фракции гумуса, неустанно поставляемые во внешнюю среду микроорганизмами и беспозвоночными животными. Последние сначала осуществляют механическую деструкцию органической массы, потом ее глубокую химическую переработку в своих кишечниках до состояния прогумусовых продуктов, которые непрерывным потоком с экскрементами поступают в новообразованную почву [Стриганова, 2012]. С учетом значительных размеров амфибионтных беспозвоночных, огромной плотности их населения, мощного репродуктивного потенциала, значительного запаса зоомассы, достигающего 200–300 г/м<sup>2</sup>, и ежесуточного потока фекалий (до 40 % зоомассы) клинеров правомочно считать «генеральными конструкторами» сукцессионного механизма в его архаичном варианте.

В результате их деятельности сплошная толща сульфидов, токсичных для всего живого, перемешивается, фрагментируется, пополняется охристыми включениями окислов железа, свидетельствуя о прогрессе почвообразовательного процесса.

Фабрические тактики клинеров впечатляют не меньше, чем трофические. Роющие беспозвоночные, осваивая почву под выбросами, перфорируют ее, увеличивая порозность во много раз и обеспечивая свободный доступ кислорода (жуки-пилоусы, водолюбы рода *Cercyon* и жужелицы родов *Daptus*, *Dy-chirius* и др.). Все обитатели уреза озера в совершенстве владеют форическими тактиками, обязательными в экстремальной среде, меняющей свои свойства от месяца к месяцу и даже со дня на день. Соответственно, все имаго насекомых на урезе озера в совершенстве владеют крыльями и полетом, а также сенсорным аппаратом, позволяющим быстро и точно выбирать подходящие местообитания по специфическому запаху сероводорода. Фирменной репродукционной тактикой клинеров, в связи с краткостью существования субстрата выбросов и других условий жизнеобеспечения, является экспресс-онтогенез. Немедленная откладка яиц в быстросохнувший, теряющий кондиции и массу субстрат выбросов – это единственный шанс успеть пройти все фазы индивидуального развития и, достигнув фазы имаго, вовремя ретироваться из зыбкого местообитания. Высокий репродуктивный потенциал клинеров обуславливает высокую динамическую плотность их населения – до десятков тысяч особей на 1 м<sup>2</sup> в сутки (табл. 7).

В цепочке валиков, различающихся длительностью существования, влажностью субстрата обитания, термическими свойствами, общая динамическая плотность населения беспозвоночных на пляже оз. Б. Чиндант убывает по мере удаления от воды с 9230 до 786 экз./м<sup>2</sup>/сут. На первом от воды валике выбросов доминантами сообщества зооэдафона служат личинки двукрылых насекомых (Heleidae, Tendipedidae) и жуки-прицепыши (Dryopidae). Во втором валике, месячного возраста, наряду с прицепышами доминируют личинки и имаго жуков-водолюбов. В третьем валике доминантные позиции сохраняют прицепыши, но на первый план выходят личинки мух-крысок, жуки-малашки, пи-

**Состав населения членистоногих на урзе оз. Б. Чинданти  
(данные ручной разборки выбросов и верхних 5 см почвы, экз./м<sup>2</sup>)**

Таксон	Валик озерных выбросов по степени разложения мортмассы			
	1	2	3	4
1	2	3	4	5
INSECTA: Diptera				
Tendipedidae, l.	1048 ± 397	16 ± 4	0	0
Heleidae, l.	1600 ± 339	512 ± 76	8 ± 3	0
Stratiomyidae, l.	0	18 ± 4	0	0
Brachycera Cyclorrhapha, l.	0	28 ± 7	20 ± 4	50 ± 5
Ephydridae, l.	0	0	136 ± 7	0
Dolychopodidae, l.	0	4 ± 2	8 ± 3	12 ± 7
Tabanidae, l.	0	0	8 ± 3	+
Coleoptera				
Hydrophilidae				
<i>Cercion melanocephalus</i> , l.	120 ± 27	48 ± 23	12 ± 3	12 ± 7
<i>C. melanocephalus</i> , im.	24 ± 5	576 ± 86	44 ± 5	36 ± 3
<i>C. analis</i> , im.	0	28 ± 6	16 ± 4	+
<i>C. analis</i> , l.	0	4 ± 3	80 ± 5	156 ± 11
Dryopidae	6328 ± 570	7068 ± 1066	452 ± 46	10 ± 8
Heteroceridae				
<i>Heterocerus paralellus</i> , im.	0	0	4 ± 3	2 ± 2
<i>H. paralellus</i> , l.	96 ± 11	20 ± 5	156 ± 28	+
Malachidae				
<i>Malachius bipustulatus</i> , l.	0	4 ± 3	320 ± 17	+
Carabidae				
<i>Bembidion infuscatum</i> , im.	0	10 ± 4	24 ± 11	8 ± 4
<i>Dyschirius pusillum</i> , im.	0	0	12 ± 10	8 ± 4
<i>B. dentellum</i> , im.	0	0	20 ± 8	8 ± 3
<i>Pogonus luridipennis</i> , im.	0	0	12 ± 10	4 ± 3
<i>B. andreae</i> , im.	0	0	20 ± 4	16 ± 7
<i>P. iridipennis</i> , im.	0	4 ± 3	4 ± 4	24 ± 4
<i>D. nitidus</i> , im.	0	0	0	2 ± 2
<i>Dyschirius sp.</i> , im.	0	0	10 ± 6	30 ± 7
<i>B. latiplaga</i> , im.	8 ± 3	8 ± 3	28 ± 6	4 ± 3
<i>P. meridionalis</i> , im.	0	0	0	8 ± 4
<i>P. punctulatus</i> , im.	0	0	0	4 ± 3
<i>Amara marcida</i> , im.	0	0	0	+
Staphilinidae	0	64 ± 23 (2 вида)	248 ± 54 (4 вида)	12 ± 5 (2 вида)
Heteroptera				
<i>Chiloxanthus pilosus</i> , im., l.	8 ± 3	48 ± 7	84 ± 12	50 ± 12

1	2	3	4	5
<i>Halosada lateralis</i> , im., l.	0	8 ± 8	400 ± 40	290 ± 33
<i>Peritrechius convivus</i> , im., l.	0	16 ± 4	4 ± 4	+
ARANEI	0	60 ± 12 (2 вида)	204 ± 32 (4 вида)	40 ± 19 (2 вида)

Примечание. Валики выбросов как на рис. 7, ± – ошибка средней.

лоусы, жужелицы-бегунчики и клопы-скакунчики (см. табл. 7). Наконец, в четвертом валике трехмесячного возраста к августу доминантами становятся жуки-водолюбы *C. analis* (имаго и личинки), а также жужелицы-скважники родов *Pogonus*, *Bembidion* и роющие *Dyschirius*. Сохраняют ведущие позиции клопы-скакунчики. В противовес численности, видовое богатство населения от первого валика к четвертому растет с 8 до 23, затем до 32–35 видов. Соответственно, индекс Менхиника в направлении от воды тоже растет: 0,1–0,3–0,7–0,9, свидетельствуя о последовательной стабилизации демографической структуры сообщества зооэдафона.

Общность состава населения в череде валиков варьирует от 19 до 70 %. Наибольшим сходством отличаются сообщества второго и третьего и, особенно, третьего и четвертого валиков выбросов (табл. 8).

В спектре ценотических стратегий видов зооэдафона на всех четырех сезонных этапах трансформации сообщества ведущее место сохраняют клинеры. Их всегда не менее 99 % общего числа особей населения. Лишь на четвертом валике, наиболее старом, в компанию к ним удается затесаться небольшому количеству (1,5 %) видов с ценотической стратегией рудералов (см. табл. 7).

### 5.3. Интеркалярная метасукцессия в Торейской впадине Юго-Восточного Забайкалья

Абиотические факторы метасукцессии, как «камертон», настраивают ее ход.

Масштабы влияния тихоокеанских муссонов с обильными осадками на климат Забайкалья достигали максимальной выразительности в середине четвертичного периода [Природные условия ..., 1965; Береснева 2006]. При этом разливы вод палеоозера Большой

Таблица 8

**Коэффициент общности состава зооэдафона на грани раздела воды и суши оз. Б. Чиндант (по Жаккару, %)**

	Валик выбросов			
	1	2	3	4
1		35	27	19
2			66	43
3				70
4				

Примечание. Валики выбросов: 1 – свежие выбросы возрастом две недели, подновляемые во время ливней; 2 – влажные выбросы возрастом 1 месяц, без подновления; 3 – подсохшие выбросы возрастом два месяца; 4 – сухие выбросы возрастом три месяца.



Торей захватывали часть площади одноименной впадины, включая ее фрагмент – котловину оз. Б. Чиндант.

Этапы последующего, многовекового с перерывами, усыхания Палео-Торей в условиях все возрастающей аридизации запечатлены в рельефе местности лестницей террас разных высоты и возраста. В совокупности они образуют современную катену «Чиндант» со стандартным набором геоморфологических позиций: супераквальной на урезе зеркала водоема; аккумулятивной, высотой 3 м над уровнем воды в озере и возрастом от нескольких месяцев до нескольких лет; транзитной, высотой 8 м и возрастом в десятки-сотни лет, а также древних EL- и PL-позиций, высотой 90 м над зеркалом водоема и возрастом в сотни тысяч лет. Сегодня PL-позиция исполняет роль местного водораздела между оз. Б. Чиндант и р. Шарасун.

Следы былого гидроморфизма в верхней половине катены отражены в вертикальном профиле почв и подстилающих их осадочных породах. На древней PL-позиции к сегодняшнему дню сформировалась темно-каштановая глубоко-солонцеватая почва с отчетливыми признаками былого засоления и осолонцевания в виде изрядного запаса легкорастворимых солей и характерных глянцево-примазок на стенках столбчатых отдельностей в глубоких горизонтах почвы. Эти приметы более гумидного климата и гидроморфизма почв верхней половины катены могли сформироваться только в далеком прошлом при более высоком, чем сегодня, базисе эрозии. Не менее выразительно следы былого гидроморфизма проявляются в материнской породе, подстилающей характеризующиеся, автоморфные сегодня, почвы. Она представляет собой сочетание перемежающихся между собой многократно переотложенных древних озерных отложений и делювия, сносимого с останцов. Темно-каштановая мучнисто-карбонатная легкосуглинистая хрящеватая почва EL-позиции катены имеет тот же возраст, что и каштановая плакора, но не несет признаков засоления и солонцеватости, так как за долгое время пребывания в верхней, довольно крутой части склона хорошо промыта поверхностными водами, уносящими прочь большую часть тонкодисперсных фракций и легкорастворимых солей с нисходящим стоком. Благодаря этому характерным признаком стала повышенная хрящеватость почвы. Позже, в условиях семиаридного климата с высокой испаряемостью, происходило подтягивание из нижних горизонтов темно-каштановой почвы в верхние – карбонатов кальция. Они, образуя прочные связи с органическим веществом, сформировали хорошо развитый, значительный по мощности гумусовый горизонт с идеальными условиями проживания биоты, в том числе зооэдафона. Корковые солонцы TR-позиции катены, расположенные на 3-й террасе оз. Б. Чиндант, в отличие от вышележащих, сформировались в условиях резко-континентального современного климата и представляют собой типичный продукт рассолончакования перенасыщенных легкорастворимыми солями почв. В ходе этого процесса происходит снижение концентрации легкорастворимых солей, ионы Na неизбежно выходят в раствор, обмениваясь с H-ионами или объединяясь с карбонатами, образуют соду. Она гидролитичес-

ки расщепляется, образуя анионы  $\text{HCO}_3$  и сильные щелочи  $\text{NaOH}$ . Из-за небольшой массы и низкого проективного покрытия галофитной растительности, приютившейся на корковых солонцах, гумусовый горизонт маломощен (1–3 см). Плотный солонцовый горизонт под ним насыщен коллоидами. Во влажном состоянии этот субстрат, обладая высокой гигроскопичностью и влагоемкостью, долго удерживает влагу даже при ее дефиците. В сухом состоянии солонцовый горизонт растрескивается на столбчатые отдельности, разделенные широкими трещинами, создающими условия для проникновения воздуха, корней растений и беспозвоночных в глубь почвы. Широкий диапазон экстремальных условий обязывает биоту солонцов к толерантности приспособлений. Почва АК-позиции – луговой солончак – это продукт последнего времени. При наличии перманентного сноса легкорастворимых солей со стоком сверху вниз по катене, подпора близких к поверхности засоленных грунтовых вод, а часто и затопления водами озера происходит аккумуляция легкорастворимых токсичных солей, смешанных с песчано-суглинистым наилком, оставленным озером. Этот субстрат при каждом разливе озера подновляется и пополняется. Сразу под наилком располагается почти безжизненный глей – продукт биохимической реакции перехода окисленных соединений железа в закисные с поглощением кислорода.

Из изложенного следует, что все местообитания характеризуемой катены вместе с населяющей их биотой прошли в своей истории гидроморфную стадию развития [Ковда, 1973]. Снизу вверх по катене они отличаются продолжительностью пребывания в сухопутных условиях – от нескольких месяцев на АК-позиции до полувека на позициях EL и PL. Вверх по катене растет теплообеспеченность почв, убывает их влажность, снижается их засоленность, усиливается солонцеватость и карбонатизация почв. Растительный покров в том же направлении меняется от выбросов озерной мортмассы на SA-позиции катены в отсутствие высшей наземной растительности к мокрому лугу со сведой, затем на АК-позиции, затем – на ячменно-бескильцевый мезофильный луг на TR-позиции, далее – на разнотравно-овсецово-чиевый остепненный луг на EL-позиции и в завершение – на разнотравно-вострецово-ковыльную сухую степь на плакоре. Таким образом, охарактеризованная катена представляет собой синтезограф далекого прошлого и современности. Биоэкосистемы верхней половины катены (EL, PL), имея в своем распоряжении тысячелетия, смогли пройти все стадии регенерации, положенные в степном геобиоме. Биоэкосистемы TR-позиции прошли лишь половину этого пути, без шансов добраться до климакса, по крайней мере, в обозримом будущем. Биоэкосистемы нижней части катены в экстремальных эфемерных условиях резко-континентального климата обречены на пульсирующий режим в течение нескольких лет, а то и ежегодно, каждый раз начиная сукцессию после затопления и осушения с нуля бесконечное число раз и без малейшей надежды выйти на более высокий уровень самоорганизации.

Возникшая в результате хронохорологическая последовательность экологических условий побуждает биоту по ходу самоорганизации использовать собственные возможности, непременно с учетом матрицы местообитаний.

Изменчивость демографии сообществ зооэдафона на катене «Чиндант» по ходу метасукцессии выражается варьированием видового богатства герпетобионтов от 18 до 35 видов, а динамической плотности населения герпетобионтов – от 2432 до 38186 экз./м<sup>2</sup>/сут; геобионтов – от 4486 до 323 экз./м<sup>2</sup>/сут. С учетом репродуктивных возможностей этих категорий зооэдафона такие колебания биоразнообразия можно считать большими. Максимальной численности зооэдафон достигает в начале сукцессии на SA-позиции катены благодаря жукам-жужелицам (р. *Dyschirius* – 928 экз.), жукам-пилоусам (*H. paralellus* – 120 экз.), клопам (*Ch. pilosus* – 308 экз., *H. lateralis* – 285 экз., *P. convivus* – 295 экз./м<sup>2</sup>/сут), жукам-прицепышам (р. *Dryops* – 2356 экз.), водолюбам (*C. melanocephalus* – 192 экз.), жукам-малашкам (Malachidae – 107 экз.), личинкам мух (Tendipedidae – 349 экз., Heleidae – 353 экз./м<sup>2</sup>/сут).

Видовое богатство в сообществах составляет на урезе воды озера 29–35 видов. С отрывом АК-позиции катены от уреза воды численность населения беспозвоночных на поверхности почвы сокращается на порядок величин – до 639 экз./м<sup>2</sup>/сут, а в почве – до 832 экз./м<sup>2</sup>/сут при сохранении видового богатства на том же уровне, что и на урезе воды (32 вида). Наибольший вклад в поддержание численности на этой ступени сукцессии вносят клопы (*H. lateralis* – 200 экз.), личинки мух сем. Stratyomiidae (196 экз.), пауки (186 экз./м<sup>2</sup>/сут).

Следующий шаг метасукцессии зооэдафона запечатлен на TR-позиции катены. Там численность населения по сравнению с предшествующим этапом саморазвития продолжает сокращаться (герпетобионтов – в 3,5 раза, геобионтов – в 1,5 раза). Видовое богатство тоже снижается до минимального на данной катене значения – 18 видов. Характерной особенностью зооэдафона TR-позиции катены служит активное заселение беспозвоночными, наряду с поверхностью почвы, также и ее толщи с комфортными для почвенной мезофауны экологическими условиями (расслоение, увеличение скважности, оптимальный гидротермический режим). На поверхности почвы наиболее обильны мелкие жужелицы-скважники родов *Bembidion*, *Dyschirius*, *Daptus*, мелкие чернотелки (*Crypticus rufipes* – 18 экз., *Gonocephalum reticulatum*). В толще почвы доминируют жужелицы (*Amara microdera* – 34 экз., *A. equestris* – 28 экз., *Harpalus splendens* – 28 экз., *Bembidion latiplaga* – 54 экз., *D. rufithorax* – 70 экз.), клопы (*Peritrechus convivus* – 76 экз., *Henestaris halophila* – 28 экз./м<sup>2</sup>/сут), (табл. 9, 10).

Сообщество зооэдафона EL-позиции катены возрастом десятки-сотни тысяч лет при том же уровне видового богатства, что и в предшествующем сообществе (22 вида), отличается от него повышением общей численности населения на поверхности почвы в 2,6 раза, но снижением ее вдвое в более низком ярусе. Наиболее существенно возрастает численность ксерофильных и термо-

**Распределение герпетобионтных беспозвоночных членистоногих на берегу оз. Б. Чиндант (экз./м<sup>2</sup>/ловчей площади ловушек в сутки, среднее по 10 сезонным учетам)**

ТЦС	Вид беспозвоночных	Позиция катены				
		SA	AK	TR	EL	PL
1	2	3	4	5	6	7
Tenebrionidae, im.						
Cl	<i>Paranemia bicolor</i>	3	–	–	–	–
ST	<i>Crypticus rufipes</i>	–	–	18	–	–
ST	<i>Gonocephalum reticulatum</i>	–	–	4	–	–
OK	<i>Melaxumia angulosa</i>	–	–	–	9	24
IK	<i>Scythosoma pygmaea</i>	–	–	–	320	20
OK	<i>Platyscelis rugifrons</i>	–	–	–	20	37
IK	<i>Anatolica pseudaucta</i>	–	–	–	16	11
IK	<i>Blaps reflexa</i>	–	–	–	9	4
OK	<i>Blaps rugosa</i>	–	–	–	1	5
OK	<i>Oodescelis polita</i>	–	–	–	–	1
Carabidae, im.						
Cl	<i>Amara marcida</i>	21	–	–	–	–
Cl	<i>Dyschirius</i> sp.	928	8	–	–	–
Cl	<i>Pogonus luridipennis</i>	24	8	–	–	–
Cl	<i>Bembidion andreae</i>	19	1	–	–	–
Cl	<i>Pogonus iridipennis</i>	21	4	–	–	–
Cl	<i>Bembidion infuscatum</i>	14	4	–	–	–
Cl	<i>Bembidion dentellum</i>	8	2	–	–	–
Cl	<i>Bembidion obliquum</i>	6	3	–	–	–
Cl	<i>Dyschirius nitidus</i>	24	12	4	–	–
Cl	<i>Dycheirotichus rufithorax</i>	32	2	9	–	–
R	<i>Harpalus obtusus</i>	13	21	8	–	2
ST	<i>Pterostichus hangaicus</i>	2	2	4	–	–
R	<i>Pogonus punctulatus</i>	16	63	–	–	–
R	<i>Pogonus meridionalis</i>	28	43	–	–	–
R	<i>Carabus maender</i>	3	13	–	–	–
R	<i>Carabus clathratus</i> ssp. <i>maaki</i>	3	8	–	–	–
R	<i>Bembidion mandli</i>	–	33	–	–	–
R	<i>Dyschirius salinus</i>	–	16	–	–	–
R	<i>Pterostichus niger</i>	–	4	–	–	–
R	<i>Cymindis rivularis</i>	–	3	–	–	–
ST	<i>Amara equestris</i>	–	4	7	–	–

1	2	3	4	5	6	7
ST	<i>Daptus vittatus</i>	–	4	9	–	–
ST	<i>Amara microdera</i>	–	1	7	–	–
ST	<i>Dyschirius pusillus</i>	–	5	16	–	–
ST	<i>Bembidion lampros</i>	–	–	14	–	–
ST	<i>Bembidion latiplaga</i>	–	–	8	–	–
ST	<i>Dyschirius extensus</i>	–	–	4	–	–
OK	<i>Carabus kruberi</i>	–	–	–	2	5
IK	<i>Harpalus optabilis</i>	–	–	–	3	1
IK	<i>Taphoxenus refleximargo</i>	–	–	–	4	–
OK	<i>Cymindis binotata</i>	–	–	–	2	14
OK	<i>Ophonus hystrix</i>	–	–	–	1	4
IK	<i>Taphoxenus rugipennis</i>	–	–	–	5	1
OK	<i>Harpalus pusillus</i>	–	–	3	4	7
OK	<i>Harpalus anxius</i>	–	–	1	4	16
OK	<i>Dyschirius globosus</i>	–	–	–	–	20
OK	<i>Curtonothus fodinae</i>	–	–	–	–	9
OK	<i>Amara communis</i>	–	–	–	–	8
OK	<i>Harpalus froelichi</i>	–	–	–	–	8
OK	<i>Poecilus fortipes</i>	–	–	18	13	25
Silphidae, im.						
Cl	<i>Necrophorus argutor</i>	–	–	–	2	15
Cl	<i>Necrophorus germanicus</i>	–	–	–	–	7
Cl	<i>Tanatophilus</i> sp.	–	–	–	–	4
OK	Histeridae, im.	–	–	–	–	21
Staphylinidae, im.						
OK	<i>Staphylinus erythropterus</i>	–	–	–	–	31
IK	<i>Staphylinus dauricus</i>	–	–	–	13	–
R	Staphylinidae sp.	6	32	3	–	–
OK	Chrysomelidae, im.	–	–	–	–	5
Cl	Dytiscidae, l.	7	–	–	–	–
Hydrophilidae, im.						
Cl	<i>Cercyon analis</i>	20	3	–	–	–
Cl	<i>Helophorus nubius</i>	23	18	–	–	–
Heteroceridae, im.						
Cl	<i>Heterocerus parallelus</i>	120	5	–	–	–
R	<i>Heterocerus flexuosus</i>	–	8	–	–	–
	Curculionidae, im.	–	7	32	36	13
IK	Cerambycidae, im., l.	–	–	–	6	2

1	2	3	4	5	6	7
Heteroptera, im., l.						
Cl	<i>Chiloxanthus pilosus</i>	308	77	–	–	–
Cl	<i>Halosalda lateralis</i>	285	149	–	–	–
Cl	<i>Peritrechus convivus</i>	295	12	–	–	–
IK	<i>Henestaris halophila</i>	–	–	–	4	–
IK	<i>Mastlethinus abbreviatus</i>	–	–	–	1	1
OK	<i>Coranus hammarstroemi</i>	–	–	–	1	2
OK	<i>Alydus calcaratus</i>	–	–	–	–	16
OK	<i>Geocoris grylloides</i>	–	–	–	–	3
OK	<i>Emblethis brachynotus</i>	–	–	–	–	12
Cl	Notonectidae sp. sp.	4	–	–	–	–
Cl	Plecoptera, l.	45	–	–	–	–
	Araneina	55	56	17	11	29

стойких чернотелок *Scythosoma pygmaea* (320 экз./м<sup>2</sup>/сут), жужелиц *Harpalus optabilis*, *Taphoxonus refleximargo*, *T. rugipennis* на поверхности почвы, а в ее более глубоких горизонтах – личинок жуков-усачей р. *Dorcadion*, личинок пластинчатоусых жуков *Amphimallon solstitialis*, малощетинковых кольцецов сем. *Enchytraeidae*. Все эти беспозвоночные демонстрируют ярко выраженную преференцию сухих и теплых местообитаний, типичных в подзоне сухих степей с их постоянным дефицитом влаги в почвах. Феномен появления видов-ксерофилов на катене «Чиндант» в Забайкалье, периодически орошаемой тихоокеанскими муссонами, объясняется особыми свойствами EL-позиции катены. Она, благодаря своему высокому положению в рельефе и крутизне уклона, в отличие от всех других позиций, получая лишь зональную норму осадков, еще и теряет их значительную часть с плоскостным и внутрпочвенным стоком. Имеет также значение угол падения солнечных лучей на плоскость почвы – почти под прямым углом, что приводит к перегреву и испарению части влаги, увеличивая ее и без того значительный дефицит.

В результате на катене с семиаридными в целом микроклиматическими условиями возникает анклав более аридного ландшафта, свойственного более южным широтам. Этим обстоятельством активно пользуются типично сухостепные виды жужелиц, усачей, чернотелок в стремлении расширить свой ареал обитания. Их появление значительно увеличивает пределы изменчивости населения почвенных беспозвоночных в ходе метасукцессии.

Климаксовое сообщество на PL-позиции катены, завершающее метасукцессию, выделяется среди прочих чуть более высоким видовым богатством (35–40 видов), но снижением общей численности в 1,3 раза по сравнению с предшествующим сообществом на поверхности почвы, но ростом численности в толще почвы в 1,5 раза. Отмеченное еще на TR-позиции смещение

**Распределение членистоногих герпето- и геобинтов на катене «Чиндант»  
по данным ручных раскопок (экз./м<sup>2</sup>, среднее значение  
из 10 сезонных выборок беспозвоночных)**

ТЦС	Вид беспозвоночных	Позиция катены				
		SA	AK	TR	EL	PL
1	2	3	4	5	6	7
Tenebrionidae, im., l.						
ST	<i>Crypticus rufipes</i>	–	–	1	–	1
ST	<i>Oodescelis polita</i>	–	–	2	–	1
IK	<i>Platyscelis rigifrons</i>	–	–	–	18	1
IK	<i>Scythosoma pygmaea</i>	–	–	–	25	10
IK	<i>Melaxumia angulosa</i>	–	–	–	8	2
IK	<i>Anatolica pseudaucta</i>	–	–	–	2	–
IK	<i>Anatolica strigosa</i>	–	–	–	2	–
Carabidae, im., l.						
R	<i>Dyschirius salinus</i>	28	50	–	–	–
R	<i>Bembidion mandli</i>	9	10	–	–	–
Cl	<i>Pogonus iridipennis</i>	23	8	–	–	–
Cl	<i>Dyschirius sp.</i>	29	–	–	–	–
Cl	<i>Bembidion obliquum</i>	24	2	–	–	–
Cl	<i>Bembidion infuscatum</i>	20	2	–	–	–
Cl	<i>Bembidion andreae</i>	19	2	–	–	–
Cl	<i>Bembidion dentellum</i>	12	2	–	–	–
R	<i>Dyschirius pusillus</i>	–	6	4	–	–
R	<i>Pogonus meridionalis</i>	–	10	2	–	–
R	<i>Pogonus punctulatus</i>	–	20	14	–	–
ST	<i>Amara microdera</i>	–	3	24	–	–
ST	<i>Harpalus splendens</i>	–	6	28	–	–
ST	<i>Amara equestris</i>	–	4	28	–	–
ST	<i>Dicheirotichus rufithorax</i>	–	2	70	–	–
ST	<i>Bembidion latiplaga</i>	–	–	54	–	–
ST	<i>Dyschirius explensus</i>	–	–	8	–	–
ST	<i>Dyschirius extensus</i>	–	–	8	–	–
ST	<i>Pogonus luridipennis</i>	–	–	4	–	–
ST	<i>Cymindis rivularis</i>	–	–	2	–	–
ST	<i>Dyschirius chalybaeus</i>	–	–	2	–	–
ST	<i>Dyschirius chalceus</i>	–	–	4	–	–
ST	<i>Bembidion lampros</i>	–	–	12	–	–
ST	<i>Harpalus (Actephilus) sp.</i>	–	–	14	5	–
OK	<i>Harpalus pusillus</i>	–	–	12	4	14

1	2	3	4	5	6	7
OK	<i>Harpalus optabilis</i>	–	–	–	3	2
OK	<i>Harpalus anxius</i>	–	–	–	6	8
OK	<i>Cymindis binotata</i>	–	–	–	1	1
Elateridae, im., l.						
R	<i>Cardiophorus rufi</i>	–	2	–	–	–
OK	<i>Selatosomus spretus</i>	–	–	–	1	5
Hydrophilidae, im.						
Cl	<i>Ceryon melanocephalus</i>	192	–	–	–	–
Cl	<i>Ceryon analis</i>	27	–	–	–	–
Dryopidae, im.						
Cl		2356	–	–	–	–
Scarabidae, im., l.						
IK	<i>Maladera holocericea</i>	–	–	–	7	–
IK	<i>Anisoplia</i> sp.	–	–	–	1	–
IK	<i>Amphimallon solstitialis</i>	–	–	–	19	3
OK	<i>Lachnota henningi</i>	–	–	–	9	60
	Anthicidae	–	–	–	12	22
	Dascillidae, im., l.	–	–	12	–	–
	Heteroceridae, im., l.	–	20	2	–	–
Cl	Malachidae, l.	107	8	1	–	–
Cl	Staphylinidae	83	–	–	–	–
Heteroptera, im., l.						
Cl	<i>Chiloxanthus pilosus</i>	84	18	–	–	–
Cl	<i>Halosalda lateralis</i>	400	200	4	–	–
ST	<i>Peritrechus convivus</i>	16	10	76	–	–
ST	<i>Henestaris halophila</i>	–	10	28	–	–
ST	<i>Coranus hammarstroemi</i>	–	–	6	–	1
OK	<i>Geocoris grilloides</i>	–	–	2	–	3
OK	<i>Alydus calcaratus</i>	–	–	2	–	6
OK	<i>Emblethis brachyonotus</i>	–	–	2	–	12
IK	<i>Mastletinus abbreviatus</i>	–	–	–	4	1
Diptera, l.						
Cl	Tendipedidae	349	–	–	–	–
Cl	Heleidae	533	–	–	–	–
Cl	Ephydriidae	45	–	–	–	–
Stratyomiidae						
R	<i>Geosargus</i> sp.	–	4	–	–	–
Cl	<i>Stratyomyia</i> sp.	18	2	–	–	–
R	<i>Nemotellus</i> sp.	–	196	2	–	–



1	2	3	4	5	6	7
R	Limoniidae, l.	—	2	—	—	—
R	Tabanidae	8	20	4	—	—
R	Dolichopodidae	8	16	4	—	—
Cl	Brachycera Cyclorhapha	28	11	4	—	1
ST	Empididae	—	—	2	—	1
OK	Bombyliidae	—	—	—	—	1
IK	Asilidae	—	—	—	6	4
IK	Itonididae	—	—	2	6	4
OK	Therevidae	—	—	—	5	2
	Araneina	68	186	160	15	20
OK	Enchytraeidae	—	—	—	164	240

зооразнообразия в более глубокие горизонты на заключительной стадии самоорганизации сообществ проявляется еще заметнее благодаря оптимизации среды обитания в луговато-каштановой почве, содержащей повышенное количество гумуса более высокого качества, с комфортной структурой почвенной массы и гидротермическими условиями. Наибольший вклад в потенциал изменчивости демографии сообществ зооэдифона в ходе сукцессии вносят энхитреиды (240 экз.), хрущи *L. henningi* (60 экз.), жужелицы *D. globosus* (20 экз.), *P. fortipes* (25 экз.), жуки-коротконадкрылы *St. erythropterus* (31 экз./м<sup>2</sup>/сут), клопы *Alydus calcaratus* (6 экз.) (см. табл. 9, 10).

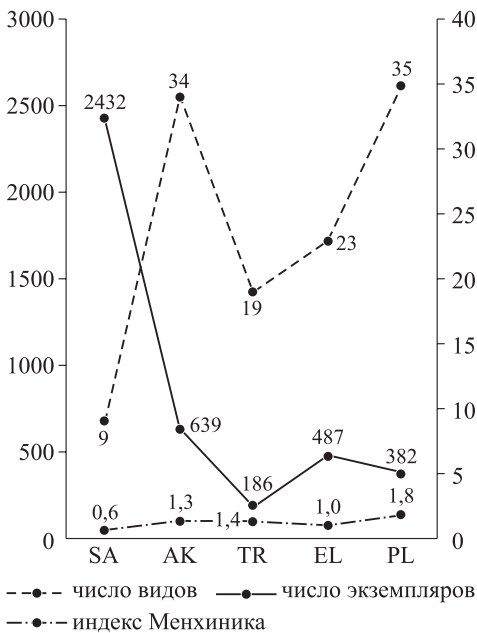


Рис. 8. Изменчивость видового богатства, обилия особей и индекса Менхиника в ходе метасукцессии зооэдифона на катене «Чиндонт» в Забайкалье

Значение индекса Менхиника, показателя потенциала комбинаторики разнообразия и численности биоты по ходу метасукцессии, на катене «Чиндонт» последовательно растет с 0,2 на SA-позиции катены до 1,4 на транзитной, затем выразительно уменьшается на EL-позиции, дискомфортной для местной биоты, и далее возрастает до 1,8 в сообществе плакора. В целом, пределы изменчивости демографической структуры населения зооэдифона на катене «Чиндонт» можно оценить как умеренные, но достаточные для стимуляции поэтапной самоорганизации сообществ (рис. 8).

Наследование следующими по ходу метасукцессии сообществами признаков организации предыдущих проявляется количеством видов зооэдафона, общих для двух последовательных в сукцессионном ряду сообществ, отражает коэффициент общности локальных фаун Жаккара. Наиболее отчетливо наследование видового состава проявляется на старте самоорганизации. Так, сообщество почвенной мезофауны АК-позиции катены заимствует 61 % видов предшествующего во времени и соседнего по положению на катене сообщества SA-позиции. Сообщество TR-позиции катены, отличающееся от сообщества АК-позиции, более значимо по возрасту, наследует лишь 28 % состава населения, несмотря на тесное соседство в пространстве. Общность видового состава сообществ зооэдафона TR- и EL-позиций составляет всего лишь 11 % из-за неспособности пришельцев-ксерофилов оккупировать TR-позицию с повышенной влажностью почвы. Зато сообщества PL- и EL-позиций схожи на 53 % состава за счет обоюдного обмена видами (табл. 11).

Выбор наиболее адекватной ценотической стратегии и ее спектра по ходу метасукцессии на катене «Чиндант» иллюстрируется и определенной структурой доминирования видов с определенной ценотической стратегией в последовательности сообществ катены (табл. 12).

Наименьшие различия спектра, обозначенные индексом Брэя–Кёртиса, наблюдаются между соседствующими в катенном ряду и во времени сообществами SA- и АК-позиций ( $\rho = 0,5$ ). Далее в хронохорологической последовательности местообитаний и приуроченных к ним сообществ зооэдафона различия спектров возрастают почти до максимума ( $\rho = 0,8-0,9$ ) и остаются на этом

Таблица 11

**Наследование видового богатства между сообществами зооэдафона в ходе метасукцессии на катене «Чиндант» в Забайкалье**

	SA	AK	TR	EL	PL
SA		61	15	2	4
AK			28	4	5
TR				11	14
EL					53
PL					

*Примечание.* Усл. обозн. см. в табл. 9, 10.

Таблица 12

**Спектры ценотических стратегий в сообществах метасукцессии на катене «Чиндант» (% от общей численности сообщества)**

Катена	Позиция катены				
	SA	AK	TR	EL	PL
CI	2361 (97)	101 (15)	13 (7)	2 (0,4)	26 (7)
R	63 (3)	522 (82)	11 (6)	–	2 (0,5)
ST	2 (0,1)	16 (3)	141 (76)	–	1 (0,3)
IK	–	–	–	428 (88)	39 (10)
OK	–	–	21 (11)	59 (12)	314 (82)

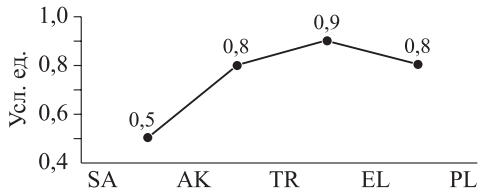


Рис. 9. Изменение спектра ценотических стратегий (по индексу различия Брэя-Кёртиса) в хронохорологической последовательности сообществ зооэдафона на катене «Чиндант»

уровне вплоть до климакса на плакоре (рис. 9, см. табл. 12). Наибольший вклад в различия спектров ценотических стратегий вносит появление на каждом этапе метасукцессии видов с преферентной ценотической стратегией. На SA-позиции, на старте метасукцессии, доминируют в сообществе виды-клинеры (91 % численности населения). На АК-позиции 82 % населения составляют виды-рудералы, на TR-позиции господствуют стресс-толеранты (76 % населения), на EL – интервенты (88 %), а на плакоре – обскуранты-компетиторы (82 % населения) (см. табл. 12).

По совокупности критериев сравнения (демография, наследование видового фонда, выбор наиболее эффективной ценотической стратегии и их комбинации) в структуре анализируемой метасукцессии отчетливо просматривается пять последовательных хронохорологических этапов: превентивный на SA-позиции, инициальный, медиальный, терминальный и замыкающий климаксовый, каждый со своими оригинальными чертами, но с элементами преемственности в катенной цепочке местообитаний.

#### 5.4. Сходство и различия приморской и приозерной внутриконтинентальной метасукцессий

Сравнение метасукцессий, происходящих одновременно и на большом удалении друг от друга, но с соблюдением унифицированного катенного порядка, дает шанс приблизиться к пониманию – когда, где, каким образом возник и навеки прописался в биосфере уникальный механизм регенерации сообществ биоты, нарушенных катаклизмами среды обитания или противоречиями разных компонентов населения внутри сообщества.

При этом выяснилось, что приморская и приозерная метасукцессии при наличии ожидаемых различий имеют сходный *modus operandi* (образ действий). Факторами, регламентирующими самоорганизацию биоэкосистем во времени и пространстве, в обоих случаях служат ритмы среды, катенное устройство рельефа, региональные закономерности циркуляции воздушных масс, водных и минеральных ресурсов. В морской супралиторали и примыкающих к ней местообитаниях параметры среды меняются ритмично и скоротечно (часы, дни, месяцы), а в приозерной впадине внутри континента – векторно, с протяжением во времени от нескольких десятилетий до столетий.

Степень и тенденции демографической изменчивости сообществ зооэдафона вдоль двух сравниваемых катен – весьма схожи. Об этом свидетельствуют значения индекса Менхиника в той и другой сукцессионных последовательностях. По ходу обеих сукцессий индексы Менхиника растут с 0,2 на инициальном

этапе до 1,7 в приморской сукцессии, с 0,6 до 1,8 – в приозерной. Плавная в целом стабилизация демографической структуры сообществ искажается только на ЕL-позиции обеих катен, едва заметно – на приморской, и очень выразительно – на приозерной (см. рис. 9). Причиной снижения значения индекса Менхеника на ЕL-позиции служат уже отмеченные ранее особенности ее организации, обусловленные неизбежной потерей влаги. Этот негативный для биоты «сюрприз» на приморской катене нивелируется морским воздухом, перенасыщенным влагой, но усугубляется в континентальных условиях Забайкалья, особенно в аридных ландшафтах. Индекс различия Брэя–Кёртиса на двух кривых, отображающих тенденции изменения демографии населения беспозвоночных, составляет между двумя сравниваемыми сукцессиями лишь 0,27, указывая на вероятность сопряженного генезиса двух сукцессий.

Сравнительный анализ порядка наследования видового состава по ходу сукцессии показал, что сообщества зооэдафона инициального и медиального этапов заимствуют у предшествующих в сукцессионном ряду сообществ около трети состава видов. На терминальном и климаксовом этапах наследование возрастает до 55–61 % видового богатства сообщества. Потенциал наследования видового состава зооэдафона в приозерной сукцессии выше, чем в приморской. Доля наследуемых видов на АК-позиции приморской катены составляет 47 %, но на TR снижается до 28 %. На приозерной катене наследование видов предыдущего сообщества последующим достигает 61 %, снижаясь до 28 % на TR-позиции, как и в приморской сукцессии. На этом сходство заканчивается и начинаются различия, особенно заметные на беспокойной ЕL-позиции катен с ее непредсказуемыми условиями обитания, колеблющимися в широком диапазоне. Доля наследуемых видов на ЕL-позиции на приморской катене растет до 55 %, а на приозерной, в условиях дефицита увлажнения, наоборот, падает до 11 %. Так же альтернативно меняется тенденция наследования видового состава сообществ на климаксовом, заключительном, этапе сукцессии. На приморской катене доля унаследованных видов по сравнению с терминальным этапом снижается с 55 %, на TR-позиции катены – до 32 %. На приозерной катене заимствование видов, наоборот, растет по ходу сукцессии с 11 до 53 %. Несмотря на отмеченные особенности, различие двух сравниваемых сукцессий по параметру наследования видового состава остается в низких пределах ( $\rho = 0,24$ ) (рис. 10).

Селекция видов с определенной ценотической стратегией и избирательное доминирование какой-либо из них на соответствующем этапе самоорганизации в обеих сравниваемых сукцессиях – похожи. В том и другом случае степень преференции видов в адекватных условиях составляет на инициальном этапе на приморской катене 82–100 %. На медиальном этапе преференция снижается на приморской катене до 43 %, на приозерной – до 76 %. От терминального этапа к климаксовому степень преференций доминантов в сообществе растет: на приморской катене – до 86 %, на приозерной – до 82–98 %. Кривая изменения степени преференции на приозерной катене полагая по сравнению

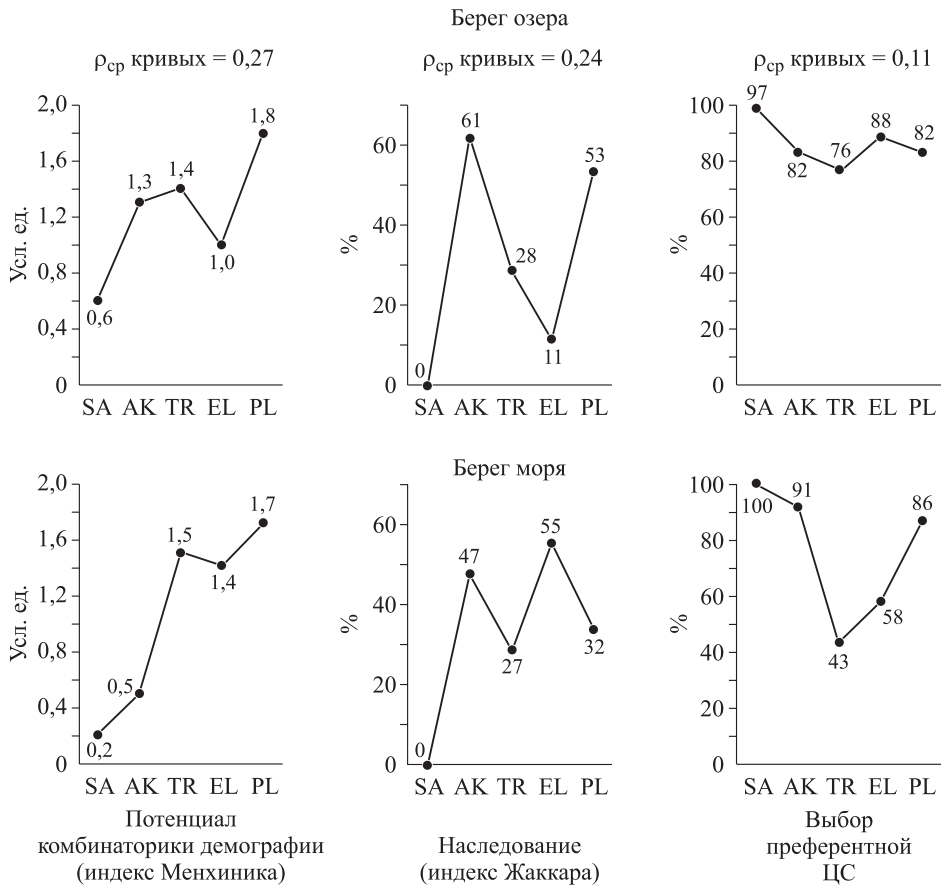


Рис. 10. Сравнение тенденций сукцессий на приморской и приозерной катенах.  
Усл. обоз. см. на рис. 9

с приморской. Однако обе сравниваемые сукцессии по параметру ценотических стратегий тоже имеют больше сходства, чем различий, что отражает средний для серии сообществ катены индекс различий  $\rho$ , снижающийся до минимальных значений (0,11) (см. рис. 10).

Таким образом, тенденции и степень изменения параметров приморской и континентальной приозерной метасукцессий суммарно по трем критериям различаются ненамного. Из этого следуют выводы. Во-первых, копилка аргументов в пользу существования стандартизированной программы сукцессионного механизма пополнилась. Во-вторых, сопричастность генезиса двух метасукцессий не лишней раз подтвердилась. В-третьих, прибавилось оснований рассматривать приморскую метасукцессию как архетип регенерации биоэкосистем, пострадавших от стихийных и антропогенных сбоя саморазвития, подтверждая вероятность арогенного перехода беспозвоночных животных от водного образа жизни к наземному (по М.С. Гилярову [2012]).

**Глава 6**  
**СУКЦЕССИЯ НА ТАКЫРАХ ЗЕРО-ПОЗИЦИЙ**  
**ОБНАЖИВШЕГОСЯ ДНА ПЕРЕСОХШИХ СОЛЕННЫХ ОЗЕР**

**Abstract**

One of the negative consequences of the global or regional climate warming trends manifests itself in aridisation and complete drying-off of shallow lakes. The resulting habitats (blowing sands, solonchak and clay deserts) are very limited in all life-supporting resources and can be even toxic. Such landscapes proliferate on all continents at all latitudes, increasing in number and area. In the south of West Siberia, the area occupied by shallow lakes, destined to drying-off, currently does not exceed 3,500 km<sup>2</sup>. The major Chany Lake and its numerous enclaves dry-off recurrently. The typical examples are provided by the Lake Solenoye, 2 km in diameter, in the Barabinsk forest-steppe, and Yudinsky reach that was separated by a dam from the main water area of the Chany Lake more than half a century ago. Both water bodies have recently switched their water regime from pulsing to steadily terrestrial. The novel habitats are represented by solonchaks, covered by thick layer of evaporated salts, with regular surface polygonal cracks and no higher plants. In Asia such habitats are called takyrs. In the local relief takyrs occupy the lowest positions, joining to the long-existing intercalating catena and extending the latter as an additional zero-position. The surface or the in-soil water flow from the upper catenary positions do not reach takyrs, and ground water cannot reach soil horizons. Atmospheric precipitation serves as the sole source of water. However, the water rapidly evaporates from the bare surface, which results in drastic water deficit. This zero-position is oversaturated by nitrates, sulfites, chlorides and sulfides. These factors do not favour the organisms that do not have adaptations for regulating high osmotic pressure. Autotrophs at zero-positions are represented solely by the blue-green algae. Combined with salts, silt and mineral products, they form a solid crust 1–5 cm thick. During drying, the crust separates from the ground below, leaving in between a narrow space, providing shelter for arthropods, venturing to inhabit it. Such crusts and cracks facilitate converting the anaerobic environment into aerobic one. In summer the temperature of the former lake bottom reaches 20–23 °C in the 0–5 cm layer, during hot days increasing to 42–44 °C. Salt contents in the former bottom ground reaches 7–8 %, whereas ground water mineralization reaches 20 g/l, the pH of the bottom substrate being 9.

Zooedaphone at the zero-position, despite tough environmental conditions, was represented by 16 arthropod species on the 2-weeks old takyr. After a month, species richness decreased to six species, whereas at the 50-years old Yudinsky reach there were only four species. The dynamic density of the pedobionts' population decreased from 408 to 16 ind./m<sup>2</sup>/day. Immediately after water disappearance, the *C. chloroticus* beetles began dominating the zooedaphone, their abundance reaching hundreds of individuals. Other two species of the Carabidae family (*C. rufoaeneus*, *C. elegans*)

were playing sub-dominants. They were joined by the beetles of such genera as *Heterocerus*, *Dyschirius*, as well as *Grylotalpa* and *Labidura* at the two-weeks-old takyr. Simultaneous decrease of abundance and species number ensured stability of the Menchinik's index (0.8).

The similarity of the zoedaphone species composition was estimated as 50–67 %. The ultimate dominance of species with a specific cenotic strategy of hermits provides a unique feature for biodynamics of zoedaphone communities of takyrs in the forest-steppe. Their trophic tactics is based on saprophagy or zoosaprophagy (the *Heterocerus* and *Cardioderus* beetles, earwigs, mole crickets). The fabric tactics are based on digging activity and using soil porosity and tunnels. The *Heterocerus* imago bring on the surface 2730 m<sup>2</sup> of the substrate via their vertical holes, equaling 150–160 kg of the air-dry mass per hectare. The digging by arthropods changes physical and chemical environment, increasing soil porosity by 30–40 %. The grainy substrate excavated by arthropods from the holes, has 8.1 % of Na and K (bulked together), as compared with 3.1 % in soil, undisturbed by digging.

The digging activity of mole crickets is especially impressive, as one individual over a day can loosen up 5–7 cm thick and 3 cm wide surface area, totaling to 3 m<sup>2</sup>. Taking into account their dynamic density (up to 12 ind./m<sup>2</sup>/day), these arthropods are definitely a major driving force in switching soil moisture regime from the non-leached to the leached one. Soil substrate, loosened up by arthropods and fertilized with their fecal matter, benefits aerobic microflora activity. As a result, the humic acids' share increased to 29 % as compared with the original soil substrate. The ratio of fulvic acids decreased from 38 % to 21 %, whereas the ratio of humic to fulvic acids increased from 0.5 to 1.4.

Despite its asceticism, the self-organization process of takyr bioecosystems corresponds very well to the key features of the initial stages of succession. Further on, simplified communities stagnate for a long time in an ecologically blind end.

### 6.1. Абиотические предпосылки сукцессии на бывшем дне

Одно из ключевых последствий современного климатического глобального тренда – резкая и быстрая смена циклов усыхания и обводнения мелководных водоемов [Васильев и др., 2005]. Например, на юге Западно-Сибирской равнины площадь озер, обреченных на неоднократную инверсию водной биоэкосистемы в литосферную и обратно, составляет около 3140 км<sup>2</sup>. Даже крупнейший по площади в этом регионе мелководный солончатый водоем – оз. Чаны – в голоцене пересыхал и вновь обводнялся четырежды [Пульсирующее озеро Чаны, 1982]. Небольшие озера пересыхают дотла и вновь обновляются десятки раз за столетие. Скорость их трансформации – стремительна, буквально несколько недель, а то и дней. Превращения такого масштаба относятся, безусловно, к разряду стихийных бедствий.

На такие случаи в резерве биоразнообразия априори припасен специфический набор видов биоты, оставляющий шанс хотя бы на подобие сукцессионного механизма. Примером служит оз. Малое Соленое в Барабинской лесосте-

пи (30 км юго-западнее г. Карасука Новосибирской области) диаметром около 1 км в годы максимального разлива. В течение последнего 11-летнего цикла солнечной активности и соответствующих колебаний климата оно высыхало на 80–90 % или полностью каждые 2–3 года. При этом местообитания, еще вчера бывшие компонентом водной биоэкосистемы, очень быстро превращаются в литосферные. Занимая в рельефе местности самое низкое положение, они, высыхая, пристыковываются к ранее сложившейся катене, с веками сложившейся структурой, достраивая ее новым скороспелым звеном. Поскольку оно оказывается последним по времени возникновения и геоморфологическому положению в цепочке местообитаний, его, в дополнение к классической схеме катены, можно обозначить zero-позицией. Она располагается в самой сердцевине озерной впадины. Сюда не дотягиваются воды поверхностного и внутрпочвенного стока из верхних частей катены и грунтовые воды, опустившиеся ниже бывшего дна. Единственным источником влаги становятся атмосферные осадки, выпадающие непосредственно над данным локусом пространства. Большая их часть испаряется, не успев впитаться в уплотняющийся грунт бывшего озера, гарантируя почти постоянный, как в пустыне, дефицит влаги. Мало того, zero-позиция катены постоянно перенасыщена легкорастворимыми солями (нитратами, сульфатами, хлоридами), создающими дискомфорт для живых организмов, не обладающих адаптациями для регуляции осмотического давления.

Автотрофная часть биоты представлена в характеризующихся местообитаниях синезелеными водорослями, которые в смеси с солями, илом, суглинком образуют плотную, прочную корочку толщиной 1–5 см. Подсыхая, она отслаивается от остального грунта, оставляя между ним и собой просторную полость, которая является отличным укрытием и рекреацией для беспозвоночных животных, рискнувших здесь поселиться. При подсыхании корочка и остальной грунт растрескиваются, образуя мозаику геометрически правильных полигонов, разделенных трещинами глубиной 10–15 см. Они способствуют аэрации дотолы анаэробного субстрата. Индикатором служит порыжение стенки трещины благодаря окислению  $\text{FeS}$  и  $\text{Fe}_3\text{O}_4$  в  $\text{Fe}_2\text{O}_3$ . Трещины становятся доступным убежищем аэробной микрофлоры и мелких беспозвоночных. Высшая растительность (солянки, полыни, сарсазан) заселяются в характеризующиеся местообитания единичными экземплярами эфемерно, отмирая в сухие и жаркие продолжительные периоды и оживая ненадолго после дождя. Площади zero-позиций катен в аридных широтных зонах измеряются десятками и сотнями квадратных километров. В Центральной Азии биоэкосистемы, приуроченные к zero-позициям катен, именуются такырами, а в семиаридных широтных зонах – сорами или хаками [Реймерс, 1990]. Учитывая, что в таежных широтах Сибири сорами называют еще и заболоченные низины, резонно оставить за биоэкосистемами zero-позиций семиаридных территорий название псевдо-такыры.



**Характеристики верхнего слоя (0–5 см) псевдотакыров Барабинской лесостепи**

Показатель	Местообитание		
	ZR <sub>1</sub>	ZR <sub>2</sub>	TR
Температура почвы (17.06–22.08.2011), °С:			
минимальная	11	13	12
максимальная	44	31,5	45
средняя	22,8 ± 6,74	21,4 ± 3,80	23,9 ± 6,65
Относительная влажность почвы (от полной влагоемкости), %	100	100	15100 (40)
Уровень грунтовых вод, м	0,05–0,3	0,1–0,3	> 2
Гуминовые кислоты, % от C <sub>орг</sub> :			
июнь 2011	15,4	35,1	40,5
август 2011	17,6	29,7	32,8
C в почве (элементный анализ, август 2013), %	0,82 ± 0,41	1,6 ± 0,81	5,48 ± 1,37
Сумма солей, % (расчет на сухую навеску)			
июнь 2011, август 2011, ср.	6,55	7,55	0,84
Состав солей, моль(экв)/кг (июнь 2011):			
CO <sub>3</sub> <sup>2-</sup>	0	0	0
HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	0,8	0,72	0,72
Cl <sup>-</sup>	70	64	8,9
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	60	40,0	9,8
Na <sup>+</sup> + K <sup>+</sup>	98,3	81,2	10,6
Сумма катионов	130,8	104,7	19,4

*Примечание.* ZR<sub>1</sub> – мокрый юный такыр; ZR<sub>2</sub> – подсохший такыр двухмесячного возраста; TR – мезофитный луг на черноземно-луговой почве TR-позиции катены «Карасук».

В годы исследований отмеченный водоем испарился полностью уже к 25 июня 2011 г., оставив после себя обширный такыр, начисто лишенный высшей растительности, диаметром 640 м, со среднемесячной температурой в 5-сантиметровом слое 22,5 °С, поднимающейся в жаркие дни или часы до 42–44 °С. Характерна высокая концентрация солей (6–8 %).

Соли на 70 % состоят из сульфатов и хлоридов. Хемотрофная микрофлора [Якутин, 2018] осуществляет редукцию сульфатов с образованием сероводорода, маркирующего характеризуемое местообитание специфическим запахом. Грунтовые воды этого местообитания имеют минерализацию около 20 г/л при рН около 9 (табл. 13). В результате в постозерном сульфидном солончаке такыра складываются крайне экстремальные экологические условия, исключаяющие стабильное поселение высшей растительности, даже галофитной, но допускающие экспансию беспозвоночных, обладающих соответствующими адаптациями.

## 6.2. Самоорганизация сообществ зооэдафона на такырах в Барабинской лесостепи

Несмотря на эксцентричность условий обитания на такырах, зооэдафон zero-позиции представлен довольно разнообразно (табл. 14).

Изменчивость видового богатства и численности герпетобионтных беспозвоночных по ходу самоорганизации сообществ колеблется на порядок вели-

Таблица 14

### Состав и распределение видов-герпетобионтов зооэдафона на zero-позициях высохших соленых озер Барабинской лесостепи, экз./м<sup>2</sup>/сут

ЦС	Вид беспозвоночных	Местообитание		
		ZR <sub>1</sub>	ZR <sub>2</sub>	ZR <sub>3</sub>
Coleoptera				
Carabidae				
FM	<i>Cardioderus chloroticus</i>	255 ± 32	–	–
R	<i>Dichrotrichus desertus</i>	8,5 ± 0,5	–	–
R	<i>Daptus vittatus</i>	3,5 ± 0,2	–	–
R	<i>Cymindis equestris</i>	6,0 ± 0,4	–	–
FM	<i>Tachys scutellaris</i>	1,4 ± 0,3	–	–
FM	<i>Pogonus cumanus</i>	0,6 ± 0,01	–	–
FM	<i>Pogonistes angustatus</i>	2,1 ± 0,05	–	–
FM	<i>Amara parvicollis</i>	1,6 ± 0,02	5,5 ± 0,5	–
FM	<i>Pogonistes rufoaeneus</i>	38,8 ± 7,4	21 ± 1,8	9 ± 1,5
FM	<i>Cephalota elegans</i>	29 ± 5,6	11 ± 0,9	6 ± 0,02
FM	<i>Pogonistes convexicollis</i>	3,9 ± 0,04	1,2 ± 0,01	1,5 ± 0,06
FM	<i>Pogonus luridipennis</i>	3,3 ± 0,02	1,8 ± 0,03	8,4 ± 0,1
Staphylinidae				
FM	<i>Tachynus finestratus</i>	0,6 ± 0,01	–	–
Heteroceridae				
FM	<i>Heterocerus paralellus</i>	0,6 ± 0,01	17,5 ± 2	–
Orthoptera				
R	<i>Gryllothalpa unispina</i>	12,1 ± 5,0	–	–
Dermaptera				
FM	<i>Labidura riparia</i>	40,6 ± 4	–	–
	Σ видов	16	6	4
	Σ особей	408	58,4	24,9
	Индекс Менхиника	0,8	0,8	0,8

*Примечание.* Местообитания: ZR<sub>1</sub> – юный мокрый такыр возрастом две недели; ZR<sub>2</sub> – подсохший такыр возрастом два месяца на месте высохшего оз. М. Соленое; ZR<sub>3</sub> – сухой такыр возрастом 50 лет на месте осушенного Юдинского плеса оз. Чаны. ЦС – ценоотические стратегии: R – рудералы, FM – форс-мажоры.

чин. На мокром такыре, насыщенном детритом озерного происхождения, сообщество формируют 16 видов членистоногих, на подсохшем – 6 и только 4 – на такыре Юдинского плеса, находящегося полвека без перерывов в сухом состоянии. Также выразительно колеблется динамическая плотность населения (от 408 экз./м<sup>2</sup>/сут на мокром такыре до 16 экз. на полувековом).

Сразу после исчезновения водного зеркала в составе зооэдафона доминирующие позиции безоговорочно захватывает единственный вид – *C. chloroticus*, обилие особей которого достигает трехзначного значения. Еще два вида жуужелиц (*P. rufoaeneus* и *C. elegans*) с двузначными значениями обилия занимают субдоминантные позиции. На долю остальных видов беспозвоночных остается не более 20 % населения (см. табл. 14). На подсохшем за два месяца такыре наряду с герпетобionтами видную роль играют геобionты. Они редко появляются на поверхности почвы, поэтому попадают в земляные ловушки единично. Между тем, судя по учетам количества кучек выбросов, образуемых ими при рытье нор, действительное обилие особей упомянутых норников составляет десятки экземпляров на квадратный метр. На полувековом инертном, безнадежно высохшем такыре, ненадолго и недостаточно увлажняемом дождями, оставленные озером пищевые ресурсы в виде детрита и гибнущих водных беспозвоночных исчерпываются. В составе зооэдафона остаются всего четыре вида жуужелиц-скважников, питающихся, по-видимому, мортмассой растений, заносимых на такыр ветром или дождевыми потоками.

Несмотря на значительные потери видового богатства и численности особей отношение этих параметров в ряду разновозрастных такыров остается постоянным, даже через полвека (индекс Менхиника 0,8), благодаря параллельному сокращению обоих исходных демографических показателей, что не характерно для других сукцессий.

Наследуемость видового состава населения членистоногих в хронохорологической последовательности такыров тоже отличается неповторимыми в других сукцессиях особенностями.

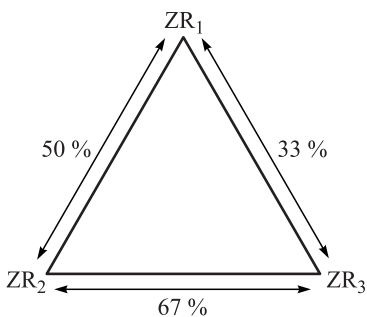


Рис. 11. Наследование видового состава в сообществах такыров разного возраста в Барабинской степи (по коэффициенту Жаккара). Усл. обозн. см. в табл. 14

Общность видового состава зооэдафона двухнедельного и двухмесячного такыров достигает солидного значения – 50 %, а двухмесячного и 50-летнего – 67 % (рис. 11). Однако такой высокий уровень преемственности состава обеспечивают всего четыре вида жуужелиц из шести.

Неповторимой особенностью биодинамики такырной самоорганизации служит абсолютный приоритет в сообществах на всех этапах видов с ценотической стратегией форс-мажоров (см. табл. 14). На инициальном этапе формирования сообщества небольшая примесь видов-рудералов практически не нарушает господства форс-мажоров. На осталь-

ных этапах рудералы исключены из состава зооэдафона. Преимущество форс-мажорам обеспечивает их огромная численность, заполнение своими телами значительной части объема среды обитания. Благодаря хорошо развитым крыльям, полету и чувствительному к сероводороду сенсорному аппарату, форс-мажоры безошибочно и стремительно десантируются в оптимальные для них местообитания и так же быстро их покидают в случае ухудшения условий жизни. Трофическая тактика отличается ярко выраженной сапропелией (сапропель – смесь ила и останков озерной биоты). Сапропелия свойственна жукам-пилоусам, жужелицам *Amara* п/р *Amathitis*, частично – уховерткам, а в сочетании с хищничеством – другим обитателям такыра. Зоофагия, считающаяся облигатной у напочвенных жуков-скакунов и скважников родов *Pogonus*, *Pogonistes*, не так очевидна. Названные виды с внекишечным пищеварением, превентивно взбрызгивающие в тело жертвы пищеварительный субстрат, обратно высасывают детритообразное сусло и таким образом сочетают зоо- и детритофагию. Фабрические тактики видов-доминантов сообщества такыра сводятся к роющей деятельности или использованию трещин и полостей под соляной коркой, обильно снабжая и трансформируя их отходами своей жизнедеятельности. Норники (пилоусы, жужелицы-аматитисы, даптусы) сооружают индивидуальные вертикальные норки глубиной 10–15 см, диаметром 3–5 мм, с аэробными условиями. Уховертки устраивают в грунте гнездо для своего потомства. Это сооружение представляет собой ход длиной 5–10 см с боковым отнорком, где самки зимуют, охраняя яйцекладку от своих же самцов-каннибалов. Последние гибнут зимой рядом с гнездом, так и не добравшись до желанной цели. Кроме того, уховертки рыхлят почву в поисках пищи, делая ее доступной для кислорода.

Совокупно норники при среднем объеме норок 10 см<sup>3</sup>, площади кучек и выбросов 10–13 см<sup>2</sup>, сухого веса выбросов 7–8 мг и численности жуков 280–260 экз./м<sup>2</sup>/сут за лето выбрасывают «на-гора» 2730 м<sup>3</sup> грунта, т. е. 150–160 кг в воздушно-сухом весе на гектар. Увеличивая порозность почвы на 30–40 %, насекомые-буровики меняют не только физический, но и химический «пейзаж» такыра. В крупитчатом субстрате выбросов сумма легкорастворимых хлоридов и сульфатов Na и K возрастает до 8,3 % по сравнению с 3,1 % в окружающем грунте (по данным водной вытяжки). Особенно впечатляет роющая деятельность медведок. Одна их крупная особь за сутки рыхлит верхний 5-сантиметровый слой грунта как плугом, оставляя за собой вспаханный шлейф почвы шириной до 3 см и глубиной 5–7 см с площадью полосы вспашки 3 м<sup>2</sup>. С учетом динамической плотности медведок до 12 экз./м<sup>2</sup>/сут их можно считать ведущим фактором перевода непромывного гидрорежима почв такыров в промывной. При этом в почве снижается сумма легкорастворимых солей в 2 раза по сравнению с исходным субстратом. Почва, взрыхленная медведками и другими беспозвоночными, густо удобрена их фекалиями, стимулирующими микробную активность. В итоге содержание гуминовых кислот в почве такыра растет до 29 % по сравнению с исходным субстратом (17,6 %), а доля фульво-

кислот снижается с 38,2 до 21,6 %. Отношение гуминовых кислот к фульвокислотам (ГК/ФК) меняется с 0,5 до 1,4 (см. табл. 13).

По совокупности особенностей организации последовательность сообществ такыров представляет собой янусное образование. С одной стороны, оно имеет черты, характерные для сукцессионного механизма в его инициальном модуле (характерные черты демографии, порядок ее изменчивости, доминирование немногих видов, подавляющих активность остальных, краткосрочность существования сообществ по ходу биодинамики, сочетание зоо- и детритофагии и др.). С другой стороны, динамика экосистем бывшего дна озера, бурно начавшись, уже через пару месяцев начинает тормозить. Через две недели теряется большая часть видового богатства (и без того небольшого), снижается численность оставшихся, наследуется минимальное количество видов. Спектр ценологических стратегий сообщества упрощается до одного типа – форс-мажоров, уже через месяц после образования такыра. Наследуется набор четырех несменяемых видов жужелиц. Остается стабильной в течение полувека демографическая структура населения. То есть начиная с двухмесячного возраста налицо признаки стагнации сообщества.

Типичный процесс сукцессий сочетает в себе три субпроцесса: а) регламентированную потерю второстепенных элементов саморазвития биоразнообразия при переходе сообщества в более прогрессивное состояние; б) преемственность (наследование) значительной части состава от сообщества к сообществу по ходу самоорганизации; в) минимально выраженную инкорпацию биологических видов при переходе сообщества из предыдущего состояния в последующее. На типичных такырах в зоне пустынь, например в Туркмении, видовое богатство зооэдафона достигает десятков видов, увеличиваясь во времени. Несмотря на экстремальность условий, несравнимо большую, чем в лесостепи, разнообразие таксонов беспозвоночных в такырах Туркмении гораздо выше, чем в лесостепной зоне (мокрицы, скорпионы, пауки, многоножки, щетинкохвостки, тараканы, клопы, жужелицы, хрущи, чернотелки). Суммарное видовое богатство населения достигает весной десятков видов, и численность особей выше, чем в лесостепи [Сабирова, 1990]. В лесостепной зоне смена ценологических стратегий зооэдафона такыров невыразительна. Объясняется это тем, что возникновение такыров, как типа местообитаний, в лесостепи не подкрепляется формированием соответствующей фауны. Ее современная дислокация удалена от лесостепи на тысячи километров. С учетом этого обстоятельства экосистемы такыров лесостепи, несмотря на физиономические аналогии с пустынными, следует считать псевдотакырами, а происходящие с ними превращения во времени – сукцессиями, но ущербными, стагнирующими вскоре после старта, представляя собой экологический тупик.

# Часть III

## СУРРОГАТНЫЕ СУКЦЕССИИ

### Глава 7

#### СУКЦЕССИИ ЗООЭДАФОНА В АГРОЦЕНОЗАХ

##### Abstract

Transformation of natural bioecosystems to agricultural cenoses provides a vivid example of the human interference in the process of biota's self-organization. Increase in arable land is usually proportional to the growth of humankind. However, certain cataclysms, triggered by man, can happen on this pragmatic background. Ploughing of the undisturbed natural land at the scale, significantly exceeding the needs of civilization, i.e. of the American prairies, natural land in the USSR, cutting-off of tropical forests for planting crops and other plants in the 20–21 centuries, provide important examples. The scale of such barbaric activity has been decreasing, as the global land area is finite. Yet the local recurrences of such unjustified anthropogenic aggression still occur. For instance, in Kazakhstan a miraculously surviving area of natural dry steppe was ploughed up. However, the fact provided an opportunity to investigate agricultural succession from the very start, comparing it with long-term agricultural systems.

In mid-summer the natural taxocene of microarthropods of the chestnut soil consisted of 17 species (insects, spiders, the Mutilidae wasps and others), the total dynamic density of the population reaching 201 individuals per 50 trap-days. The Menchinik's index (1.2) indicated balanced community demographics. Sudden disturbance by ploughing decreased species number to three and dynamic density to dozens of species. However, already in the following year after winter the mesoarthropod community of the primary fallow land restored almost to the indigenous undisturbed state. The dominants of the undisturbed dry steppe, i.e. xerophylic beetles of the Tenebrionidae family (*T. nomas*, *Pl. hypolithos*, *Bl. halophila*) and predator beetles of the Carabidae family (*C. cribellatus*, *T. gigas*), were joined by such mesophylic saprophages as *Gon. pygmaeum*, intensively decomposing roots of the steppe plants that died-off after ploughing. The similarity index (Jaccard's) between zooedaphone communities of the fallow and undisturbed soils was 37 %, whereas the same index for the communities of the initial and long-term communities was only 23 %.

As compared with the zooedaphone community of the undisturbed dry steppe ecosystem, dominated (94 %) by species with cenotic strategy of obscurants, the primary fallow ecosystem had ruderals as well (35 %). The spectrum of cenotic strategy difference between mesoarthropods of the initial and long-term fallow ecosystems ( $\rho$ , based on Bray-Curtis distance) reached 0.9, i.e. the upper limit. Successional potential of the dry-steppe climax zooedaphone community was sufficient for rapid and successful coping with a sudden ecological catastrophe.

Along a standard agricultural succession, i.e. rotation in long-term fallow – grain cropping – long-term abandoned arable land – undisturbed natural land, the long-term fallow ecosystem had rather high number of zoedaphone species (22 species), which was twice as low as the number at the undisturbed site, yet exceeding six-fold its population's dynamic density. Correspondingly, the Menchinik's index decreased to 0.6. Under grain cropping, as compared with the long-term fallow, the mesoarthropods' diversity was the same, but the dynamic density decreased 2.5 times. Consequently, the Menchinik's index reached 1.0, indicating the ordered demographic structure of the community. In the abandoned ecosystem Menchinik's index increased to 2.6.

The similarity of zoedaphone communities' composition between the undisturbed dry steppe and the long-term fallow soil was estimated as 27 %, gradually increasing along the succession to 37, and then to 59–66 %.

The spectra of cenotic strategies of the community at the undisturbed site showed the ultimate prevalence of obscurants (81 %) as its specific feature. In the long-term fallow community the obscurants were completely substituted with ruderals (94 %). And at the cropped and abandoned sites the share of ruderals decreased to 79 and 54 %, respectively, allowing stress-tolerants to establish at this stage of agricultural succession. Along the standard agricultural rotation succession, the Bray-Curtis dissimilarity index decreased from 0.8 to 0.2.

Thus, all zoedaphone communities of the rotational series of agrocenoses were similar in species composition and their cenotic strategy spectra, but differed from the communities of the undisturbed dry steppe. Taxonomically, zoedaphone at all succession stages lacked specific unique species, i.e. those that could not be found in undisturbed steppe. The restoration of the original zoedaphone community, indigenous to steppe geobiomes, occurred over 25–30 years with frequent recurrences. Taking into account the preservation in agrocenoses of the biota composition, common for the undisturbed land and established long before emergence of humans, it would be more correct to consider agricultural successions to be surrogate processes, rather than specifically anthropogenic ones.

### **7.1. Совмещение нативных и антропогенных свойств в суррогатных сукцессиях**

По мере развития цивилизаций все больше места на земной поверхности захватывают культурэкосистемы, поглощая нативные. Среди культурэкосистем наиболее масштабно и разнообразно представлены агроценозы, занимающие более половины площади сельскохозяйственных земель [Реймерс, 1990]. С учетом роста численности населения, площадь агроценозов permanently растет, усиливается степень антропогенного вмешательства в процессы самоорганизации агросообществ. Звено продуцентов заменяется не полностью, допуская в состав биоты агроценозов растения неантропогенного генезиса (сорняки), приуроченные в нативных ландшафтах к аккумулятивным позициям катен. Нативные

свойства сохраняют сообщества редуцентов и консументов. Это относится и к почвам, которые, несмотря на мощный агротехнический пресс и потерю 20–30 % гумуса из-за пахоты, тем не менее сохраняют типовой ранг неизменным.

В результате, агроценоз предстает образованием не сугубо антропогенным, искусственным, а все-таки природным, с добавлением антропогенных свойств, т. е. – суррогатным. Этот постулат относится и к соответствующим сукцессиям, которые тоже следует называть суррогатными.

## 7.2. Сукцессионные последствия внезапной распашки целины

Потребность превратить целину в агроценоз появилась в незапамятные времена из-за перманентного роста appetitов человеческого населения и перехода от пассивного собирательства к производящему способу хозяйствования. На фоне последовательного увеличения площади пахотных земель в разных частях планеты то и дело случались коллизии оголтелой, неоправданно масштабной распашки целины. Примерами служат: освоение американских прерий и памп переселенцами из оголодавшей Европы; грандиозная эпопея распашки целинных земель в Советском Союзе в середине XX в. ради скачкообразного увеличения урожая зерновых; сведение тропических лесов под плантации культурных растений. Такие лихие мероприятия привели к эрозии почв, невозможным потерям гумуса и появлению обширных массивов деградирующих земель, получивших название «дурные» (распаханные сдуру). В наше время целинные прерии, пампы и степи стали большой редкостью и находятся в заповедном режиме. Тем не менее «агроценотический зуд» проявляется снова и снова. В Казахстане автор наблюдал распашку чудом уцелевшего участка сухой степи, что позволило увидеть происходящие в биоэкосистеме трансформации после внезапной распашки темно-каштановой почвы на глубину 20 см с оборотом пласта.

В целинном состоянии к середине лета население почвенных мезоартропод было представлено 17 видами беспозвоночных. Их численность достигала 201 экз./50 ловушко-суток. Соотношение видового богатства и численности населения мезоартропод находилось в оптимуме, о чем свидетельствует значение индекса Менхиника – больше единицы (1,2), что характерно для сообществ со сбалансированной демографической структурой. Внезапная распашка привела к катастрофическим последствиям для новоявленного агроценоза. Видовое разнообразие мезоартропод сократилось до 1–2 видов, численность упала до десятка особей (табл. 15). На следующий год после перезимовки, к середине лета население мезоартропод восстановилось до кондиций, близких к климаксовой сухой степи (индекс Менхиника – 0,8). На чистом пару, подновляемом ежегодно в течение 7 лет хозяйственной эксплуатации, индекс Менхиника опустился до 0,5, что можно квалифицировать как значительное ухудшение демографической структуры сообщества (рис. 12).

Наследование состава исходного сообщества мезоартропод последующим проявляется в рассматриваемом ряду агроценозов выразительно. Доминантами целинной сухой степи являются ксерофилы – жуки-чернотелки: *Tentyria nomas*,



**Изменение состава и численности мезоартропод по этапам агросукцессии  
в сухой степи Казахстана (экз./50 ловушко-суток)**

ТЦС	Вид беспозвоночных	Этап сукцессии		
		Ц	ПП	СП
Tenebrionidae				
OK	<i>Pedinus femoralis</i>	3	–	–
OK	<i>Platyscelis hypolithos</i>	6	8	–
OK	<i>Blaps halophila</i>	20	22	–
OK	<i>Tentyria nomas</i>	117	30	17
ST	<i>Oodescelis polita</i>	3	3	–
ST	<i>Crypticus quisquilius</i>	3	–	5
R	<i>Gonocephalum pygmaeum</i>	7	37	120
Carabidae				
OK	<i>Carabus cribellatus</i>	6	–	–
OK	<i>Corsyra fusula</i>	3	–	–
OK	<i>Poecilus sericeus</i>	3	–	–
OK	<i>Calosoma denticolle</i>	2	–	–
OK	<i>Taphoxenus gigas</i>	5	3	–
OK	<i>Amara pastica</i>	4	2	–
ST	<i>Carabus sibiricus</i>	–	5	–
ST	<i>Poecilus subcoeruleus</i>	–	–	33
R	<i>Microlesthes plagiatus</i>	–	–	27
ST	<i>Microlesthes minutulus</i>	–	–	3
Curculionidae				
OK	<i>Stephanocleonus</i> sp.1	2	–	–
R	<i>C.</i> sp. 2	–	3	12
Cerambycidae				
OK	<i>Dorcadion</i> sp.	3	–	–
Heteroptera				
OK	<i>Emblethis</i> sp.	2	–	–
OK	Mutillidae sp.	12	–	–
	Σ видов	17	9	8
	Σ особей	201	113	217

*Примечание.* ТЦС – тип ценотической стратегии видов зооэдафона. Этапы агросукцессии: Ц – целина, ПП – первичный пар (1 год), СП – севооборотный пар (7 лет).

*Blaps halophila*, *Platyscelis hypolithos*. В роли субдоминантов выступают жуки-жукелицы: *Carabus cribellatus*, *Taphoxenus gigas*, *Amara pastica*, и осы-немки. Те же виды характерны для сообщества первичного пара на месте сухой степи

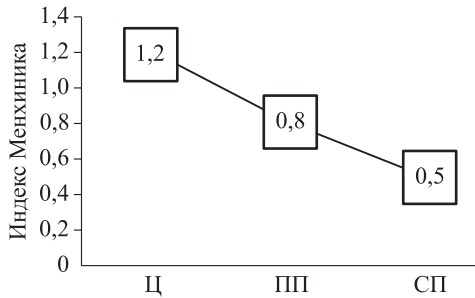


Рис. 12. Изменчивость демографического баланса почвенной мезофауны по этапам агросукцессии в сухой степи Казахстана (индекс Менхиника).

Ц – целина бессрочная; ПП – первичный пар – 1 год; СП – севооборотный пар

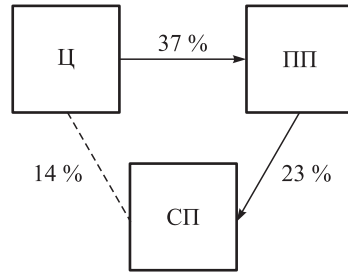


Рис. 13. Наследование состава почвенной мезофауны по этапам агросукцессии в сухой степи Казахстана (коэффициент Жаккара). Усл. обозн. см. на рис. 12

через год после распашки (см. табл. 15). Однако наряду с ними заметную роль играют мезофильные чернотелки *Gonocephalum pygmaeum* и жужелицы *Carabus sibiricus*. Индекс общности видового состава (по Жаккару) между целинным и сообществом первичного пара составляет 37 %, что можно считать эффективным наследованием свойств исходного сообщества уже на первом этапе агросукцессии, наперекор экологической катастрофе.

Зато сообщество мезоартропод севооборотного пара, ежегодно подвергающегося распашке, резко отличается от сообществ целины и первичного пара. Это проявляется прежде всего сменой доминантов. Вместо ксерофилов на первое место выдвигаются мезофилы-сапрофаги *Gon. pygmaeum* и хищные жужелицы *Poecilus subcoeruleus* и особенно *Microlesthes plagiatus*. В результате коэффициент общности состава зооэдафона первичного и севооборотного паров опускается до 23 %, а целины и севооборотного пара – до 14 % (рис. 13).

Оригинальность сообществ трех последовательных этапов сукцессии подтверждается принципиальными различиями спектров ценотических стратегий беспозвоночных. В сообществе целинной сухой степи господствуют виды-конкуренты, характерные для климаксового этапа сукцессии (94 %). В сообществе мезоартропод первичного пара их доля снижается до 58 %, уступая место видам с рудеральной ценотической стратегией (35 %). Индекс различия ценотического спектра сравниваемых сообществ составляет всего 0,2 %. Зато спектр ценотической стратегии мезоартропод севооборотного пара, где главенствующую роль играют виды-рудералы (73 %), отличается от предыдущих на предельную величину ( $\rho = 0,9$ ) (рис. 14).

Таким образом, одноразовая вспашка не смертельна для сухостепной биоэкосистемы благодаря резко возросшему запасу разлагающейся надземной и подземной фитомассы, привлекающей сапрофагов-чернотелок. В севооборотном пару безраздельное господство рудералов указывает на суррогатный характер сукцессии и формируемого ею агроценоза. Возврат агрообщества

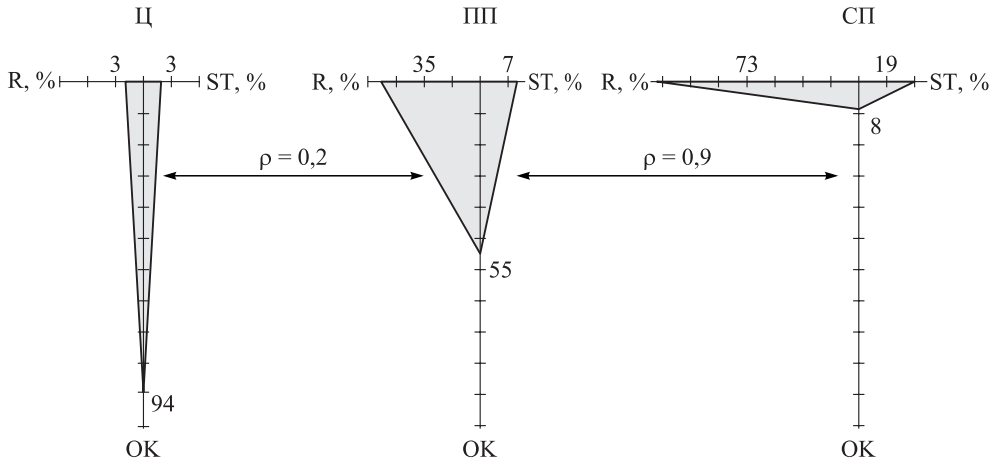


Рис. 14. Выбор оптимального спектра и доминантной ценотической стратегии сообществом беспозвоночных на разных этапах агросукцессии в сухой степи Казахстана. Усл. обозн. см. на рис. 12, 13

мезоартропод в исходное состояние, в отличие от первичного пара, составляет не год-два, а минимум 12–20 лет.

### 7.3. Зооэдафон в агросукцессиях переложно-севооборотного цикла земледелия

Полный цикл агросукцессии включает этапы: севооборотного пара, посева (в данном случае – зерновых), многолетней залежи и непаханной целины. Анализ такой четырехступенчатой последовательности сообществ проведен в Барабинской лесостепи на юге Западно-Сибирской равнины (рис. 15, 16, 17).

Этап севооборотного пара, подновляемого ежегодно, представляет собой деградационный полуцикл агросукцессии, когда из экосистемы на продолжительное время почти полностью устраняется звено нативных продуцентов и резко нарушается сложение почвенного профиля. Императивом биотического круговорота становится деструкция органических останков. Контингент мезоартропод на этом этапе превращений достаточно представителен – 22 вида беспозвоночных, достигающих высокой численности населения (1603 экз./50 ловушко-суток), уступая целинному сообществу по видовому богатству в 2 раза, но превышая его по числу особей в 6 раз (табл. 16). Демографический баланс сообщества севооборотного пара находится в угнетенном состоянии (индекс Менхиника – 0,6) (см. рис. 15).

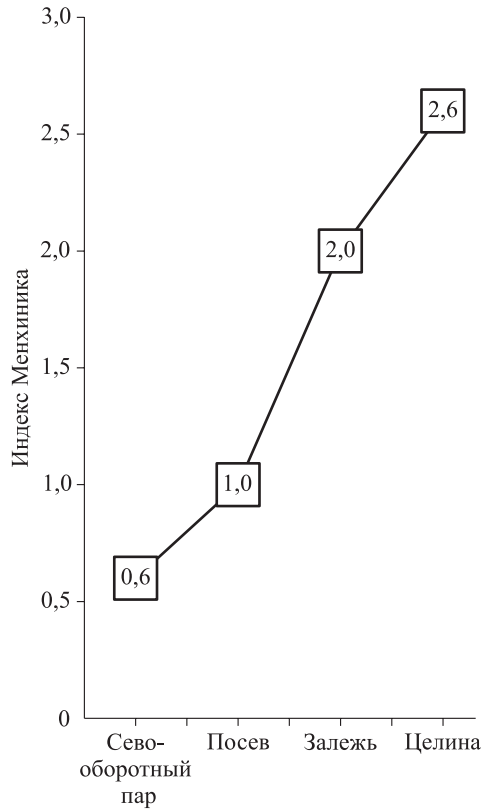
На этапе посева зерновых происходит замена нативного фитоценоза монокультурой, напоминая чистые заросли экосистем, характерных для аккумулятивных позиций нативных катен. В агроценозах такие виды, по иронии судьбы, именуются сорняками.

Видовое богатство мезоартропод посева по сравнению с паром остается на прежнем уровне (сравни 22 и 25 видов). Зато численность беспозвоночных

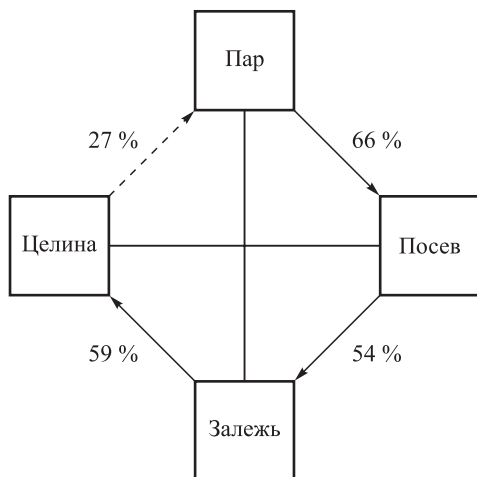
Рис. 15. Изменение демографического баланса населения мезоартропод по этапам агросукцессии в Барабинской лесостепи

снижается в 2,5 раза. В результате индекс Менхиника повышается до 1, свидетельствуя об оптимизации демографического баланса общества.

На следующем этапе агросукцессии – залежном, вышедшем из под антропогенного разрушительного пресса, происходит возврат ведущей роли нативных элементов самоорганизации. Видовое богатство мезоартропод подросло до 35 видов, а численность населения сократилась до 297 экз./50 ловушко-суток. Демографическая структура сообщества становится более стабильной, на что указывает увеличение значения индекса Менхиника вдвое, близкой к демографическим параметрам целинного сообщества (сравни численность 297 и 273 экз. на 50 ловушко-суток, индекс Менхиника 2,0 и 2,6 (см. табл. 16, рис.15)).



Сходство видового состава беспозвоночных луговой степи и севооборотного пара составляет 27 %. Сходство с сообществом посева возрастает до 37 %, а с залежью – до 59 %. Максимального значения преимственность видового богатства достигает между сообществами мезоартропод севооборотного пара и посева (66 %).



В целом уровень наследования видового состава в ходе агросукцессии оказывается более высоким по сравнению с нативными сообществами катены. Его обеспечивают на всех этапах агросукцессии жуки-жужели-

Рис. 16. Наследование видового состава сообществ мезоартропод на разных этапах агросукцессии

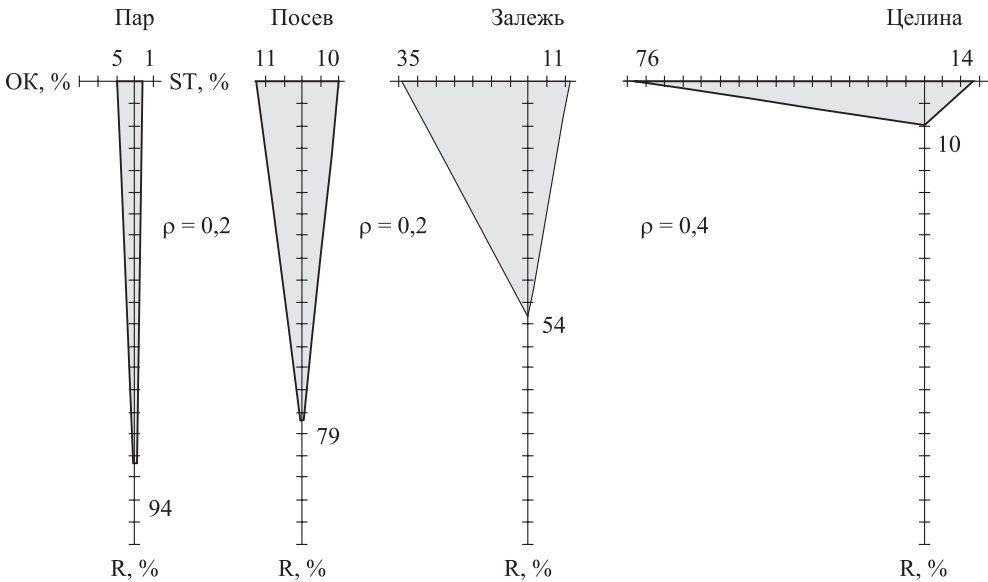


Рис. 17. Изменение спектра ценотических стратегий сообществ мезоартропод на разных этапах агросукцессии в Барабе. Усл. обозн. см. в табл. 16

цы (*Bembidion lampros*, *B. quadrimaculatum*, *B. femoratum*, *Poecilus lepidus*, *Microlesthes minutulus*, *Harpalus rufipes*, *P. cupreus*), пауки и сенокосцы (см. рис. 15).

Оригинальность спектров ценотической стратегии на каждом этапе агросукцессии обеспечивают виды-компетиторы и рудералы в разном соотношении. Сообщество целины выделяется в ряду подавляющим доминированием конкурентов (76 % спектра). Рудералы и стресс-толеранты представлены скромно (соответственно 14 и 10 % спектра). В сообществе севооборотного пара ситуация меняется альтернативно в пользу рудералов, доля которых в спектре стратегий возрастает до 94 %. В сообществе мезоартропод посева доминирование рудералов менее значительно (79 %), на залежи еще слабее – 54 % (см. рис. 17). Индекс различия спектров ценотических стратегий достигает наибольшего значения между сообществами целинной луговой степи и севооборотного пара ( $\rho = 0,8$ ). Вдвое меньше различий спектров сообществ мезоартропод целины и залежи ( $\rho = 0,4$ ). Еще меньше различий сообществ залежи и посева, а также сообществ посева и пара ( $\rho = 0,2$ ) (см. рис. 16, 17).

Таким образом, все сообщества мезоартропод, возникшие по ходу агросукцессии в зоне Барабинской лесостепи, сильно отличаются от сообщества целины, но похожи между собой по составу видов и по спектрам ценотических стратегий. Сообществам агроценозов, даже залежному, чтобы сравняться с сообществом целины требуется не менее 20–25 лет, что совпадает с оценками других исследователей [Титлянова, Самбуу, 2016]. При этом на

**Изменение состава и численности зооэдафона (геобий + герпетобий)  
по ходу сукцессии агроценозов в Барабинской степи  
(максимальное из 10 летних помесячных выборок за 2 года, экз./50 ловушко-суток)**

ТЦС	Вид беспозвоночных	Этап сукцессии			
		Целина	Старая залежь	Посев зерновых	Чистый пар
		Возраст экосистемы			
		∞	30 лет	один год	одна осень
1	2	3	4	5	6
Tenebrionidae					
OK	<i>Blaps lethifera</i>	1	–	–	–
OK	<i>Pedinus femoralis</i>	16	13	–	2
ST	<i>Crypticus quisquilius</i>	6	9	2	–
ST	<i>Opatrum riparium</i>	2	–	6	2
Carabidae					
OK	<i>Cicindela gracilis</i>	2	–	–	–
OK	<i>Cicindela germanica</i>	1	–	–	–
OK	<i>Carabus cribellatus</i>	6	8	–	–
ST	<i>Calosoma investigator</i>	–	–	39	–
R	<i>Bembidion lampros</i>	3	14	11	128
R	<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	6	53	90	470
R	<i>Bembidion femoratum</i>	1	17	189	467
ST	<i>Trechis secalis</i>	1	1	1	–
ST	<i>Calathus erratus</i>	2	1	–	–
ST	<i>Calathus melanocephalus</i>	1	1	–	–
ST	<i>Notiophilus aquaticus</i>	1	1	–	–
R	<i>Trichoceus</i> sp.	–	–	–	21
ST	<i>Sinuchus nivalis</i>	–	–	–	6
ST	<i>Agonum gracilipes</i>	3	3	5	2
OK	<i>Poecilus punctulatus</i>	7	2	–	–
OK	<i>Poecilus lepidus</i>	16	13	14	11
R	<i>Poecilus cupreus</i>	–	2	28	27
ST	<i>Pterostichus macer</i>	–	13	8	7
OK	<i>Harpalus brevis</i>	1	–	–	–
OK	<i>Harpalus pusillus</i>	2	–	–	–
OK	<i>Harpalus serripes</i>	2	1	–	–
OK	<i>Harpalus politus</i>	2	1	–	–
OK	<i>Harpalus anxius</i>	21	7	6	5
R	<i>Harpalus fuscipalpis</i>	1	5	10	–
R	<i>Harpalus rufipes</i>	–	2	15	16

1	2	3	4	5	6
R	<i>Harpalus distinguendus</i>	–	–	–	5
ST	<i>Amara infima</i>	18	3	–	–
OK	<i>Amara spreta</i>	2	1	–	–
ST	<i>Amara communis</i>	1	1	–	–
ST	<i>Amara brunnea</i>	1	1	–	–
R	<i>Amara eurynota</i>	5	3	18	6
R	<i>Amara similata</i>	3	3	6	17
R	<i>Amara majuscula</i>	1	2	2	9
ST	<i>Curtonotus convexiusculus</i>	–	–	2	–
OK	<i>Cymindis angularis</i>	5	–	–	–
OK	<i>Microlesthes minutulus</i>	86	56	53	58
Cerambycidae					
OK	<i>Eodorcodion carinatum</i>	7	–	–	–
Chrysomelidae					
OK	<i>Chrysomela</i> sp.	1	–	–	–
OK	<i>Galeruca tanacetii</i>	2	2	–	–
Byrridae					
ST	<i>Byrrhus pilula</i>	3	–	4	–
Staphylinidae					
R		1	5	10	119
Curculionidae					
R		–	2	1	18
Heteroptera					
OK	<i>Scyocoris microphthalmus</i>	3	–	–	–
OK	<i>Coranus hammarstoemi</i>	11	–	–	–
OK	<i>Alydus calcarhatus</i>	5	–	–	–
OK	<i>Trapezonotus arenarius</i>	7	1	–	–
R	<i>Emblethis</i> sp.	–	4	10	29
R	Araneina	6	11	79	1154
R	Opiliones	–	30	15	27
OK	Myriapoda (Lithobiidae)	1	–	–	–
	Σ видов	43	35	25	22
	Σ особей	273	397	634	1603

всех этапах агросукцессии видов зооэдафона, специфичных по сравнению с нативными сообществами, не наблюдается. Даже рудералы не оригинальны, ибо представлены в населении нативных сообществ на аккумулятивных позициях катен.

**Глава 8**  
**СУКЦЕССИИ ЗООЭДАФОНА**  
**НА РЕКУЛЬТИВИРУЕМЫХ ОТВАЛАХ УГЛЕДОБЫЧИ**

**Abstract**

Alongside with its positive consequences, civilization also has negative ones, including biodiversity degradation. Biodiversity losses are to a certain degree compensated by novel species formation in the course of evolution. Habitat disappearance from the surface of the Earth is, however, more dangerous. The habitats are indispensable for sustaining biodiversity, rather than simply serving as its containers. The mosaics of habitats implies differentiation, composition, structure and order of biotic communities' transformation with time. Simplification and depersonalization of environment by humans during their exploitation of biosphere doom most of the biological species (current and potential ones) to become homeless on the biosphere ruins.

A vivid example of the transformation of the ordered matrix of habitats to the boring monotony is provided by technogenic landscapes. The latter currently occupy more than 10% of the global land area, increasing in geometrical progression. The interest to investigating self-organization of biotic communities in technogenic landscapes sprung as long ago as 1960s, since then increasing manifold. Coal mining, especially open, makes a notable contribution to the assortment of technogenic environments. Coal mining spoils around the mining pits cover natural landscapes with thick layers.

Biota starts inhabiting freshly made spoils already from the first minutes of their formation. Microorganisms, both prokaryotic and eukaryotic, i.e. protists' cysts, are resent in the bedrock material, underlying current bioecosystems. Spores and higher plants' seeds, getting to a spoil by means of passive phoresia, emerge only in the following year. Invertebrate animals display functional activity already at the first hours of spoil existence, and mesofauna is most successful in colonizing technogenic substrates.

The area around a coal mining site in the south of Krasnoyarsk region in Siberia provides a typical example of a technogenic landscape and successions taking place there. Levelling by bulldozers of the indigenous relief of hills and ridges turned it into the artificial flat area, similar to upland position of a catena. The levelling was carried out on plots of a standardized size, step by step and year by year, and resulted in a series of differently aged habitats and reclaimed bioecosystems. These habitats occupy similar upland position in a mesorelief, and their parent rock substrate consists of quaternary non-toxic loams with some aleurolite aggregates with similar hydrothermal and chemical properties. As for the age of these novel bioecosystems, i.e. the time span from the technical levelling to the start of the study, it increased gradually as following: three days, two weeks, one month, one, two, three, six and 27 years. Reclamation of the spoil was performed in two ways. The first involved putting chernozem soil, that was removed from the surface of the area to be opened



for mining, stored and then spread on top of the soils and sown with perennial grasses. The second approach did not involve all those actions, being subjected to spontaneous revegetation of the spoil substrate. The studied chrono-chorological series had plants' species richness increasing from 0 to 60 and projective cover increase from 0 to 90 %. The living phytomass stock grew from 207 to 2604 g/m<sup>2</sup>.

Zoedaphone was found to be rather diverse, consisting of Araneina, Opiliones, Chilopoda, Hymenoptera (Mutilidae), Labidura, Heteroptera, Coleoptera (Dytiscidae, Hydrophilidae, Chrysomelidae, Curculionidae, Staphylinidae, Carabidae). The Carabidae beetles prevailed. The number of their species was 1–2 orders of magnitude higher than the number of other invertebrate species. The Carabidae populations dynamic density reached hundreds. Due to such features Carabidae beetles are most adequate for investigating zoedaphone successions.

Spontaneous revegetation of the coal mining spoil from the initial to the terminal stage of successions, showed Carabidae species richness increasing from 3 to 41, with dynamic density of the populations reaching 723 individuals per 50 trap·days. Along the further self-organization, the zoedaphone dynamic density fluctuated 194–404 individuals per 50 trap·days.

In the course of succession, the Menchinik's index changed from 0.3–0.5 at the initial stage to 1.3–1.8 at mid-stage and 2.2 at the terminal 27 years old spoil. But even 40–50 years of spontaneous succession were not enough to reach the Menchinik's estimates as high as 3–4, which are common for the undisturbed climax meadow steppes in Siberia.

The similarity between the species composition of succeeding communities was 30–60 % (based on Jaccard's estimate), i.e. the same as in agricultural successions. The share of the species, common for both initial climax zoedaphone communities, was found to be the highest. The high similarity was provided by the few species, also typical for agricultural successions: *B. femoratum* at the initial stage, *B. quadrimaculatum* at the mid-stage, and *B. properans*, *B. gilvipes*, *P. versicolor*, *S. nivalis*, *H. refines* at the terminal stage. A limited choice of zoedaphone cenotic strategies (ruderals, stress-tolerants, obscurants), together with little difference in the spectra at all successional stages ( $\rho = 0,01-0,3$ , Bray-Curtis), were characteristic features of the succession at the coal mining spoils. The share of stress-tolerants, as compared with ruderals, gradually increased in the course of succession; the terminal stage saw obscurants (30 %) joining stress-tolerants and ruderals.

The artificially reclaimed spoil had the demographics of the Carabidae beetles taxocene more robustly balanced, as compared with that at the spontaneously revegetating spoil (the Menchinick's index 0.5–0.8 vs. 1.5–1.7). The similarity between the cenotic strategy spectra under both restoration fashions differed insignificantly. The self-organization process of zoedaphone communities of the studied technogenic spoil was similar to the process of self-organization in agrocenoses. The species prevailing at all successional stages, were not specific for the coal mining spoils. The slowing-down bioecosystem restoration at its terminal stages of self-organization, without any potential to reach a climax state in foreseeable future, can be re-

garded as a characteristic feature, discriminating surrogate and classic successions, at least under sharply continental climate.

### **8.1. Внешний отвал бурогольного карьера на юге Красноярского края как полигон для сукцессий**

Одна из самых назойливых и опасных примет современной биосферы и ее обозримого будущего – не убыль видового разнообразия, а исчезновение с лица Земли местообитаний биоты [Хански, 2010]. Исчезновение множества биологических видов отчасти компенсируется эволюционным процессом. Масштабная ликвидация привычных местообитаний, каждое со специфичным набором ресурсов жизнеобеспечения, – безысходная катастрофа как для современных биологических видов, остающихся без жилплощади, так и для футуристических, априори обреченных стать бездомными в развалинах биосферы.

Альтернативой нативным биоэкосистемам становятся в большой мере техноземы карьеров и отвалов вскрышных пород в местах добычи полезных ископаемых. Их площадь уже сейчас составляет около 10 % земной суши и непрерывно растет в геометрической прогрессии [Васильева, 1983; Моторина, 1986]. Некоторые из техногенных субстратов летальны для жизни, но большинство пригодно для заселения биотой. Однако условия жизни в них лимитированы по многим факторам, отличаясь от нативных ландшафтов еще и крайней неустойчивостью среды [Dunger, 1968; Сукцессии..., 1993; Brändl et al., 2000; Frouz et al., 2008; Hendrycová et al., 2012].

Весомый вклад в появление техногенных местообитаний вносит угледобыча открытым способом. В этом случае образуются отвалы вскрышных пород, нетоксичные и обеспеченные необходимыми для жизни ресурсами. Современная технология угледобычи предусматривает обязательную рекультивацию техноземов: техническую, с планировкой или террасированием отвала, и биологическую, с насыпкой заранее складированного чернозема, подсевом травосмесей или посадкой древесно-кустарниковых пород. При этом независимо от человека происходит самозаращение отвалов дикой флорой и самопроизвольное заселение животными, особенно энергично – беспозвоночными из окрестных нативных экосистем.

Интерес к изучению сукцессий на техногенных отвалах возник еще в 60-е годы прошлого столетия и не угасает до сих пор. Выяснено, что на отвалах с нетоксичными вскрышными породами формируются экосистемы, частично напоминающие нативные, характерные для соответствующего геобиома. По ходу сукцессии эти суррогаты практически никогда не достигают климаксового состояния, ни в одном из компонентов биоты [Бабенко, 1980, 1982; Мордкович, Кулагин, 1986; Сукцессии..., 1993; Wanner, Dunger et al., 2002; Мордкович, Любечанский, 2019]. Из отмеченных работ явствует, что экосистемы отвалов не подходят под категорию антропогенных, так как формируются под влиянием не только антропогенных, но и природных факторов. Биота там – не специфическая, а почерпнутая из соседних нативных экосистем с их характерным

экологическим опытом. Исходя из этого экосистемы отвалов и происходящие в них сукцессии резонно считать суррогатными.

Нативная биота появляется и заселяет отвал с первых минут его существования. Более того, субстрат будущего отвала, взятый в качестве пробы с глубины десятков метров, прямо из ковша экскаватора, изначально не стерилен. Содержащиеся в нем споры микрофлоры, простейших, грибов при переходе в аэробный режим быстро и легко активируются, становясь неотъемлемым компонентом биоразнообразия отвала [Сукцессии..., 1993]. Следующими поселенцами становятся семена и споры высших растений. Попадая на отвал очень рано, они прорастают лишь через год. Зато беспозвоночные животные, заносимые ветром или с помощью биофорезии, проявляют функциональную активность в первые же дни и даже часы существования отвала. Микроартроподы (ногохвостки, панцирные клещи и др.) заселяют субстрат отвала одними из первых. Роль пионеров исполняют космополитные виды. Их численность колеблется скачкообразно. Со временем видовой состав микроартропод значительно пополняется, но отличается непостоянством [Бабенко, 1982, 1984; Стебаева, Андриевский, 1997; Warner, Dunger, 2002]. Мезоартроподы активны в техноземах раньше высших растений и даже микроартропод, используя в качестве преимущества хеморецепцию, пассивную и активную форезию, великолепно развитые крылья, полет и множество эффективных приспособлений для передвижения в довольно плотном субстрате отвала. Наиболее успешно колонизируют скудными ресурсами жизнеобеспечения субстрат жуки-жужелицы, коротконадкрылы, клопы семейств Saldidae и Lygaeidae, пауки и сенокосцы [Дмитренко, Шаймуратова, 1986; Мордкович, Любечанский, 2018]. Как и микроартроподы, мезоартроподы-пионеры сохраняются в сообществах отвалов даже после 30–50 лет сукцессии, наряду с представителями развитых сообществ [Dunger, 1968; Frouz et al., 2008]. Хищники трофически связаны с микроартроподами. Фитофаги ориентированы на семена высших растений, сапрофаги – на грибную микрофлору или останки растений и беспозвоночных, занесенных на отвал ветром. Нанесение плодородного слоя почвы ускоряет процесс формирования растительности и фауны почв.

Гораздо медленнее биоты формируется почва отвалов. Качественный состав обменных катионов обусловлен прежде всего свойствами вскрыши. В примитивной двучленной почве процесс гумусонакопления развивается медленно – 0,5 мг С/год на 1 г субстрата в первые 30 лет сукцессии. Далее – еще медленнее. Насильственное нанесение плодородного, заранее запасенного гумусового слоя (10–20 см) не убыстряет восстановление основных физико-химических свойств, типичных для нативных почв [Сукцессии..., 1993; Шугалей, 2009].

В нашем случае модельным полигоном исследования служил внешний отвал Назаровского углеразреза КАТЭКа (Канско-Ачинский топливно-энергетический комплекс) на юге Красноярского края. Рекультивационные работы там проводились с 1973 г. Формирование внешнего отвала, вне пределов углеразреза, и последующие манипуляции с ним представляют собой наиболее цивилизованный вариант рекультивации земель.

Изученный отвал был отсыпан в период с 1954 по 1972 г. в пойму оз. Чёртово, представляющего собой старицу р. Чулым. В течение 27 лет происходила биологическая рекультивация отвала, местами самопроизвольно, местами с участием человека и техники. Получившаяся последовательность местообитаний и приуроченных к ним сообществ биоты отражены в отчетных документах шахтоуправления, что позволяет не сомневаться в датировке возраста суррогатных экосистем. В период с 1958 по 1983 г. принудительной технической нивелировкой первоначально холмисто-грядовый рельеф превратили в плоский плакор, слегка приподнятый над окружающим ландшафтом. Планировка производилась не на всей площади отвала сразу, а участками, поэтапно год за годом, что позволило выделить серию местообитаний, занимающих одинаковое положение в рельефе, на одинаковой подстилающей породе (четвертичные суглинки с примесью песчаников, алевролитового щебня и мелких вкраплений бурого угля), получающих одинаковую норму атмосферного увлажнения (200–250 мм/год), с одинаковой суммой летних температур грунта (27–29 °С), но разного абсолютного возраста, считая с момента планировки. Рекультивация проводилась в двух вариантах: с насыпкой заранее запасенного чернозема и подсевом травосмеси многолетних трав и без этого [Сукцессии..., 1993].

В результате выделено 10 разновозрастных местообитаний и приуроченных к ним сообществ биоты. Нумерация соответствует их возрасту. Местообитание № 000 имело возраст с момента планировки 1–3 дня и представляло собой ко времени исследования рыхлую толщу вскрышной породы с влажностью грунта 16 %, без высших растений. Местообитание № 00 возрастом 2 недели представляло собой голую вскрышу с влажностью субстрата 17 %, без высшей растительности. Местообитание № 0 имело возраст 1 месяц на том же суглинке с влажностью 15,9 %, с единичными экземплярами сорняков-рудералов и содержанием  $C_{орг}$  в слое 0–5 см 0,11 %, благодаря единичным экземплярам высших растений. Местообитание № 1 – тот же участок, что и предыдущий, но через год. Локальная флора насчитывала уже 14 видов. Проективное покрытие растительности не превышало 30 %. Доминантами оказались донник белый и осот розовый. Те и другие – высокорослые с глубокой стержнекорневой системой. В нижнем ярусе фитоценоза флору пополнил клевер обыкновенный. Запас живой фитомассы достигал 207 г/м<sup>2</sup>. Влажность почвы по сравнению с предыдущим прошлогодним местообитанием увеличилась с 16 до 19,6 %, содержание  $C_{орг}$  в слое 0–5 см повысилось до 0,13 %. Местообитание № 2 имело к моменту исследования абсолютный возраст 2 года. Растительность включала 34 вида растений, что в 2,5 раза больше, чем в годичном фитоценозе. Запас живой фитомассы тоже вырос до 569 г/м<sup>2</sup>. Проективное покрытие достигло 90 %. Доминантом фитоценоза стал осот, субдоминантами – донник и пырей. Адекватно фитомассе увеличилось содержание  $C_{орг}$  в почве до 0,16 %. Влажность почвы осталась на уровне 19,5 %. Местообитание № 3 представляло собой тот же участок отвала, что и № 2, но год спустя. В составе растительности ведущие позиции сохранили многолетники, но не сложноцветные, а злаки и

полыни: пырей ползучий, полевица, полыни, а также клевер. Разнообразие растений увеличилось до 40 видов. Запас живой фитомассы подрост до  $1600 \text{ г/м}^2$ , т. е. в 2 раза по сравнению с предыдущим этапом самоорганизации фитоценоза. Увеличение фитомассы обусловило увеличение содержания  $C_{\text{орг}}$  в почве до 0,17 %. Местообитание № 6 имело возраст 6 лет после планировки. Количество видов высших растений возросло до 48, но доминирование перешло к пырею ползучему. Полевица и клевер спустились на субдоминантные позиции. Заметную роль в фитоценозе стал играть мятлик. Запас фитомассы увеличился до  $2173 \text{ г/м}^2$ , что подстегнуло процессы почвообразования. Почвенный профиль стал двучленным, содержание  $C_{\text{орг}}$  в слое 0–5 см подросто до 0,5 %. Влажность почвы увеличилась до 24,5 %. Местообитание № 27 располагалось на участке, нивелированном первым на полигоне. К моменту исследования его возраст достиг 27 лет. Разнообразие растений увеличилось до 60 видов. В доминанты вырвались мятлик и клевер белый. В качестве субдоминантов сохранились пырей и полевица. Зато по запасу живой фитомассы 27-летний фитоценоз практически достиг уровня зональных травяных экосистем (сравни 2604 и  $2800 \text{ г/м}^2$ ). Влажность почвы составила 30,7 %. Содержание  $C_{\text{орг}}$  тоже возросло до 7,6 %, что сопоставимо с нативными луговыми почвами лесостепного геобиома Сибири.

Таким образом, в характеризуемой хронохорологической последовательности местообитаний и приуроченных к ним фитоценозов по ходу самоорганизации прослеживается перманентный рост  $\alpha$ -разнообразия растений с 0 до 60 видов, проективного покрытия – с 0 до 90 %, запаса живой фитомассы – с 207 до  $2604 \text{ г/м}^2$ . За все отслеженное время замещение доминантов на каждом хронологическом этапе самоорганизации сообщества – обязательно. Только в возрасте 27 лет неизменный всюду клевер обыкновенный заместился тоже клевером, но белым. Последовательно, по ходу сукцессии, формировались свойства почвы, которая из бесструктурной вскрыши превратилась в примитивную, но уже почву [Сукцессии..., 1993]. Соответственно, возросла комфортность условий обитания беспозвоночных животных.

## **8.2. Закономерности суррогатной сукцессии зооэдафона на внешнем отвале (на примере жуков-жужелиц)**

Зооэдафон в рассмотренном ряду экосистем довольно разнообразен по составу. Наряду с микроартроподами обильно представлены пауки, сенокосцы, многоножки-костянки, осы-немки, уховертки, клопы, жуки-плавунцы, водолюбы, листоеды, долгоносики, коротконоадкрылы, блестянки, пилюльщики, кожееды, мертвоеды, но особенно репрезентативно – жужелицы. Их видовое богатство и численность превосходят соответствующие показатели остальных таксонов на 1–2 порядка величин. В пределах изученного полигона отмечено более 60 видов жужелиц. Численность многих из них достигает трехзначных цифр. Поэтому они в данном случае – наиболее потентны в качестве инструмента анализа сукцессий.

Изменчивость суррогатных сообществ на отвалах угледобычи открытым способом обусловлена, как и во всех других сукцессиях, поиском баланса меж-

ду двумя комплементарными параметрами – видовым богатством и численностью населения. На примере жуков-жужелиц, обладающих беспрецедентно широким диапазоном адаптаций к изменчивости среды обитания, выявлено, что без насильственной рекультивации, от инициального этапа сукцессии к терминальному, последовательно растет видовое богатство сообществ от 3–4 до 40–41 вида (табл. 17). Иначе складывается тенденция изменения динамической плотности населения в анализируемом сукцессионном ряду. Этот показатель численности для непоседливых беспозвоночных уже на инициальном этапе сукцессии достигает 40–80 экз./50 ловушко-суток. По ходу самоорганизации численность растет до 400 экз. в двухлетнем сообществе за счет видов *Bembirion femoratus*, *B. quidrimaculatum*, но далее волнообразно колеблется в 3,6 раза в 27-летних сообществах медиального и терминального этапов сукцессии. Соотношение двух ключевых демографических параметров в сообществах возрастом моложе года находится на невысоком уровне (индекс Менхиника 0,3–0,5). В однодвухлетних сообществах значение индекса увеличивается до 1,3, а с трехлетнего сообщества к 27-летнему – до 2,0–2,2, что означает повышение стабильности сообществ по ходу сукцессии (рис. 18).

На отвале с принудительной рекультивацией (подсыпкой чернозема и подсевом трав) в сообществе инициального этапа сукцессии видовое богатство населения жужелиц, несмотря на дополнительные ресурсы жизнеобеспечения, остается низким (7 видов). Однако начиная с годовалого сообщества и до 6-летнего число видов, как и в случае самозарастания, поднимается с 22 до 32 видов. Зато динамическая плотность населения уже в однолетнем сообществе подскакивает до 798 экз./50 ловушко-суток, т. е. в 2,5 раза по сравнению с сообществами того же возраста при самопроизвольной сукцессии. Этот рывок обеспечивают главным образом два вида жужелиц: *Amara fulva* и *Bembidion quidrimaculatum*. Первый – факультативный фитофаг, по-видимому, ориентирован на изобилие семян благодаря подсеву, второй вид – хищник на микроартроподах, численность которых уже через год достигает значительных величин за счет видов-убиквистов. Начиная с двухлетнего до 6-летнего сообщества динамическая плотность населения жужелиц снижается до 370–390 экз./50 ловушко-суток (табл. 18).

Балансовые отношения видового богатства и численности населения, отражающие потенциал изменчивости общества, в варианте с принудительной рекультивацией, на инициальном и в начале медиального этапа выше, чем в ряду произвольной самоорганизации. Индекс Менхиника в варианте с самопроизвольной сукцессией ниже (0,5–0,8), чем в варианте с насыпкой чернозема и подсевом трав (1,5–1,7), что свидетельствует о стабилизации сообществ с появлением дополнительных ресурсов жизнеобеспечения (см. рис. 18).

Наследуемость видового состава предыдущего по возрасту сообщества последующим по ходу сукцессии на отвале находится на том же уровне, что и в агросукцессии (коэффициент общности Жаккара – от 33 до 60 %) (рис. 19), кроме инициального этапа, когда общность пионерных сообществ отвала

**Сукцессия жуков-жужелиц на отвале угледобычи КАТЭКа  
с произвольной рекультивацией без насыпки чернозема и подсева трав  
(экз./50 ловушко-суток, максимумы из десяти выборов)**

ЦС	Вид беспозвоночных	Возраст местообитаний и сообществ							
		2 дня	0,5 мес.	1 мес.	1 год	2 года	3 года	6 лет	27 лет
		№ 000	№ 00	№ 0	№ 1	№ 2	№ 3	№ 6	№ 27
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
R	<i>Bembidion femoratum</i>	52	44	163	4	4	–	–	–
R	<i>B. quadrimaculatum</i>	27	25	85	206	69	43	37	11
ST	<i>B. properans</i>	–	1	1	18	15	45	80	133
R	<i>Asaphidion pallipes</i>	–	–	–	3	18	12	1	–
ST	<i>Bembidion gilvipes</i>	–	–	–	–	–	2	24	35
R	<i>Poecilus cupreus</i>	3	2	2	10	–	–	–	1
ST	<i>P. versicolor</i>	–	–	–	–	–	–	–	14
OK	<i>P. lepidus</i>	–	–	–	–	3	1	13	20
OK	<i>P. punctulatus</i>	–	–	–	–	–	–	1	3
R	<i>Amara fulva</i>	–	–	11	5	2	2	4	–
ST	<i>A. apricaria</i>	–	–	1	5	10	–	1	1
ST	<i>A. tibialis</i>	–	–	3	–	15	3	5	2
ST	<i>A. bifrons</i>	–	–	–	15	10	5	1	7
ST	<i>A. majuscula</i>	–	–	–	–	–	–	1	2
ST	<i>A. ovata</i>	–	–	–	3	–	1	1	1
R	<i>A. famelica</i>	–	–	–	5	13	1	1	–
ST	<i>A. spreta</i>	–	–	–	–	10	–	2	2
ST	<i>A. similata</i>	–	–	–	–	8	9	10	12
ST	<i>A. familiaris</i>	–	–	–	–	–	–	12	–
ST	<i>A. communis</i>	–	–	–	–	–	1	12	1
OK	<i>A. aenea</i>	–	–	–	–	–	–	1	1
ST	<i>A. equestris</i>	–	–	–	–	–	1	9	23
ST	<i>Curtonotus aulica</i>	–	–	–	2	10	2	1	1
ST	<i>Curt. convexiusculus</i>	–	–	–	12	70	3	1	1
ST	<i>Epaphius secalis</i>	–	–	1	3	3	1	4	1
ST	<i>Notiophilus palustris</i>	–	–	–	–	33	3	1	2
ST	<i>N. aquaticus</i>	–	–	–	3	10	3	1	–
ST	<i>Leistus rufescens</i>	–	–	–	8	5	1	1	–
ST	<i>Agonum quadrimaculatum</i>	–	–	–	2	–	–	–	2
OK	<i>A. gracilipes</i>	–	–	–	–	–	3	1	3
ST	<i>Calathus melanocephalus</i>	1	1	1	3	10	7	11	17
ST	<i>Cal. erratus</i>	–	–	–	–	–	1	7	5
ST	<i>Synuchus nivalis</i>	–	–	1	–	–	13	18	27

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
ST	<i>Loricera pilicornis</i>	–	–	–	–	7	–	–	1
ST	<i>Clivina fossor</i>	–	–	–	2	–	1	7	9
OK	<i>Pterostichus melanarius</i>	–	–	–	–	3	–	–	1
ST	<i>Pseudophonus griseus</i>	–	–	–	1	–	1	1	1
ST	<i>Anisodactylis signatus</i>	–	–	–	–	3	–	1	3
R	<i>Harpalus rufipes</i>	–	–	–	6	50	80	17	15
R	<i>H. affinis</i>	–	–	–	5	7	3	2	3
R	<i>H. distinguendus</i>	–	–	–	–	5	4	5	5
OK	<i>H. pusillus</i>	–	–	–	–	–	–	–	7
OK	<i>H. anxius</i>	–	–	–	–	–	–	–	1
OK	<i>H. modestus</i>	–	–	–	–	–	–	2	1
OK	<i>H. zabroides</i>	–	–	–	–	–	–	2	1
OK	<i>H. rubripes</i>	–	–	–	–	–	–	1	11
OK	<i>Microlesthes minutulus</i>	–	–	–	2	2	12	10	27
OK	<i>Calosoma denticolle</i>	–	–	–	–	–	–	–	1
Σ видов жужелиц		3	4	10	23	26	30	41	41
Σ особей жужелиц		82	723	268	326	404	192	322	416

Примечание. ЦС – ценотическая стратегия видов беспозвоночных; R – рудералы, ST – стресс-толеранты, OK – обскуранты-компетиторы.

значительно выше, чем в агросукцессии (80 %). Наследуемость состава сообществ самозарастающего отвала месячного возраста по сравнению с двухнедельным сокращается до 50 %, а в годовалом сообществе – до 30 %, но позже

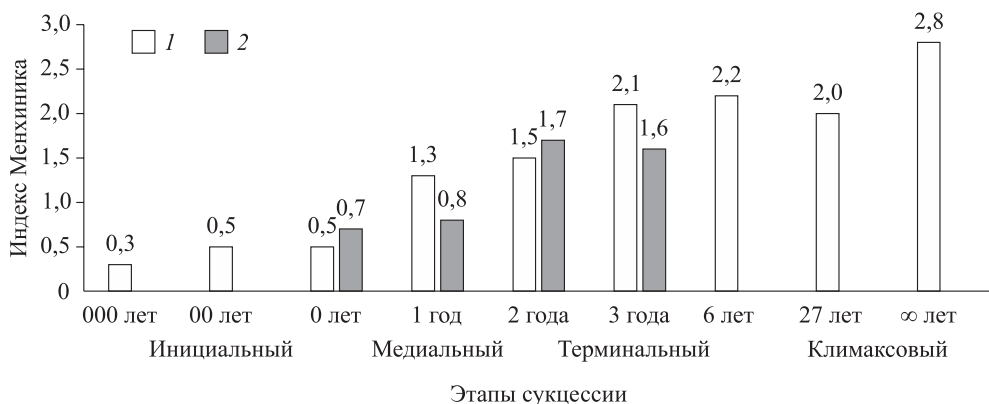


Рис. 18. Изменение демографического баланса сообществ жуков-жужелиц по ходу суррогатной сукцессии:

1 – без насыпки чернозема и подсева трав; 2 – при дополнительной рекультивации



**Сукцессия жужелиц в цепочке разновозрастных местообитаний  
на внешнем отвале КАТЭКа при рекультивации с насыпкой чернозема  
и подсевом травосмеси (экз./50 ловушко-суток, максимумы из 10 выборок)**

ЦС	Вид беспозвоночных	1 мес.	1 год	2 года	3 года	6 лет
		№ 0а	№ 1а	№ 2а	№ 3а	№ 6а
1	2	3	4	5	6	7
R	<i>Bembidion femoratum</i>	17	37	–	–	–
R	<i>B. quadrimaculatum</i>	41	257	118	50	14
ST	<i>B. properans</i>	–	3	28	60	119
ST	<i>B. lunulatum</i>	–	2	–	14	1
ST	<i>B. gilvipes</i>	–	2	–	14	17
R	<i>Asaphidion pallipes</i>	–	–	2	2	–
ST	<i>Epaphius secalis</i>	–	–	–	–	3
ST	<i>Clivina fossor</i>	–	–	–	9	1
R	<i>Amara fulva</i>	13	286	45	6	4
ST	<i>A. apricaria</i>	2	63	6	–	–
ST	<i>A. tibialis</i>	–	1	4	–	–
ST	<i>A. bifrons</i>	–	22	4	7	13
ST	<i>A. majuscula</i>	1	4	3	–	–
ST	<i>A. equestris</i>	–	–	3	52	20
ST	<i>A. ovata</i>	–	30	3	2	4
ST	<i>A. famelica</i>	–	–	7	–	–
OK	<i>A. aenea</i>	–	–	2	3	2
ST	<i>A. similata</i>	–	–	1	–	1
ST	<i>A. ingenua</i>	–	–	–	3	19
ST	<i>Acupalpus meridionalis</i>	–	2	16	7	–
ST	<i>Calathus melanocephalus</i>	–	5	11	11	7
ST	<i>Cal. erratus</i>	–	–	2	7	1
ST	<i>Synuchus nivalis</i>	–	6	4	21	19
OK	<i>Poecilus lepidus</i>	–	–	–	5	6
ST	<i>P. versicolor</i>	–	–	3	5	8
OK	<i>P. punctulatus</i>	–	–	1	4	11
OK	<i>P. sericeus</i>	–	–	–	30	14
ST	<i>Notophilus palustris</i>	–	–	–	–	3
ST	<i>N. aquaticus</i>	–	–	7	1	4
ST	<i>Leistus rufescens</i>	–	–	–	1	–
OK	<i>Harpalus modestus</i>	–	2	–	–	–
R	<i>H. rufipes</i>	–	22	4	7	13
R	<i>H. distinguendus</i>	–	6	3	3	1
R	<i>H. affinis</i>	–	6	1	3	7
OK	<i>H. pusillus</i>	–	3	4	4	1
OK	<i>H. anxius</i>	–	–	–	1	1

1	2	3	4	5	6	7
OK	<i>H. rubripes</i>	–	–	2	6	14
ST	<i>H. zabroides</i>	–	–	2	–	–
ST	<i>Pseudophonus griseus</i>	–	–	–	7	–
ST	<i>Curtonothus aulica</i>	–	–	–	10	–
ST	<i>Curt. convexuscula</i>	7	14	42	–	1
R	<i>Microlesthes plagiatus</i>	10	23	23	–	–
OK	<i>M. minutulus</i>	–	–	–	19	18
ST	<i>Synthomus truncatellus</i>	–	–	–	1	3
Σ видов жуужелиц		7	22	28	32	31
Σ особей жуужелиц		91	198	352	375	350

возвращается на прежний уровень (55–66 %). Начиная с 6-летнего сообщества и в 27-летнем наследуемость вновь увеличивается до 73–75 %. Высокий в целом уровень наследования состава в большой мере обеспечивают виды *Bembidion femoratum* на инициальном этапе и *B. quadrimaculatum* – на медиальном. Общность 6-летнего и 27-летнего сообществ обеспечивают, кроме *B. properans*, *B. quadrimaculatum*, в меньшей мере *B. gilvipes*, *Poecilus versicolor*; *P. lepidus*, *Calathus melanocephalus*, *Synuchus nivalis*, *Harp. rufipes*.

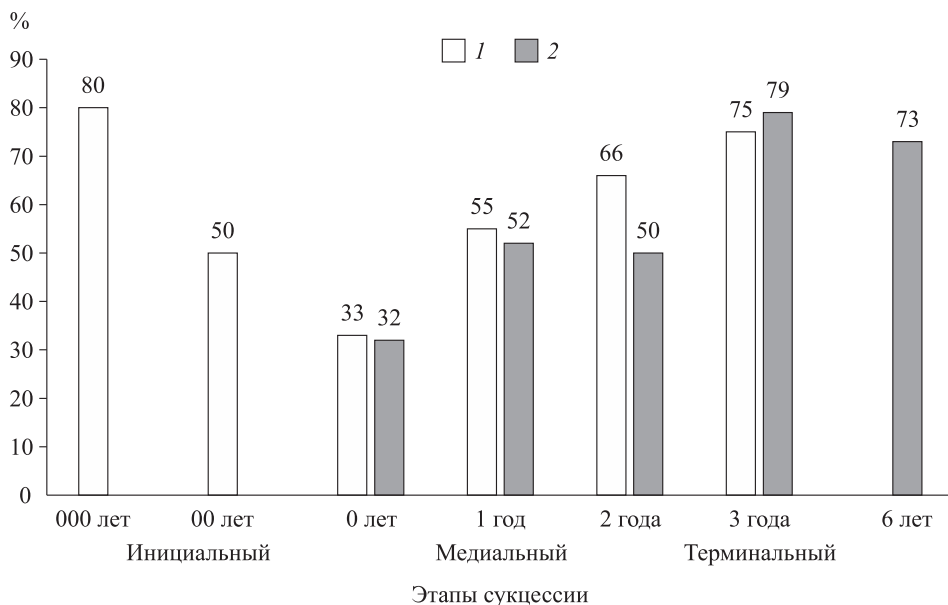


Рис. 19. Доля наследуемых видов жуужелиц по ходу суррогатной сукцессии на внешнем отвале КАТЭКа.

1 – без насыпи чернозема и подсева трав; 2 – при дополнительной рекультивации

В сукцессионном ряду с принудительной рекультивацией уровень наследования состава на инициальном и медиальном этапах составляет 50 %, но на терминальном этапе возрастает до 79 %. Наиболее значимую роль в наследовании состава сообществ жужелиц играют в обоих вариантах рекультивации *B. quadrimaculatum* и *A. fulva*. При переходе от медиального этапа к терминальному ведущую роль играют *B. properans*, *B. gilvipes*, *Synuchus nivalis*. К ним присоединяются *Amara equestris*, *Poecilus punctulatus*, *P. sericeus*, *Microlesthes minutulus* (см. табл. 18).

Выбор спектров ценотических стратегий, наиболее подходящих для каждого этапа сукцессии, проявляется в суррогатных системах отвала КАТЭКа столь же выразительно, как и в нативных сообществах соответствующего геобиома. Отличительной особенностью сукцессий на отвале являются более скудный выбор ценотических стратегий (3 из 7) и незначительные различия их спектров (индекс Брэя–Кёртиса 0,01–0,30). На отвале, как и в суррогатных агросукцессиях, самоорганизация сообществ опирается главным образом на три ценотические стратегии – рудералов, стресс-толерантов и обскурантов-компетиторов, что рационально в экстремальных условиях обитания.

На инициальном этапе самопроизвольной сукцессии (сообщества № 000, 00, 0) безраздельно господствуют рудералы. Здесь на их долю приходится 97–99 % спектра ценотических стратегий сообщества. В начале медиального этапа сукцессии (сообщество № 1) доля рудералов в сообществе снижается почти в 1,5 раза по сравнению с сообществами возрастом менее года. Начиная с двухлетнего сообщества до шестилетнего доминантные позиции захватывают стресс-толеранты, готовые терпеть пульсирующие условия существования продолжительное время, в отличие от рудералов, способных «ухватить» лишь легко доступные ресурсы. Доля стресс-толерантов в двух-трехлетних сообществах медиального этапа сукцессии поднимается до 54–56 % общего спектра, а в шестилетнем и 27-летнем сообществах достигает 69–73 % населения. Наряду с ними на терминальном этапе сукцессии появляются в значительном количестве конкуренты, индицируя повышение уровня организации и стабильности сообщества. Однако их доля не превышает 30 %, что тормозит развитие сукцессии на отвале, растягивая ее минимум на 30–50 лет [Сукцессии..., 1993; Wanner, Dunger et al., 2002; Шугалей, 2009].

В варианте с насыпкой чернозема и подсевом травосмеси выбор оптимального спектра ценотических стратегий происходит по тому же сценарию, что и при произвольной самоорганизации. На инициальном этапе и начале медиального безраздельно господствуют рудералы. В двухлетнем сообществе рудералы разделяют доминантные позиции со стресс-толерантами (55 и 42 % спектра). Начиная с трехлетнего сообщества рудералы уступают первенство стресс-толерантам. Доля конкурентов на терминальном этапе сукцессии увеличивается до 19–30 %, что значительно выше, чем в сообществах того же возраста в варианте с произвольной самоорганизацией, благодаря дополнительному поступлению ре-

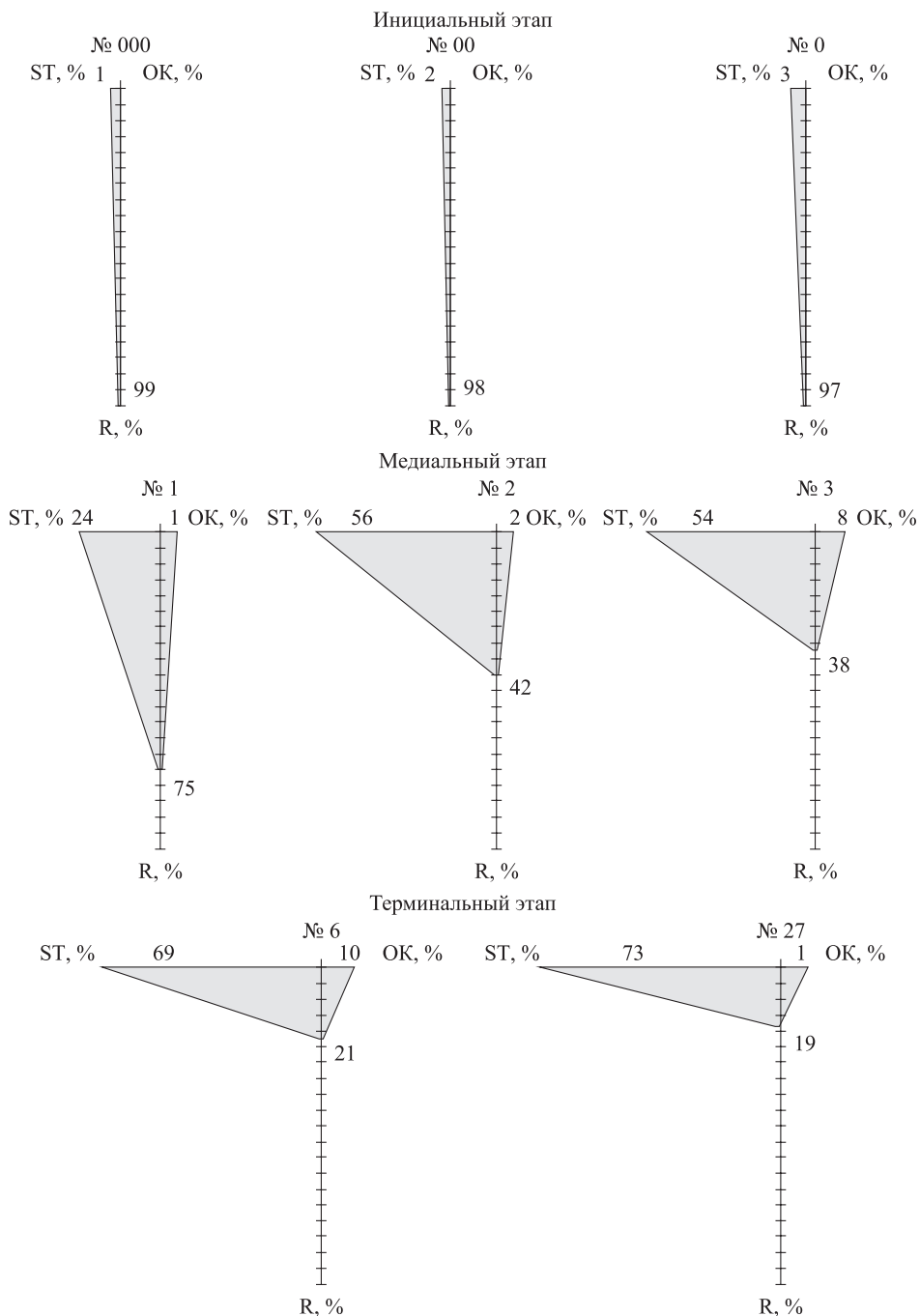


Рис. 20. Изменение спектра ценотических стратегий в сообществах жуужелиц на разновозрастных этапах сукцессии на внешнем отвале Назаровского углеразреза КАТЭКа при самопроизвольной рекультивации. Ценотические стратегии: R – рудералы, ST – стресс-толеранты, ОК – обскуранты-компетиторы

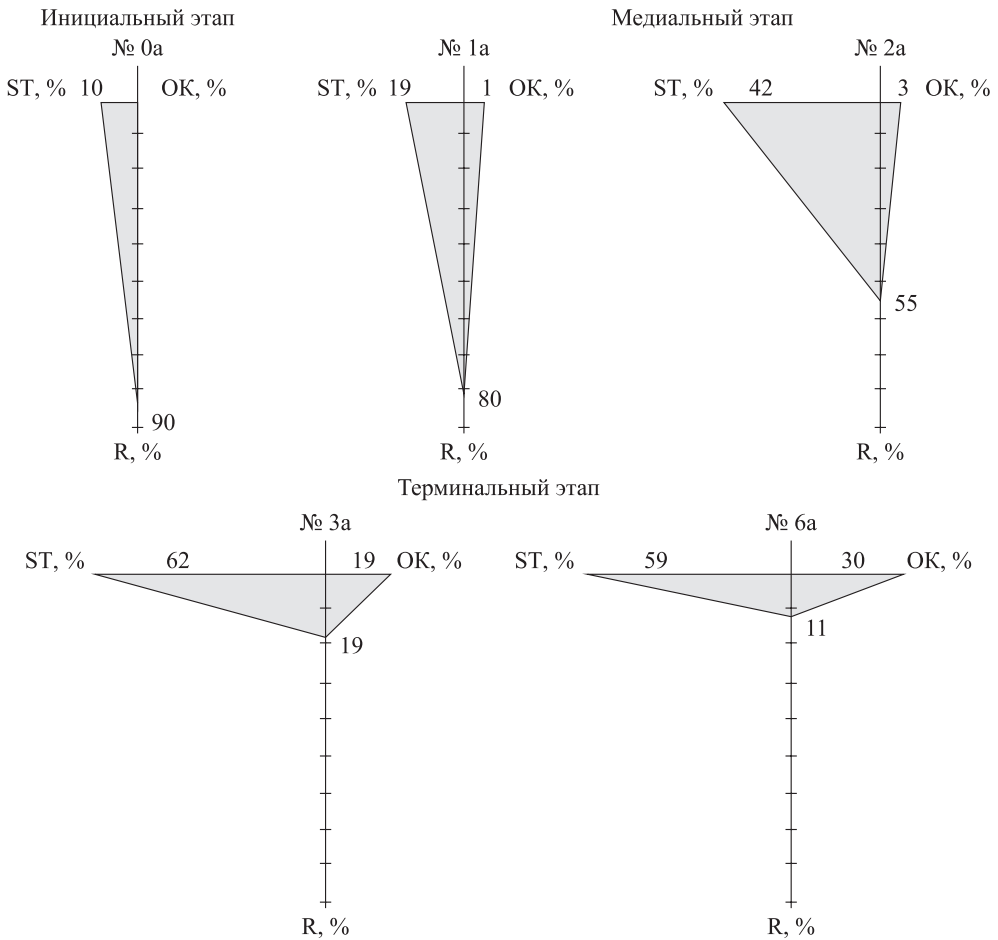


Рис. 21. Изменение спектра ценотических стратегий видов в сообществах разновозрастных этапов сукцессии на спланированном отвале Назаровского углеразреза КАТЭКа при насыпке чернозема и подсева трав. Усл. обозн. см. на рис. 20

сурсов жизнеобеспечения. Признаки стабилизации и усложнения организации проявляются в сообществах с дополнительной биорекультивацией не с шестилетнего, как при самозарастании, а с трехлетнего возраста (рис. 20, 21).

С учетом масштабов антропогенного воздействия на биосферу, по-видимому, все без исключения биоэкосистемы и сукцессии обречены стать суррогатными.

В целом, суррогатные сукцессии на отвалах угледобычи, как и в агроценозах, воспроизводят все основные признаки сукцессии, отличаясь от нативных главным образом отсутствием оригинальных видов беспозвоночных и замедленной скоростью самоорганизации.

# Часть IV

## СУКЦЕССИИ МЕЖДУ СЦИЛЛОЙ ВАРИАБЕЛЬНОСТИ И ХАРИБДОЙ СТАНДАРТИЗАЦИИ

### Глава 9

#### ТИПОЛОГИЯ СУКЦЕССИЙ – РЕАЛИИ И ПЕРСПЕКТИВЫ

##### Abstract

Understanding successions is impeded by discrepancy between methodological and methodical approaches of different specialists, complicating comparison of various successions and resulting in a controversial typology. Most often the scientific community employs the nomination, using only three types of successions, namely autogenic, allogenic and degradational. This does not comply with the key principle of typologization, which is the unity of criteria for comparison. The first and the second type seem to be based on the same principle, i.e. the driving force of succession. However, autogenic and allogenic forces of biosystem self-organization are separated artificially, as they act in a complementary way everywhere and every time. Because of this the three-nominal typology of successions resembles, so to say, “grouping the blonds into poets and baldies”. The third type does not seem reasonable, as, in contrast to the two first types, it was allocated as a separate type according to the role of biota in biological turnover. However, the focus on the decomposition force is made separately from other processes of the biological turnover, i.e. production and deposition. Such approach neglects the integrity and continuity of biological turnover as a mechanism of biodynamics. Thus, these three types of succession are allocated on the basis of different criteria, favouring subjective interests of different specialists.

Successions are often divided into the primary and the secondary ones. But such typology is also artificial. The vast ecological data suggest that there are no substrates on the Earth’s surface that lack completely any biota. Environments that are traditionally viewed as abiotic (deluvial sediments, blown sands, river shallows, stone taluses, parent bedrock of industrial spoils, etc.), are a priori inhabited by some biota, at least microflora, protists and invertebrates at early stages of their ontogenesis. Therefore, primary and secondary successions are just the stages of one and the same succession.

A more thorough analysis of successions, though, allows to discriminate them into native, i.e. without human interference, and anthropogenic. However, the latter are implemented by the same agents (including biotic species) that act in landscapes not affected by the economic activity of humans. There are no biotic species specific to agricultural successions or successions at industrial spoils. Moreover, anthropogenic successions usually have analogues, developed before humans emerged, namely pyrogenic successions, pasture degradation under intensive grazing by wild

hoofed animals, successions on the mounds exposed to elements by being dug up by rodents, redeposition of soil and rock material by erosion. The combined native and economic features of organization in both types provide the basis for calling such succession the surrogate ones, rather than the anthropogenic.

Another controversial aspect of succession typology is given by the discrepancy in vectors, trajectories, rate, intensity and stages of successions of different biotic taxa. The controversy resulted in extreme conclusions about the absence of commonalities in successions of different components of biota.

Taking into account the criticism and urging issues in typology, one has to acknowledge the need to increase the number of criteria for comparing successions and the number of succession types. At least, successions differ according to the longevity of the biosystem restoration (ephemeral, seasonal, short-term, centennial, millennial and persistent). As for the trajectory, one can distinguish sporadic, pendulum, spiral, fanning or cascading and cyclical ones. According to a disturbing factor, there are pyrogenic, climatic, denudational, contamination and others. Geographically, there can be latitudinal (tundra, taiga, steppe, desert, forest, etc.), as well as meadow and bog successions. According to taxonomical criteria, there are microbial, phyto- and zoocenotic successions. A more comprehensive approach provides hope to construct a typology, embracing the entire range of successions.

### 9.1. Дискуссионные аспекты типологии сукцессий

За 120 лет исследований количество подробно разобранных на мельчайшие детали сукцессионных последовательностей фито-, зоо-, микро-, эдафоценозов росло в геометрической прогрессии. Результат оказался противоречивым. Узнали много любопытных подробностей [Kardol et al., 2006; Wardle, 2006; Johnston, Sibly, 2020; Seer et al., 2021]. Однако ожидаемая целостная новая теория сукцессий не появилась. Хуже того, представления о движущих силах, этапах, направленности сукцессий, как отметила А.А. Титлянова [Титлянова, Самбуу, 2016], стали менее четкими, чем у основоположников сукцессионного учения. Такое положение сложилось в значительной мере потому, что сукцессии как объект научного интереса наряду с повышенной привлекательностью обладают каверзными неудобствами при изучении. Прежде всего сукцессии, продолжающиеся большей частью десятилетиями, столетиями и дольше, несопоставимы с протяженностью жизни исследователей. Никому не удалось лично проследить хоть одну сукцессию от инициальной стадии до климакса. Процедуру изучения сукцессии затрудняет несовпадение ритмов, направлений, целей биодинамики разных компонентов биоценоза и таксоценов биоты. Сбивают с толку неоднократные сбои сукцессионного порядка, вплоть до альтернативных – от созидания к деградации и обратно. Понимание сукцессии осложняет несовпадение методологических и методических позиций у разных специалистов (ботаников, зоологов, микробиологов, почвоведов, биогеоценологов, гидро- и терроэкологов), даже работающих в комплексе. Из-за этих разногласий и объективных проблем процедура сравнения сукцессий и их типология

затруднены и противоречивы. Приемлемым компромиссом кажется упрощенная типология сукцессий, например, по М. Бигону [Бигон и др., 1989].

Определив главным и единственным критерием типологии движущие силы сукцессии, эти авторы скомпоновали необъятное множество сукцессий в три типа. Первый – автогенные сукцессии, обусловленные внутренними противоречиями биоценоза и его эволюционной потенцией. С этих позиций ранние сукцессионные виды биоты своей жизнедеятельностью преобразуют среду обитания в неприемлемое для самих себя состояние, но пригодное для других, более поздних видов, предопределяя тем самым кинетику сукцессионного механизма.

Второй тип – аллогенные сукцессии, обусловленные внешними по отношению к биоценозу агентами: физическими, химическими, климатическими, геохимическими. Примером может служить осадконакопление на морских и эстуарных отмелях, скорость которого достигает 1 см/год [Бурковский, 2006], или масштабные пылевые бури на суше, переносящие огромные массы песка или суглинков на многие километры, образуя новоявленные пустоши. Такие переносы регулярно происходят из Сахары в Западную Европу, из Казахстана и Средней Азии в Западную Сибирь и т. д. Континентальные твердые осадки разрушающихся останцов и низкогорий в результате ветровой и водной эрозии и силы тяжести формируют шлейфы в межгорных котловинах. Масштабные и быстрые осушения мелководных водоемов (озер и морских заливов) приводят к образованию огромных пустошей, вовлекая окрестную биоту в сукцессию. На примере Аральского и Каспийского морей показано, что в течение 25–50 лет море отступает на сотни и тысячи метров [Бурковский, 2006]. Искусственное осушение Юдинского плеса оз. Чаны, самого крупного на юге Западной Сибири, превратило значительную часть водоема за несколько недель и на долгие десятилетия в солончаковую пустыню с соответствующими сукцессионными последствиями перерождения водной экосистемы в сухопутную [Устинов, Магаева, 2010].

Третий тип сукцессий – деградационный, при последовательной утилизации разлагающейся мортмассы различными группами гетеротрофов и хемотрофов. Такое происходит перманентно на гигантских площадях океанического дна, в континентальных озерах, старицах меандрирующих крупных рек, а также в осушенных зонах морей и озер в результате приливов, которые выбрасывают на пляжи супралиторали многотонные валы мертвых макроводорослей и прочей биоты, оставляя их разлагаться в ходе сукцессии до следующего приливного стресса. На суше органическое вещество перманентно накапливается в виде гумуса почв, непременным потребителем которого является соответствующая микро- и мезобиота. Еще более активно деградационные сукцессии происходят в локальных скоплениях мертвой органики (так называемой «няши», т. е. взвешенных в воде недоразложившихся органических остатков растений и животных на дне пресных озер с колеблющимся гидрологическим режимом) [Структура..., 1974; Бурковский, 2006]. Наконец, с бешеной скоростью происходят деградационные сукцессии в фекалиях, погадках, трупах животных, упав-



ших деревьях, а также в скоплениях навоза и растительных и навозных компонентах, заготавливаемых для нужд сельского хозяйства человеком [Чернова, 1977].

Нетрудно заметить, что в основу типологии Бигона и других авторов, придерживающихся похожих взглядов, заложены три традиционные теоретические концепции, уже обсужденные в предисловии. Тип автогенных сукцессий полностью соответствует модели организмизма. Тип аллогенных сукцессий в большей мере адекватен модели континуумизма. Деградационные сукцессии частично укладываются в рамки круговоротной концепции, но только ее деструкционной составляющей. Наличие автогенных сукцессий как исключительно биотического явления вызывает большие сомнения. Прямые аналогии развития сообществ и организма сегодня, мягко выражаясь, «не в моде». В качестве фантома таких взглядов осталось лишь название одной из сукцессионных концепций – «организмизм» [Миркин, Наумова, 2012]. Отрицать ведущую роль биотических механизмов, управляющих упорядоченным совершенствованием биоэкосистем, невозможно. В то же время нельзя забывать, что ни одна биоэкосистема в мире не изолирована от абиотической и биокосной сред настолько, чтобы меняться без их ведома и участия. Жизнь любого уровня сложности способна продержаться автономно от среды за счет только собственных ресурсов лишь несколько часов, максимум – дней. Далее, без поступления извне воды, тепла, света, пищи, энергии, химических веществ жизнь неизбежно прекращается. Поэтому среди факторов жизнеобеспечения первейшим по необходимости служит местообитание со своим объемом среды и необходимым запасом ресурсов для организмов, популяций, сообществ биоты [Мордкович, 2005].

Недоучет пространственной структуры местообитаний, по мнению И. Хански [Хански, 2010], является одним из крупных недостатков экологии 70–80-х годов прошлого века. В 90-е годы количество статей, где попутно упоминается или используется понятие «местообитание», сравнялось с упоминанием понятия «экологическая ниша». Более того, наконец-то стало допустимым включать местообитания в экологическую нишу как одну из составляющих. В XXI в. интерес к пространственной экологии усилился и стал необратимым, с признанием, что утрата местообитаний, определяющих диапазон условий внешней среды для выживания и разнообразия живых организмов, – главная причина обеднения и даже исчезновения биоты в региональном и глобальном плане.

Значимость комплементарного участия аллогенных факторов в запуске и управлении сукцессиями стала особенно убедительной в условиях глобального изменения климата и других экологических трендов в последние полвека. По-видимому, осознавая условность разделения сукцессий на авто- и аллогенные, в концепции оставлена лазейка для аргументов в пользу влияния аллогенных сил на характер и направление автогенных сукцессий [van der Putten et al., 2010]. Отдавая приоритет биотическим механизмам сукцессии, организмисты все-таки признают движущей силой сукцессии изменение сообществом местообитания до такой степени, что оно становится непригодным для его первых

обитателей. Элиминация наименее приспособленных освобождает ресурсы местообитания, ранее недоступные, но пригодные другим видам, более приспособленным. Новые поселенцы «подхватывают» сукцессию и поддерживают ее, пока, в свою очередь, не исчерпают свои возможности. Такое суждение – логично, но тогда невольно признается приоритет среды над живой компонентой, изрядно компрометируя репутацию сукцессии как исключительно автогенного феномена.

Аргументация в пользу существования аллогенного типа сукцессий тоже страдает логическими изъянами. Большой популярностью у континуумистов пользуются диаграммы с изображением кривых изменений численности или биомассы видов биоты вдоль шкалы времени или шкалы местообитаний разного возраста в пространстве [Риклефс, 1979]. Многожильная непрерывная густая вязь кривых в градиенте среды убеждает, что динамика сообщества происходит у каждого вида организмов индивидуально, но у всех адекватно изменениям одного и того же комплекса абиотических условий. Конкурентное сообщество в любой момент времени предстает перед исследователем как бы в виде тончайшего среза, демонстрируя последовательное изменение сообщества в зависимости главным образом от аллогенных факторов. Эта, казалось бы, безукоризненная логика подталкивает к приоритету неживой компоненты над живой в сукцессионном процессе. Невольно складывается впечатление, что сукцессия – механизм самого высокого уровня самоорганизации – оказывается производной исключительно абиотических процессов, что тоже неверно. В качестве удачного выхода из скользкой для биологов ситуации служит обнаружение у живой компоненты уникального качества – ценотической стратегии (стратегии выживания), которая последовательно меняется на последовательных этапах сукцессии [Раменский, 1935; Grime, 1972; Миркин, Наумова, 2010].

Деградационный тип сукцессий по Бигону и соавт. [1989], в отличие от двух других типов, выделен по иному принципу и, как следствие этого, проявляется, перманентно или регулярно, в ходе как автогенных, так и аллогенных сукцессий, осложняя маркировку этапов развития тех и других.

Выделение деградационного типа превращения вещества и энергии, без участия продукционного и депонентного звеньев, противоречит смыслу конструкции и неразрывности составляющих биотического круговорота. По сути дела, авто-, аллогенные и деградационные сукцессии – это не самостоятельные типы, а обязательные составляющие любой сукцессии, искусственно вычлененные по субъективным соображениям.

В качестве категорий второстепенного порядка в классификации Бигона фигурируют сукцессии первичные и вторичные. Первичные происходят в заново осваиваемых биотой минеральных субстратах, например на свежесформированной песчаной дюне, бархане, едва застывшей вулканической лаве и т. п. Там, еще до поселения высших растений, появляются пионерные виды насекомых, пауков, ногохвосток, клещей и других беспозвоночных животных. Вторичные сукцессии связаны с подновлением биоэкосистем и сообществ после их частич-

ного разрушения. Сюда относятся: подводные луга, выеденные фитофагами до неприемлемых масштабов [Бурковский, 2006], экосистемы, подвергшиеся массовому нашествию шелкопрядов, пядениц или стадной саранчи [Риклефс, 1979], некоторые пирогенные сукцессии [Безкоровайная, 2009; Гонгальский, 2015].

Разделение сукцессий на первичные и вторичные – тоже не без логического греха. Ни один субстрат, даже глубоко от поверхности почв, не говоря уже о ее поверхности, не является безжизненным, ибо насыщен спорами микроорганизмов и простейших, которые мгновенно активируются, как только субстрат подпочвенных пород или погребенных древних почв оказывается в кислородном режиме. Не относятся к девственным субстраты горных лавин, эрозированных субстратов, осушенных или залитых наводнением местообитаний, отвалов горных пород при угледобыче, пожарищ и тому подобных территорий. По сути, первичных сукцессий в их классическом воображении в реальности не существует, а значит, и вторичных тоже. Так называемые первичная и вторичная сукцессии – это переменные единого сукцессионного процесса.

Среди сукцессий различают нативные, происходящие без вмешательства человека, в результате природных катастроф, то и дело случающихся в природе, и антропогенные, происходящие по инициативе человека.

Такое деление тоже некорректно. Все сукцессии, именуемые антропогенными, обязательно содержат в себе элементы, независимые от человека, и имеют аналоги, существующие в природе задолго до появления на арене жизни Человека разумного (пожары, оползни, делювиальные наносы твердых горных пород, моновидовые проценозы, травяные, древесные или мохово-лишайниковые). Современным пасторальным сукцессиям, инициируемым человеком, предшествовала пастбищная дигрессия, производимая стадами диких животных.

Еще один «скользкий» аспект типологии сукцессий – несовпадение вектора, траекторий скорости преобразований, набора и последовательности этапов самоорганизации разных таксоценов биоты. Фитоценологи традиционно полагают, что лейтмотивом самоорганизации служат превращения растительного покрова, задавая «тон» всем другим контингентам биоты [Уиттеккер, 1980; Разумовский, 1981; Работнов, 1995; Миркин, Наумова, 2012; Титлянова Самбуу, 2016]. К такому восприятию сукцессии подталкивает необъятное разнообразие таксонов животных и принципов их организации. Имеет важное значение предпочтение ботаниками фитоценологических параметров в качестве инструмента сравнения сообществ, тогда как большинство зоологов остаются в «пучине» таксономических, фаунистических, аутэкологических критериев неэкосистемного уровня.

Следствием отмеченных противоречий становятся суждения, что общие закономерности в сукцессиях разных таксоценов биогеоценоза вообще отсутствуют, поскольку траектории перехода к стационарному состоянию у микрофлоры, протистов, микро- и мезоартропод резко различаются [Сукцессии..., 1993]. Если признать такой вывод достоверным, то с учетом количества таксоценов животных в биосфере придется исследовать миллионы сукцессий, что

вряд ли возможно в обозримом будущем. Кроме того, предполагаемый разноразнобой сукцессий множества таксоценов, будь он реален, невольно компрометирует зооценозы, как помеху целостности биоэкосистемы с ее приматом комплементарности компонентов и подчинения частей целому. Антидотом представлениям о разноразнобой сукцессий у разных таксоценов служит признание существования универсальных, обязательных для всех участников сукцессии правил сукцессионного процесса [Маргалев, 1992]. Вышеизложенное побуждает признать, что проблема типологии сукцессий далека от разрешения и остается открытой для обсуждения.

## **9.2. Расширительный подход к типологии сукцессий**

С учетом критических замечаний, изложенных выше, и настоятельных потребностей приходится признать, что традиционные схемы типологии излишне лаконичны и не охватывают все разнообразие сукцессий. Тем не менее возможности для усовершенствования типологии существуют. Для этого в первую очередь необходимо расширить диапазон критериев выделения типов сукцессий.

Сукцессии различаются по длительности процесса самоорганизации биоэкосистем. При этом необходимо учесть, что большая часть сукцессий начинается не с нуля, а с момента, когда экосистему застигло возмущение среды или таксоценов, всех сразу или по очереди, или выборочно. С другой стороны, сукцессии завершаются не обязательно климаксом, ибо большая часть экосистем, расположенных на супераквальных, аккумулятивных, транзитных, элювиальных позициях мезорельефа, даже при самых благоприятных условиях в принципе не могут достичь климакса. По длительности можно выделить сукцессии персистентные, действующие с незапамятных времен перехода жизни из воды на сушу (млн лет) до наших дней в неизменном режиме, несмотря на неоднократные смены состава биоты. К этой категории относятся сукцессии в приливно-отливной полосе морей и океанов, приозерные в паводковой полосе внутриконтинентальных озер, форс-мажорные сукцессии (наскальные и на бывшем дне пересохших озер). Существуют сукцессии тысячелетние, вековые, многолетние, сезонные, эфемерные.

По траектории развития различаются сукцессии: маятниковые (например, в приливно-отливной полосе морей), спиралеобразные, каскадные, веерные, одновекторные, характерные для транзитных, элювиальных позиций катен, односторонне и перманентно теряющих воду и минеральную массу, а также циклические сукцессии, характерные для климаксовых экосистем.

По приуроченности к местообитаниям зонально-географических и катено-топографических матриц среды спецификой отличаются сукцессии тундровые, таежные, лиственных лесов, степные, пустынные луговые, болотные и др. По круговоротной направленности изменений различают сукцессии регрессивные и прогрессивные [Риклефс, 1979], отражающие деградационную либо созидательную функцию сукцессии, разделенные искусственно, мозаичные сукцессии на трупах животных, их фекалиях, органическом веществе почвы и т. п. По дви-

## Унифицированная пилотная схема расширительной типологии сукцессий

Длительность сукцессий	Траектории сукцессий				
	эпизодические	маятниковые	спиральные	вееро-каскадные	циклические
Эфемерные	Медальонные регрессивные	Форс-мажорные (суходонные, наскальные)	–	–	–
Сезонные	Паводковые приозерные и речные		–	–	Суррогатные агроциклы
Олиголетние	–	–	Пирогенные, техногенные	Пасторальные, вырубки, метасукцессии ЕL-позиций катены	Суррогатные переложные агросукцессии
Вековые	–	–	Метасукцессии негидроморфных и палеогидроморфных местообитаний		Климаксы разных сукцессий
Тысячелетние	–	–	–	–	Климаксы разных метасукцессий
Архаично-безвременные	Персистентные		–	–	–

жущим силам различают сукцессии нативные и суррогатные. Наконец, по таксономическому признаку выделяются сукцессии микробиологические, фито- и зооценологические. Обнадёживает, что многие типы сукцессий отчасти перекрываются по некоторым критериям, оставляя надежду сконструировать комплексную консолидированную типологию сукцессий (табл. 19).

## Глава 10

# КОДЕКС КОНСОЛИДИРОВАННЫХ ИМПЕРАТИВОВ СУКЦЕССИИ

Руководствуясь багажом информации, накопленным за сто лет изучения сукцессий, и личным вкладом, можно попытаться составить кодекс консолидированных императивов, управляющих сложным механизмом регенерации биоэкосистем.

1. Сукцессия – это не произвольная формальная смена в местообитании организмов и их совокупностей, а механизм упорядоченной и регламентированной самоорганизации нарушенных биоэкосистем.

2. Сукцессия – явление не только хронологическое, но в равной мере хронологическое. Время – категория мимолетная, не осязаемая органами чувств, воспринимается биотой опосредованно, через цепочки местообитаний (катены), сопряженные друг с другом в систему прямых и обратных экологических связей вдоль профиля мезорельефа территории. В сочетании с географическими – широтными, меридиональными, высотными зонами (геобиомами), местообитания катен образуют матрицу абиотических условий, которая служит триггером возникновения, дифференциации и специализации сообществ биоты.

3. Факторами, движущими и направляющими сукцессию, служат изменчивость, наследование и отбор наилучших элементов самоорганизации. Знаменитая триада факторов биодинамики, обозначенная Ч. Дарвином применительно к эволюции биологических видов, применима и на экосистемном уровне организации жизни, но с другим семантическим контекстом.

4. Изменчивость биоэкосистем проявляется, в первую очередь, волнообразными колебаниями демографической структуры сообществ биоты. Эффективность демографии сообщества регулируется отношением таксономического разнообразия биоты к обилию особей в местообитании. На инициальном этапе сукцессий отношение этих категорий, как правило, в пользу обилия – простейшего показателя диффузии биоразнообразия. По ходу сукцессии обилие особей сокращается на порядки величин. Зато видовое разнообразие растет в разы, увеличивая устойчивость биоэкосистем к перманентной трансформации среды обитания.

5. Наследование на экосистемном уровне сводится к переходу значительного контингента видов биоты из биоэкосистемы, предыдущей в сукцессионном ряду, в последующую, обеспечивая преемственность самоорганизации сообщества.

6. Естественный отбор на экосистемном уровне направлен на сохранение или вовлечение в состав сообщества биологических видов с ценотической стратегией, наиболее эффективной на соответствующем этапе регенерации сообщества. Ценотическая стратегия выбирается сообществом из ограниченного стандартного набора переменных и навсегда закреплена за определенными ви-

дами биоты. С привлечением зоокомпонента к трем широко известным типам ценотической стратегии – рудералам, стресс-толерантам и конкурентам, добавляются клинеры, интервенты, обскуранты, отшельники и ассенизаторы. Каждая ценотическая стратегия поддерживается комбинацией адаптивных тактик организмов: демографических, топических, трофических, фабрических, форических, этологических. Наиболее надежны для констатации типа ценотической стратегии видов биоты топические связи. Их значимость определяется качественно преференцией видами определенного участка в ряду гетерохронных местообитаний. Адресным местообитанием клинеров служат супераквальные местообитания катен, рудералов – аккумулятивные, стресс-толерантов – транзитные, интервентов – элювиальные, обскурантов – плакорные, отшельников – зеро-позиции, ассенизаторов – медальонные включения навоза в любом местообитании. Виды биоты с подходящей ценотической стратегией занимают доминантное положение в спектре населения, формируя неповторимые состав, структуру и габитус сообщества.

7. Активация сукцессии в конкретном местообитании происходит с использованием ресурсов не только конкретной биоэкосистемы, но и всей катены, благодаря водному стоку, перемещению твердых веществ с эрозией и свободным миграциям биоты по катене.

8. Благодаря гетерохронности местообитаний современной катены происходит интеграция сукцессий разных эпох и возраста в интеркалярную метасукцессию – синтезограф пространства и времени, момента и памяти биоэкосистем соответствующего геобиома.

9. На каждом этапе любой сукцессии проявляется не только зависимость биологических видов от среды, но также степень и характер трансформации биотой субстрата обитания. Способы трансформации включают: насыщение среды биомассой, перфорацию, перемешивание, структурирование исходного субстрата, вплоть до образования биокосного композитного продукта – гумуса.

10. По ходу сукцессии открытый биотический круговорот стремится, по мере возможности, к замыканию. Биологические виды от инициального этапа сукцессии к климаксу последовательно увеличивают степень симбиотических связей, нейтрализуя флуктуации среды. На ранних этапах сукцессии уровень первичной продукции и общий валовой фотосинтез превосходят уровень дыхания сообщества. По мере продвижения сукцессии к климаксу отношение вышеуказанных параметров приближается к единице. Экосистемы инициальных этапов сукцессии отмечены большим количеством продукции, а на терминальном этапе – ее высоким качеством и регуляцией по типу обратной связи.

11. В литературе нередко встречаются попытки идентифицировать процессы сукцессии и эволюции. Однако они альтернативны по смыслу, генезису и предназначению. Суть эволюции – внедрить в конструкцию биосферы элементы новизны. Они не всегда ведут к прогрессу, а иногда, наоборот, – к дигрессии сложившихся систем биоразнообразия. Сукцессионный механизм направлен к стереотипному воспроизводству априори накопленного экологического опыта.

12. Сукцессии – один из немногих экологических механизмов самоорганизации, оставляющих биосфере надежду – уцелеть под жестким прессом цивилизации.

Taking into account the information, amassed over 100 years of the studies of successions, and drawing from the personal research experience, the author attempts to write the Code of consolidated imperatives, which drive the complex mechanism of biosystems' regeneration.

1. Succession is not a spontaneous formal change in a habitat of organisms and their assemblages, but rather a mechanism of ordered and regulated self-organization of disturbed ecosystems.

2. Succession is not only a chronological, but equally a chorological phenomenon. Time as a fleeting category, imperceptible by sensory organs, is indirectly perceived by biota, via chains of habitats (catenas), linked with each other into a system of direct and reverse ecological relations along a mesorelief profile of a territory. Together with geographic (latitudinal, longitudinal and altitudinal) zones (geobiomes), catenary habitats combine into a matrix of abiotic conditions, which triggers emergence, differentiation and specialization of biotic communities.

3. Succession is driven and directed by the following factors: variability, heritability and selection of the best elements for self-organization. The famous triad of biodynamic factors, formulated by C. Darwin in relation to the evolution of biological species, can be also applied at the ecosystem level of life organization, albeit in a different sematic context.

4. Variability of bioecosystems manifests itself primarily in a wave-shaped dynamic of the demographic structure of biotic communities. The efficacy of community's demographics is regulated by the ratio of biota taxonomic diversity to abundance of individuals in a habitat. At the initial stage of succession, the ratio, as a rule, is shifted towards abundance, i.e. the most primitive estimate of biodiversity diffusion. Over the course of succession abundance of individuals drastically decreases, sometimes by orders of magnitude. However, species richness increases manifold, thus enhancing sustainability of bioecosystems under continuous transformation of environment.

5. Heritability at the ecosystem level means that significant number of biotic species, present at a certain stage of succession, cross over to the immediately following one, thus ensuring the continuity of community self-organization.

6. Natural selection at the ecosystem level aims at preserving in or introducing to a community those biological species that follow a cenotic strategy, that is the most efficient at the corresponding stage of community restoration. A community chooses its cenotic strategy from a limited standard set of variables, and this strategy is always followed by certain species. To the widely known types of cenotic strategy, namely ruderals, stress-tolerants and competitors, zoological component adds cleaners, interveners, obscurants, hermits and night men. Each cenotic strategy is supported by a combination of adaptive tactics, such as demographic, topical, trophic,



fabric, phoric, ethologic ones. Topic relations are the most reliable ones for determining the type of cenotic strategy of biotic species. The topic relations are determined by preference for a certain habitat in a sequence of heterochronic habitats. Cleaners aim for supraaquatic habitats of catenas, ruderals seek accumulative ones, stress-tolerants prevail at transits positions, interveners dwell at eluvial ones; obscurants dominate at upland positions, and hermits at zero-positions, whereas night men prefer manure inclusions in any habitat. Biotic species with adequate cenotic strategy dominate the population spectra, forming unique composition, structure and habitus of a community.

7. In a certain habitat succession can be activated by resources, provided not only by the certain bioecosystems, but by the entire catena as well, due to water flow, transportation of solids by erosion and free migration of biota along a catena.

8. Due to the heterochronic character of habitats along a contemporary catena, an integration of successions of deferent epochs and age into intercalating meta-succession, i.e. synthesesograph of time and space, of moment and memory of bioecosystems of a certain geobiomes.

9. Each stage of any succession demonstrates not only species dependence on environment, but the extent and nature of biotic transformation of habitat's substrate. Such transformation includes accumulation of biomass, perforation, mixing, structuring of the original substrate up to humus formation and accumulation.

10. During succession an open biotic turnover seeks, as far as possible, to become closed. From the initial stage of succession to the climax one, biological species gradually enhance their symbiotic relations, thus neutralizing the effect of environmental fluctuations. At the early stages of succession primary production and total photosynthesis exceed community respiration rate. Further on towards climax, the ratio of those variables becomes close to one. So, the ecosystems at the initial stages of succession have usually high production, whereas terminal stage ecosystems give production of better quality and with regulatory feedbacks.

11. Published literature contains attempts to identify the processes of succession and evolution. But the latter are alternative in meaning, genesis and mission. Essentially, evolution should introduce novel elements in the biosphere structure. Such elements do not always lead to progress, sometimes even to the digression of the existing biodiversity systems. As for succession, its mechanism is focused on the stereotypic reproduction of the ecological experience, accumulated a priori.

12. Successions are one of the few ecological mechanisms for self-organization, which maintains hope that biosphere can survive under tough pressure of civilization.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В.Д.* Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. М.–Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 300–447.
- Андреевский В.С.* Сукцессии сообщества панцирных клещей в степи Казахстана под антропогенным влиянием: автореф. канд. дис. Новосибирск, 1992. 22 с.
- Бабенко А.Б.* Некоторые закономерности формирования комплекса почвенных микроартропод на отвалах открытых горных разработок // Зоол. журн. 1980. Т. 59, № 1. С. 43–54.
- Бабенко А.Б.* Динамика почвенных микроартропод при зарастании техногенных отвалов // Зоол. журн. 1982. Т. 61, № 12. С. 1815–1825.
- Базилевич Н.И.* Миграция химических веществ в системе геохимически сопряженных ландшафтов с потоком почвенно-грунтовых вод // Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Т. 2. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. С. 142–150.
- Базилевич Н.И., Титлянова А.А.* Биотический круговорот на пяти континентах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 380 с.
- Базилевич Н.И., Ковалев Р.В., Курачев В.М.* Формирование почвенного покрова стационара «Карачи» // Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Т. 1. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. С. 183–188.
- Бей-Биенко Г.Я.* Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип // Журн. общ. биологии. 1966. Т. 27. Вып. 1. С. 5–21.
- Безкоровайная И.Н.* Роль почвенных беспозвоночных в деструкции органического вещества лесных экосистем Енисейского меридиана: автореф. докт. дис. Красноярск, 2009. 40 с.
- Бек Т.А.* Экосистема Белого моря. Эволюция и сукцессии // Материалы науч. конф. Беломорской биол. станции МГУ. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1999. С. 28–29.
- Беклемишев В.Н.* О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. С. 90–138.
- Берг Л.С.* Географические зоны Советского Союза. 3-е изд. М.: Огиз-Географгиз, 1952. Т. 1. 397 с.; Т. 2. 510 с.
- Берега.* М.: Мысль, 1991. 479 с.
- Береснева И.А.* Климаты аридной зоны Азии. М.: Наука, 2006. 286 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 666 с.; Т. 2. 472 с.
- Биологический энциклопедический словарь.* М.: Сов. энцикл., 1986. 831 с.
- Боул С., Хоул Ф., Мак-Крекен Р.* Генезис и классификация почв. М.: Прогресс, 1977. 416 с.
- Бурковский И.В.* Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. 285 с.
- Вагина Т.А., Шатохина Н.Г.* Динамика запасов надземной и подземной органической массы степных, луговых и болотных фитоценозов // Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Т. 2. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. С. 218–264.
- Валиахмедов Б.В.* Характеристика фауны почв сероземной зоны Таджикистана // Зоол. журн. 1962. Т. 41, вып. 12. С. 1783–1792.
- Василевич В.И.* Типы стратегий растений и фитоценолотипы // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 3. С. 368–375.

- Васильев О.Ф., Казанцев В.А., Попов П.А., Кириллов В.В.* Общая природная характеристика и экологические проблемы Чановской и Кулундинской озерных систем и их бассейнов // Сиб. экол. журн. 2005. Т. 12, № 2. С. 167–173.
- Васильева Н.Г.* Рекультивация земель в США // Земледелие. 1983. № 8. С. 30–31.
- Вернадский В.И.* Биосфера: избр. соч. Т. 5. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 422 с.
- Вернадский В.И.* О жизненном (биологическом) времени // Размышления натуралиста. М.: Наука, 1975. С. 83–148.
- Волобуев В.Р.* Экология почв. Баку: Изд-во АН Азербайджана, 1963. 260 с.
- Гиляров А.М.* Соотношение организмизма и редуцизма как основных методологических подходов в экологии // Журн. общ. биологии. 1988. Т. 49, вып. 2. С. 202–217.
- Гиляров А.М.* Экологические принципы эволюции наземных животных: избр. тр. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. 594 с.
- Глазовская М.А.* Геохимические основы типологии и методы исследования природных ландшафтов. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1964. 229 с.
- Гонгальский К.Б.* Закономерности восстановления сообществ почвенных животных после лесных пожаров: автореф. докт. дис. М., 2015. 43 с.
- Григорьев А.А., Будыко М.И.* О периодическом законе географической зональности // Докл. АН СССР. 1956. Т. 110, № 1. С. 129–132.
- Демек Я.* Теория систем и изучение ландшафта. М.: Прогресс, 1977. 223 с.
- Дмитриенко В.К., Шаймуратова Н.С.* Структура комплексов педобионтов рекультивируемых земель западной зоны КАТЭКа // География и природ. ресурсы. 1986. № 4. С. 81–85.
- Догель В.А.* Количественный анализ фауны лугов в Петергофе // Рус. зоол. журн. 1924. Т. 4, вып. 1-2. С. 117–154.
- Докучаев В.В.* Учение о зонах природы. М.: География, 1948. 64 с.
- Жерихин В.В.* На пути к общей теории эволюции сообществ // Международный симпозиум «Эволюция экосистем»: тезисы. М.: Палеонтол. ин-т РАН, 1995. С. 46.
- Жерихин В.В.* Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2003. 542 с.
- Жирков И.А.* Жизнь на дне (биогеография и биоэкология бентоса). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. 453 с.
- Кант И.* Критика чистого разума. Т. 3. М.: Мысль, 1964. 799 с.
- Ковда В.А.* Основы учения о почвах. М.: Наука, 1973. Т. 2. 468 с.
- Криволицкий Д.А.* Понятие «жизненная форма» в экологии животных // Журн. общ. биологии. 1967. Т. 28. С. 153–162.
- Кун Т.* Структура научных революций. М.: Прогресс, 1975. 300 с.
- Курчева Г.Ф.* Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков. М.: Наука, 1971. 155 с.
- Любичев А.А.* Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. 278 с.
- Маргалеф Р.* Облик биосферы. М.: Наука, 1992. 212 с.
- Миркин Б.Н., Наумова Л.Г.* О сукцессиях растительных сообществ // Экология. 1984. № 6. С. 3–12.
- Миркин Б.Н., Наумова Л.Г.* Проблемы, понятия и термины современной экологии: словарь-справочник. Уфа.: Изд. «Гилем», 2010. 399 с.
- Миркин Б.Н., Наумова Л.Г.* Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа.: Изд. «Гилем», 2012. 488 с.

- Михайловский Г.Е. Специфика экологических систем и проблемы их изучения // Журн. общ. биологии. 1984. Т. 45, вып. 1. С. 66–78.
- Мордкович В.Г. Население герпетобийных жуков (Coleoptera: Carabidae, Silphidae, Tenebrionidae) в микроландшафтах севера Барабинской лесостепи и его изменения под влиянием хозяйственной деятельности человека // Зоол. журн. 1964. Т. 43, № 5. С. 680–693.
- Мордкович В.Г. Зоологические характеристики примитивных почв в осушенных зонах соленых озер юга Сибири // Зоол. журн. 1973. Т. 53, № 9. С. 1321–1329.
- Мордкович В.Г. Зоологические сукцессии на молодых техногенных катенах и принцип пространственно-временных аналогов // Изв. РАН. Сер. биол. 1994. № 3. С. 446–452.
- Мордкович В.Г. Основы биогеографии. М.: КМК-Пресс, 2005. 236 с.
- Мордкович В.Г. Экологические группы жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) равнин Западной Сибири и Центрального Казахстана // Евразият. энтомол. журн. 2011. Т. 10, вып. 4. С. 409–414.
- Мордкович В.Г. Степные экосистемы. 2-е изд. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2014. 169 с.
- Мордкович В.Г. Сопряженность экологических сукцессий с катенной организацией пространства // Журн. общ. биологии. 2017. Т. 78, № 4. С. 32–46.
- Мордкович В.Г., Волковинцер В.И. Особенности животного населения почв // Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. С. 18–21.
- Мордкович В.Г., Кулагин О.Е. Состав жужелиц и диагностика направления техногенных экосистем Кузбасса // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1986. № 2. С. 86–92.
- Мордкович В.Г., Любечанский И.И. Зонально-катенный порядок // Успехи соврем. биологии. 1998. № 118 (2). С. 205–215.
- Мордкович В.Г., Любечанский И.И. Роль крупных членистоногих (Arthropoda) в развитии галоморфных почв на юге Сибири // Почвоведение. 2017. № 4. С. 1–13.
- Мордкович В.Г., Любечанский И.И. Жуки-жужелицы (Coleoptera, Carabidae) и зоодиагностика экологической сукцессии на техногенных катенах бурогольных отвалов КАТЭКа (Красноярский край) // Изв. РАН. Сер. биол. 2018. № 5. С. 533–543.
- Мордкович В.Г., Любечанский И.И. Зоологические аспекты экологической сукцессии на спланированном отвале Назаровского углеразреза КАТЭКа в Красноярском крае // Сиб. экол. журн. 2019. Т. 26, № 4. С. 428–444.
- Мордкович В.Г., Шатохина Н.Г., Титлянова А.А. Степные катены. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985. 115 с.
- Моторина Л.В. Естественное восстановление биогеоценозов и рекультивация земель, нарушенных при открытой добыче полезных ископаемых // Общ. проблемы биогеоценологии. 1986. Т. 2. С. 44–46.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Покаржевский А.Д. Геохимическая экология наземных животных. М.: Наука, 1985. 298 с.
- Покаржевский А.Д., Криволицкий Д.А. Круговорот элементов и структура сообществ животных в лесостепи // Экология. 1981. № 4. С. 67–72.
- Пономаренко А.Г. Ранние этапы эволюции почвенных экосистем // Журн. общ. биологии. 2013. Т. 74, № 6. С. 420–433.
- Пригожин И.Б. От существующего к возникающему. М.: Наука, 1985. 327 с.
- Пригожин И.Б., Стенгерс И. Порядок из хаоса // Новый диалог человека с природой. М.: Эдиториал УРСС, 2000. 310 с.

- Природные условия и естественные ресурсы СССР. Предбайкалье и Забайкалье.* М.: Наука, 1965. 415 с.
- Пульсирующее озеро Чаны.* Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1982. 304 с.
- Работнов Т.А.* История фитоценологии. М.: Аргус, 1995. 156 с.
- Разумовский С.М.* Закономерности динамики фитоценозов. М.: Наука, 1981. 479 с.
- Раменский Л.Г.* О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. ботаника. 1935. № 4. С. 25–42.
- Растительный и животный мир литорали Курильских островов.* Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. 372 с.
- Реймерс Н.Ф.* Природопользование: словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 639 с.
- Риклефс Р.* Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.
- Розанов А.Ю.* Ископаемые бактерии, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы // Палеонтол. журн. 2003. № 6. С. 41–49.
- Сабинова О.Р.* Почвенная мезофауна пустынь Туркменистана. Ашхабад: Ылым, 1990. 157 с.
- Севастьянов Д.В.* Озерность, лимногенез и климат Внутренней Азии // Изв. РГО. 1998. Т. 130, вып. 3. С. 41–48.
- Словарь иностранных слов.* М.: Русский язык. 1982. 309 с.
- Соколов И.А., Таргулян В.О.* Взаимодействие почвы и среды: почва-память и почва-момент // Изучение природной среды. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1976. С. 150–170.
- Старобогатов Я.С.* Эволюция экосистем // Методология проблем эволюционной теории. Тарту, 1984. С. 22–23.
- Старобогатов Я.С.* О биомах и их классификации // Теория и практика проблемы изучения сообществ беспозвоночных. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2007. С. 17–34.
- Стебаев И.В.* Жизненные формы и половой диморфизм саранчовых Тувы и Юго-Восточного Алтая // Зоол. журн. 1970. Т. 49, № 3. С. 325–338.
- Стебаев И.В.* Биологический принцип смены местообитаний и общие особенности ландшафтного распределения саранчовых (Orthoptera, Acrididae) на примере горно-аридных районов юга Сибири // Энтомол. обозрение. 1974. Т. 53, № 1. С. 3–23.
- Стебаев И.В.* Животное население и биогенная пространственно-функциональная организация биогеоценозов // Зоол. журн. 1979. Т. 7, вып. 1. С. 5–13.
- Стебаева С.К., Андриевский В.С.* Ногохвостки (Collembola) и панцирные клещи (Oribatei) на буроугольных отвалах Сибири (Красноярский край) // Зоол. журн. 1997. Т. 79, № 9. С. 1004–1015.
- Стебаев И.В., Пивоварова Ж.Ф., Смоляков Б.С., Неделькина С.В.* Общая биогеосистемная экология. Новосибирск: ВО «Наука», 1993. 283 с.
- Стриганова Б.Р.* Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 243 с.
- Стриганова Б.Р.* Системный анализ биоценологических связей в почвенных сообществах // Чтения им. М.С. Гилярова. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. С. 16–38.
- Стриганова Б.Р.* Сукцессия животного населения почвы в процессе первичного почвообразования // Ранняя колонизация суши. М.: ПИН РАН, 2012. С. 177–194.
- Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы.* Новосибирск. Наука. Сиб. отд-ние, 1974. Т. 1. 380 с.; 1976. Т. 2. 494 с.
- Сукачёв В.Н.* Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии // Вопр. ботаники. Вып. 1. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 291–309.
- Сукцессии и биологический круговорот.* Новосибирск: ВО «Наука», 1993. С. 61–66.

- Сысо А.И. Эколого-мелиоративные проблемы юга Западной Сибири в контексте изменения климата и антропогенеза // Мелиорация и вод. хоз-во. 2010. № 1. С. 24–26.
- Тейяр де Шарден П. Феномен Человека. М.: Наука, 1987. 240 с.
- Титлянова А.А., Мордкович В.Г. Некоторые биогеоценотические особенности осушной зоны озера Большой Чиндانت // Изв. СО РАН. Сер. биол. 1970. № 5 (170). С. 59–66.
- Титлянова А.А., Самбуу А.Д. Сукцессии в травяных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2016. 308 с.
- Уиттеккер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Устинов М.Т., Магаева Л.Н. Юдинский плёс озера Чаны – интегральный индикатор прогноза эволюции обсыхающей Барабы // Мелиорация и вод. хоз-во. 2010. № 1. С. 27–32.
- Философия. М.: Мир, 2011. 591 с.
- Философский энциклопедический словарь. М.: Сов. энцикл., 1983. 840 с.
- Хаген Г. Информация и самоорганизация. М.: Мир, 1991. 240 с.
- Хански И. Ускользящий мир. Экологические последствия утраты местообитаний. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. 344 с.
- Чернов Ю.И. Проблема эволюции на биоценологическом уровне организации жизни // Развитие эволюционной теории в СССР. Л., 1983. С. 464–479.
- Чернов Ю.И. Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ // Фауногенез и филогенез. М., 1984. С. 5–237.
- Чернов Ю.И. Экология и биогеография: избр. работы. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. 580 с.
- Чернова Н.М. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М.: Наука, 1977. 196 с.
- Шарова И.Х. Жизненные формы жужелиц. М.: Наука, 1981. 360 с.
- Шварц С.С. Современные проблемы эволюционной теории // Вопр. философии. 1967. Вып. 10. С. 143–153.
- Шугалай Л.С. Устойчивость почв лесостепи и южной тайги Средней Сибири к экзогенным воздействиям // Вестн. КрасГАУ. 2009. № 9. С. 66–77.
- Якутин М.В. Формирование микроббиомассы на начальных стадиях почвообразования. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2018. 226 с.
- Auclerc A., le Moine J.M., Hatton P.J., Bird J.A., Nadelhoffer K.J. Decadal post-fire succession of soil invertebrate communities is dependent on the soil surface properties in a northern temperate forest // Sci. Total Environment. 2019. Vol. 657. P. 1058–1068. doi: 10.1016/j.scitotenv.2018.08.041
- Billings W.D. The structure and development of old field shortleaf pine stands and certain associated physical properties of the soil // Ecol. Monogr. 1938. Vol. 8. P. 437–500.
- Brändle M., Durka W., Altmöos M. Diversity of surface dwelling beetle assemblages in open-cast lignite mines in Central Germany // Biodiver. Conservat. 2000. Vol. 9. P. 1297–1311.
- Clements F.E. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Inst. Washington: Publ., 1916. N 242. P. 1–512.
- Clements F.E. Nature and structure of the climax // J. Ecol. 1936. Vol. 24, N 1. P. 252–284.
- Clements F.E., Schelford V.E. Bio-Ecology. N.Y.: John Wiley & Sons, 1939. 425 p.
- Connel J.H., Slatyer R.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Am. Nat. 1977. Vol. 3, N 982. P. 1119–1144.

- Cooper W.S. The recent ecological history of Glacier Bay, Alaska: Permanent quadrats at Glacier Bay: An Initial Report upon a Long-Period Study // *Ecologie*. 1923. Vol. 4, N 4. P. 355–365.
- Cowles H.C. The ecological reactions of the vegetation of the sand dunes of Lake Michigan // *Botan. Gazette*. 1899. Vol. 27, N 2, 3, 4, 5. P. 95–117, 167–202, 281–302, 361–391.
- Crocer R.L., Major J. Soil development in relation to vegetation and surface age at Glacier Bay, Alaska // *J. Ecol.* 1955. Vol. 43. P. 427–448.
- de Deyn G.B., Raaijmakers C.E., Zoomer H.R., Berg M.P., de Ruiter P.C., Verhoef H.A., Bezemer T.M., van der Putten W.H. Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity // *Nature*. 2003. Vol. 422, N 6933. P. 711–713. doi: 10.1038/nature01548
- Dunger W. Die Entwicklung der Bodenfauna auf rekultivierten Kippen und Halden des Braunkohlentagebaues // *Abh. und Naturkundemuseum. Gorlitz*. 1968. Bd. 43, N 2. 256 S.
- Eisenhauer N., Schädler M. Inconsistent impacts of decomposer diversity on the stability of aboveground and belowground ecosystem functions // *Oecologia*. 2011. Vol. 165, N 2. P. 403–415. doi: 10.1007/s00442-010-1784-0
- Ericson P.G., Catuneanu O., Nelson D.R. Towards a synthesis // *The Precambrian and synthesis // The Precambrian Earth: Tempos and Events*. Amsterdam, 2004. P. 739–770.
- Fountain-Jones N.M., Jordan G.J., Baker T.P., Balmer J.M., Wardlaw T., Baker S.C. Living near the edge: Being close to mature forest increases the rate of succession in beetle communities // *Ecol. Applicat.* 2015. Vol. 25, N 3. P. 800–811. doi: 10.1890/14-0334.1
- France R. *Das Edaphon*. Stuttgart, 1921. 99 S.
- Frouz J., Prach K., Pižl V., Hánel L., Stary J., Tajovský K., Materna J., Balík V., Kalčík J., Řehouňková K. Interactions between soil development, vegetation and soil fauna during spontaneous succession in post mining sites // *Eur. J. Soil Biol.* 2008. Vol. 44. P. 109–121.
- Grime J.P. *Plant Strategies and Vegetation Process*. Chichester; N.Y.; Brisbane; Toronto: John Wiley and Sons, 1972. 222 p.
- Hedrychová M., Šálek M., Tajovský K., Řehoř M. Soil properties and species richness of invertebrates on afforested sites after brown coal // *Restorat. Ecol.* 2012. Vol. 20, N 5. P. 561–567.
- Hotchkiss S., Vitousek P.M., Chadwick O.A., Price J. Climate cycles, geomorphological change and the interpretation of soil ecosystem development // *Ecosystems*. 2000. Vol. 3. P. 522–533.
- Johnson E.A. Succession an unfinished revolution // *Ecology*. 1979. Vol. 60. P. 238–240.
- Johnson E.A., Miyanishi K. Testing the assumptions of chronosequences in succession // *Ecol. Lett.* 2008. Vol. 11, N 5. P. 419–431. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01173.x
- Johnston A.S.A., Sibly R.M. Multiple environmental controls explain global patterns in soil animal communities // *Oecologia*. 2020. Vol. 192. N 4. P. 1047–1056. doi: 10.1007/s00442-020-04640-w
- Kardol P., Bezemer T.M., van der Putten W.H. Temporal variation in plant-soil feedback controls succession // *Acolory Lett.* 2006. Vol. 9, N 9. P. 1080–1088. doi: 10.1111/j1461-0248.2006.00953.x
- Keddy P.A. *Plants and vegetation: Origins, Processes, Consequences*. Cambridge University Press, 2007. 706 p.
- Loreau M. Biodiversity et fonctionnement des ecosystems // *M/S: Sci.* 1996. Vol. 12, N S. P. 169–172.
- May R.M. Le chaos en biologie // *Pecherche*. 1991. Vol. 22, N 232. P. 588–591, 597–598.

- May R.M. Conceptual aspects of the quantification of the extent of biological diversity // *Philosoph. Transact.: Biol. Sci.* 1994. Vol. 345, N 1311. P. 13–20.
- McIntosh R.P. Succession and ecological theory // *Forest successions: Concept and Application* / Eds. D.C. West, H.H. Shugart, D.B. Botkin. N.Y.: Springer, 1981. P. 10–23.
- McIntosh R.P. *The Background of Ecology. Concept and Theory.* Cambridge University Press, 1985. 383 p.
- Meloni F.F., Civieta B.A., Zaragoza J., Lourdes Moraza M., Bautista S. Vegetation Pattern Modulates Ground Arthropod Diversity in Semi-Arid Mediterranean Steppes // *Insects.* 2020. Vol. 11, N 1. P. 59. doi: 10.3390/insects11010059
- Mordkovich V.G. Spatial distribution of arthropods along the seashore catena of the Kunashir Island (the Kurils) // *Rus. Entomol. J.* 2003. Vol. 12, N 1. P. 1–9.
- Naylor S. Chemical interactions in the manne world // *Chem. Brit.* 1984. Vol. 20, N 2. P. 118–119, 122–125.
- Olejniczak I., Sterzyńska M., Bonieki P., Kaliszewicz A., Panteleeva N. Collembola (Hexapoda) as Biological Drivers between Land and Sea // *Biology (Basel).* 2021. Vol. 10, N 7. P. 568. doi: 10.3390/biology10070568
- Parmenter R.R., Macmahon J. Early Successional Patterns of Arthropod Recolonization of Reclaimed Strip Mines in Southwestern Wyoming: The Ground-dwelling Beetle Fauna (Coleoptera) // *Environ. Entomol.* 1987. Vol. 16. P. 168–177.
- Raunkier C. *The life forms of plants and statistical plan geography.* Oxford, 1934. 175 p.
- Retallack G. Scoenia burrows from Ordovician paleosoils of the Juniana formation in Pennsylvania // *Palaeontology.* 2001. Vol. 44, N 2. P. 209–235.
- Roosen A.J.M., Westhoff V. A study on long-term saltmarsh succession using permanent plots // *Vegetatio.* 1985. Vol. 61. P. 23–32.
- Rose M.R., Mueller L.D. *Evolution and Ecology of the Organism.* Prentice Hall. Upper Saddle River. N.Y., 2006. 720 p.
- Seer F.K., Putze G., Pennings S.C., Zimmer M. Drivers of litter mass loss and faunal composition of detritus patches change over time // *Ecol. Evolut.* 2021. Vol. 11, N 14. P. 9642–9651. doi: 10.1002/ece3.7787
- Tansley A.G. The use and abuse of vegetational concepts and terms // *Ecology.* 1935. Vol. 16. P. 284–307.
- Tapp W., Simon M., Kautz G., Dworschak U., Nicolini F., Prückner S. Soil fauna of a reclaimed lignite open-cast mine in the Rhineland: improvement of soil quality by surface pattern // *Ecol. Eng.* 2001. Vol. 17. P. 307–322.
- The World Atlas* / Federal Service of Geodesy and Cartography of Russia. Moscow, 1999. 566 p.
- Thompson A.R., Roth-Monzón A.J., Aanderud Z.T., Adams B.J. Phagotrophic Protists and Their associates: Evidence for Preferential Grazing in an Abiotically Drives Soil Ecosystem // *Microorganisms.* 2021. Vol. 9, N 8. P. 1555. doi: 10.3390/microorganisms9081555
- van der Putten W.H., Bardgett R.D., de Ruiter P.C., Hol W.H., Meyer K.M., Bezemer T.M., Bradford M.A., Christensen S., Eppinga M.B., Fukami T., Hemerik L., Molofsky J., Schädler M., Scherber S., Strauss S.Y., Vos M., Wardle D.A. Empirical and theoretical challenges in aboveground-belowground ecology // *Oecologia.* 2009. Vol. 161, N 1. P. 1–14. doi: 10.1007/s00442-009-1351-8
- van der Putten W.H., Macel M., Visser M.E. Predicting species distribution and abundance responses to climate change: why it is essential to include biotic interactions across trophic levels // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Sci.* 2010. Vol. 365, N 1549. P. 2025–2034. doi: 10.1098/rstb.2010.0037



- Wallinger C., Staudacher K., Schallhart N., Mitterrutzner E., Steiner E.M., Juen A., Traugott M.* How generalist herbivores belowground exploit plant diversity in temperate grasslands // *Mol. Ecol.* 2014. Vol. 23, N 15. P. 3826–3837. doi: 10.1111/mec.12579
- Wanner M., Dunger W.* Primary immigration and succession of soil organisms on reclaimed opencast coal mining areas in eastern Germany // *Eur. J. Soil Biol.* 2002. Vol. 38. P. 137–143.
- Wardle D.A.* The influence of biotic interactions on soil biodiversity // *Ecol. Lett.* 2006. Vol. 9, N 7. P. 870–886. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00931.x
- Zhao J., Li S., He X., Liu L., Wang K.* The soil biota composition along a progressive succession of secondary vegetation in a karst area // *PLoS One.* 2014. Vol. 9, N 11. e112436. doi: 10.1371/journal.pone.0112436

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор с признательностью вспоминает своих наставников, общение с которыми помогло сформировать собственные представления о сукцессиях: И.В. Стебаева, К.В. Арнольди, М.С. Гилярова, Б.Р. Стриганову, Ю.И. и Н.М. Черновых, Н.И. Базилевич, Е.М. Самойлову, И.Х. Шарову, А.А. Титлянову, Б.М. Миркина. Сердечно благодарю ответственного редактора В.В. Глупова за постоянную поддержку и ценные советы, позволившие улучшить структуру и содержание книги; Н.Б. Наумову за помощь с переводами иностранной литературы и английские резюме к главам; благодарю своих соратников, бок о бок с которыми собирал и обрабатывал исходные материалы: В.С. Андриевского, И.И. Любечанского, Р.Ю. Дудко. Огромное спасибо Д.Ю. Кропачевой за кропотливый труд по оформлению монографии; моей дочери Татьяне Мордкович, неустанные заботы которой способствовали поддержанию формы вопреки невзгодам.

# CONTENTS

<b>FOREWORD</b> .....	6
<b>INTRODUCTION</b> .....	7
<b>Part I. SUCCESSION THEORY: ISSUES TO DISCUSS</b> .....	12
<b>Chapter 1. Status of successions in the hierarchy of biodynamics' categories</b> .....	–
1.1. Self-organization as a fundamental principle of bringing order into the dynamics of natural systems .....	13
1.2. Succession as a mechanism of ecosystems' self-organization .....	15
1.3. Succession and evolution .....	19
<b>Chapter 2. Succession as a chrono-chorological phenomenon</b> .....	22
2.1. Inseparable unity of time and space .....	23
2.2. Catenary-zonal matrix of habitats, determining differentiation, spatial and temporal order and the vector of bioecosystems' self-organization .....	27
2.3. Heterochronicity of catenary habitats and bioecosystems and catena's chronological potential .....	30
2.4. Intercalating meta-succession as a synthesesograph of the interrelated self-development of bioecosystems and topographic catena .....	36
<b>Part II. ZOOEDAPHONE AS AN OBJECT     TO FOCUS SUCCESSION RESEARCH</b> .....	38
<b>Chapter 3. Succession potency of zoedaphone</b> .....	–
3.1. Zoedaphone in an ecosystem .....	40
3.2. Role and significance of zoedaphone in constructing a mechanism of succession .....	41
3.3. Role of zoedaphone in selecting biota's cenotic strategies and progression of their substitution .....	43
<b>Chapter 4. Role and importance of zoedaphone in persistent successions         at sea supralittoral</b> .....	53
4.1. Sea supralittoral as a unique amphibious geobiome .....	55
4.2. Chrono-chorological sequence of habitats and their bioecosystems of the Kuril's island of Kunashir .....	57
4.3. Self-organization of soil-dwelling invertebrates at the sea catena .....	59
4.4. Meta-secession of zoedaphone communities of a sea catena as archetype of lithospheric successions .....	69
<b>Chapter 5. Zoedaphone successions at the beach of an inland lake</b> .....	72
5.1. A system of habitats on the lake beach .....	74
5.2. Seasonal succession of zoedaphone in the mortmass on the wave-surf beach of the Chindant Lake in the Trans-Baikal .....	75

5.3. Intercalating meta-succession in the Torey depression in the south-east of the Trans-Baikalia .....	79
5.4. Similarity and difference between the sea and inland meta-successions .....	90
<b>Chapter 6. Succession on takyr at zero-positions of the exposed bottom of the dried salt lakes .....</b>	<b>93</b>
6.1. Abiotic prerequisites for succession on the dried lake bottom.....	94
6.2. Self-organization of zoedaphone communities on takyr in the Barabinsk forest-steppe .....	97
<b>Part III. SURROGATE SUCCESSIONS .....</b>	<b>101</b>
<b>Chapter 7. Zoedaphone successions in agrocenoses .....</b>	<b>–</b>
7.1. Combination of native and anthropogenic features in surrogate successions .....	102
7.2. Consequenses of successions after sudden ploughing of an undisturbed natural land .....	103
7.3. Zooedaphone in agrosuccessions with fallow-crop rotation .....	106
<b>Chapter 8. Zoedaphone successions on coal mining spoils .....</b>	<b>111</b>
8.1. An external spoil from the brown coal mining pit in the south of the Krasnoyarsk region as a ground for successions.....	113
8.2. Regularities of surrogate successions of zoedaphone (ground beetles) on the external spoil .....	116
<b>Part IV. SUCCESSIONS BETWEEN THE SCYLLA OF VARIABILITY AND CHARIBDA OF STANDARDIZATION .....</b>	<b>125</b>
<b>Chapter 9. Typology of succession: realities and perspectives .....</b>	<b>–</b>
9.1. Typology of successions: some aspects for discussion .....	126
9.2. Broad approach to typology of successions .....	131
<b>Chapter 10. The code of consolidated imperatives of succession.....</b>	<b>133</b>
<b>REFERENCES.....</b>	<b>137</b>
<b>ACKNOWLEDGEMENT.....</b>	<b>145</b>

# ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>ПРЕДИСЛОВИЕ</b> .....	5
<b>ВВЕДЕНИЕ</b> .....	7
<b>Часть I. ДИСКУССИОННЫЕ ПРОБЛЕМЫ СУКЦЕССИОННОЙ ТЕОРИИ</b> .....	12
<b>Глава 1. Статус сукцессий в иерархии категорий биодинамики</b> .....	–
1.1. Самоорганизация – фундаментальный принцип упорядочения динамики природных систем .....	13
1.2. Сукцессия – механизм самоорганизации экосистем.....	15
1.3. Сукцессии и эволюция.....	19
<b>Глава 2. Сукцессия – хронохорологическое явление</b> .....	22
2.1. Неразрывное единство времени и пространства.....	23
2.2. Катенно-зональная матрица местообитаний, предопределяющая дифференциацию, пространственно-временной порядок и вектор самоорганизации биоэкосистем .....	27
2.3. Гетерохронность местообитаний и биоэкосистем катены, ее хронологический потенциал.....	30
2.4. Интеркалярная метасукцессия – синтезограф сопряженного саморазвития биоэкосистемы и топокатены.....	36
<b>Часть II. ЗООЭДАФОН КАК ОБЪЕКТ СУКЦЕССИОННОГО ИНТЕРЕСА</b> .....	38
<b>Глава 3. Сукцессионные потенции зооэдафона</b> .....	–
3.1. Зооэдафон в экосистеме.....	40
3.2. Роль и значение зооэдафона в конструкции сукцессионного механизма.....	41
3.3. Вклад зооэдафона в селекцию ценотических стратегий биоты и прогрессию их замещения .....	43
<b>Глава 4. Место и роль зооэдафона в персистентных сукцессиях         морской супралиторали</b> .....	53
4.1. Морская супралитораль – уникальный земноводный геобиом.....	55
4.2. Хронохорологическая последовательность местообитаний и приуроченных к ним биоэкосистем курильского о. Кунашир .....	57
4.3. Самоорганизация сообществ почвообитающих беспозвоночных на приморской катене местообитаний.....	59
4.4. Метасукцессия сообществ зооэдафона приморской катены-местообитаний как архетип литосферных сукцессий .....	69
<b>Глава 5. Сукцессии зооэдафона на берегу внутриконтинентального озера</b> .....	72
5.1. Система местообитаний озерного берега.....	74
5.2. Сезонная сукцессия зооэдафона в выбросах мортмассы на волно-прибойном пляже оз. Б. Чиндант в Забайкалье.....	75

---

5.3. Интеркалярная метасукцессия в Торейской впадине Юго-Восточного Забайкалья.....	79
5.4. Сходство и различия приморской и приозерной внутриконтинентальной метасукцессий .....	90
<b>Глава 6. Сукцессия на такырах zero-позиций обнажившегося дна пересохших соленых озер .....</b>	<b>93</b>
6.1. Абиотические предпосылки сукцессии на бывшем дне.....	94
6.2. Самоорганизация сообществ зооэдафона на такырах в Барабинской лесостепи .....	97
<b>Часть III. СУРРОГАТНЫЕ СУКЦЕССИИ .....</b>	<b>101</b>
<b>Глава 7. Сукцессии зооэдафона в агроценозах .....</b>	<b>–</b>
7.1. Совмещение нативных и антропогенных свойств в суррогатных сукцессиях .....	102
7.2. Сукцессионные последствия внезапной распашки целины.....	103
7.3. Зооэдафон в агросукцессиях переложно-севооборотного цикла земледелия.....	106
<b>Глава 8. Сукцессии зооэдафона на рекультивируемых отвалах угледобычи....</b>	<b>111</b>
8.1. Внешний отвал бурогоугольного карьера на юге Красноярского края как полигон для сукцессий .....	113
8.2. Закономерности суррогатной сукцессии зооэдафона на внешнем отвале (на примере жуков-жужелиц) .....	116
<b>Часть IV. СУКЦЕССИИ МЕЖДУ СЦИЛЛОЙ ВАРИАБЕЛЬНОСТИ И ХАРИБДОЙ СТАНДАРТИЗАЦИИ .....</b>	<b>125</b>
<b>Глава 9. Типология сукцессий – реалии и перспективы .....</b>	<b>–</b>
9.1. Дискуссионные аспекты типологии сукцессий.....	126
9.2. Расширительный подход к типологии сукцессий .....	131
<b>Глава 10. Кодекс консолидированных императивов сукцессии.....</b>	<b>133</b>
<b>СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....</b>	<b>137</b>
<b>БЛАГОДАРНОСТИ.....</b>	<b>145</b>

Научное издание

Тематический план выпуска изданий  
Сибирского отделения РАН на 2023 г.

**Вячеслав Генрихович Мордкович**

**СУКЦЕССИИ ЗООЭДАФОНА:  
СПЕЦИФИКА, НОВАЦИИ, МЕСТО И РОЛЬ  
СРЕДИ ТРАДИЦИОННЫХ ПОСТУЛАТОВ ЭКОЛОГИИ**

Подготовлено к печати Сибирским отделением РАН

Редактор *И.А. Абрамова*  
Художественный редактор *В.Ю. Антонов*  
Корректор *Н.В. Счастлива*  
Оригинал-макет *И.В. Мелехов*

---

Подписано в печать 20.12.2023. Формат 70×100 1/16.  
Усл.-печ. л. 12,09. Уч.-изд. л. 8,1. Тираж 300 экз. Заказ № 320.

---

Сибирское отделение РАН  
630090, Новосибирск, просп. Академика Лаврентьева, 17  
Отпечатано в Сибирском отделении РАН  
630090, Новосибирск, Морской просп., 2  
тел. (383) 330-84-66  
E-mail: e.lyannaya@sb-ras.ru