

УДК 574.42

СОПРЯЖЕННОСТЬ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СУКЦЕССИЙ С КАТЕННОЙ ОРГАНИЗАЦИЕЙ ПРОСТРАНСТВА

© 2017 г. В. Г. Мордкович

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
e-mail: mu4@eco.nsc.ru*

Поступила в редакцию 05.07.2016 г.

В сукцессионной проблематике острые дискуссии вызывают четыре аспекта. Первый – расширенное применение термина “сукцессия” на любом уровне организации жизни. Второй – совместимость хроно- и хоропоследовательностей сообществ. Третий – смысловое содержание понятия “сукцессия”. Четвертый – сопоставимость понятий “сукцессия” и “эволюция экосистем”. Неразборчивое использование термина “сукцессия” приводит к размытости его исходного смыслового содержания. Сукцессия – это процесс не любого, а только ценотического уровня организации жизни. Сукцессия это не просто замещение жизненных форм на разных стадиях онтогенеза, изменение структуры популяций или состава биологических видов, а процесс оптимизации системы ценотических отношений. Изменения биоты на других уровнях происходят независимо от ценотических процессов. Сукцессия производит впечатление стохастической хронопоследовательности лишь тогда, когда рассматривается в рамках одного субъективно или произвольно выбранного местообитания. Его неоправданно выдают за эталон, пренебрегая другими соседними местообитаниями, биота которых в разной мере тоже охвачена комплементарными сукцессиями. В последнее время в экологии назойливо муссируется постулат, требующий считать сукцессией только хронопоследовательности сообщества, происходящие на одном и том же месте в течение длительного времени. Такое требование неправомерно, ибо сукцессия неизбежно охватывает несколько местообитаний, синхронно или последовательно. Запаса биоты одного местообитания для перманентного стохастического процесса явно недостаточно. Все охваченные сукцессией местообитания не являются изолированными и функционально самодостаточными, а организованы в катены – стандартизированные хоропоследовательности, предопределенные геоморфологическими, стоково-гидрологическими, микроклиматическими трендами и взаимообменом биотой из общего резерва соответствующего биома. Таким образом, сукцессия представляет собой не сугубо хронологическое, а хроно-хорологическое явление. Это абсолютно соответствует гносеологическим принципам неразделимости категорий пространства и времени, согласованно переходящих одно в другое. Термин “сукцессия” дословно и семантически означает вовсе не переход экосистемы в принципиально иное состояние, а наследование и стереотипное воспроизводство в экосистеме экологического опыта, традиционного и оптимального для данного биома. Отклонение от стереотипа возможно только в элювиальных позициях катен, где круговорот веществ максимально разбалансирован, что предоставляет биоте шанс реализовывать свои эволюционные потенции. На остальных позициях катены это исключено из-за предопределенности экологических режимов. Там сукцессии неоднократно прерываются и повторяются с разных стартовых состояний, гарантируя упорное противостояние эволюции экосистем – процессу революционному, необратимому и неповторимому в принципе.

Периодическая смена методологических парадигм в науке – процедура закономерная, но замещение одних императивов другими не бывает альтернативным, полным и форсмажорным, а происходит постепенно, избирательно по отношению к разным аспектам, с рецидивами некоторых догм, которые удачно вписываются в новый контент, несмотря на изменение условий восприятия фактов (Кун, 1975).

В экологии с конца XIX до середины предыдущего века доминировал холистический подход к восприятию природы (от греческого *holos* – целое). В его основу заложен принцип несамостоятельности частей, подчинения частного целому, иерархической соподчиненности субцелостностей. В последней четверти XX и особенно в XXI веке методология холизма уступила ведущие позиции в экологии парадигме редукционизма (Гиляров,

1988). Его императивом служит интерес не к целостностям, а к деталям, скрупулезному углубленному исследованию артефактов, выявленных с помощью экспериментально-приборных методов, статистически безукоризненных по сравнению с приемами полевой биологии и экологии. Однако по мере лавинообразного роста массива таких данных неизбежно возникает потребность сравнивать их друг с другом, ранжировать, типологизировать, вычленять из общей массы информации квинтэссенцию эмерджентного толка. Иначе избыток артефактов, эффективных каждый в своем роде, неминуемо превращается в непостижимый хаос. Поэтому холистический подход к познанию природы, по крайней мере на биоценологическом, биогеоценологическом, биосферном уровнях ее организации, имеет надежные шансы вновь стать востребованным и даже приоритетным.

Ярчайшим примером служит история сукцессионной теории — одной из самых “долгоиграющих” тем экологии (Johnson, 1979; Pickett et al., 1992; Миркин, Наумова, 2012). Причиной устойчивого и даже повышенного внимания к проблемам сукцессии служит интрига, заключенная в кажущейся почти мистической предопределенности тренда структурной и функциональной самоорганизации экосистем, которые после каждого экологического катаклизма с поразительным упорством вновь воспроизводят из уцелевших осколков дикой природы необходимые структурные блоки в конструкт, оптимальный и традиционный для биома, исторически предназначенного для данного участка земной поверхности. Своего апогея “сукцессионный бум” достиг в 70–80-е годы прошлого столетия, когда более половины биологической литературы, издаваемой в мире, так или иначе касалось динамической экологии (Миркин, Наумова, 1984). Однако и сегодня число публикаций по ряду аспектов сукцессионной теории и практики достигает нескольких сотен ежегодно (Johnson, Miyanishi, 2008; Миркин, Наумова, 2012).

Наиболее живо и часто обсуждаются нижеследующие вопросы. Во-первых, какой статус имеет сукцессионный процесс в иерархии биодинамики биосферы; на каком уровне организации живого происходят процессы, именуемые сукцессией? Во-вторых, сукцессия — это изменение состояния экосистемы только во времени или еще и в пространстве; насколько взаимосвязаны и сравнимы хроно- и хоропоследовательности экосистем? В-третьих, сукцессия — это строго детерминированный векторный или стохастический процесс; если детерминированный, почему такой многовариантный; если стохастический, то почему в ре-

зультате все-таки возникает сбалансированная экосистема с более сложной, чем прежде, структурно-функциональной организацией, способная эффективно контролировать флуктуации биоты на более низких уровнях ее организации, корректируя их в свою пользу; обратима ли сукцессия? В-четвертых, являются ли климаксовые экосистемы пределом превращений биома, как, когда и где заканчивается сукцессия и начинается филоценогенез?

Полноценных или по крайней мере однозначных ответов на поставленные вопросы нет, что не обескураживает, ибо наука для того и предназначена, чтобы не тошнило от истин. Сукцессионная теория ярко иллюстрирует это суждение, ибо активно и непрерывно трансформируется, поспешая за набирающим обороты крушением биосферы.

1. СТАТУС СУКЦЕССИЙ В ИЕРАРХИИ КАТЕГОРИЙ БИОДИНАМИКИ

За 120-летнюю историю сукцессионного учения популярность термина “сукцессия” росла в геометрической прогрессии! Радоваться бы, но попутно искажалось до неузнаваемости понятийное содержание титульного термина. В последнее время сукцессией стали именовать какие угодно хронопоследовательности биоты — от стадий онтогенеза, циклических сезонных или многолетних колебаний структуры популяций и изменения состава многовидовых территориальных группировок до смены состава региональных фаун в произвольном интервале времени и даже в череде геологических эпох. В результате термин “сукцессия” вместо “ярлыка” конкретного явления экосистемного уровня превращается в синоним слов “изменение”, “смена” с расплывчатым содержанием (Жирков, 2010).

Разнообразные трансформации биоты в рамках тех или иных местообитаний совершаются на всех уровнях организации жизни, однако на каждом из них элементарной операционной единицей смен служат разные категории биоты, не сопоставимые друг с другом ни по форме, ни по структуре, ни по функциям, ни по задачам, решаемым для обеспечения существования. Организмы стремятся всего лишь выжить и оставить потомство. Популяции увеличивают число особей и суммарную биомассу, чтобы удержать за собой захваченное и освоенное пространство с подходящими ресурсами. Биологические виды стараются соблюсти баланс интересов между популяциями других видов, чтобы не остаться в местообитании в губительном одиночестве. Экосистемы обеспечивают наиболее эффективное использование и распределение имеющихся ресурсов жизнеобеспечения (Бурковский,

2006). Процессы любого уровня хоть и влияют друг на друга, но подчиняются прежде всего динамической дисциплине своего уровня организации. Флуктуации состава и численности биоты, регулируемые механизмами организменного и популяционно-видового уровней организации, сопутствуя сукцессии, могут сбивать ее ритм и направление, тормозить или увеличивать скорость сукцессии на определенных ее этапах, но не способны изменить генеральный вектор сукцессионного тренда, регулируемого механизмами биомного уровня.

Большинство биологических видов имеет широкий спектр биоценотических связей. Однако об их фактическом содержании, особенно у консументов и редуцентов, часто ничего не известно, либо имеются ограниченные сведения. Тем не менее нередко, установив лишь топическую связь, т. е. пребывание в одном и том же или однотипном местообитании, многие исследователи рассматривают смену набора видов в качестве маркера сукцессии, суть которой так и остается неизвестной. А в идеале надлежало бы каждую смену одних видов биоты другими в том или ином местообитании обязательно увязывать с изменением конструкции ценотических связей в структуре сообщества (экосистемы). Позитивные примеры таких исследований есть, но их мало (Бызов, 2006; Гончаров, Тиунов, 2013; Любечанский и др., 2015; Новгородова, 2015). Гораздо чаще задача тотальной дешифровки биоценотических связей в экосистеме или сообществе представляется необъятной по масштабам и поэтому нерешаемой. В качестве выхода из затруднительного положения предлагается априори классифицировать биологические виды, зарегистрированные по ходу сукцессии, на ценофилов и ценофобов. Первые способствуют становлению опорных экологических связей в экосистеме, вторые игнорируют их (Разумовский, 1981). Ценофильные виды занимают фиксированные экологические ниши, находятся под контролем нормализующего отбора, хорошо отличимы, обладая набором четких диагностических признаков, имеют постоянный таксономический объем, выразительно влияют на структуру и функционирование экосистемы, исполняя для ее становления фундаментальную роль. Кроме ценофилов в экосистеме обычно присутствуют также и ценофобы, нередко большим числом видов и особей. Однако их наличие для становления экосистемы не обязательно. При этом следует оговориться, что нередко в ценофобы зачисляют виды, ценотическая роль которых невелика или не очевидна, а то и просто не изучена. Для ценофобов характерна повышенная индивидуальная изменчивость, наличие с трудом диагностируемых видов-двойников, неопределенный таксономический объем. Скорость эволюции

ценофобных видов потенциально выше ценофильных (Жирков, 2010). Движущей силой замещения ценофобов в сообществах служат главным образом колебания абиотических факторов среды, а не внутренние противоречия в сообществе биоты, как у ценофилов. Смены ценофобов по мере приближения к климаксу затухают, тогда как значимость ценофилов возрастает. Число видов-ценофилов в целом сильно уступает разнообразию ценофобов, особенно на первых этапах сукцессии. Вышеизложенные постулаты подтверждаются многими примерами из области фитоценологии (Разумовский, 1981; Миркин, Наумова, 2012; Титлянова, Самбуу, 2016), морской гидробиологии (Жирков, 2010, Бурковский, 2006), наземной зооценологии (Мордкович, 1973; Mordkovich, 2003).

Доминирование видов-ценофобов в сукцессионных последовательностях позволяет предположить, что смена большинства видов в сообществах не влияет на ход сукцессии и даже не маркирует ее ход, так как многие виды не участвуют в конструировании структурно-функционального устройства экосистем. Поэтому понятийное содержание сукцессии не может быть сведено к изменению признаков и свойств организмов, структуры популяций и набора видов в территориальных группировках за условленный интервал времени. Сукцессия представляет собой процесс направленного совершенствования системы биоценотических и биогеоценотических связей между компонентами экосистемы с целью оптимизировать биотический круговорот до состояния гомеостаза, когда производство чистой первичной продукции уравновешенно суммарным дыханием экосистемы (Одум, 1975; Маргалеф, 1992; Бурковский, 2006; Титлянова, Самбуу, 2016).

2. СЕМАНТИЧЕСКАЯ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СОПРЯЖЕННОСТЬ ХРОНО- И ХОРОЛОГИЧЕСКИХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ ИЗМЕНЕНИЯ БИО- И БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Одна из главных проблем при изучении сукцессий – их значительная протяженность во времени. Даже самые короткие сукцессионные тренды растянуты во времени на многие годы, часто столетия и, возможно, тысячи лет. Такие интервалы несовместимы с продолжительностью научной деятельности и даже жизни большинства исследователей. Поэтому для выхода из затруднения самым распространенным методическим приемом анализа сукцессий служит замена времени

пространством. Вместо многолетней последовательности состояний экосистемы в одном и том же месте используется последовательность экосистем из разных местообитаний того же региона, находящихся на разных этапах сукцессионного тренда. При этом непременно делается допущение, что участки хорологической последовательности имеют одинаковую историю своих биотических и абиотических компонентов и отличаются друг от друга только возрастом. Такой подход исповедовали основоположники сукцессионной теории при изучении серий растительности на прибрежных песчаных дюнах (Cowels, 1899); болотах и усыхающих озерах (Clements, Schelford, 1939); гидрических сериях сообществ биоты (Dachnowski, 1926); моренных субстратах после отступления ледника (Cooper, 1923; Crocker, Major, 1955); на заброшенных пахотных полях (Billings, 1938; Oosting, 1942). Соответствующие представления лежат в основе классических положений, изложенных в базовых учебниках и пособиях по общей экологии (например, Одум, 1975; Риклефс, 1979; Rose, Mueller, 2006; Keddy, 2007). Метод пространственно-временных аналогов и сегодня имеет многочисленных приверженцев, к числу которых принадлежит и автор этой статьи (Мордкович и др., 1985; Мордкович, 1973; Мордкович, 2005; Mordkovich, 2003).

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 представляют собой различные этапы одной и той же сукцессионной серии. Этот постулат в ряде случаев не выдерживает проверки другими методами: 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 — 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 хорологического 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 экоси-

стемы между собой и со средой обитания, а также на 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 идеализированную “общую картину” сукцессии (Roosen, Westhoff, 1985; Chardon et al., 2007; Hotchkiss et al., 2000). Венцом жесткой критики выглядит призыв — категорически запретить использовать примеры, основанные на методе пространственно-временных аналогов, в учебниках и лекциях по экологии (Johnson, Miyanishi, 2008).

С критиками замены хронологических последовательностей сообществ и экосистем хорологическими согласиться можно лишь с большими оговорками. Если закономерности, полученные несколькими методами, совпадают, это безусловно увеличивает доверие к полученным результатам. Однако, если они не совпадают, это, согласно формальной логике, отнюдь не гарантирует преимуществ какой-либо из гипотез. Во второй ситуации остается наращивать число способов получения результатов, пока не совпадут, а не ликовать по поводу несовпадений через 100 лет, забыв, что в одну экосистему, как и в реку, нельзя войти дважды. Даже такой, казалось бы, неотразимый аргумент, как проведение долговременных исследований в одном и том же месте, не может считаться безукоризненным, если принять во внимание, что сукцессии на разных участках одного и того же региона происходят стохастически, а значит, по уникальным сценариям. С учетом “ассортимента” местообитаний в биосфере (миллиарды) для синхронного изучения всех вариантов пришлось бы привлечь тотально все население Земли под лозунгом “каждому по сукцессии”. Полученный в этом случае хаос результатов, уникальных, но, увы, неповторимых в принципе, не укладывается ни в одну из известных систем представлений и не может образовать новую систему, так как бессистем в своей основе.

Поэтому метод пространственно-временных аналогов рано списывать со счетов, хотя в дополнительных обоснованиях он действительно нуждается.

Не лишне напомнить базовые гносеологические принципы. И. Кант (1964) воспринимал природу как реальность в пространстве и времени совокупно. В. И. Вернадский (1960) сформулировал принцип неразделимости пространства и времени. Современная физика утверждает, что простран-

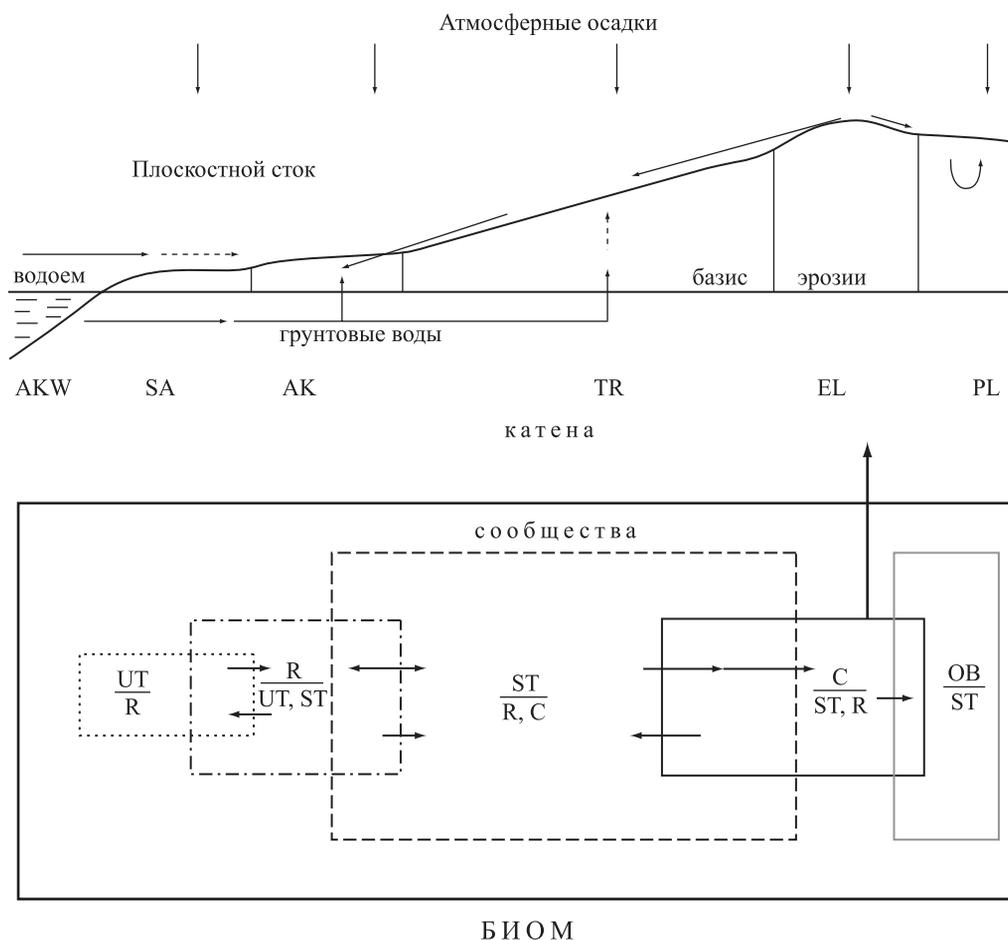
ство и время образуют единый континуум, тесно связанный с веществом. Пространство — форма существования тел, время — их состояний. Согласно общей теории относительности, пространство и время представляют собой не самостоятельные особые реальности, а находятся в тесной взаимозависимости, переходя одно в другое. Изменение хронологических и пространственных категорий и величин происходит согласованно. Время течет безостановочно, равномерно, без ощутимых градаций, интервалов, границ, вектора, поэтому — неуловимо и невыразительно. Пространство, наоборот, отличается выразительностью, дифференциацией форм и определенным порядком их взаиморасположения, т.е. структурой. Невыразительность времени компенсируется его запечатленностью в пространстве. О том, что время имеет градации, ритм, границы, вектор, мы судим только по характерному следу в пространстве, которые оставили те или иные отрезки времени. Пространство по сути оказывается свойством времени, которое переходит в фиксированное состояние, ощущаемое биотой (в том числе человеком) как объективная реальность. Таким образом, с гносеологических позиций восприятие времени через категории пространства имеет все методологические основания. Другое дело, что метод пространственно-временных аналогов должен быть максимально упорядочен в структурно-функциональном отношении.

Р. Маргалев (1992) полагает, что “один из главных принципов экологии — потребность рассматривать живые организмы и их совокупности всех уровней организации, как элементы взаимодействия со свободно организованной матрицей внешней среды”. Существование этой абиотической матрицы предопределено структурой земной поверхности, сформированной совместным влиянием космических и планетарных факторов, прежде всего округлой формой и вращением планеты вокруг своей оси, площадью, конфигурацией и размещением материков и океанов друг относительно друга, макро- и мезорельефом местности (Мордкович, 2005). Наличие матрицы обеспечивает определенный, подолгу стабильный порядок, противостоящий возможному хаосу. Формирование матрицы местообитаний — первый из основных этапов самоорганизации экосистем (Бурковский, 2006).

Попытки выстроить экологическую модель географической среды (ту самую матрицу) предпринимались неоднократно. К наиболее фундаментальным относятся: учение о географических зонах В. В. Докучаева (1948), Л. С. Берга (1947, 1952); периодический закон географической зональности

А. А. Григорьева и М. И. Будыко (1956); климатическая матрица земной поверхности В. Р. Волобуева (1963) как экологическая основа почвенного многообразия. Эти построения убеждают, что действие большинства экологических факторов в биосфере носит не хаотический, а организованный, притом градиентный, характер, который проявляется последовательным увеличением или уменьшением набора и значений экологических факторов в пространстве. Наиболее популярны у экологов три типа градиентов. Во-первых, широтно-зональные, а правильнее — экваториально-полюсные, существующие благодаря различиям, прежде всего доз и состава солнечной инсоляции, поступающей на различные широты нашей планеты. В результате формируется последовательность широтных зон и соответствующих им биомов, т.е. экосистем самого крупного ранга, не считая биосферы. Набирает популярность сравнение параметров биоразнообразия всех уровней сложности вдоль градиентов континентальности, т.е. от центров континентов с их относительно сухим и переменчивым по теплу климатом к океаническим окраинам с их стабильно влажным и устойчиво теплым климатом. Вдоль таких градиентов (а не формально по долготам) выделяются последовательности биомных провинций. Востребованы также высотно-поясные градиенты условий в горных областях, что предопределило существование специфических горных биомов или горных провинций соответствующих равнинных биомов.

Кроме макрогеографических критериев на формирование экологической матрицы внешней среды и ее структуры оказывает огромное влияние неоднородность мезорельефа. На равнинах, занимающих 2/3 земной суши, 90% площади составляют склоны, в том числе 60% с уклоном поверхности менее 10%. Однако и этой малости достаточно для местного перераспределения вдоль склона потоков припочвенного воздуха, а с ним тепла, атмосферных осадков и грунтовых вод вместе с растворенными в них химическими соединениями. В результате формируется КАТЕНА (по латыни — цепь), т.е. последовательность взаимозависимых друг от друга местообитаний, вытянутых цепочкой вдоль геоморфологического профиля, который градуирован естественным образом по отдельным экологическим факторам (влажности, температуре, засолению и т.д.) и эмергентно — по совокупности экологических условий. Все участки катены, от верхних до нижних, получают одинаковую зональную норму тепла и атмосферных осадков. Однако, кроме того, каждый из них заимствует воду, тепло и растворенные вещества из соседних местообитаний, благодаря их перемещению по поверхности,



Условные обозначения: Позиции катены: AKW – аквальная, SA – супераквальная, АК – аккумулятивная, TR – транзитная, EL – элювиальная, PL – плакорная.

Типы ценотической стратегии биоты: UT – утилизаторы, R – рудералы, ST – стресс-толеранты, C – конкуренты, OB – обскуранты.

Сообщества: ... – супераквальные, – аккумулятивные, _ _ _ _ – транзитные, _ _ _ _ – элювиальные, ±±± – плакорные.

боковым, внутрпочвенным стоком и отчасти грунтовыми водами (Структура..., 1974, 1976).

Самая верхняя часть катены, приуроченная к плоскому (или слегка вогнутому) водоразделу, получает только стандартную для всех позиций норму тепла и влаги. Небольшая часть воды испаряется, но ничего не теряется с водным стоком. Эта позиция катены получила наименование ПЛАКОР (PL). Перепад от нее к склону именуется элювиальной позицией (EL), так как теряет значительную часть воды и легко растворимых веществ со стоком и поэтому отличается наименьшей на катене влажностью почвы, даже по сравнению с PL. Ниже элювиальной в средней части склона располагается транзитная позиция (TR), которая теряет воды со стоком не меньше, чем элювиальная, но и получает с нее примерно столько же со стоком. Во влажные годы, когда уровень грунтовых вод в целом поднимается, TR-позиция получает дополнительное увлажнение

с капиллярным подтягиванием грунтовой влаги. Если она минерализована, как в аридных зонах, то происходит выпот солей и засоление почв. Позиция ниже транзитной, в депрессии у подножия склона, именуется аккумулятивной (AK). Здесь задерживается вода, стекающая из верхних частей катены. Сюда в большом количестве поступают грунтовые воды, достигая поверхности почвы, и аккумулируются в избытке легко растворимые соли. Это самая влажная часть катены. При наличии водоема на границе водной и сухопутной сред формируется супераквальная позиция (SA) с амфибиальными экологическими условиями (рисунок) (Мордкович, 2014).

Охарактеризованная последовательность местобитаний, различающихся не только гидротермически, но и геохимически, создает разные возможности для жизнедеятельности организмов на очень коротком протяжении (1–5 км). Поскольку условия

жизни на катене меняются постепенно и последовательно, разные представители биоты, каждый со своим набором адаптаций, имеют возможность выбора, привыкания и обмена “жилплощадью” при необходимости (Мордкович и др., 1985).

Катену нередко путают с трансектой, допуская ошибку. Трансекта — это формальный ряд местообитаний, специально подобранный исследователем в соответствии со своими запросами, с произвольной протяженностью, направлением и градуировкой. Катена же имеет четко определяемые начало и конец, детерминированные: набор позиций, структуру и порядок изменения среды обитания, продиктованные геоморфологией местности, геохимическими параметрами, характером гидрологии, принадлежностью к определенному биому с его специфичной историей (Полынов, 1956; Глазовская, 1964; Структура..., 1974; Мордкович и др., 1985).

Катена — универсальная и всюдная форма организации пространства на равнинах, а с некоторыми оговорками и в горах. Сукцессии по определению (Биологический энциклопедический словарь, 1986) происходят не где попало, а “на определенном участке земной поверхности” и, значит, имеют вполне конкретную “адресную прописку” на катенах. Дифференциация катены на стандартные позиции предопределяет существование не хаоса бесчисленных местообитаний, а их стандартный набор и упорядоченное распределение друг относительно друга. Специфика местообитания каждой катенной позиции предопределяет особенности абиотической (экзогенной) составляющей сукцессии экосистем, приуроченных к этим позициям.

Благодаря детерминированной структурированности катенной матрицы сценарии сукцессий на каждой из позиций геоморфологического профиля отличаются числом состояний, их качественным набором, порядком замещения, интенсивностью, скоростью и продолжительностью и, самое главное, конечным результатом. В итоге на катене формируется не произвольный, а ограниченный набор экосистем, адекватно числу катенных позиций и заданных ими экологических особенностей. Каждая из образованных экосистем, какого бы уровня саморазвития она не достигла, так и не обретает полной независимости, оставаясь лишь частью катенной системы. Поскольку все местообитания катены permanently связаны между собой геоморфологическими, гидрологическими, геохимическими, микроклиматическими отношениями, то изменения в любом из них быстро отражаются на остальных местообитаниях. Это правило в полной мере относится и к экосистемам, и к конкретным сообществам, сформировавшимся на разных по-

зициях катены. Эти процессы подробно описаны и проанализированы на примере катены “Карачи” в лесостепной Барабе большим коллективом разносторонних специалистов (Структура..., 1974, 1976) и на степных катенах Забайкалья и Казахстана (Мордкович и др., 1985). Там показано, что любая экосистема катены наряду с имеющимся в ней собственным запасом биоты может без особых затруднений, в случае необходимости, пользоваться всем резервом биоразнообразия, рассредоточенным вдоль катены. В сущности катена исполняет роль “камеры хранения” биоразнообразия, потенциально необходимого для всех возможных вариантов сукцессий в соответствующем биоме. На каждой катенной позиции хранится до востребования особый ансамбль биологических видов, способный “запустить и раскрутить” экологические процессы, необходимые для определенного этапа самоорганизации в нужном местообитании (рисунок). Небольшая протяженность катен гарантирует быструю и беспрепятственную миграцию биоты с помощью анемо-, гидро-, биохории или используя собственные адаптации. Снабжение разнообразными компонентами биоты всех экосистем катены происходит если не направленно, то и не совсем стохастически, а регулярно, обеспечивая на всякий случай потенциал любому сценарию сукцессии, который будет востребован в той или иной части катены в тот или иной отрезок времени. Например, заселение морских выбросов на катене в приливно-отливной полосе о. Кунашир наземными насекомыми происходит после отлива в течение нескольких часов из пограничного не заливаемого приливом участка катены. При этом плотность популяций жуков-чернотелок *Callicomus riederi* (Fald., 1833) на урзе воды возрастает в тысячи раз, жуков-коротконадкрылов *Caphius nudus* Scharp, 1874, *Hadropinus fossor* Scharp, 1889 — в сотни, жуков-карапузиков *Hypocaccus lewisi* Schmidt, 1890 — в десятки раз. Соответственно убывает плотность популяций указанных жуков за тот же срок на соседнем незаливаемом участке катены. Мечения жуков не проводилось, но размножиться в новообразованном местообитании за несколько часов они не способны, а жить под водой, будучи аэробами, не могут. Остается миграция (Mordkovich, 2003). Аналогичные процессы происходят на дне последовательно усыхающего мелководного соленого озера в центре Евразии (Кулунда). Первые наземные насекомые и хелицеровые появляются на освободившемся от воды бывшем дне уже через несколько часов. Как правило, это роющие норы или горизонтальные ходы детритофаги и хищники-тигмобионты, пользующиеся вновь образованными пазухами и трещинами, появляющимися в анаэробном и безжизненном грунте при его подсыха-

нии (медведки *Grylotalpa*, ухвертки *Dermaptera*, жуки-пилоусы *Heterocerus parallelus*, жужелицы р. *Dyschirius*, *Bembidion*). Миграция растений-солеросов опаздывает, по сравнению с членистоногими, на 3–4 мес. Неизгладимое впечатление производит массовая миграция (тысячи экземпляров) личинок хищных жуков-мягкотелок (*Cantharidae*) и фитофагов – имаго жуков листоедов р. *Galeruca* осенью из аккумулятивной позиции катены “Карачи”, где произошел выплод, вверх по катене, вплоть до элювиальной позиции. Так же активно мигрируют беспозвоночные-галофилы (хищники, детритофаги) из аккумулятивной позиции катены на берегу оз. Большой Чиндант в степном Забайкалье в среднюю часть катены при активизации там процессов засоления. Там же приводные жужелицы р. *Bembidion*, жуки-коротконадкрылы (*Staphylinidae*) и водолюбы (*Hydrophilidae*) в массе десантируются с аккумулятивной позиции на транзитную и даже элювиальную, расположенные в 3 км выше по катене, руководствуясь хеморецепцией на сырую почву, извлеченную из почвенного разреза. При сильных ливнях огромное количество живых и мертвых беспозвоночных разного функционального предназначения насильственно сносятся дождевыми потоками из верхней части катены в нижние позиции. Приход крупных контингентов биоты с определенными функциональными потенциями провоцирует сукцессию в “экосистеме прибытия”. В то же время исход того же контингента из “экосистемы убытия” тоже активизирует там сукцессию, но иного рода. Таким образом, сукцессия, начавшись в какой-либо из экосистем катены, в обязательном порядке вызывает цепную реакцию изменений если не во всех, то во многих или хотя бы в нескольких экосистемах катены, обеспечивая высокий сукцессионный потенциал и наследование определенных состояний биоты, обязательных для определенного биома. Сукцессия, благодаря катенной организации пространства, в принципе не может происходить изолированно и независимо в отдельно взятой части единой цепи и стало быть представляет собой не сугубо хронологическое, а закономерное хронохорологическое явление.

3. СТРУКТУРАЛЬНАЯ И КОНТИНУАЛЬНАЯ КОНЦЕПЦИИ СУКЦЕССИИ В СВЕТЕ КАТЕННОГО ПОДХОДА

Признание сукцессии процессом, происходящим сопряженно в пространстве и во времени, дает шанс сблизить позиции двух конкурирующих на сегодняшний день концепций сукцессии – структуральной и континуальной. Согласно первой, уходящей корнями к Клементсу и Шелфорду

(Clements, Schelford, 1939), сукцессия – это жестко упорядоченная смена дискретных и стандартных стадий саморазвития. Движущей силой сукцессии служит изменение сообществом местообитания в худшую для себя, но лучшую для следующего, более совершенного сообщества, сторону. Сукцессия проявляется перманентным ростом числа участвующих в ней видов и связей между ними. Темпы изменения среды и биоты постепенно замедляются, внутренние стимулы к изменению структуры фитоценоза исчезают. В результате достигается финальное состояние равновесия в сообществе, а также между ним и средой, именуемое климаксом. Состав и структура биоценоза на терминальной стадии сукцессии становятся стабильными, сезонная и флуктуационная изменчивость приобретают маятниковый или циклический порядок. Сущность сукцессии сводится к выполнению жесткой программы развития биома как целостности путем коадаптации видов и максимально эффективному использованию ресурсов местообитаний (Разумовский, 1981).

Континуальная концепция сукцессии, в противоположность структуральной, отрицает смену одного сообщества другим. Сукцессию рассматривают как временной континуум с более-менее независимым распределением видов по градиентам экологических условий. Характер сукцессии, в противовес жестко детерминированному у структуралистов, оценивают как случайную, неупорядоченную смену видов без четких стадий с плавными переходами (Миркин, Наумова, 2012). Движущей силой саморазвития признают различия так называемых жизненных стратегий у видов, меняющих друг друга в поисках баланса интересов (Миркин, Наумова, 2010, 2012).

Под жизненными стратегиями подразумеваются способность организмов противостоять нарушениям привычной среды обитания, благодаря наличию у определенных групп видов приспособлений, обеспечивающих им преимущества на соответствующих этапах сукцессии (Вебер и др., 2005). В качестве типов жизненной стратегии наиболее популярны классификации Л. Г. Раменского (1935) и Грайма (Grime, 1979). Ключевыми категориями служат три типа. Рудералы (сорняки) берут верх мощной энергией размножения в ущерб вкладу в поддержание самих особей, живут не долго, но в отсутствие жесткой конкуренции быстро усваивают имеющиеся ресурсы, безудержно размножаются и быстро заполняют физическое пространство, лишая другие виды возможности составить им конкуренцию. Стресс-толеранты (“терпеливцы”) имеют преференцию не за счет

экспресс-умножения плотности популяции, а благодаря выносливости особей к стрессам и большой амплитуде колебаний факторов среды при помощи адаптаций широкого профиля. Конкураторы отличаются высокой конкурентоспособностью и могут обитать в стабильных условиях среды, изобилующей ресурсами. Общая картина сукцессии по представлениям континуумистов проявляется последовательным замещением рудералов сначала стресс-толерантами, а по мере продвижения к финалу – конкураторами (конкурентами). При этом все три типа организмов участвуют в сложении сообщества на всех стадиях сукцессии, но соотношение постепенно меняется в пользу третьих. Таким образом, континуальная концепция, в отличие от структуральной, трактует сукцессию как процесс недетерминированный, не направленный к совершенствованию целостности, а стохастический, нацеленный на дифференцированное использование среды разными видами.

Наиболее доказательной и убедительной сегодня считается континуальная концепция. Большинство постулатов структуральной концепции признаны несостоятельными или умозрительными (Миркин, Наумова, 2010, 2012).

Однако с развитием исследований в области биотического круговорота веществ сукцессионное мышление переходит с популяционно-видового на биоценотический и биогеоценотический уровни, и тогда сукцессия представляется процессом упорядочения структуры и функционирования экосистем 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 биотический круговорот химических элементов и веществ. На ранних стадиях сукцессии уровень первичной продукции и общий валовый фотосинтез превосходят уровень дыхания сообщества. По мере развития сукцессии отношение этих параметров приближается к единице. Экосистемы инициальных стадий сукцессии отличаются высокими темпами продуцирования, а терминальной стадии – высоким качеством продукции и регуляцией по типу обратной связи. Зрелые экосистемы обладают, по сравнению с развивающимися, большей способностью захватывать биогенные элементы и надолго удерживать их для круговорота внутри себя. В зрелых сообществах наблюдается тенденция к равновесию между энергией связанной и энергией, затрачиваемой на поддержание системы.

Ключевой тенденцией саморазвития экосистем является замыкание биогеохимического круговорота как единственный способ придать ко-

личественно ограниченному веществу свойство стабильности. С привлечением параметров биотического круговорота в качестве аппарата оценки направления, скорости и механизма саморазвития структуральная концепция сукцессии, изрядно скомпрометированная континуумистами, обретает “второе дыхание” не на популяционно-видовом и биогеоценотическом, а на биогеоценотическом уровне организации (Базилевич, Титлянова, 2008; Титлянова, Самбуу, 2016).

С другой стороны, континуумисты, уповая на перманентность и плавность сукцессионной хронопоследовательности, тем не менее в качестве движущей силы саморазвития приняли типы жизненной стратегии, т.е. типологические по сути дела категории, которые подспудно вносят идею дискретности в развитие сообществ и экосистем, выступая в роли троянского коня структурализма. Во всяком случае результатом многочисленных стохастических сукцессий оказывается конечное количество, если не дискретных, то по крайней мере четко диагностируемых сообществ и экосистем и не каких попало, а типовых для определенного биома (в лесном биоме – сообщество лесных, в степном – степных, в тундровом – не иначе как тундровых).

В связи с ключевым значением понятия “жизненная стратегия”, оно нуждается в более развернутой семантической трактовке в соответствии с современными запросами сукцессионной теории. Исторически сложилось, что классические представления о жизненных стратегиях ориентированы преимущественно на растительные организмы, а опираются исключительно на демографические критерии: соотношение плотности популяции, размеров особей и их жизнестойкости (MacArthur, Wilson, 1967). Другие многообразные критерии, определяющие комплементарность сообщества не меньше демографии, просто игнорируются. Поэтому смысл словосочетания “жизненная стратегия” оказывается намного шире реального понятийного содержания, допускаемого демографией. Стратегия сукцессии – это общий план разнообразных действий биоты, коадаптивных друг к другу. Словосочетание “жизненная стратегия” такого смысла *sensu stricto* не содержит. Во-первых, нежизненных стратегий не бывает, во-вторых, жизненными стратегиями вполне можно считать: онтогенез, процесс регенерации тканей, клеточное деление и т.д. “Жизненная стратегия” невольно переключается с другим, очень распространенным термином – “жизненная форма”, среди трактовок которой многие далеко выходят за рамки только морфологии (Шарова, 1981; Стебаев, 1970).

В целях уточнения понятий Б. М. Миркин и Л. Г. Наумова (2010) параллельно с “жизненной стратегией” употребляют выражение “стратегия выживания”; это более корректно, однако и этого недостаточно. Проблема в том, что теоретические основы сукцессионного учения выстроены для своих целей фитоценологами, а имеют де факто более широкое употребление. Зоологи, отдавая дань уважения ботаникам, воспринимают основы сукцессионной теории инерционно. Между тем количество видов, сложная таксономия, огромное разнообразие реакций животных на условия их существования и сосуществования с другими организмами несравненно богаче и сложнее, чем у растений. Применительно к животным кроме демографических необходимо учитывать и другие биоценотические отношения (Стриганова, 2006). Первую их классификацию обосновал еще В. Н. Беклемишев (1970). Он различал четыре типа отношений, определяющих стратегию совместного существования беспозвоночных: трофические – по характеру питания, фабрические – по степени проявления и характеру строительной и других видов инженерной деятельности, форические – по характеру перемещения объектов и топические – по рассредоточению в структуре пространства и верности видов определенным биотопам. Определенный набор, соотношение, потенциал и конкретное содержание указанных биоценологических связей как раз и формирует так называемую жизненную стратегию определенного типа. Учитывая семантическую неопределенность прилагательного “жизненная”, лучше именовать обсуждаемые категории ценотическими стратегиями, т.е. общим планом действий биоты с целью непротиворечивого сосуществования в рамках определенного биогеоценоза.

В этом смысле демографические, топические, трофические, фабрические, форические, а также метаболические (баланс ассимиляции и диссимиляции биомассы), поведенческие, информационные реакции целесообразно рассматривать лишь как адаптивные тактики, совокупность и сочетание которых и формируют ценотическую интегральную стратегию того или иного типа не только у животных, но и растений.

Разнообразие топических тактик предопределено универсальной катенной организацией земной поверхности. На SA-позиции могут выжить только организмы-амфибионты, способные сочетать водный и наземный образы жизни. На перманентно переувлажненной АК-позиции катены топическая тактика продиктована гидрофилией, а на транзитной позиции – мезофилией, т.е. способностью

жить в широком диапазоне влажности. Элювиальную позицию предпочитают виды-ксерофилы, способные существовать в условиях постоянного или временного дефицита влаги. Арсенал фабрических тактик беспозвоночных животных также адекватен условиям катенных позиций. На супераквальной позиции наиболее целесообразной оказывается фабрическая тактика демонтажа мортмассы, отторгнутой водоемом, изобилующей полостями и разнообразными физическими включениями (песок, ил и др.). Фабрические тактики изменяются от пассивного обживания эфемерного субстрата выбросов на SA-позиции к активному преобразованию субстрата аккумулятивной позиции с помощью инженерной деятельности (строительство ходов, рыхление почвы, создание гнездовых камер и т.п.) и от структуризации местообитания по горизонтали (образование консорций) на TR-позиции до ярусной структуризации почвы на EL-позиции. Субстрат выбросов на SA-позиции служит не только физическим вместилищем биоты, но и пищевым припасом гетеротрофов. Поэтому их трофическая тактика здесь отличается миксофагией, т.е. всеядностью. На АК-позиции беспозвоночные предпочитают детритофагию, на TR – вариофагию, т.е. чередование зоо-, фито- и сапрофагии в разные периоды онтогенеза, а на плакорах – фитофагию. Форическая тактика от позиции к позиции снизу вверх по катене меняется от десантно-форсмажорной на SA-позиции к кочевой на АК и от временной оккупации на TR к долговременной колонизации на EL и наконец – до оседлости на PL-позиции.

Исходя из сочетания адаптивных тактик и катенного устройства пространства количество типов ценотических стратегий возрастает с трех до пяти. Кроме классических – рудеральной, стресс-толерантной и конкурентной, следует различать еще: стратегию утилизации (УТ) и обскурантную (ОВ). УТ-стратегия складывается из сочетания топической амфибионтности, фабрической тактики демонтажа скоплений мортмассы, форической тактики форсмажорного освоения субтильного субстрата мортмассы (десантирование), универсальной трофической тактики – миксофагии (всеядности) и демографической тактики массового размножения и столь же массовой гибели локальной популяции или ее эвакуации в другое подходящее место. УТ-стратеги востребованы не только в супераквальных условиях, но и в сообществах других катенных позиций в случае массового поступления туда мортмассы в виде навоза позвоночных, их трупов, мертвой фитомассы (листопад, ветошь и т.п.). Обскурантная стратегия формируется сочетанием других адаптивных тактик. То-

пически обскуранты предпочитают PL-позиции с наиболее застойными экологическими условиями (в северной тайге — верховые сфагновые болота, в типичной тайге — перестойные леса на подзолах, в лесостепи — рямы или обреченно усыхающие колки на вершинах грив с мощным горизонтом осолодения, в биоме степей — загущенные ковыльники). Характерной фабрической тактикой беспозвоночных с обскурантной ценотической стратегией служит рассеяние в среде как по вертикали, так и по горизонтали. Излюбленная фабрическая тактика обскурантов — оседлость (стенотопность). В трофическом отношении обскуранты склонны к стенофагии. Их демографическая тактика сводится к уравниванию плодовитости и смертности без резких колебаний при низкой в целом плотности популяции.

Интегральный эффект каждого из пяти типов ценотических стратегий с их богатым арсеналом адаптивных тактик сильно различается. Действия беспозвоночных УТ-стратегов эффективны в эрзац-экосистемах, возникающих эфемерно в скоплениях мортмассы, и сводятся в конечном счете к обнулению субтильной экосистемы в кратчайшие сроки. Результатом деятельности рудералов оказывается “зачистка” прежней экосистемы и “закладка” новой. Стресс-толеранты нацелены на стохастические реакции в ответ на действие сильных стрессоров широкого диапазона. Деятельность конкурентов направлена в целом на векторный прогресс экосистемы, а потенциально даже на их эволюцию. Наконец, ценотическая стратегия обскурантов нацелена на зацикливание биотического круговорота, консервацию состава и структуры биоты, а в итоге на торможение развития экосистемы (таблица).

С учетом вышеприведенных дополнений, наличие двух основных теоретических концепций сукцессии, вроде бы нетерпимых друг к другу, означает на самом деле “не состояние войны на уничтожение, а путь к компромиссу между ними”. Макинтош считает правомерным и целесообразным сосуществование структуральной и континуальной концепций сукцессии (MacIntosh, 1981, 1985). Т. Кун (1975) полагал, что новое не отрицает старое, а встраивает наиболее ценное из прежней концепции в новую. По Н. Бору (1970), выдвинувшему “принцип дополнительности”, две различные и вполне стройные научные концепции могут не исключать, а дополнять друг друга, освещая единый предмет интереса с разных сторон.

Применительно к сукцессионной теории посредническую функцию между континуальной и структуральной концепциями может выпол-

нить катенный подход с его признанием сукцессии — явлением, происходящим как во времени, так и в пространстве, притом сопряженно. Основу компромисса между структуралистами и континуалистами могут составить несколько постулатов. Во-первых, стохастический характер сукцессии в любом местообитании, подразумевающий множество вариантов замещения элементов биоразнообразия, невозможен только за счет запаса биоразнообразия собственного местообитания. Ограниченный набор биоты в нем невольно порождает частые повторы и универсальный порядок замещения элементов по ходу сукцессии, вопреки стохастике. Для долговременного поддержания стохастического режима необходимо перманентное вовлечение в сукцессионный процесс все новых и новых элементов биоты из других местообитаний в обмен на свою. Именно такой режим комплементарности обеспечивает катенная организация природы. Во-вторых, разные геоморфологические позиции катены обуславливают неодинаковые возможности для продвижения сукцессии к климаксовым эталонам соответствующего биома. Потенциал сукцессии (ее продвинутость) на SA-позиции равен нулю; очень низок на АК-позициях; гораздо выше на TR-позициях, а наиболее высок на EL- и PL-позициях. Однако при этом, чем выше по катене, тем меньше свободных связей во все более сложно организованных экосистемах, а значит меньше возможностей вовлечения новых элементов биоразнообразия для поддержания стохастического режима сукцессии. Следовательно, чем выше по катене от позиции к позиции, тем сильнее стандартизируется сукцессия.

В результате на разных позициях катены формируются экосистемы, в разной степени приближенные в своем развитии к климаксам со своеобразной физиономией и структурой. Элементы этой структуры не возникают спонтанно эволюционным путем и не вносятся случайно извне, а заимствуются и наследуются из резерва своей же катены в порядке, адекватном этапам исторического саморазвития биома, которое в ряде случаев можно наблюдать воочию в нескольких повторностях (в приливно-отливной полосе осушки морей и озер, в долинных циклах крупных рек, на осыпях, в регионах с контрастными чередующимися климатическими циклами).

Таким образом, даже при стохастическом характере сукцессии в любом местообитании катены, все они вместе формируют единую интегральную хронопоследовательность дискретных экосистем, порядок которой предопределяется пространственно-катенной организацией биома.

Типы ценотической стратегии и адаптивные тактики биоты в наземных экосистемах

| Адаптивные тактики | Типы ценотической стратегии | | | | |
|---|--|--|---|--|--|
| | утилизаторская УТ | рудеральная (рудералы) R | стресс-толерантная (стресс-толеранты) ST | конкурентная (конкуренты) С | обскурантная (обскуранты) ОВ |
| Топические (климатологические) | Космоморто-бионты | Гигроклимато-бионты | Мезоклиматобионты | Ксероклимато-бионты | Олигоклимато-бионты |
| Фабрические | Демонтаж | Инженерия | Создание консорциев и мозаик | Ярусная дифференциация | Гомогенизация среды |
| Форические | Форсмажорное десантирование | Упорядоченное кочевье | Временная оккупация | Долговременная колонизация | Оседлость |
| Трофические | Миксофагия | Детритофагия | Вариофагия | Стенофагия | Олигофагия |
| Метаболические реакции (баланс ассимиляции/диссимляции) | $D \gg A$ | $A < D$ | $A = D$ | $A > D$ | $A > D$ |
| Демографические | <i>r</i> -отбор | <i>r</i> -отбор | <i>rK</i> -отбор | <i>K</i> -отбор | <i>K</i> -отбор |
| Интегральный ценотический эффект | Самоуничтожение, обнуление субтильной экосистемы | Создание стартовых позиций для воспроизводства утраченных компонентов характерного биома | Наследование элементов биообразия былых экосистем биома | Создание и накопление предпосылок эволюции экосистем | Зацикливание биотического круговорота, структурная консервация и торможение развития |

4. СУКЦЕССИИ И ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОСИСТЕМЫ

Еще одна категория биодинамики, с которой нередко аналогизируют сукцессии, — эволюция. Повод к этому дали еще основоположники сукцессионной теории. Формулируя ее основы, они невольно проводили параллели между процессами сукцессии и эволюции, видимо, потому, что новые теоретические концепции обычно возникают не на пустом месте, а отталкиваясь от уже существующих элементов упорядоченности в предшествующих концепциях. В сукцессионной теории многие ключевые термины и понятия заимствованы из онтогенетики, микро- и макроэволюции (возрастные стадии развития, климакс, начало и конец развития). Да и само слово “сукцессия” в изначальном смысле дословно означало вовсе не смену чего-либо чем-то, а “наследование” накопленного на предыдущем этапе развития. Однако по мере “взросления” сукцессионной теории многие термины изменили смысл. Сегодня общими между эволюцией и сукцессией остались разве что большая протяженность во времени той и другой

хронопоследовательности, самоорганизация биосистем в качестве механизма смены и векторный в целом характер изменений. В остальном сукцессия и эволюция не просто различаются, а альтернативны друг другу. Понятие “эволюция экосистем” не является общепризнанным (Жерихин, 1995). Однако даже признавая эволюцию экосистем (биогеоценозов) процессом непрерывного, одновременного и взаимосвязанного изменения видов и их взаимоотношений, внедрения в экосистему новых видов, совокупного воздействия биоценоза на субстрат и обратного влияния его изменений на живую составляющую, автор этого определения Н. Ф. Реймерс (1990) подчеркивает, что механизмы и стратегии эволюции в дарвиновском понимании (изменчивость, наследственность, естественный отбор) ни в коем случае не могут использоваться для объяснения эволюции экосистем. Существование наследственной программы не только на организменном, но и на других уровнях биологической организации допускали В. И. Вернадский (1960), А. А. Любищев (1982), В. В. Жерихин (1995), но тоже подчеркивали, что

это принципиально другие механизмы, не охваченные дарвинизмом.

Различия понятий “эволюция экосистем” и “сукцессия” можно свести к нескольким ключевым постулатам. Во-первых, эволюция экосистем включает процессы самоорганизации всех уровней, каждый со своими механизмами и стратегиями развития. Сукцессия же происходит исключительно на биоценологическом и биогеоценологическом уровнях организации жизни. Во-вторых, эволюция на всех уровнях, в том числе экосистемном, – 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 на ранних этапах к воспроизводству однажды созданного, а на терминальных этапах – к климаксу, т.е. консервации стандартных параметров, стереотипных для определенного биома. В-третьих, эволюция экосистем, как и на других уровнях организации жизни, это процесс беспредельного изменения в непредсказуемом направлении. В сукцессии задействован ограниченный, давно подобранный контингент коадаптированных видов 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 этапах тренда, а на терминальных – реставрация по возможности всех прежних элементов структуры и манипуляция только традиционными блоками биоразнообразия. В-пятых, эволюция, в том числе экосистем, – процесс неповторимый дважды. Сукцессия определенного типа может в одном и том же или разных местообитаниях стереотипно и неоднократно воспроизводиться. В-шестых, главное в сукцессии – вовсе не переход сообщества (экосистемы) в меняющейся среде в качественно иное состояние, что часто педалируется, а сохранение в биома однажды достигнутого “экологического опыта” и передача его во времени в неизменном состоянии путем создания условий для доминирования не революционных, а консервативных элементов структуры. Поэтому сукцессию можно, по-видимому, трактовать как процесс противостояния эволюции, т.е., по сути, антиэволюцию.

Естественно возникает вопрос: каким же образом принципиально новые экосистемы все-таки

возникают по ходу геологической истории? Это возможно потому, что противостояние сукцессии и эволюции складывается в пользу сукцессии на всех позициях катены, кроме элювиальных. Только там баланс запасов вещества отрицателен, т.е. вынос больше поступления, что создает предпосылки появления в структуре экосистемы свободных новых экологических ниш, новых биологических видов, способных эти ниши формировать, занимать и сохранять для дальнейшего эволюционного процесса.

Автор благодарен проф. А. А. Титляновой, чл.-кор. И. Ю. Чернову, д.б.н. А. В. Тиуну за консультации и предварительное обсуждение в ходе подготовки статьи.

Исследование поддержано проектом программ ФНИ государственных академий наук на 2013–2020 гг., приоритетное направление: VI.51. Экология организмов и сообществ, проект № VI.51.1.7. – Происхождение, современное состояние и перспективы трансформаций биологических систем Северной и Центральной Азии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базилевич И.И., Титлянова А.А.*, 2008. Биотический круговорот на пяти континентах. Новосибирск: Изд. СО РАН. 380 с.
- Беклемишев В.Н.*, 1970. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука. 502 с.
- Берг Л.С.*, 1947. Географические зоны Советского Союза. Изд. 3-е. Т. 1. М.: Огиз-Географгиз. 397 с.
- Берг Л.С.*, 1952. Географические зоны Советского Союза. Изд. 3-е. Т. 2. М.: Огиз-Географгиз. 510 с.
- Биологический энциклопедический словарь, 1986. М.: Сов. энциклопедия. 831 с.
- Бор Н.*, 1970. Избранные научные труды. Т. 1. М.: Наука. 584 с.
- Бурковский И.В.*, 2006. Морская биоценология // Организация сообществ и экосистем. М.: Т-во науч. изд. КМК. 285 с.
- Бызов Б.А.*, 2006. Зоомикробные взаимодействия в почве. М.: Т-во науч. изд. КМК. 212 с.
- Вебер Х.Э., Моравец Я., Терийя Ж.-П.*, 2005. Международный кодекс фитосоциологической номенклатуры. 3-е издание // Растительность России. СПб. № 7. С. 3–38.
- Вернадский В.И.*, 1960. Биосфера. Избр. соч. Т. 5. М.: Изд-во АН СССР. 422 с.
- Волобуев В.Р.*, 1963. Экология почв. Баку: Изд-во АН Азербайджана. 260 с.
- Гиляров А.М.*, 1988. Соотношение органицизма и редуцизма как основных методологических подходов

- в экологии // Журн. общ. биологии. Т. 49. Вып. 2. С. 202–217.
- Глазовская М.А., 1964. Геохимические основы типологии и методы исследований природных ландшафтов. М.: Изд-во МГУ. 229 с.
- Гончаров А.А., Тиунов А.В., 2013. Трофические цепи в почве // Журн. общ. биологии. Т. 74. № 6. С. 450–462.
- Григорьев А.А., Будыко М.И., 1956. О периодическом законе географической зональности // ДАН СССР. Т. 110. № 1. С. 129–132.
- Докучаев В.В., 1948. Учение о зонах природы. М.: Географгиз. 64 с.
- Жерихин В.В., 1995. На пути к общей теории эволюции сообществ // Междунар. симпозиум. “Эволюция экосистем”. Тезисы. М.: Палеонтол. ин-т РАН. С. 46.
- Жирков И.А., 2010. Жизнь на дне (биогеография и биоэкология бентоса). М.: Т-во науч. изд. КМК. 453 с.
- Кант И., 1964. Критика чистого разума. Т. 3. М.: Мысль. 799 с.
- Кун Т., 1975. Структура научных революций. М.: Прогресс. 300 с.
- Любечанский И.И., Мордкович В.Г., Дудко Р.Ю., Тиунов А.В., 2015. Структура сообщества герпетобионтных насекомых прибрежной экосистемы соленого озера на юге Сибири по данным изотопного анализа // Аридные экосистемы. Т. 21. № 4(65). С. 29–38.
- Любичев А.А., 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука. 278 с.
- Маргалев Р., 1992. Облик биосферы. М.: Наука. 212 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., 1984. О сукцессиях растительных сообществ // Экология. № 6. С. 3–12.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., 2010. Проблемы, понятия и термины современной экологии. Словарь-справочник. Уфа: Изд-во Гилем. 399 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., 2012. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: Изд-во Гилем. 488 с.
- Мордкович В.Г., 1973. Зоологические характеристики примитивных почв в осушенных зонах соленых озер юга Сибири // Зоол. журн. Т. 53. № 9. С. 1321–1329.
- Мордкович В.Г., 2005. Основы биогеографии. М.: Т-во науч. изд. КМК. 236 с.
- Мордкович В.Г., 2014. Степные экосистемы. Новосибирск: Академическое изд-во “Гео”. 169 с.
- Мордкович В.Г., Шетохин Н.Г., Титлянова А.А., 1985. Степные катены. Новосибирск: Наука. 115 с.
- Новгородова Т.А., 2015. Экологические и этологические аспекты взаимодействия муравьев с тлями и афидофагами на разных уровнях социальной организации. Автореф. докт. дис. Новосибирск: ИСиЭЖ СО ЗАН. 38 с.
- Одум Ю., 1975. Основы экологии. М.: Мир. 740 с.
- Полынов Б.Б., 1956. Геохимические ландшафты. Избр. тр. М.: Изд-во АН СССР. С. 477–486.
- Разумовский С.М., 1981. Закономерности динамики фитоценозов. М.: Наука. 479 с.
- Раменский Л.Г., 1935. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. ботаника. № 4. С. 25–42.
- Реймерс Н.Ф., 1990. Природопользование. Словарь-справочник. М.: Мысль. 639 с.
- Риклефс Р., 1979. Основы общей экологии. М.: Мир. 424 с.
- Стебаев И.В., 1970. Жизненные формы и половой диморфизм саранчовых Тувы и Юго-Восточного Алтая // Зоол. журн. Т. 49. № 3. С. 325–338.
- Стриганова Б.Р., 2006. Системный анализ биоэкологических связей в почвенных сообществах // Чтения им. М. С. Гилярова. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 16–38.
- Структура, функционирование и эволюция систем биогеоценозов Барабы, 1974. Т. 1. Новосибирск: Наука. 308 с.
- Структура, функционирование и эволюция систем биогеоценозов Барабы, 1976. Т. 2. Новосибирск: Наука. 494 с.
- Титлянова А.А., Самбуу А.Д., 2016. Сукцессии в травяных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 308 с.
- Шарова И.Х., 1981. Жизненные формы жужелиц. М.: Наука. 360 с.
- Billings W.D., 1938. The structure and development of old field shortleaf pine stands and certain associated physical properties of the soil // Ecol. Monogr. V. 8. P. 437–500.
- Chardon R.L., Letcher S.G., Breugel M., van, Martinez-Ramos M., Borgers F., Finegan B., 2007. Rates of change in tree communities of secondary neotropical forest following major disturbances // Phil. Trans. R. Soc. London B. V. 362. P. 273–289.
- Clements F.E., Schelford V.E., 1939. Bio-Ecology. N. Y.: John Wiley & Sons. 425 p.
- Cooper W.S., 1923. The recent ecological history of Glacier Bay, Alaska: Permanent Quadrats at Glacier Bay: An Initial Report upon a Long-Period Study // Ecology. V. 4. № 4. P. 355–365.
- Cowels H.C., 1899. The ecological reactions of the vegetation of the sand dunes of Lake Michigan // Bot. Gaz. V. 27. P. 95–117, 167–202, 281–308, 361–391.
- Crocker R.L., Major J., 1955. Soil development in relation to vegetation and surface age at Glacier Bay, Alaska // J. Ecol. V. 43. P. 427–448.
- Dachnowski A.P., 1926. Factors and Problems in the Selection of Peatlands for Different Uses // U. S. Dept. Agr. Bull. № 1419. P. 14–24.
- Grime J.P., 1979. Plant Strategies and Vegetation Process. Chichester; N.Y.; Brisbane; Toronto: John Wiley and Sons. 222 p.
- Hotchkiss S., Vitousek P.M., Chadwick O.A., Price J., 2000. Climate cycles, geomorphological change and the inter-

- pretation of soil and ecosystem development // *Ecosystems*. V. 3. P. 522–533.
- Johnson E.A.*, 1979. Succession an unfinished revolution // *Ecology*. V. 60. P. 238–240.
- Johnson E.A., Miyanishi K.*, 2008. Testing the assumptions of chronosequences in succession // *Ecol. Letters*. V. 11. P. 419–431.
- Keddy P.A.*, 2007. *Plants and Vegetation: Origins, Processes, Consequences*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 706 p.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.*, 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton: Princeton Univ. Press. 224 p.
- McIntosh R.P.*, 1981. Succession and ecological theory / *Forest Succession: Concept and Application* / Eds West D.C., Shugart H.H., Botkin D.H. N.Y.: Springer. P. 10–23.
- McIntosh R.P.*, 1985. *The Background of Ecology. Concept and Theory*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 383 p.
- Mordkovich V.G.*, 2003. Spatial distribution of arthropods along the seashore catena of the Kunashir island (the Kurils) // *Russian Entomol. J.* V. 12. № 1. P. 1–9.
- Oosting H.H.*, 1942. An ecological analysis of the plant communities of Piedmont, North Carolina // *Am. Midl. Nat.* V. 28. P. 1–126.
- Pickett S.T.A., Parker V.T., Fiedler P.L.*, 1992. The new paradigm in ecology: implications for conservation biology / *Conservation Biology: the Theory and Practice of Nature Conservation, Preservation and Management* / Eds Fiedler P.L., Jain S. K. Routledge: Chapman & Hall. P. 65–88.
- Roozen A.J.M., Westhoff V.*, 1985. A study on long-term salt-marsh succession using permanent plots // *Vegetatio*. V. 61. P. 23–32.
- Rose M.R., Mueller L.D.*, 2006. *Evolution and Ecology of the Organism*. Prentice-Hall: Inc. Upper Saddle River, N.J. 720 p.

Interconnectedness between ecological successions and catenary arrangement of space

V. G. Mordkovich

*Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of RAS
630091 Novosibirsk, Frunze, 11
e-mail: mu4@eco.nsc.ru*

Four aspects related to succession theory are highly disputed. The first aspect concerns broad usage of the term “succession” for any level of life organization. The second aspect concerns the compatibility of chronological and chorological community successions. The third aspect deals with the semantics of the “succession” notion. And the fourth aspect relates to the compatibility of the concepts “succession” and “ecosystem evolution”. Indiscriminant use of the term “succession” has been eroding its original meaning. Succession pertains only to the coenotic level of life organization, rather than any level. Succession is not a mere substitution of living forms at different ontogenetic stages, nor merely a change in population structure or biological species composition: succession is an optimization process of a coenotic relations system. Biotic changes at other levels take place independently of coenotic processes. Succession gives an impression of a stochastic chorological sequence only when considered within the frameworks of one subjectively or arbitrarily chosen habitat. The latter is regarded as a reference one, while ignoring other neighbouring habitats where biota also undergoes complementary successional changes in different degrees. Recently an importunate postulate urging to believe succession to embrace only chronological community sequences, occurring in one and the same habitat during long time, is being increasingly discussed. This claim is not justified as any succession inevitably embraces several habitats, either successively or simultaneously. The stock of biota in one habitat is evidently not enough for the constant stochastic process. All habitats undergoing successional changes, rather than being isolated and functionally self-sufficient, are arranged in catenas, i.e. standardized chorological sequences determined by geomorphology, drainage, hydrology, microclimatic trends and biotic interchange within the corresponding biome. Therefore succession represents not just a chronological, but rather chrono-chorological phenomenon. Such notion perfectly complies with the gnoseological principle of indivisibility of time and space, which can transform accordingly from one into another. The term “succession”, both literally and semantically, denotes inheritance and stereotyping of the environmental experience in an ecosystem, conventional and optimal for the given biome, rather than ecosystem transition into a critically different state. Deviation from a stereotype is possible only in the eluvial ecosystems of catenas, where matter turnover is highly imbalanced, thus providing biota a chance to implement its evolutionary potential. The other ecosystems of a catena exclude this possibility due to predetermination of their ecological regimes. In those ecosystems successions are often interrupted and then resumed at different starting points, thus ensuring persistent mitigation to ecosystem evolution, which is a revolutionary and irreversible process that cannot be reproduced by definition.