

УДК [(591.553; 574.5):001.891]

А. А. Протасов, В. И. Юришинец, И. А. Морозовская

КОНСОРЦИЯ И КОНСОРТИВНЫЕ ОТНОШЕНИЯ В ГИДРОБИОЦЕНОЗАХ

*Работа посвящается светлой памяти
профессора Т. А. Харченко, который
был первым в исследовании консорций
в гидроэкосистемах*

В работе представлен анализ существующих воззрений на понятие консорции и ее место в экологических исследованиях. Обсуждается проблема классификации биоценологических связей в экосистемах. Приводятся примеры консорций и сообществ консортивного типа различного уровня, а также их графические модели. Обсуждаются экологические концепции «экологических инженеров» и «ключевых видов». Аргументируется необходимость развития биоценологического подхода к изучению гидроэкосистем, важным элементом которых являются консорции.

Ключевые слова: консорция, сообщества, гидробиоценоз, биоценологические связи, системный подход.

Системный подход является основой изучения биоценозов и экосистем [9, 18, 28]. Биотические связи в ценозах и экосистемах чрезвычайно разнообразны и могут быть представлены и классифицированы в отношении их направленности с определенным знаком: положительные (+), отрицательные (-) или индифферентные (0). Значимость и сила таких связей может быть определена на основе оценки изменения обилия популяций. Например, снижение численности одной популяции при взаимодействии ее со второй может указывать на успех в конкурентных отношениях последней. Однако эта классификация не рассматривает качественных аспектов взаимоотношений. Например, конкуренция может быть за субстрат или за пищевые ресурсы, мутуализм может быть связан с представлением или модификацией биотопа, или за счет улучшения трофических условий. Еще в начале второй половины XX века В. Н. Беклемишев обосновал необходимость формирования целого раздела экологии (биоценологии) — симфизиологии, предметом которого должны были стать «все процессы взаимодействия между отдельными организмами или биоценозами, и между ними и средой, ведущие к поддержанию живого покрова Земли» [4, с. 3]. Далее в этой работе он несколько сужает область симфизиологических связей до межпопуляционных. Хотя ни само название «симфизиология», ни ее принципы, про-

© Протасов А. А., Юришинец В. И., Морозовская И. А., 2010

возглашенные В. Н. Беклемишевым, не утвердились в полной мере, важно то, что было обращено внимание на существование целой системы связей, которые могут быть классифицированы не только по направлению их воздействия, но и качественно. Очевидно, что сложное сообщество не может базироваться только на парных связях между популяциями, они должны образовывать сложную систему. Симфизиологические, или биоценологические связи (прямые и косвенные) представляют собой систему взаимоотношений между организмами и/или популяциями, которые изменяют условия обитания (топические связи), доступность и характер пищи (трофические), перемещение в пространстве (форические), создание убежищ и различных построек (фабрические).

Консорция: понятие, определения. Строго говоря, рассмотрение комплекса биоценологических (симфизиологических) связей не является предпосылкой введения понятия «консорция». Только рассмотрение частного случая, а именно поселения одних организмов на теле других, приводит В. Н. Беклемишева к заключению, что «каждый организм обычно входит в состав биоценоза не сам по себе, а в составе какого-либо консорция, состоящего из одной особи вида-эдификатора консорции и целого ряда особей эпibiонтов и эндобионтов» [4, с. 7]. Таким образом, изначально консорция рассматривалась как система взаимосвязей между индивидами. Следует также отметить, что В. Н. Беклемишев собственно с консорцией связывал такие отношения, когда одни организмы используют тело других как своеобразный микробиотоп, то есть в системе только топических связей, а не всех возможных симфизиологических, как указывает М. А. Голубец [9]. Независимо от В. Н. Беклемишева к понятию консорции пришел Л. Г. Раменский. Он указывал на то, что консорция — это сочетание разнородных организмов, «связанных друг с другом в их жизнедеятельности известной общностью их судьбы» [27, с. 186]. Этим, по мнению Б. А. Быкова [6], подчеркивалось, что такие группы тесно связанных организмов формируются при длительном «консорциогенезе», длительном процессе коадаптации.

Таким образом, консорция изначально рассматривалась как сложная система взаимосвязей между организмами, в которой определяющую роль играет доминирующий организм-эдификатор, и которая формируется в результате продолжительного процесса.

Обоснование концепции. Показательно то, что Л. Г. Раменским само понятие консорции было применено при обсуждении вопросов конкуренции в биоценозах и конкурентных отношений. Он подчеркивал, что не следует преувеличивать роли конкурентных отношений, то есть прямых взаимовлияний одной популяции на другую. Далеко не всегда популяции взаимодействуют непосредственно друг с другом. «Общность судьбы» предполагает не только совместное продолжительное сосуществование, но формирование тесных, вероятно, более тесных, чем с внешним окружением, отношений. Поэтому «без выделения и изучения консорций наше знание биоценозов не будет полным и законченным» [27, с. 187]. Консортивные группы выделялись Л. Г. Раменским «помимо синузиев и общеизвестных цепей питания». В. Н. Беклемишев вводит понятие «консорция» также исходя из представлений о связях в биоценозе, не только прямых, непосредственных между орга-

низмами и их популяциями, но и опосредованных, а также сложных связей целостных групп (консорций) между собой.

Дальнейшее развитие понятия консортивности и консорции [6, 8, 9, 14, 25, 26, 33] в своей сути не изменило первоначальной концепции. Консорция обладает определенной индивидуальностью, обособленностью, как в хронологическом, так и в функциональном аспекте. Детерминант определяет вещественно-энергетические взаимодействия и пространственные границы консорции.

Делая заключение об одном из типов связей, В. Н. Беклемишев определяет, что топическая связь между двумя видовыми популяциями, входящими в состав одного биоценоза, «заключается в том, что отдельные особи одного из партнеров или вся его популяция в целом видоизменяет физические или химические условия среды в сторону, благоприятную или неблагоприятную для другого партнера» [4, с. 5]. Ранее [23] мы уже высказывались, что это положение может быть расширено, это вытекает из всей концепции В. Н. Беклемишева: за счет прямых и косвенных связей одни организмы видоизменяют условия существования (в топическом, трофическом, фабрическом или форическом аспектах) в сторону благоприятную или неблагоприятную для других организмов. Консорция представляет собой «сгущение» таких связей, в первую очередь в топическом аспекте.

Биоценогические связи. Теоретические вопросы экологии, связанные с консорцией, активно обсуждались в 60—70-е годы XX века [8, 13, 25, 29]. Наиболее важными были следующие вопросы: 1) может ли быть детерминантом консорции гетеротрофный организм; 2) может ли консорция рассматриваться как индивидуальная и как межпопуляционная; 3) какого характера связи следует относить к консортивным; 4) следует ли принимать концентрированную модель консорции.

Первый вопрос совершенно определенно решился в пользу автотрофно-гетеротрофных консорций [9, 14, 31]. Второй вопрос также рассматривается в настоящее время в более широком аспекте: существует многоуровневый подход — от индивидуальных консорций до сообществ консортивного типа [6, 23]. Третий вопрос дискутируется до сих пор [9]. Концентрированная модель консорции принята во многих работах как наиболее адекватная представлениям о консорции, однако имеются работы [31], в которых рассматриваются схемы полидоминантные (с более чем одним детерминантом) консорции.

В. Н. Беклемишев [4] рассматривал консорции в первую очередь в связи с существованием прямых топических связей. Это совершенно справедливо, поскольку детерминант консорции в первую очередь создает своеобразные биогенные местообитания. На примере двух консорций, которые формировали прикрепленные организмы дрейссена и мшанка, показано, что вид-детерминант связан с консортами более чем 10 связями, основная часть из которых — топические [33]. Длительное исследование различных сообществ перифитона в Азовском море позволило установить более 230 разнообразных связей между детерминантом и консортами [20]. Показательно то,

что практически все разнообразные отношения между ценопопуляциями могут быть описаны четырьмя типами связей (топические, трофические, форические и фабрические) с двумя их вариантами — прямыми и косвенными [4]¹. Значительно преобладает количество топических связей, что, очевидно, является характерным для консорций организмов морского перифитона. Важно отметить, что те или иные формы и виды-эдификаторы могут «предоставлять» вполне определенный и достаточно ограниченный набор микробитопов. На примере веслоногих ракообразных показано, что в индивидуальной консорции это — поверхность тела, полости, сообщающиеся с внешней средой, внутренние полости тела, мезотопическое существование, когда часть тела консорта находится в теле детерминанта, а часть — во внешней среде. Существуют и определенные ограничения в освоении тех или иных микроместообитаний консортами. Так, водоросли занимают в теле пресноводной губки *Spongilla* в основном поверхностный слой (более 70%) и находятся в 3-миллиметровом верхнем слое тела колонии [32].

Биоценотические связи неравнозначны по количеству и разнообразию факторов воздействия. Факторы кондиционирования среды детерминантом консорции достаточно разнообразны (таблица), однако необходимо отметить, что определенные связи существуют и между консортами, таким образом и они выполняют определенную функцию по кондиционированию среды, и для детерминанта консорции в том числе. Как видно из таблицы, наиболее богаты и разнообразны топические биоценотические связи.

Структура консорций. Общепринято представление о том, что консорция состоит из центрального вида (вида-эдификатора, детерминанта консорции) и консортов [4, 13, 14, 33]. Взаимодействие, взаимосвязь между членами консорции демонстрируется распространенной схемой концентрированной структуры [9, 13, 15]. Представление о центральном виде как (обязательно) автотрофе приводит к тому, что консортивные связи в концентрических «сферах» рассматриваются, в первую очередь, как трофические цепи. Б. М. Миркин [15] прямо указывает, что концентры консорции соответствуют трофическим уровням фитофагов, зоофагов первого и последующих порядков. Однако такая схема нарушается, если принимать, что центральным видом могут быть как автотрофные, так и гетеротрофные организмы [14, 33]. Трофические отношения, безусловно, являются одними из важнейших, однако в водных сообществах (в значительно большей мере, чем в наземных) распространены не только пастбищные, но и детритные цепи питания. Первичный источник питания может быть вообще не связан с жизнедеятельностью центрального вида. Поэтому, как отмечает В. И. Мальцев [14], «важен не способ производства органического вещества, а размеры организма и способность кондиционировать среду». Со вторым можно согласиться лишь частично, поскольку способность кондиционировать среду действительно связана с относительно крупными размерами (детерминант заведомо крупнее консортов), однако кондиционирование среды может осуществляться не только за счет прямых топических связей.

¹ Нам не известны работы, в которых бы делались попытки расширить систему связей В. Н. Беклемишева.

Биоценотические связи и характер кондиционирования среды в консорции
 ([23] с дополнениями, 33)

| Типы связи | Характер кондиционирования среды |
|-------------|--|
| Топические | <p><i>А. Детерминант — биотопоген</i></p> <ul style="list-style-type: none"> — Предоставление для поселения поверхности тела, колонии, внутренних органов, тканей, межтканевой жидкости, клеток — Образование малых полостей, ходов, промежутков между частями тела или организмами в колониях и конгрегациях — Предоставление поверхности тела для поселений других седентарных организмов <p><i>Б. Детерминант — модификатор среды</i></p> <ul style="list-style-type: none"> — Изменение режима турбулентности и других гидродинамических условий — Изменение кислородного режима и других химических характеристик среды — Затенение, изменение режима освещенности — Изменение термических условий — Изменение геометрии, структуры основного субстрата, накопление детрита, фекалий, пеллет, псевдофекалий, отторгаемых покровов и посмертных остатков |
| Трофические | <ul style="list-style-type: none"> — Непосредственное потребление — Потребление выделений, отторгаемых частей тела — Влияние на степень доступности внешних источников пищи — Трансформация пищевых объектов, увеличение доступности пищи — Накопление трансформированной пищи (фекалий, псевдофекалий, детрита) — Накопление отмерших организмов, отторгаемых частей тела, отмирающих тканей, используемых как пища |
| Фабрические | <ul style="list-style-type: none"> — Создание убежищ за счет биологического материала детерминанта и членов консорции |
| Форические | <ul style="list-style-type: none"> — Перемещение, способствующее расселению консортов. — Перемещение, способствующее избеганию негативных факторов и условий — Перемещения, улучшающие трофические условия для консортов — Перемещение, обеспечивающее реализацию жизненных циклов |

В консорцию входят организмы различных размеров, которые сами могут стать центрами консорций. М. А. Голубец прямо отмечает, что «каждая большая (в первую очередь автотрофная) консорция есть система меньших, ядрами которых являются консорты» [9, с. 49]. Консортивные структуры распространены не только в сообществах бентоса и перифитона, где организмы имеют сравнительно крупные размеры, но и в планктоне [17]. Так, распространенной формой эндобионтной консорции является сожительство планктических инфузорий и зеленой водоросли *Chlorella vulgaris* Bayer. Разнообразны по составу эпибионтные консорции ракообразных и прикрепленных инфузорий и коловраток.

Размер играет определенную роль в увеличении богатства консорции. Колониальная инфузория *Ophrydium versatile* Müller (колонии диаметром до нескольких десятков миллиметров), кроме эндобиотической водоросли *Ch. vulgaris*, содержала 25 видов диатомовых, 2 вида зеленых и 3 вида синезеленых водорослей [37]. Исследования в оз. Нарочь показали, что сами инфузории имеют в своем теле только зеленые водоросли *Ch. vulgaris*, однако между клетками в слизи обнаружены представители около 100 различных видов водорослей. Причем располагаются они достаточно специфично: в центре колонии — диатомовые, в средней части колонии — синезеленые, на поверхности — опять диатомовые, но уже других видов [16]. Таким образом, консорция имеет двухступенчатую структуру: детерминантом является инфузория, ближайшим симбионтным консортом — хлорелла, консортами второго уровня — прочие водоросли, обитающие в слизи. Богатство консорции, очевидно, зависит от размеров всей колонии.

В концентральной схеме консорции консорты различаются лишь по степени функционально-энергетической удаленности от детерминанта. Более сложная и дифференцированная схема классификации консортов предлагается В. И. Мальцевым [14]. Собственно консорты, согласно этой типизации, связаны непосредственно с особью детерминанта. Супраконсорты связаны с ценопопуляцией детерминанта. Третью группу составляет так называемые «посетители». На примере консорций с детерминантами высшими водными растениями этим автором проведено разделение: личинки хирономид отнесены к собственно консортам, к супраконсортам — пиявки, брюхоногие моллюски, к «посетителям» — рыбы. Безусловно, положение в консорции, связь с видом-детерминантом у различных популяций неодинакова. Очевидно, что личинки-фитофаги, обитающие непосредственно на растении, и топически, и функционально более близки к детерминанту, чем подвижные пиявки-зоофаги, а тем более фитофаги и детритофаги брюхоногие моллюски, которые легко могут покинуть растение. Тем не менее, выделение супраконсортов только по характеру трофических отношений вряд ли правомочно.

Нам представляется, что система биоценотических связей В. Н. Беклемишева [4] остается наилучшей основой для установления структуры консорций. Выделение супраконсортов, консортов n -го порядка, представителей различных концентров не может быть однозначным. Организмы могут быть объединены прямыми трофическими, косвенными топическими связями, то есть при разных критериях оценки степень близости их к детерминанту

различна. Например, в сообществах с доминированием дрейссены одним из наиболее часто встречаемых видов является пиявка *Erpobdella octoculata* [22], которая не связана с детерминантом трофически. Однако топические условия, создаваемые дрейссеной в ее пространственно сложных поселениях создают благоприятные трофические условия для пиявки, поскольку создают благоприятные топические и трофические (прямые связи) для пищевых объектов хищника. Таким образом, эта пиявка должна быть отнесена к «близким» консортам, а не к супраконсортам.

Необходимо подчеркнуть, что структура консорций связана не столько с видовыми особенностями детерминанта, сколько с экоморфными характеристиками [22], пространственной структурой конгрегаций детерминанта [21], с его размерами [14].

Показательны данные, полученные в исследованиях на Киевском водохранилище [31]. В качестве одной консорции рассматриваются группировки, где основным эдификатором выступают три вида моллюсков — *Unio tumidus* Phillipsson, *U. pictorum* (L.), *Anodonta piscinalis* Nilson, а субэдификаторами — два вида дрейссенид: *Dreissena polymorpha* Pall. и *D. bugensis* Andr. Причем, система Unionidae + *Dreissena* рассматривается как единое ядро консорции симбиотического характера. В самых различных водоемах два вида дрейссен (*D. polymorpha* и *D. bugensis*) образуют сложные пространственные поселения не только на инертных субстратах, но и на раковинах живых крупных унионид [31, 39, 43, 47]. Хотя авторы [31] утверждают, что в наземных экосистемах такая структура консорции не известна, можно провести, видимо, аналогию с древесными формами и эпифитами. Нам представляется, что в данном случае более целесообразно говорить о специфической двухступенчатой структуре консорции. Первая ступень — это детерминант основной (в данном случае — униониды), вторая ступень — конгрегации дрейссены, которые сами могут быть центром консорции, в то время как крупный, но одиночный моллюск (без дрейссены) создает консорцию, гораздо менее разнообразную по составу.

Уровни консортивности. Изначально В. Н. Беклемишев [4] связывал консортивные отношения и само понятие консорции с организмом, особью. Действительно, вряд ли возможно найти в природе полностью «стерильный» организм, лишенный экто- и эндосимбионтов, кроме того, особь не может находиться вне трофических и других отношений с другими организмами. В этой же работе В. Н. Беклемишев указывал на то, что в действительности биоценотические связи должны рассматриваться как межпопуляционные. Популяция, ценопопуляция представляет собой структуру одновидовую, строго связанную с таксономическим статусом организмов. В то же время было показано [13, 31], что различные виды, близкие по своим морфологическим характеристикам, образуют весьма сходные, если не идентичные консорции. На это же указывал Т. А. Работнов [25]: «некоторые внутривидовые таксоны, в особенности, если они приурочены к различным экотонам (например, формы сосны), специфичны по составу своих консортов» (с. 409). В то же время таксономически разные организмы, но принадлежащие к близким экоморфам, могут образовывать сходные консорции, их Б. А. Быков [6] предлагал называть синузильными, нам представляется, что

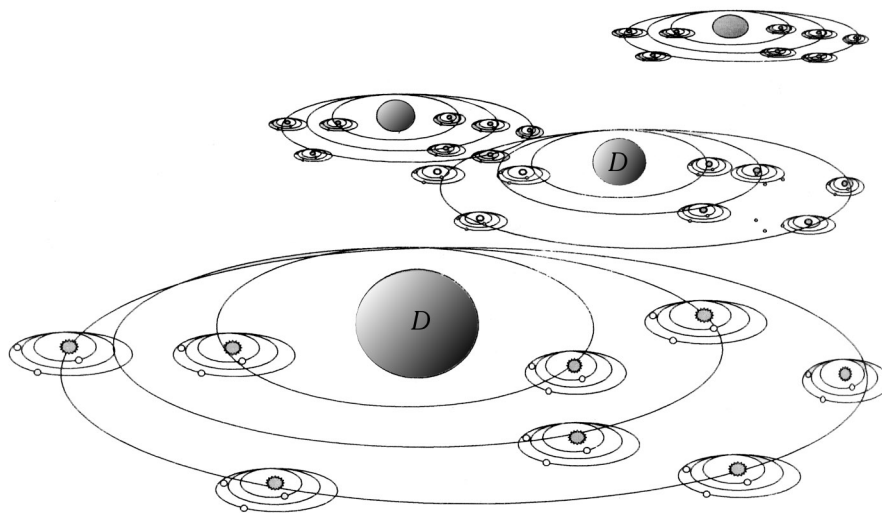
их лучше называть экоморфными. Неравнозначность отдельных ценопопуляций в формировании консорций и сообществ очевидна. Существует широкий спектр ценологических структур от сообществ с относительно слабыми взаимодействиями до сообществ с ярко выраженной доминирующей ролью центрального в сообществе вида. Такой взгляд на структуру сообществ позволил нам предложить концепцию ценологического, или *MP*-градиента [22, 24], а также ценологической консорции [23]. Последняя представляет собой сообщество, построенное по консортивному типу, то есть с хорошо выраженным доминантом-эдификатором, который создает благоприятные или неблагоприятные условия обитания.

Большое значение в понимании самой концепции консорции и ее принципиальной структуры имеет визуализация, адекватная графическая схема. Стала классической графическая модель консорции и консортивных связей В. В. Мазинга [13], которая представляет собой концентрическую структуру и гипотетическую систему связей между членами консорции.

Представляется, что графическую модель консорции целесообразно дифференцировать на две подмодели (рис. 1, 2). Первая, которую можно назвать «планетарной» моделью консорции, демонстрирует основные положения концепции относительно взаиморасположения и взаимовлияния членов консорции и между консорциями. Аналогии представляются достаточно конструктивными. Крупные детерминанты, обладая большей «гравитационной силой», могут объединять вокруг себя большие системы «планет»-консортов. Сами консорты могут иметь свои системы спутников, последние же также могут выступать центрами консорций низшего порядка. Однако, при всей многоступенчатости, роль основного детерминанта выражена в наибольшей степени. Таких «планетарных систем» может быть много. Они создают «галактику» — сообщество. Некоторые «орбиты» могут пересекаться, то есть консорты могут входить одновременно в разные консорции. Безусловно, «космические» аналогии и параллели касаются только самых общих системных характеристик. Например, условные «орбиты» консортов никак не аналогичны реальным орбитам, то есть траекториям движения планет.

Вторая подмодель необходима для того, чтобы показать направленность, характер и силу взаимосвязей. Она показывает очень важный момент, а именно — сгущение связей, увеличение силы связей и разнообразие их в пределах консорции по сравнению со связями межконсортивными. Консорция есть сгущение биоценологических связей. Обе «малые» модели могут быть объединены, если это позволяют графические возможности.

Жизненные формы и консортивные связи. На вопрос о том, что более важно в роли детерминанта консорции — его видовая принадлежность или особенности экоморфы вряд ли можно дать однозначный ответ. Характеристики экоморфы и видовые характеристики формируют признаки того или иного организма как возможного или реального детерминанта консорции. Исследования консорции губки [32] показали определенную микроярусность распределения водорослей в колонии *Spongilla lacustris* L., однако в колонии другого вида распределение будет, вероятно, таким же, поскольку определяется доступностью освещения. Экоморфы и ценоэкоморфы опре-

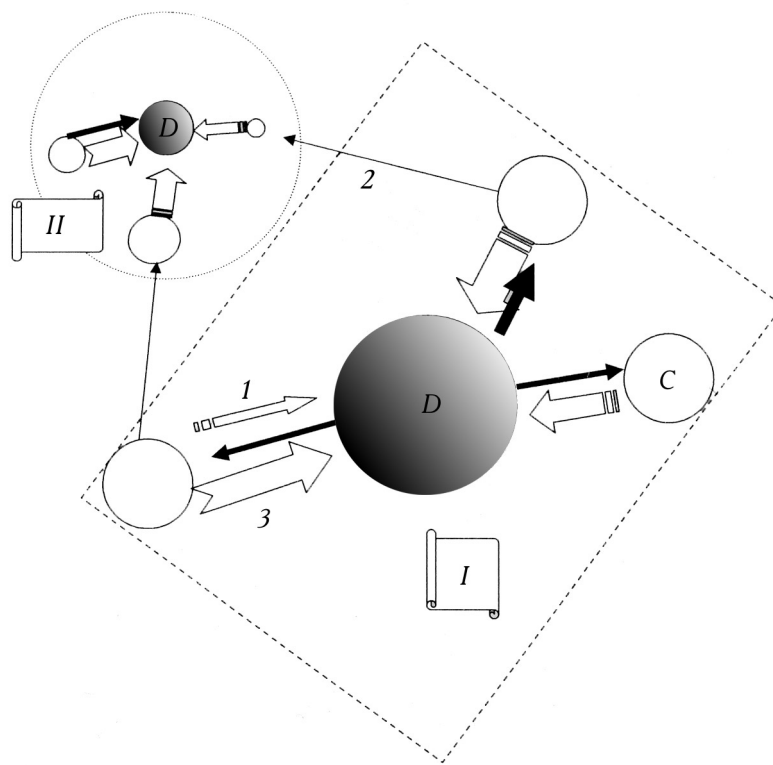


1. «Планетарная» модель консорций: *D* — детерминанты консорций (пояснения в тексте).

деляют строение консорции в соответствии со своей структурой. Экоморфы эфаптона (прикрепленные формы) [1] не только сами создают биогенные локальные местообитания, но в конгрегациях создают сложные биотопы (друзы моллюсков, поселения усоногих раков, заросли нитчатых водорослей и высших растений).

Консорции в экосистеме. Консорция рассматривается «как основной кристалл жизни» в силу того, что детерминант консорции представляет собой как бы «антенну», воспринимающую энергию солнца и затем передающую ее на другие трофические уровни [15]. Эти взгляды основаны на парадигме континуальности, непрерывности переходов от одних ценологических групп к другим, от менее сложных к более сложным системам. Очевидна значительная роль детерминанта консорции — автотрофа, который в первую очередь контактирует с ближайшими консортами. Тем не менее, этот подход представляется достаточно односторонним. Дело не только в том, что детерминантом консорции может быть как автотрофный, так и гетеротрофный организм или вид, но более в том, что основная экологическая функция детерминанта консорции — это кондиционирование среды, то есть не столько прямое «снабжение» пищей и энергией связанных с ним организмов, сколько влияние на доступность ресурсов, хотя и прямые трофические связи имеют большое значение.

Постулируется, что консорция является минимальной экосистемой со всеми свойственными экосистеме атрибутами, включает живые компоненты, среду их существования, в ней осуществляется круговорот веществ и трансформация энергии [9]. Безусловно, консорции как надорганизменные системы обладают определенными сходными чертами с «большими» экосистемами (в смысле Ю. Одум, [18]), однако полное отождествление вряд ли целесообразно. Возвращаясь к первоначальным концепциям, можно пола-



2. Графическая модель связей в консорциях I (оконтурена прямоугольником) и II (оконтурена кругом): *D* — детерминанты консорций, *C* — консорты; 1, 2, 3 — различные типы связей (размер стрелок условно определяет силу связей).

гать, что консорция рассматривалась как определенная ассоциация индивидов и ценопопуляций (Беклемишев), связанных «общностью судьбы» (Раменский). То, что любой организм не существует без определенной среды обитания, является системной характеристикой, сам организм связан с абиотической и биотической средой, однако вряд ли стоит отождествлять эту систему с экосистемой.

Количество особей консортов, связанных с детерминантом, вполне конечно. Так, на раковинах живых моллюсков Unionidae в Киевском водохранилище отмечают от 2 до 68 особей прикрепленных моллюсков *Dreissena* в каждой из 6 размерных групп, всего 100—160 особей [31]. В водоеме-охладителе Хмельницкой АЭС нами на одной особи моллюсков-унионид, размеры которых были 48—88 мм, отмечено от 4 до 185 особей дрейссены (*D. polymorpha*). Друза дрейссены является привлекательным биотопом для различных подвижных гидробионтов. В них поселяются беспозвоночные, отсутствующие на песчаном грунте литорали. Для оз. Лукомского показано [11], что при возрастании численности моллюсков в друзе до 80 ос. богатство консортов возрастало, а затем стабилизировалось. Биомасса консортов была на порядок выше, чем биомасса бентоса на окружающем друзу грунте (порядка сотен и десятков г/м², соответственно). Обнаружена тесная положительная

корреляция между биомассой дрейссены и численностью некоторых видов олигохет [3].

Относительно пространственных границ консорции, целесообразно согласиться, что ее границы определяются границами объема, занятого детерминантом с ближайшими неподвижными и/или подвижными консортами [9]. Этот объем рассматривается как «ближайшее жизненное пространство» [30], куда входит объем самих детерминантов и консортов и объем водной среды, заключенный между частями тела или колонии, организмами конгрегации. Но, по мнению Б. Г. Александрова, в ближайшее жизненное пространство следует включать весь объем «в пределах контура его структурных элементов плюс объем воды, активно вовлекаемый в процессе жизнедеятельности» [2, с. 266]. Однако пространством консорции, очевидно, следует считать именно пространство контура элементов (пространство статическое), пространство, облавливаемое, например, фильтраторами, следует считать функционально доступным пространством ценоза (пространство динамическое).

Консорция и система «паразит — хозяин». Как уже было отмечено, понятие «консорция», предложенное В. Н. Беклемишевым первоначально, в «узком» смысле было связано с системой организма-эдификатора и его консортов — организмов различных видов, обитающих на эдификаторе и внутри него. При таком определении консорция этого «организменного» уровня может соответствовать системе «паразит — хозяин». Подобные консорции являлись и являются объектом исследования специализированных наук: микробиологии, вирусологии, паразитологии, фитопатологии.

Попытки охарактеризовать связи между организмами различных видов в подобных системах породили большое количество терминов, которые описывают характер взаимодействий между видами, стремясь охарактеризовать ключевой момент взаимодействия (топический, форический, физиологический, временной и т. п.): синойкия, эпиойкия, форезия, комменсализм, паразитизм, временный паразитизм, мутуализм, симбиоз и др. Явления, которые описывают данные понятия, часто перекрываются, а попытки систематизировать подобные связи в синтетических работах «...чаще ведут к эволюционному подходу, в котором учитывается постепенное усиление одной или двусторонней зависимости партнеров друг от друга, что в итоге приводит к паразитизму и мутуализму» [12, с. 23].

Консорции, связанной с организмом-эдификатором, соответствует также понятие «микрорастворитель», которое было предложено А. П. Марквичем [19]. Под микрорастворителем понимается совокупность «микрорегимипопуляций» постоянных и временных паразитов, которая формируется в теле одной особи соответствующего вида хозяина. Подчеркивается связь организмов, обитающих в (на) хозяине (эдификаторе) и свободноживущих стадий организмов, обитающих вне зоны непосредственного влияния организма-хозяина.

Возникает вопрос: всегда ли можно рассматривать систему «паразит — хозяин» как индивидуальную консорцию? Положительный ответ может

быть дан только в том случае, когда описывается вся консортивная система в целом: эдификатор (хозяин) и все консорты, симбиотические организмы.

Концепции «видов — экосистемных инженеров» и «ключевых видов». Одной из концепций о неравнозначной роли видов в сообществах стала концепция ключевых видов (*key stone species*), которая активно обсуждается и развивается в экологии и в области охраны окружающей среды [42, 45]. Первоначально ключевые виды определялись как «...виды высокого трофического статуса, чья деятельность оказывает несоизмеримое (*disproportionate*) [с их обилием] влияние на состояние видового разнообразия в сообществе» (цит. по [36, 45, 46]). В таком определении подчеркивается ведущая роль трофических взаимодействий, а именно — отношений типа «хищник — жертва», которые не допускают монополизации потребления основных ресурсов среды одним видом жертвы. Это сохраняет высокую выравненность в сообществе, и, как следствие, — высокое разнообразие. Такому «узкому» взгляду на понятие ключевых видов была противопоставлена альтернативная точка зрения, которая по своей сути приближалась к описанию видов-эдификаторов консортивных сообществ, а именно: ключевым видом может быть любой вид, оказывающий большое влияние на любой из аспектов функционирования экосистемы [42]. Чтобы избежать полной профанации понятия, которое стало слишком широким, было предложено для видов, оказывающих существенное влияние на экосистему, использовать понятие «экологические доминанты» [35, 44]. Понятие «ключевые виды» было рекомендовано сохранить в первоначальном определении, с тем лишь указанием, что их роль существенна в регулировании конкурентных отношений в сообществах [35, 36]. В таком случае, в соответствии с указанной концепцией, вид-детерминант не всегда может выступать в качестве ключевого вида, но обычно является «экологическим доминантом».

Как в концепции консорции, так и в концепции видов «экосистемных инженеров» [38, 40] ключевым является положение о значительной роли вида или формы как модификатора среды. Хотя концепция «организмов-экосистемных инженеров» (*organisms as ecosystem engineers*) была сформулирована без какой-либо связи с идеями В. Н. Беклемишева², они поразительно точно совпадают: «Экосистемные инженеры — это организмы, которые прямо или опосредованно модифицируют (*modulate*) доступность к ресурсам других видов» [40, с. 373]. В качестве примеров организмов-инженеров приводятся американские аллигаторы, бобры, организмы морской мейофауны, моллюски-фильтраторы и др. То есть организмы, жизнедеятельность которых действительно существенно изменяет среду обитания других организмов. Например, совершенно определенно организмы-фильтраторы планктона оказывают существенное воздействие на среду обитания всего пелагического сообщества. Так, за сутки в евтрофном озере

² Только в 2006 г. в переписке с одним из авторов концепции «организмов — экосистемных инженеров» К. Джонсом нами было обращено внимание на практически идентичность основных дефиниций с работой В. Н. Беклемишева, которая К. Джонсу не была известна. Справедливости ради следует отметить, что и нам концепция «организмов — экосистемных инженеров» стала известна только в 2006 г.

ракообразные изымают значительную часть взвесей, осветляют в летний период до 80% всего объема водоема [10]. Весь объем 500 м верхнего слоя Мирового океана профильтровывается организмами примерно за 20 сут [5]. Огромна средообразующая, модифицирующая роль бентических и перифитических фильтраторов. Все фильтраторы Большого барьерного рифа (Австралия) за 5 лет отфильтровывают объем воды, близкий объему Тихого океана [34]. Дрейссена в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС профильтровала до 3,5 млн. м³/сут, или около 6% всего объема водоема [21]. Таким образом, моллюсков-фильтраторов можно отнести к «экосистемным инженерам» [41]. Также велика средообразующая роль бентических роющих организмов.

Не каждый существенно модифицирующий для других организмов среду вид может выступать центром консорции. Это еще раз подчеркивает, что консорция — понятие, в первую очередь связанное с топическими отношениями. Консорция — не только функциональная единица в экосистеме, но и хронологическая.

Консорция и концепция живого вещества В. И. Вернадского. В учении В. И. Вернадского о биосфере одно из ключевых мест занимает концепция живого вещества. Под ним он понимал совокупность живых организмов биосферы, которая обладает значительной преобразующей всю биосферу силой и энергией. Он также отмечал неоднородность живого вещества и, в частности, писал: «Я ввожу новое понятие сгущение живого вещества и не беру старое понятие биоценоза, так как в основу нашего рассмотрения жизни мы берем такие данные как массу, состав и энергию живых организмов» [7, с. 68]. Разнообразное по характеру, своим свойствам живое вещество биосферы распределено далеко не равномерно. Эта неоднородность — один из уровней разнообразия живого вещества — определяется как внутренними (биотическими) факторами, так и внешними факторами среды. Очевидно, что большее количество живого вещества (сгущение) его там, где среда оказывает меньшее сопротивление давлению жизни или же комплекс условий, ресурсов более благоприятен для развития организмов. Представляется, что консорции являются элементарными ценотическими сгущениями живого вещества.

Заключение

Как отмечал Т. А. Работнов [26], филогенез следует трактовать как филогенез типов биоценозов, включающий становление консорций (консорциогенез). В связи с этим очевидно, что любые исследования водных сообществ необходимо проводить с учетом разнообразия их структуры, с учетом роли консорций. Очень мало еще известно о реальной средообразующей роли гидробионтов. Не исключено, что консортивные отношения делают роль членов консортов не аддитивной, а интегральной, взаимоусиливая ее и взаиморегулируя. Консорция должна рассматриваться как система с определенными эмерджентными свойствами.

Понятие консорции является элементом биоценотического подхода в описании экосистем. По сути своей консорция является особой ассоциацией, в которой

есть центральный элемент, влияющий различным образом на определенную часть пространства вокруг себя таким образом, что характер этого влияния определяет связь этого элемента (эдификатора) с другими составляющими консорции — консортами. Центральным элементом, в зависимости от масштаба взгляда на это явление, выступает индивидуум, популяция, жизненная форма. Правомочность выделения понятия «консорция» и изучение консорций как структурных элементов экосистем кажется нам весьма обоснованным. Ведь именно сообщества консортивного типа зачастую определяют структуру и характер потоков в экосистемах, в которых они присутствуют, формируют своеобразный ландшафт, внешний облик экосистемы в целом. Чрезвычайно важным является также вопрос о консорциогенезе и связи его с эволюционным процессом. Как действуют отбор в консортивных системах, какова степень обособленности или, наоборот, интегрированности детерминантов и консортов? Безусловно, понятие консорции является одним из важных как в экологии, так и в гидробиологии.

**

У роботі представлено аналіз існуючих поглядів на поняття консорції та її місце в екологічних дослідженнях. Обговорюється проблема класифікації біоценотичних зв'язків в екосистемах. Наводяться приклади консорцій та угруповань консортивного типу різного рівня, а також їхні графічні моделі. Обговорюються екологічні концепції «екологічних інженерів» та «ключових видів». Аргументується необхідність розвитку біоценотичного підходу у дослідженні гідроєкосистем, важливим елементом яких є консорції.

**

The analysis of existent views on the concept of consortia and its place in ecological researches is presented. The problem of classification of biocenotic connections in ecosystems is discussed. Examples of consortia and consortia type communities of a different level, and also their graphic models, are proposed. Ecological conceptions of «ecological engineers» and «keystone species» are discussed. The necessity of development of the biocenotic approach to investigation of hydroecosystems with such significant elements as consortia is argued.

**

1. Алеев Ю.Г. Экоморфология. — Киев: Наук. думка, 1986. — 423 с.
2. Александров Б.Г. Гидробиологические основы управления состоянием прибрежных экосистем Черного моря. — К.: Наук. думка, 2008. — 343 с.
3. Афанасьев С.А. Особенности распределения олигохет в перифитоне в связи с пространственной структурой биотопов // Водные малоцетинковые черви: Материалы VI Всесоюз. совещ. — Рига, 1987. — С. 38—41.
4. Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. — 1951. — Т. 56, вып. 5. — С. 3—30.
5. Богоров В.Г. Роль планктона в обмене веществ в океана // Океанология. — 1969. — Т. 9, № 1. — С. 156—161.
6. Быков Б.А. Геоботанический словарь. — Алма-Ата.: Наука, 1973. — 216 с.
7. Вернадский В.И. Живое вещество. — М.: Наука, 1978. — 358 с.
8. Воронов А.Г. К понятию о консорциях // Журнал общей биологии. — 1974. — Т. 35, № 2. — С. 236—241.

9. Голубець М.А. Экосистемологія. — Львів. — 2000. — 316 с.
10. Гутельмахер Б.А., Сагчигов А.П., Филиппова Т.Г. Питание зоопланктона. — М.: ВИНТИ, 1988. — 156 с. — (Итоги науки и техники).
11. Дрейссена: систематика, экология, практическое значение. — М.: Наука, 1994. — 240 с.
12. Загальна паразитологія / К. Невядомська, Т. Пойманська, Б. Магніцька, А. Чубай. — К.: Наук. думка, 2007. — 484 с.
13. Мазинг В.В. Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов // Тр. Моск. о-ва испыт. природы. — 1966. — Т. 27. — С. 117—127.
14. Мальцев В.И. Место консортивности в системе экологических отношений // Биологические науки. — 1987. — Т. 8 (284). — С. 46—50.
15. Миркин Б.М. Что такое растительные сообщества. — М.: Наука, 1986. — 164 с.
16. Михеева Т.М, Макаревич Т.А. Альгофлора, ассоциированная с колониями инфузорий рода *Ophrydium* // Экологическая система Нарочанских озер. — Минск: Изд-во Университетское, 1985. — С. 112—116.
17. Николаев И.И. О консорциях в лимническом зоопланктоне // Морской и пресноводный планктон. — Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР. — 1987. — С. 134—141.
18. Одум Ю. Основы экологии. — М.: Мир, 1975. — 740 с.
19. Парацитоценологія. Теоретические и прикладные проблемы / Под общ. ред. А.П.Маркевича. — Киев: Наук. думка, 1985. — 248 с.
20. Парталы Е.М. Обрастание в Азовском море. — Мариуполь: Рената, 2003. — 378 с.
21. Протасов А.А., Афанасьев С.А. Основные типы сообществ дрейссены в перифитоне / / Гидробиол. журн. — 1990. — Т. 26, № 4. — С. 15—22.
22. Протасов А.А. Пресноводный перифитон. — Киев: Наук. думка, 1994. — 307 с.
23. Протасов А.А. О топических отношениях и консортивных связях в сообществах // Сиб. экол. журн. — 2006. — № 1. — С. 97—103.
24. Протасов А.А. Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсикология. — Киев: Ин-т гидробиологии НАН Украины. — 2008. — 106 с.
25. Работнов Т.А. Некоторые вопросы изучения консорций // Журн. общ. биологии. — 1973. — Т. 34, № 3. — С. 407—416.
26. Работнов Т.А. Фитоценология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. — 384 с.
27. Раменский Л.Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Ботан. журн. — 1952. — Т. 37, № 2. — С. 181—201.
28. Реймерс Н.Ф. Надежды на выживание человечества. Концептуальная экология. — М.: Россия молодая, 1992. — 365 с.
29. Селиванов А.И. Консорция в системе биотических взаимоотношений в биогеоценозах // Уч. зап. Перм. пед. ин-та. — 1976. — Т. 150. — С. 11—17.
30. Хайлов К.М., Юрченко Ю.Ю., Снигирев С.М. От растения к биосфере. Антиучебник. — Одесса: Друк, 2005. — 272 с.
31. Харченко Т.А., Зорина-Сахарова Е.Е. Консорция двустворчатых моллюсков литорали равнинного водохранилища как структурно-функциональная совокупность гидробионтов // Гидробиол. журн. — 2000 — Т. 36, № 5. — С. 9—17.

32. Харченко Т.А., Ляшенко А.В., Давыгов О.А. Консорция пресноводной губки в канале Днепр — Донбасс // Там же. — 1989. — Т. 25, № 1. — С. 31—35.
33. Харченко Т.А., Протасов А.А. О консорциях в водных экосистемах // Там же. — 1981. — Т. 17, № 4. — С. 15—19.
34. Шулов И.А. Экология. — М.: Высш. шк., 2000. — 512 с.
35. Davic R.D. Ecological dominants vs. keystone species: a call for reason // Conservation Ecology. — 4 (1): r. 2. — 2000. .
36. Davic R.D. Linking keystone species and functional groups: a new operational definition of the keystone species concept // Conservation Ecology 7(1): r. 11. — 2000. .
37. Eaton Y., Carr N. Observation on biology and mass occurrence of *Ophrydium versatile* (Muller) and associated algae in Lough Ree, Ireland. // Irish. Natur. J.-1989. — Vol. 2, N 2. — P. 55—60.
38. Gutierrez J., Jones C. Ecosystem engineers // Encyclopedia of Life Sciences (ELS). — Chichester: John Wiley & Sons Ltd., 2008. .
39. Hunter D., Bailey J. *Dreissena polymorpha* (Zebra Mussel): colonization of soft substrata and some effects on Unionid bivalves // The Nautilus. — 1992. — Vol. 106, N 2. — P. 60—67.
40. Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // Oikos. — 1994. — Vol. 69. — P. 373—386.
41. Karatayev A., Burlakova L., Padilla D. Impacts of Zebra mussels on aquatic communities and their role as ecosystem engineers // Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. — Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ., 2002. — P. 433—446.
42. Lamont B.B. Functional interactions within plants — the contribution of keystone and other species to biological diversity // Biodiversity in Mediterranean ecosystems of Australia / Ed. by R. J. Hobbs. — Surrey Beatty, Chipping Norton, Australia. — 1992. — P. 95—127.
43. Lewandowski K. Unionidae as a substratum for *Dreissena polymorpha* Pall // Pol. Arch. of Hydrobiol. — 1976. — Vol. 23. — P. 409—420.
44. Odum E.P. Fundamentals of ecology. Third ed. — Philadelphia: W. B. Saunders, 1971. — 725 p.
45. Paine R.T. A note on trophic complexity and community stability // Amer. Naturalist. — 1969. — Vol. 103. — P. 91—93.
46. Paine R.T. The Pisaster-Tegula interaction: prey patches, predator food preference, and intertidal community structure // Ecology. — 1969. — Vol. 50. — P. 950—961.
47. Protasov A., Afanasiev S., Zdanowski B. Znaczenie *Anodonta* sp. w procesach samooczyszczania wod jezior Koninskiх // XVI Zjazd Hydrobiologow Polskich, Wroclaw, 5—8 wrzesnia, 1994. — S. 119.
48. Wright J., Jones C. The concept of organisms as ecosystems engineers ten years on: progress, limitations, and challenges // BioScience. — 2006. — Vol. 56, N 3. — P. 203—209.