

И. В. Бурковский



СТРУКТУРНО-
ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ
ОРГАНИЗАЦИЯ
И УСТОЙЧИВОСТЬ
МОРСКИХ
ДОННЫХ
СООБЩЕСТВ

Издательство
Московского
университета

И. В. Бурковский

СТРУКТУРНО- ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И УСТОЙЧИВОСТЬ МОРСКИХ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ

*(НА ПРИМЕРЕ БЕЛОМОРСКОЙ
ПЕСЧАНОЙ ЛИТОРАЛИ)*

Издательство
Московского университета
1992

Бурковский И. В.

Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ (на примере беломорской песчаной литорали). — М.: Изд-во МГУ, 1992. — 208 с.

ISBN 5—211—02341—2.

В монографии обобщены результаты многолетних исследований автора по экологии морского бентоса. Рассматриваются видовая, размерная, трофическая, пространственная и временная структуры сообщества литорали, описаны факторы, обуславливающие ее устойчивость и изменчивость. Особое внимание уделено организмам микро- и макробентоса. Собственные оригинальные материалы обсуждены в свете данных мировой литературы.

Для экологов, гидробиологов и биологов широкого профиля, занимающихся проблемами окружающей среды.

Рецензенты:

доктор биологических наук,
профессор *В. Д. Федоров*,
доктор биологических наук,
профессор *А. М. Гиляров*

*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Московского университета*

Научное издание

Бурковский Игорь Васильевич

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И УСТОЙЧИВОСТЬ
МОРСКИХ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ**

Зав. редакцией *Н. М. Глазкова*, редактор *Н. М. Горелик*,
художественный редактор *А. Л. Прокушев*
Переплет художника *Ю. И. Артюхова*
Технический редактор *М. Б. Терентьева*
Корректор *М. И. Эльмус*

ИБ № 4505

Сдано в набор 17.08.92. Подписано в печать 26.10.92.
Формат 60×90^{1/16}. Бумага тип. № 2. Гарнитура литературная. Высокая печать
Усл. печ. л. 13,0. Уч.-изд. л. 15,35. Тираж 500 экз. Заказ № 50.
Ордена «Знак Почета» издательство Московского университета.
103009, Москва, ул. Герцена, 5/7.
Московская типография № 8 РППО «Росбланкиздат»
107078, Москва, Каланчевский туп., 3/5

Б $\frac{1903040100-159}{077(02)-92}$ 128—92

ISBN 5—211—02341—2

© Издательство Московского университета, 1992

В последнее время в изучении структуры и функциональной организации природных сообществ наблюдается заметное смещение акцентов. Популяционный подход, при котором основное внимание уделялось факторам и механизмам изменчивости и устойчивости отдельных популяций, все больше уступает место концепции сообщества как единого целого, фундаментом которой является приоритет взаимодействий между организмами разных трофических уровней. В природе лишь немногие виды можно рассматривать как изолированные популяции, большинство представляют собой части многовидовых систем. Разнообразные взаимодействия между видами в значительной мере обуславливают структуру сообщества, определяют этапы его развития и поведение отдельных популяций. Осознание этого обстоятельства стимулировало появление новых идей, понятий, методов и приемов, необходимых для теоретического и практического анализа экологических данных.

Особое влияние на развитие концепции сообщества оказали теории ниши, конкуренции, распределения ресурсов, гильдиевой структуры, канализации энергии и др. Они способствовали существенному углублению наших представлений о природном сообществе, позволили подойти к решению ряда сложных вопросов его организации и функционирования. В свою очередь понимание принципов устройства и нормального функционирования экосистемы, механизмов ее устойчивости находят практическое применение в самых разнообразных областях человеческой деятельности, включая охрану и рациональное использование биологических ресурсов, создание новых высокопродуктивных экосистем, водообеспечение и др.

В широком потоке публикаций по экологии морского бентоса трудно найти даже одну, в которой рассматривался бы весь комплекс вопросов, связанных с указанной концепцией. Настоящая работа представляет первый шаг в этом направлении и задумана как апробация концепции на совершенно конкретном примере. Выбор объекта исследования не случаен, он определяется рядом важных преимуществ сообщества, расположенного в приливно-отливной зоне континентального шельфа. Одно из достоинств экосистемы литорали — ее доступность. Трудно представить себе другой морской биотоп, который дал бы возможность изучать сообщество в жестко фиксированной системе пространственно-временных координат, без чего немыслимы детализированный и продолжительный анализ его структуры и логическая преемственность получаемого

материала. Другое обстоятельство, повлиявшее на данный выбор, связано с положением литорали как пограничной зоны биосферы, находящейся на стыке суши, атмосферы и океана и принимающей на себя основной удар еще весьма несовершенной человеческой деятельности. Этому вопросу отводится специальная глава, посвященная устойчивости сообществ прибрежной зоны к действию некоторых естественных и антропогенных факторов. Наконец, литораль относится к числу наиболее продуктивных зон Мирового океана, научно обоснованное использование ресурсов которой возможно уже сегодня.

Важной особенностью сообщества песчаной литорали, определяющей методологию исследования, является преобладание в его составе мелких одноклеточных организмов — бактерий, грибов, водорослей и простейших. Эти организмы прошли длительный путь совместной экологической эволюции, существуют в одном пространственно-временном масштабе факторов среды и могут рассматриваться как вполне репрезентативная модель сложного сообщества. Многие выводы, полученные нами вначале на уровне одноклеточных организмов, прежде всего на инфузориях, оказались совершенно справедливыми для уровней мейо- и макробентоса.

Появление настоящей книги было бы невозможно без помощи учеников и коллег автора. Значительная часть материала получена совместно со студентами, выполнявшими зачетные, курсовые и дипломные работы. Особую признательность автор выражает своим ученикам: *А. И. Азовскому, М. В. Зубкову, А. К. Кашунину, В. В. Медведеву, Н. Н. Молибога (Ильичевскому), И. Г. Поликарпову, М. А. Сабуровой, А. П. Столярову, В. С. Эпштейну и С. П. Якоби*. Автор благодарен коллегам *Л. Л. Бондарчук, И. А. Жиркову, Т. И. Кольцовой, В. О. Мокиевскому, А. В. Чесунову и Е. А. Чусовой*, оказавшим квалифицированную помощь при определении некоторых видов и групп организмов. Существенное влияние на окончательное содержание книги оказали научные контакты с *Т. А. Бек, А. М. Гиляровым, Г. Е. Михайловским, Л. Н. Сераным, В. Д. Федоровым*, в ходе которых обсуждались отдельные положения настоящей работы. Всем им автор весьма признателен.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКОСИСТЕМЫ И СТРУКТУРА БИОТОПА

I.1

ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКОСИСТЕМЫ

Важной особенностью беломорского побережья, определяющей облик донных сообществ, является выраженное пятнистое распределение грунтов. Как следствие, литораль и верхняя сублитораль чрезвычайно пестры по физическим свойствам. Песчаные участки разного размера, от нескольких десятков до тысяч квадратных метров, чередуются с такими же площадками, занятыми песчано-илистым, илистым, глинистыми грунтами, часто осложненными галечной, каменистой или валунной россыпью. Различна и мощность современных осадочных пород — от нескольких миллиметров до дециметров. Разнообразие среды возрастает за счет неравномерного действия на прибрежную зону приливно-отливных течений, волнового наката, речного стока и, наконец, контрастного климата этого полярного бассейна.

В качестве модели для исследования был выбран довольно типичный участок мелководья в кутовой части губы Черной (Карельский берег Кандалакшского залива, 66° с. ш.), получивший из-за топкого илистого дна на подходе с моря местное название — губа Грязная. Губа достаточно хорошо защищена от сильного прибоя, но открыта с юго-востока для накатной ветровой волны, под влиянием которой формируются рельеф и осадки литорали. Распределение грунтов приобретает здесь вместо привычного мелко-мозаичного — отчетливый поясной характер. Губа расположена в 200 м от основного русла эстуария, образованного небольшой рекой Черной. Влияние опресненной воды сказывается особенно сильно при южном ветре.

На рис. 1, а показано распределение разных типов грунтов в губе Грязной. Характер осадка в сочетании с положением участка относительно нуля-глубины определяет комплекс условий существования организмов на дне водоема, в том числе преобладающий вид (или группу) продуцентов (макро- и микрофитов), от развития которых зависят энергообеспеченность и самостоятельность экосистемы. Связь между указанными компонентами экосистемы столь существенна, что, как будет показано дальше, доминирую-

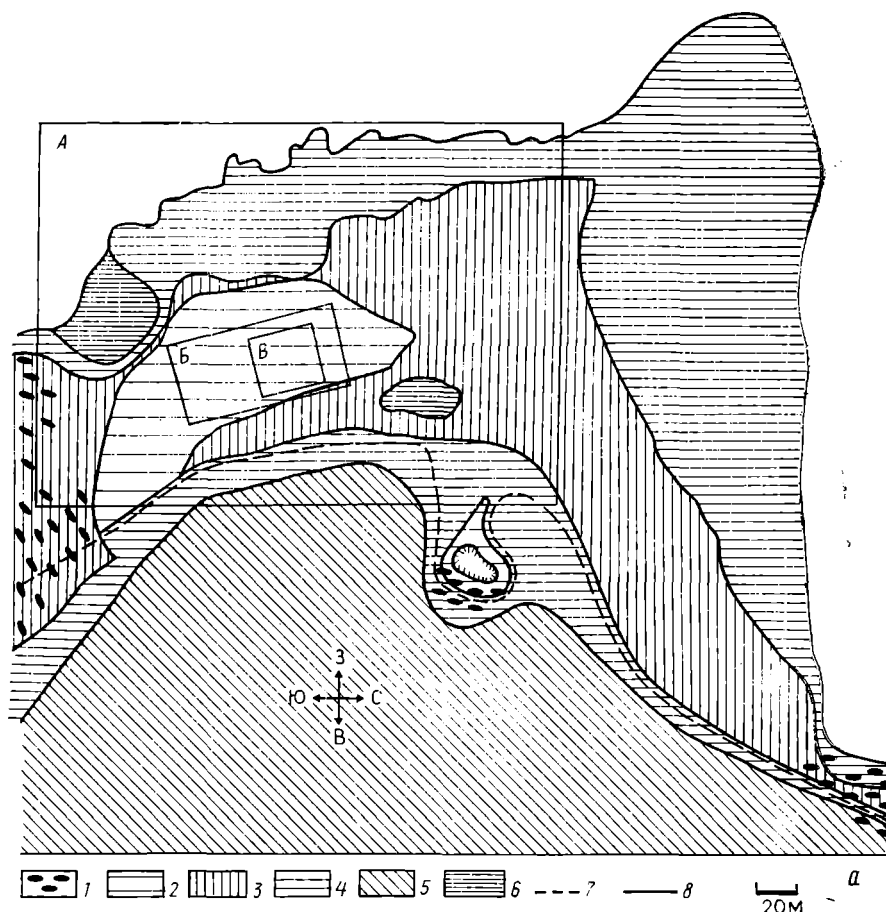
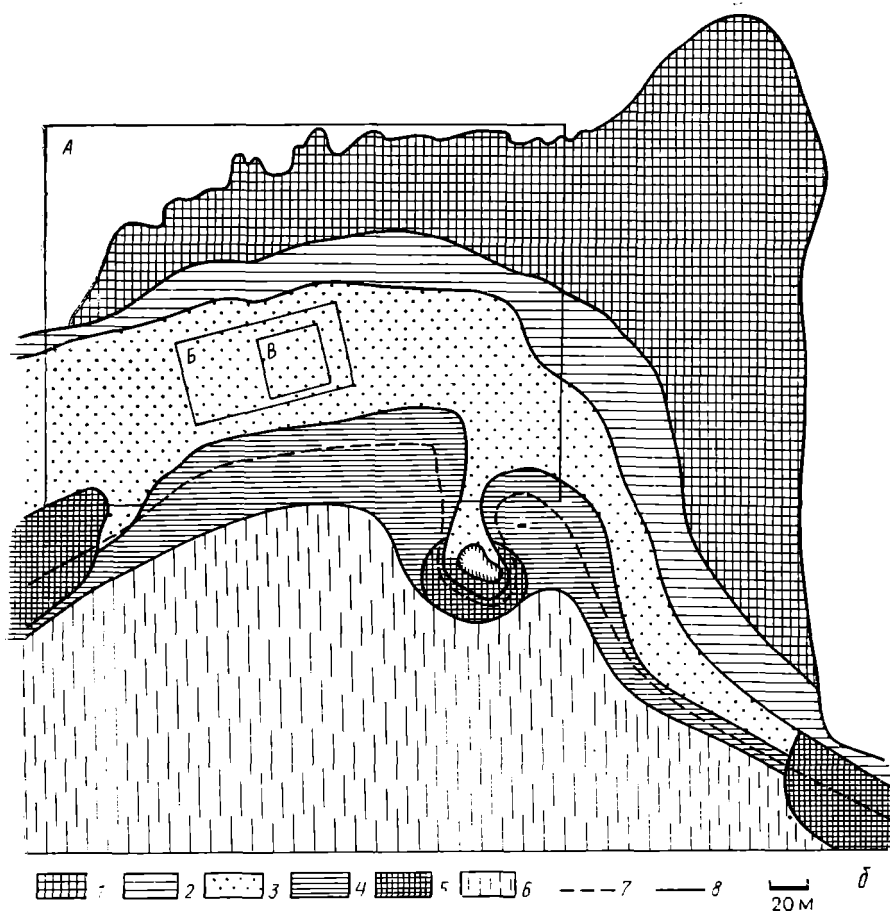


Рис. 1. Распределение грунтов (а) и макрофитов (б) в губе Грязной
 средним содержанием алевропелита, 4 — песок с высоким содержанием алевро-
 бина, 8
 б: 1 — *Puccinellia* sp., *Triglochia maritima*, *Glaux maritima*, *Aster tripolium*,
maritima, 4 — *Zostera marina*, 5 — *Fucus serratus*, 6 — редко: *Chorda filum*,
 Площади, ограниченные прямоугольниками А, Б, В, представляют разные мас-



а: 1 — валуны, 2 — песок с низким содержанием алевропелита, 3 — песок со пелита, 5 — илистый песок, песчаный ил, ил, 6 — глина, 7 — нулевая глубина — береговая линия.

Carex subspathacea, 2 — *Aster tripolium*, *Solicornia europaea*, 3 — *Ruppia Laminaria digitata*, 7 — нулевая глубина, 8 — береговая линия.
штабы исследуемого пространства (пояснение в тексте)

щий продуцент может служить надежным критерием при выделении ассоциаций донных организмов. В изучаемой экосистеме с увеличением глубины происходит последовательная смена 6 ассоциаций, 4 из которых связаны с определенным видом (или видами) макрофитов, а 2 — преимущественно с группами микрофитов.

Самое верхнее положение на литорали занимает соленый марш — болото на плотном песчано-илистом грунте, образованное густыми зарослями покрытосеменных растений — *Puccinellia* sp., *Aster tripolium*, *Triglochia maritima*, *Carex subspathacea*, *Glaux maritima* (рис. 1, б). Это своеобразный биотоп, совмещающий свойства наземной, почвенной и морской среды. В местах, свободных от плотной дерновины, а также в лужах, остающихся после отлива, наряду с типичными для соленого марша личинками двукрылых и олигохетами встречаются виды, характерные для песчано-илистых грунтов литорали и верхней сублиторали. Здесь же развиваются мальки некоторых рыб (сиг, камбала). Высокая первичная продукция обеспечивает постоянный приток органического вещества — основы для питания большинства живущих здесь организмов. Значительная часть органического вещества соленого марша перераспределяется внутри прибрежной экосистемы.

Ниже расположен пояс илисто-песчаного грунта с мозаичными вкраплениями глины и редкими валунами на поверхности, он занят цветковыми растениями *Aster tripolium*, *Salicornia europaea*, *Ruppia maritima*, не образующими, однако, плотной дерновины и не препятствующими заселению его роющими и интересными организмами. Среди беспозвоночных доминируют *Hydrobia ulvae*, *Macoma baltica*, олигохеты и нематоды. Микро- и мейобентос сосредоточены преимущественно в верхнем полусантиметровом слое. Эта зона также служит областью первичной продукции макрофитов, значительно превышающей потребности гетеротрофных организмов. Большая часть образующегося здесь органического вещества поступает в общий баланс прибрежной экосистемы.

Следующий пояс, занимающий всю среднюю и большую часть нижней литорали, представлен мелководными песками разной заиленности с весьма редкой порослью *Ruppia maritima* и разнообразным составом гетеротрофных организмов. Особенно благоприятны здесь условия для крупных роющих животных (*Macoma baltica*, *Mya arenaria*, *Arenicola marina*), более мелких полихет и олигохет и одноклеточных водорослей и простейших. Капиллярная структура песчаного грунта с выраженным вертикальным градиентом факторов создает большое разнообразие условий существования для микроскопических организмов, достигающих здесь наибольшего видового разнообразия. Ни в каком другом биотопе на море они не имеют такого качественного и количественного богатства (около 200 видов!). Основными продуцентами на песчаной литорали выступают микрофиты (диатомовые водоросли и фитомастигины), а также нитчатая водоросль *Cladophora fracta* и

цветковое растение *Ruppia maritima*. Однако их продукция лишь частично покрывает потребности гетеротрофных организмов; значительная часть органического материала поступает из соседних зон прибрежной экосистемы (из соленого марша и нижней литорали).

Песчано-илистый грунт вблизи уреза воды занят морской травой — *Zostera marina*, образующей довольно мощную дерновину, особенно в верхней сублиторали. Она препятствует проникновению в грунт многих роющих организмов, обильно представленных выше и ниже этой зоны. Основу животной ассоциации составляют прикрепленные или ползающие по поверхности виды (*Mytilus edulis*, *Hydrobia ulvae*, *Littorina littorea*, *Gammarus dubeni*), а также запутывающиеся в зарослях zostеры и нитчатки мелкие черви, в частности *Peloscolex benedeni*. Микро- и мейобентос развит слабее, чем на средней литорали, но имеет немало общих с ней видов. Продукция zostеры велика, а лишь частично используется гетеротрофными организмами в пределах данной зоны значительная часть продукции zostеры поступает на среднюю литораль.

Каменисто-валунная гряда вдоль уреза воды по обе стороны изучаемого участка обрастает фукодами (*Fucus serratus*, *Ascophyllum nodosum*). В зарослях бурых водорослей формируется комплекс организмов, использующих макрофиты как пищу, субстрат или убежище. Доминируют прикрепленные и некоторые активно перемещающиеся виды (*Mytilus edulis*, *Littorina littorea*, *L. obtusa*, *Peloscolex benedeni*), большинство из которых общие с ассоциацией в зарослях морской травы. Песчано-илистый грунт между валунами заселен преимущественно роющими и ползающими по дну беспозвоночными, обычными для всей литорали. Продукция фукоидов велика, и лишь незначительная часть ее используется на месте; большая часть реализуется за пределами самих зарослей (главным образом в виде детрита после отмирания водорослей).

Илистый грунт верхней сублиторали в губе Грязной практически лишен собственных продуцентов (местами встречаются *Laminaria digitata* и *Chorda filum*, микрофиты развиты слабо). Обитающие здесь гетеротрофы зависят от поступления органического материала из других зон прибрежной экосистемы (толща воды, пояс фукоидов на литорали, пояс ламинарий в сублиторали). Основу сообщества составляют моллюски, полихеты и нематоды, многие из которых общие с литоралью (*Artacama proboscidea*, *Macoma baltica*, *Hydrobia ulvae*, *Scoloplos armiger*, *Pygospio elegans*, *Priapulus caudatus*, *Terebellides stroemi* и др.). Микробентос развит слабо, преобладают фораминиферы.

Подводя итог описанию прибрежной экосистемы губы Грязной следует подчеркнуть, что соседние ассоциации, сменяющие друг друга с глубиной, имеют значительное количество общих видов, но вместе с тем, как правило, различаются по доминирующему составу.

ву и относительному развитию микро-, мейо- и макробентоса, т. е. по вкладу этих размерных групп в общий поток энергии в экосистеме. Наибольшим видовым разнообразием на единицу площади и сложностью отличаются ассоциации организмов, связанные с олигосапробным мелкозернистым песком литорали. Правда, это разнообразие достигается главным образом за счет мелких форм, в первую очередь одноклеточных организмов. В сильно заиленном песке возрастает относительная роль мейобентоса, особенно нематод; в илистом грунте — макробентоса, особенно полихет и моллюсков. При всех структурных нюансах основные принципы формирования ассоциаций общие. Любая ассоциация может служить добротной основой для детального изучения структурно-функциональной организации донных (и не только донных) сообществ. Наш выбор пал на сообщество песчаной литорали как наиболее структурированное и вместе с тем наиболее доступное с методической точки зрения образование. Однако анализ некоторых вопросов организации донных сообществ, в частности, на уровне макробентоса, требует выхода за пределы одной ассоциации. В этом случае целесообразно изучение целого комплекса соседних ассоциаций, входящих в одну или даже несколько сопряженных экосистем. Применительно к макробентосу район исследования был расширен прежде всего за счет более полного изучения губы Черной, часть которой представлена губой Грязной, а также за счет самых разнообразных участков в других губах Кандалакшского залива: Кислая, Нильма, Ругозерская и в проливе Великая Салма. Это позволило не только существенно увеличить объем материала, но и проверить, а где следует скорректировать, данные, полученные на базисном участке. Одним из первых результатов этого исследования явилось подтверждение того, что губа Грязная включает все разнообразие типов ассоциаций, свойственных мелководьям, и в этом смысле она — достаточно репрезентативная модель прибрежной экосистемы Белого моря.

1.2

СТРУКТУРА БИОТОПА, ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ФАКТОРОВ

В формировании современных осадков на литорали ведущая роль принадлежит **гидродинамическому фактору**: приливно-отливным и ветровым течениям. Волновая активность в губе невелика, так как участок глубоко вдается в материк, мелководен, а акватория перед ним изобилует островами, лудами и коргами, не дающими разыграться крупным волнам. Максимальное волнение в устье губы около двух баллов, максимальная скорость течения при этом не превышает 0,4 м/с; скорость приливно-отливных течений в штиль 1—3 см/с. Сила приливно-отливных и ветровых течений достаточна для транспортировки и перемешивания детрита, мелких

минеральных частиц и отдельных организмов, но исключает интенсивную эрозию донных осадков, происходящую при скорости придонного потока более 0,5 м/с (Кюнэн, 1969; Одесский, Яблоков, 1974). Именно поэтому в губе практически отсутствуют выходы коренных пород или древних осадков (алевропелитов). Два небольших выхода глины отмечены в зонах размыва вблизи уреза воды и на верхней литорали (см. рис. 1). По этой же причине многолетние наблюдения за мощностью современных осадков и рельефом дна литорали дают в целом совпадающие результаты; обнаруженные изменения касаются в основном микрорельефа и соотношения размерных фракций в грунте.

Гранулометрический состав осадка представляет в целом достаточно надежный показатель предшествующего гидродинамического режима. Преобладание в составе грунта крупных фракций свидетельствует об активности водных масс, мельчайших — о слабых течениях. Наибольшему волновому действию подвержены участки, расположенные на входе в губу, они заняты валунно-галечной фракцией; наименьшему — соленый марш на верхней литорали и небольшая площадь нижней литорали, представленные сильно заиленными песками. Промежуточное положение занимает средний горизонт литорали с мелкозернистым песком малой или средней заиленности (см. рис. 1). В местах низкой гидродинамической активности снижается сортированность осадка; здесь одновременно присутствуют и пелитовая (менее 0,01 мм) и крупнопесчанистая (0,5—1,0 мм) фракции. На большей части литорали развиты мелкозернистые пески (модальный размер зерен 0,10—0,25 мм), но содержащие разное количество алевроита (0,01—0,10 мм) и пелита.

Донные отложения — это не только субстрат для организмов, но и, что не менее важно, один из важнейших факторов, определяющих комплекс абиотических, особенно физико-химических и гидрохимических условий. Специальное исследование связи литологических параметров с рядом других и с компонентами сообщества на литорали в губе Дальне-Зеленецкой (Баренцево море) показало, что основным параметром, от которого зависят другие факторы среды, является содержание алевропелита (фракция мельче 0,1 мм) (Гуревич, Хасанкаев, 1976). Концентрация мельчайшей минеральной фракции в осадках определяет содержание органических веществ, влажность, соотношение ионов, окислительно-восстановительный потенциал и ряд других свойств морского грунта. От размеров минеральных зерен, плотности их упаковки зависят объем капиллярных пространств в грунте, его проницаемость — факторы, лимитирующие проникновение псаммофильных организмов, света, кислорода и определяющие физико-химические и гидрохимические условия в грунте (Hargrave, 1972).

С приливо-отливными течениями и **рельефом дна** непосредственно связана другая важная характеристика литорали — **мареографический уровень** (положение относительно нулевой глубины). Литораль представляет собой неравномерный уклон с локальными

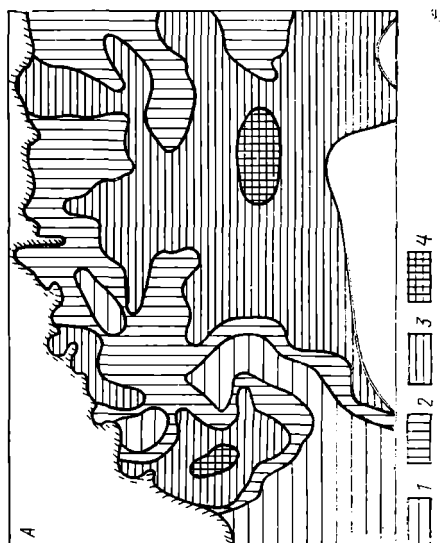
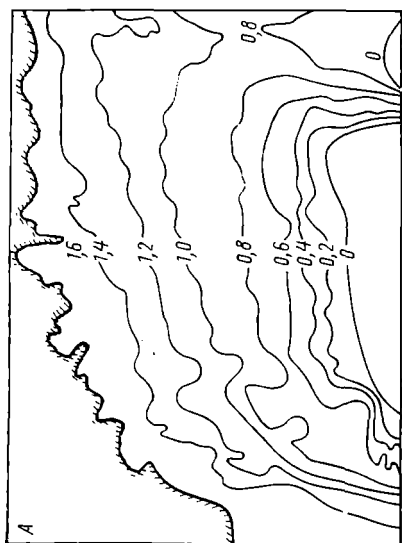
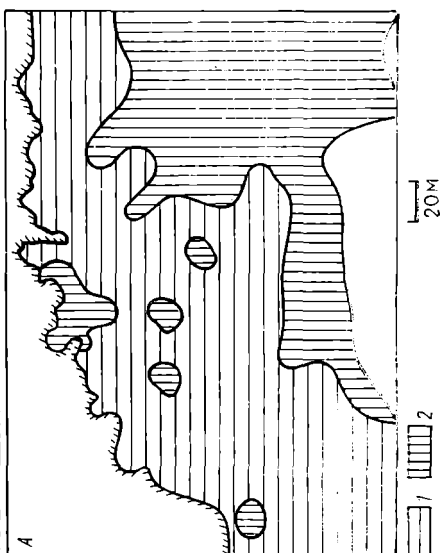
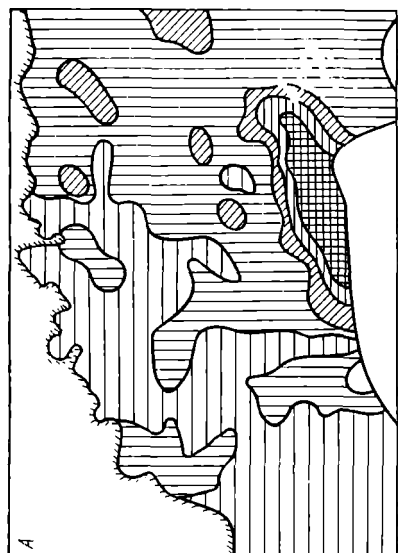


Рис. 2. Мареографический уровень и рельеф литорали. Линии с цифрами — изогипсы рельефа, относительная отметка, м

Рис. 3. Мощность современных осадков. Глубина залегания глины, см: 1 — более 30, 2 — 15—30, 3 — 1—15, 4 — менее 1 см

Рис. 4. Распределение $C_{орг}$ % от веса осадка: 1 — менее 0,5, 2 — 0,5—1,0, 3 — 1,0—1,5, 4 — 1,5—2,0, 5 — более 2

Рис. 5. Мощность окисленного слоя. Глубина залегания сероводорода, см: 1 — менее 5, 2 — более 5

возвышениями и понижениями относительно этой наклонной плоскости (рис. 2). Станции, расположенные на одинаковом удалении от береговой линии или уреза воды, могут существенно различаться по продолжительности осушения во время отлива. С продолжительностью осушения тесно связаны как экологическая характеристика сообщества (соотношение морских, пресноводных, наземных, почвенных организмов), так и амплитуда колебаний многих абиотических факторов (температура, соленость, влажность, окислительно-восстановительный потенциал, газовый состав, мощность окисленного слоя и др.). Чем выше горизонт литорали, тем контрастнее условия существования организмов.

Распределение жизни в толще грунта прежде всего связано с **мощностью современных отложений**. Древние осадки (фораминиферовые алевропелиты, или глины) и коренные породы непроницаемы для организмов. Поэтому слой жизни на литорали не может быть больше слоя современных отложений. Рыхлые осадки литоральной отмели подстилаются слоем плотной глины, глубина залегания которой и является показателем мощности современных осадков (рис. 3). Ввиду своей связанности и низкой (практически нулевой) проницаемости древние глины имеют постоянный рельеф поверхности и таким образом выполняют функцию матрицы, по которой восстанавливается изменяющаяся при сильных волнениях моря поверхность современных осадков. Размыв глинистого основания возможен только в зонах деструкции при ее поверхностном положении. Мощность современных осадков на литорали варьирует от 0 (на выходах древней глины) до 60 см при средних значениях 20—25 см, со значительными сезонными и годовыми флуктуациями. Весьма существенно влияние ледового режима литорали; зимой поверхностные слои песка смерзаются во время отлива с нижней поверхностью плавающих льдов, а весной, при разрушении общего ледяного покрова и перемещении кусков льда по литорали по мере их таяния оседают на других участках. Таким образом изменяются и рельеф дна и толщина осадка. В ряду последних десяти лет наблюдается слабая тенденция уменьшения мощности современных осадков, обусловленная, вероятно, сносом грунта в сублитораль.

С гранулометрическим составом и мощностью современных осадков связаны **содержание и качество органического вещества**. Наибольшее количество его отмечается в зонах кумуляции осадка, хорошо защищенных от вымывания, соответствующих мелкозернистым пескам с примесью алевропелитов; наименьшее — в зонах размыва и переосаждения грунта, соответствующих крупнозернистым пескам и гравию. На рис. 4 показано распределение $S_{орг}$ на литорали губы Грязной. Содержание органического вещества в грунте коррелирует прежде всего с концентрацией алеврита (0,57) и пелита (0,68). Места с повышенной концентрацией органического вещества характеризуются высокой влажностью осадка (коэффициент корреляции 0,78). Таким образом, между механиче-

ским составом грунта, содержанием органических веществ и влажностью существует довольно тесная положительная связь.

Органическое вещество в грунте представлено множеством компонентов, распределение которых в общем совпадает с $C_{орг}$ (Гуревич, Яковлева, 1976). Для организмов — потребителей органического вещества важны как соотношения компонентов, так и их происхождение. Значительную часть органического вещества в осадках составляют соединения гуминовых и фульвокислот. По данным В. И. Гуревича и Т. В. Яковлевой (1976), корреляция между $C_{орг}$ и этими соединениями составляет 0,85. По этой причине мелкозернистые осадки с высоким содержанием органических веществ имеют более низкие значения pH, чем крупнозернистые, содержащие, как правило, и меньшее количество детрита. Органическое вещество фульвокислотно-гумусового состава весьма древнего происхождения и прочно связано с пелитовыми частицами в органоминеральный комплекс, плохо разделяющийся при пирролизе и практически не включающийся в трофическую цепь (Мишустина и др., 1974). Поэтому не стоит высокие концентрации органического вещества в алевропелитах связывать с высокой пищевой ценностью (энергоемкостью) этих осадков. Пищевая ценность содержащегося в алевропелитах и сильно заиленных мелкозернистых песках связана главным образом с теми фракциями органического вещества, которые залегают на поверхности осадка и имеют современное происхождение. Именно они включаются в биотический круговорот.

Основная масса современного органического вещества в губе Грязной обязана своим происхождением макрофитам соленого марша, поясов зостеры, фукоидов и ламинарии. Часть детрита макрофитов задерживается на литорали, потребляется организмами, а часть, вероятно большая, смывается в сублитораль, где продолжает подвергаться биологической и химической деструкции. Содержание органического вещества в грунте сублиторали в несколько раз выше, чем на литорали. О захоронении органических остатков в условиях литорали, видимо, можно говорить как о процессе локальном по площади, эпизодическом во времени и связанном преимущественно с зарослями макрофитов, матами нитчатки и плотными поселениями некоторых связывающих грунт организмов (например, полихеты *Fabricia sabella*), препятствующих эрозии осадков. В целом на литорали, особенно в среднем горизонте, преобладают процессы эрозии над отложением.

Важным фактором распределения организмов на литорали является **влажность**. Значение влажности осадков обычно соответствует их максимальной влагоемкости (Павлова, 1976). Наибольшей влажностью обладают богатые органическим веществом мелкозернистые пески (до 22% по массе), наименьшей — крупнозернистые пески с низким содержанием органического вещества (14%). Для организмов важны не столько абсолютные значения влажности, сколько наличие свободной (несвязанной гравитационной и капиллярной) воды в грунте. Относительное количество ее, напро-

тив, выше в крупнозернистых песках, чем в мелкозернистых, и тем более в алевропелите. В этом же ряду убывают растворительные свойства грунтового раствора. Грунтовые растворы в мелкозернистых осадках обладают большим постоянством химического состава, на который практически не влияют приливно-отливные течения (исключая самый поверхностный 0—0,5 см слой). Химические и физико-химические свойства грунтовых растворов крупнозернистых песков и особенно гравия близки к таковым морской воды.

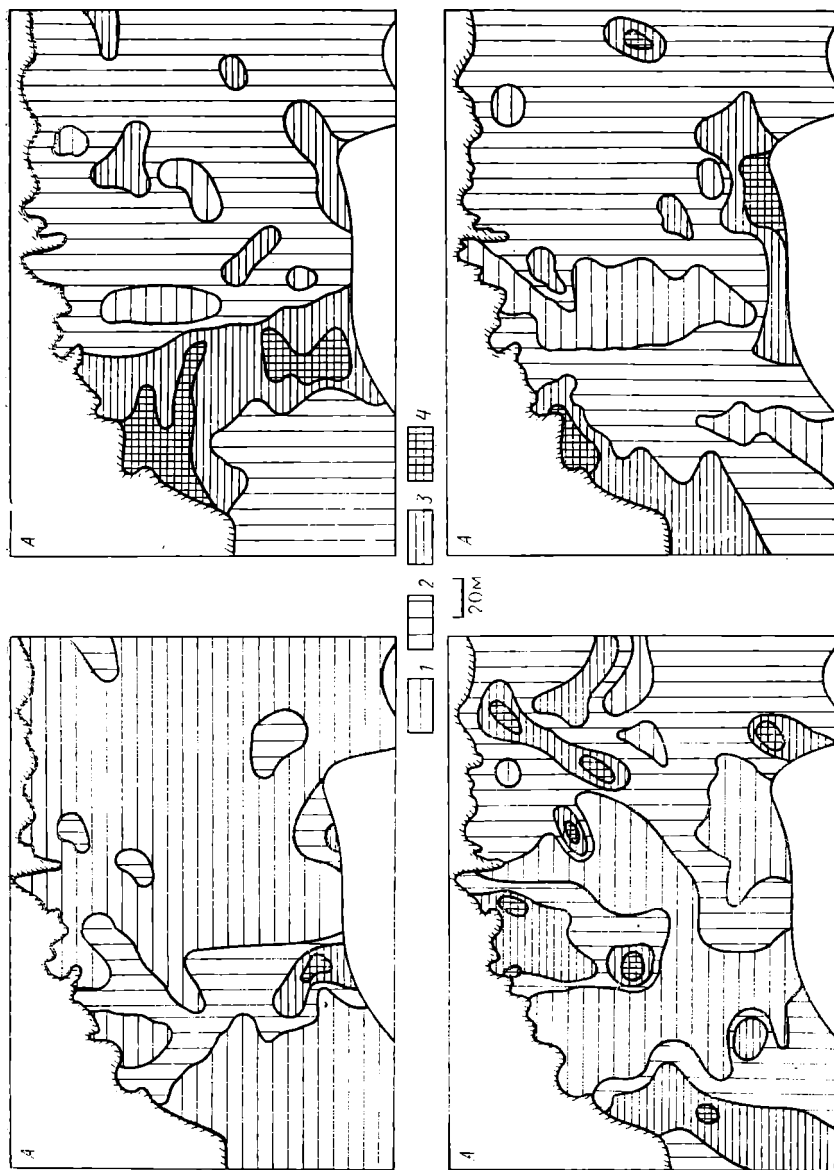
pH морской воды в губе колеблется в диапазоне 8,2—8,7; pH осадков варьирует в зависимости от механического состава, сапробности и глубины залегания слоя от 6,3 до 8,9. Наиболее низкие значения pH свойственны сильнозаиленным пескам и алевропелитам с высоким содержанием органического вещества; наиболее высокие — чистому песку вблизи уреза воды. Кислотность среды зависит также от глубины залегания слоя грунта: с глубиной она повышается. Так, в мелкозернистом песке с низким содержанием органических веществ (менее 0,5%) pH осадка с глубиной изменяется следующим образом: 0 см — 8,0; 1 см — 7,9; 2 см — 7,5; 4 см — 7,4; 10 см — 7,3 (со скачком в слое 1—2 см). В алевропелите pH варьирует от 7,9 на поверхности до 6,7 на глубине 10 см. Значение величины pH связано с приливно-отливными течениями и особенно с нагоном воды из эстуария реки Черной, воды которой несут большое количество органического вещества и имеют слабокислую реакцию (6,0). Разность в показаниях pH на приливе и отливе составляет в среднем 0,2 (варьирует от 0 до 0,6), в течение года — более 1,0.

Окислительно-восстановительный потенциал (Eh) — важный показатель комплекса физико-химических и химических условий среды. Наблюдается определенная связь в распределении pH и Eh; низким значениям окислительно-восстановительного потенциала, как правило, соответствуют и более низкие значения кислотности среды. Eh указывает также на относительное содержание в грунте кислорода, углекислоты и сероводорода. Значениям показателя выше 0 мВ соответствуют кислородные, от 0 до минус 200 мВ — бескислородные, а более низким (—200—400 мВ) — сероводородные (сульфидные) условия в грунте. На литорали в губе Грязной Eh осадков варьирует в пределах 260—400 мВ в зависимости от характера грунта и глубины залегания слоя. Для мелкозернистого песка малой сапробности был получен следующий Eh-профиль: 0 см — 150 мВ; 0,5 см — 110 мВ; 1 см — —18 мВ; 4 см — —110 мВ; 7 см — —300 мВ; 10 см — —400 мВ. В алевропелите Eh изменяется от 50 мВ на поверхности до —300—400 мВ на глубине 1—2 см. Eh морской воды составляет 110—180 мВ. Как и в случае pH среды, наблюдаются значительные суточные, приливно-отливные и сезонные колебания окислительно-восстановительного потенциала. Они меньше в мелкозернистых осадках и вблизи уреза воды, больше в крупнозернистых и вдали от 0-глубины. Разность в показаниях Eh на приливе и отливе составляет до 50 мВ (на поверхности грунта), в течение сезона — до 100 мВ (на поверхности грунта). По мне-

нию Л. Г. Павловой (1976), приливно-отливные изменения Eh связаны с чередующимися процессами подъема и дренирования восстановленных глубинных вод грунтового горизонта и инфильтрации свободной морской воды. Размер инфильтрации определяется водопроницаемостью осадков и, вероятно, высотой прилива. На наш взгляд, одна из возможных причин сезонного и многолетнего изменения Eh кроется в зависимости этого показателя от активной роящей деятельности видов макробентоса (пескожил, макома, мия и др.), изменяющих структуру осадка и открывающих доступ кислорода к глубинным слоям. Напротив, организмы, связывающие грунт (*Fabricia sabella*) или защищающие его от воздействия атмосферы, затрудняют этот доступ и, таким образом, снижают окисленность грунта. Так, в зарослях zostеры и под слоем нитчатки значения Eh на поверхности грунта даже ниже, чем на поверхности свободного от растительности алевропелита (-20 мВ против 50 мВ). Наконец, самые низкие поверхностные значения Eh связаны с функционированием пурпурных бактерий в литоральных лужах соленого марша. Здесь Eh составляет менее -250 мВ; таким образом, сероводород выходит на самую поверхность.

Присутствие **сероводорода** в грунте может быть определено визуально по черному цвету осадка, а также по специфическому запаху. Для большинства организмов сероводород ядовит. Исключение составляет группа тиобактерий, включающая бактерий, некоторых простейших и мелких многоклеточных. На рис. 5 показана зона выхода сероводорода в подповерхностные слои грунта. Весь пляж по диагонали делится на две области: с поверхностным ($0-5$ см) и глубинным ($5-35$ см) расположением сероводорода. Распределение сероводорода зависит от глубины залегания непроницаемого глинистого осадка, препятствующего фильтрации грунта и создающего специфические условия для анаэробного разложения органического вещества с образованием этого газа. Сильно заиленные пески и алевропелиты, кроме того, сами по себе малопроницаемы, и потому в большей мере, чем другие, заражены сероводородом. Между содержанием сероводорода и кислорода в грунте существует отрицательная корреляция, и на рис. 5 дано также представление о распределении окисленного слоя на пляже.

Литораль в районе исследования характеризуется высокой биологической продуктивностью и интенсивными процессами деструкции органического вещества. Следствием этих процессов будет повышенная концентрация биогенов в грунтовом растворе. Распределение общего азота (рис. 6) и фосфатов (рис. 7) на литорали заметно агрегированное, в известной мере комплементарное. Зона повышенной концентрации азота совпадает с участками мощного отложения современных осадков ($r=0,78$), представленных мелкозернистым гетерогенным песком с низким содержанием алевропелита и детрита. Напротив, высокие концентрации фосфатов приурочены к местам с повышенным содержанием алевропелита и органического вещества при малой мощности осадков ($r=0,47$).



- Рис. 6. Распределение общего азота. % от веса осадка: 1 — менее 0,05, 2 — 0,05—0,1, 3 — 0,10—0,15, 4 — более 0,15
- Рис. 7. Распределение фосфора (P_2O_5). % от веса осадка: 1 — менее 0,2, 2 — 0,20—0,25, 3 — 0,25—0,30, 4 — более 0,30
- Рис. 8. Распределение железа (Fe_2O_3). % от веса осадка: 1 — менее 1, 2 — 1—2, 3 — 2—3, 4 — более 3
- Рис. 9. Распределение меди ($CuSO_4$). мг/кг осадка: 1 — менее 3, 2 — 3—6, 3 — 6—9, 4 — более 9

Металлы. Железо в форме Fe_2O_3 обнаружено на большинстве станций, однако выделяется область с повышенными (и отдельные пятна с весьма высокими) концентрациями этого металла (рис. 8). Последние приурочены к местам с высоким содержанием пелита ($r=0,70$), влаги ($r=0,78$), гумусовых веществ ($r=0,67$) и $\text{C}_{\text{орг}}$ ($r=0,57$). На тесную связь распределения железа с перечисленными факторами указывают также другие авторы (Гуревич, Яковлева, 1976). По их мнению, корреляция железа с содержанием гуминовых кислот указывает на то, что железо поступает в осадок преимущественно в виде металлоорганических гуматных соединений.

Соединения меди в силу своей токсичности неблагоприятны для многих организмов, поэтому распределение их на литорали представляет особый интерес. На большей территории пляжа медь присутствует в небольших концентрациях: до 6 мг/кг (рис. 9). Наибольшие количества меди обнаружены в алевропелитах верхней и нижней литорали. В последнем случае это область мощного развития зоостеры и связанных с ней поселений мидий. Способность этих организмов концентрировать медь достаточно известна (Виноградов, 1938, и др.).

Солевой режим литорали весьма динамичен и пестр. Сказывается влияние приливо-отливных течений, речного стока и локального выхода грунтовых вод. К этому следует добавить выпадение атмосферных осадков, а весной — таяние снега и льда на литорали. Минимальная соленость на поверхности грунта отмечалась ранней весной (до 2‰) и поздней осенью (после периода дождей — до 5—10‰), максимальная — летом и зимой (до 30‰). В целом соленость грунтового раствора выше солености придонной воды, но в местах выхода грунтовых вод (в соленом марше верхней литорали) картина обратная. Вода над грунтом имеет соленость от 4,6 до 20,3‰. Поверхностные слои грунта жарким летом во время отлива имеют значительно более высокую соленость, чем нижележащие, особенно глубинные (0 см — 24‰; 1 см — 19‰; 4 см — 16‰; 10 см — 16‰, в море при этом 14‰). Они же подвержены большим колебаниям во время прилива и при выпадении атмосферных осадков.

Температура, как и соленость, чрезвычайно изменчивый фактор на литорали. Белое море — полярный водоем с контрастным климатом. Максимальная температура воздуха летом иногда достигает 32°, минимальная зимой — до минус 50°. В течение 5—6 мес в году (декабрь — май) море покрыто льдом, толщина которого на литорали достигает 1 м, при этом верхний горизонт литорали промерзает на значительную глубину, превосходящую мощность современных отложений. Организмы переживают это состояние в анабиозе. Грунт в среднем и нижнем горизонтах литорали имеет температуру, близкую к минус 1°; организмы находятся в слабоактивном состоянии.

Максимальные колебания температуры свойственны поверхности грунта, минимальные — слоям глубже 5 см. Суточные и приливо-отливные колебания температуры на поверхности летом со

ставляют до 20° . На рис. 10 показаны сезонные изменения температуры грунта с учетом средних суточных колебаний и распределение температуры в толще осадка.

Свет. Белое море как полярный бассейн характеризуется контрастным световым режимом: короткие зимние и продолжительные летние дни. Зимой, даже в самую ясную погоду, из-за мощного ледового покрова свет практически не проникает на поверхность грунта (до 1% от летней освещенности). Летом, напротив, продолжительность светлого времени велика, освещенность поверхности достигает 20 тыс. люкс. Проникновение света в толщу осадка зависит от его проницаемости; максимальная глубина для мелкозернистого песка составляет 7—8 мм (рис. 11, а). Мощность фотической зоны (более 1% падающего света) в этом случае не более 3 мм. На рис. 11, б показаны суточные изменения освещенности на поверхности осадка. Максимум приходится на 10—18 ч,

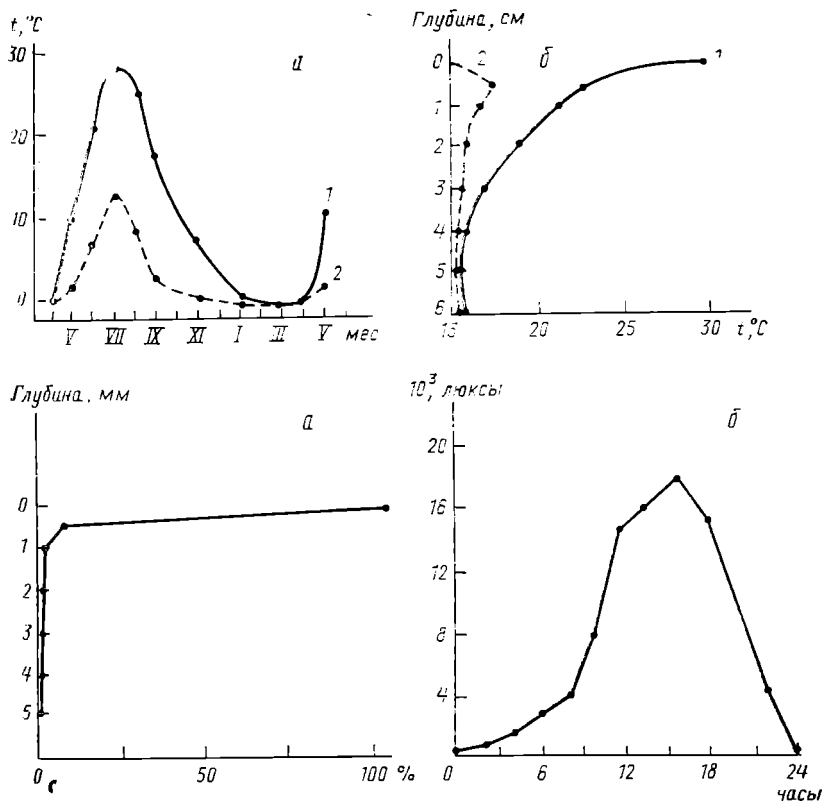


Рис. 10. Изменение температуры грунта на литорали: а — на поверхности в течение года, б — в толще грунта (в июле). 1 — максимальная, 2 — минимальная

Рис. 11. Изменение освещенности на литорали: а — в толще грунта (% от падающего света), б — в течение суток

минимум — на 0—2 ч. Суточные колебания освещенности определяют соответствующий ритм фотосинтетической активности водорослей и макрофитов, от которых в свою очередь зависят некоторые физико-химические и гидрохимические показатели (Eh , pH , кислород, хлорофиллоиды и др.).

До сих пор рассматривалось распределение факторов на достаточно большой площади. При изучении размещения организмов на литорали часто приходится ограничиваться значительно меньшими участками (на рис. 1 показаны рамкой Б и В), которые визуальнo воспринимаются как довольно однородные по структуре. В какой мере справедлива такая оценка, можно видеть из данных, представленных на рис. 12, а—г. С уменьшением размера площади заметно возрастает ее абиотическая однородность, однако и в этом случае легко прослеживаются закономерности, общие для всей литорали: уровень значений корреляции между факторами среды и элементы поясного распределения параметров. Другой важной общей особенностью распределения абиотических факторов, не зависящей от размера исследуемой площади, является выраженный вертикальный градиент многих физико-химических и гидрохимических факторов (Eh , pH , кислород, сероводород, температура и др.). Разность между величинами параметров на поверхности грунта на глубине нескольких сантиметров намного превосходит таковую для двух любых станций, взятых по горизонтали. Вертикальный

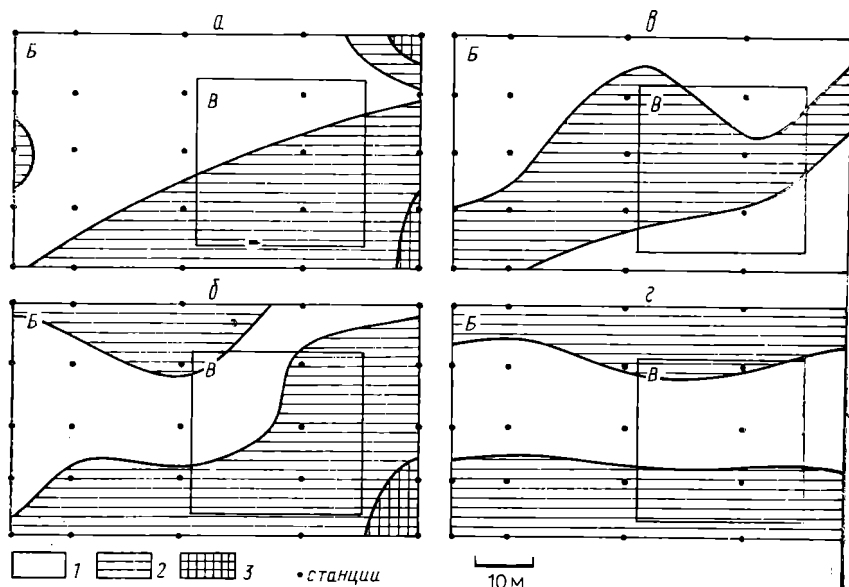


Рис. 12. Распределение пелита (а, % от веса осадка), $C_{орг}$ (б, % от веса осадка), кислорода (в, % от 100% насыщения) и редокс-потенциала (г, мВ). $\bar{m}$ — среднее, $m_a=2,18$, $m_b=4,8$, $m_v=37,9$, $m_r=164$. Б и В — то же, что на рис. 1 1 — менее $\bar{m}$, 2 — более $\bar{m}$, 3 — более $2\bar{m}$.

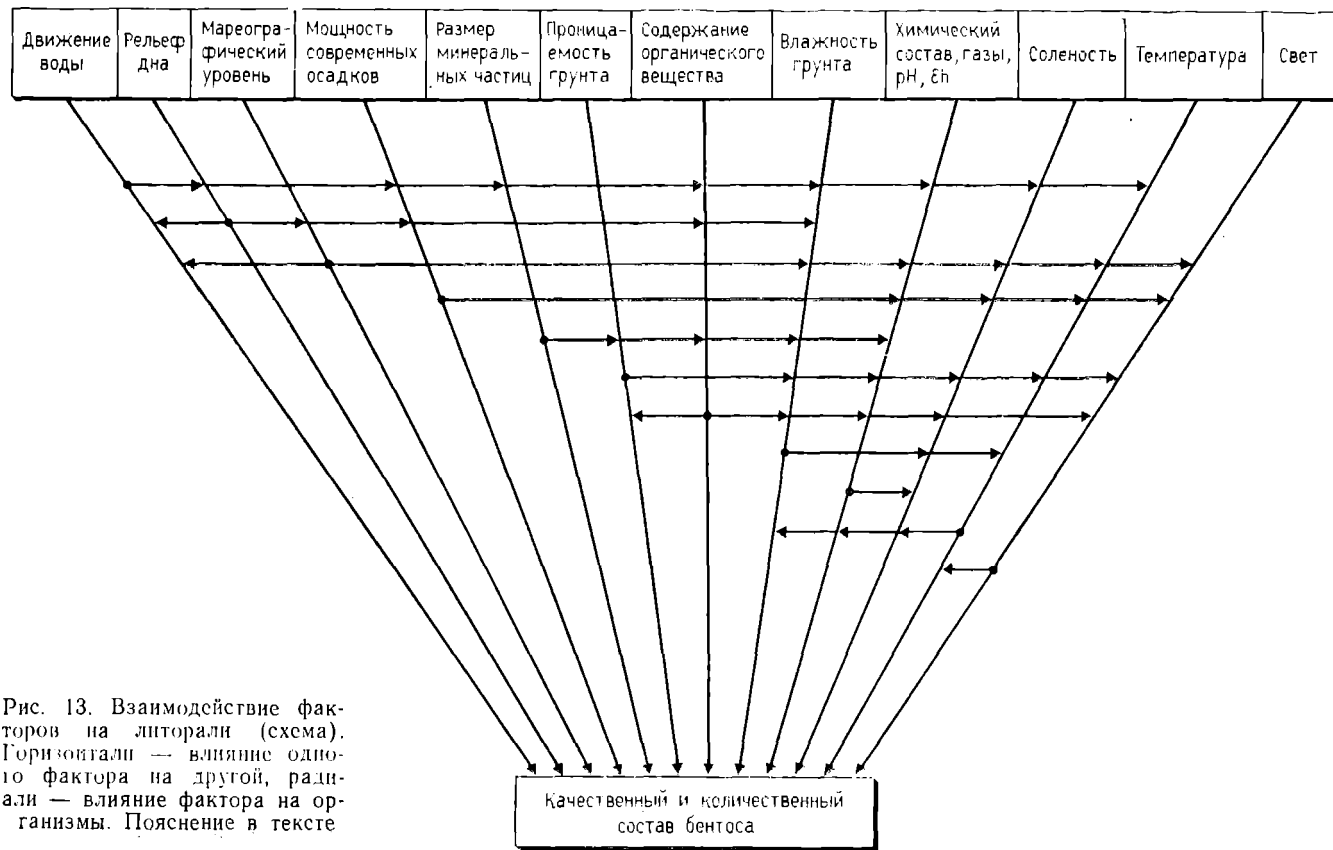


Рис. 13. Взаимодействие факторов на литорали (схема). Горизонталы — влияние одного фактора на другой, радиали — влияние фактора на организмы. Пояснение в тексте

градиент обусловлен прежде всего процессами накопления и разложения органического материала в грунте, общими для всей литорали. Распределение большинства факторов на плоскости обычно слабомозаичное с тенденцией к зональному. Оно определяется, первую очередь, особенностями рельефа дна и приливно-отливными и ветровыми течениями. Из-за сравнительно невысоких значений корреляционных связей между большинством параметров среды велика свобода случайного варьирования факторов, определяющая в конечном итоге разнообразие среды.

Самое общее представление о взаимосвязи абиотических факторов дает рис. 13. Наибольшим количеством связей с другими параметрами среды характеризуется гидродинамический фактор. Как уже отмечалось, приливно-отливные и ветровые течения определяют многие литологические, гидрохимические, физические и физико-химические параметры среды. Действие этого фактора, как некоторых других (свет, температура), вызывается причинами, лежащими за пределами рассматриваемой экосистемы, но сила направленность влияния в значительной мере зависят от локальных свойств участка литорали (рельеф дна, удаленность от 0-глубины). По универсальности воздействия на литораль вслед за кинетическим фактором следует поставить литологические параметры: рельеф, мареографический уровень, гранулометрический состав, мощность и проницаемость грунта, от которых зависят многие физические и гидрохимические факторы (свет, температура, влажность, содержание органических веществ, химический состав грунтового раствора). Особенно нужно выделить значение содержания алевропелита в грунте, прямо или косвенно влияющего и многие физические и гидрохимические характеристики грунта. Важнейший фактор, от которого зависят химические и физико-химические свойства грунтового раствора, — это содержание органического вещества в осадке.

Взаимосвязь факторов среды усложняет дифференцированный анализ влияния их на биотические компоненты экосистем. В большинстве случаев мы имеем дело с комплексным воздействием факторов на организмы, складывающимся из прямого и опосредованного влияния, как показано на рис. 13. Наиболее тесные корреляционные связи отмечены для следующих параметров: содержание алевропелита — расстояние от уреза воды ($-0,80$), влажность ($0,77$), концентрация гуминовых соединений ($0,77$), концентрация железа ($0,67$), концентрация $C_{орг}$ ($0,66$); влажность; концентрация гуминовых веществ ($0,83$), концентрация C_d ($0,74$); содержание $C_{орг}$ — концентрация гуминовых соединений ($0,86$), концентрация железа ($0,53$). Корреляция между другими параметрами значительно меньше (ниже $0,5$) или отсутствует. Таким образом, большинство связей довольно слабые и допускают независимые колебания факторов.

В заключение остановимся на влиянии биотической компоненты на распределение параметров среды. Оно разностороннее. Многие донные организмы в процессе питания и передвижения существе-

но изменяют структуру осадка, разрыхляя, перемещая, обогащая его продуктами выделения, способствуя газообмену с придонной водой и атмосферой. По данным Н. П. Бубновой (1973), одна особь довольно мелкого двустворчатого моллюска *Macoma baltica* весом около 60 мг за сутки перерабатывает 36 г осадка, за сезон — более 5,5 кг. Еще большей активностью отличаются крупные виды моллюсков (*Mya arenaria*, 21 кг) и полихет (*Arenicola marina*, 16 кг). В местах поселения мии и пескожила заметно изменяется микрорельеф дна, определяющий соответствующее распределение других факторов. Противоположный эффект дают плотные поселения мелкой полихеты *Fabricia sabella* и скопления нитчатых водорослей. Покрывая тонким, в несколько миллиметров, слоем поверхность грунта они затрудняют доступ кислорода и способствуют гидрохимической стагнации, результатом которой является подъем сероводорода в верхние слои. Заросли макрофитов, особенно zostеры и фукоидов, благоприятствуют задержанию и осаждению органической и минеральной взвеси, создавая гипертрофные условия с характерным дефицитом кислорода и образованием сероводорода. Напротив, развитие микрофитобентоса на слабо-затененных песках способствует увеличению концентрации кислорода на поверхности грунта и повышению содержания некоторых легкоусвояемых органических веществ (в частности, хлорофиллоидов, витаминов). По нашим данным, за счет подкисления кислородом, выделяемым при фотосинтезе микроводорослями, значения Eh днем на поверхности грунта на 30—50 мВ выше, чем ночью.

Изучение распределения, взаимосвязи и взаимодействия биотических факторов на литорали дает основания для представления о ней как о сложно структурированной, определенным образом организованной среде. Наиболее универсальный фактор, определяющий как стационарное состояние, так и изменчивость среды — кинетический. Другие соподчиненные факторы находятся под его влиянием. На уровне биокосного вещества грунта (поверхностный современный слой) состояние среды в известной мере зависит от функционирования донных организмов. Вместе с тем невысокие корреляционные связи между отдельными абиотическими факторами допускают существенные случайные колебания их значений, тем самым, с одной стороны, увеличивая разнообразие среды, с другой — снижая ее стабильность. Организмам предоставляется возможность «выбора» между этими двумя состояниями.

12 лет — слишком короткое время для геологических процессов. Сезонные колебания многих факторов выражены значительно сильнее, чем годовые. Тем не менее наблюдаемые на протяжении этих лет закономерные изменения некоторых литологических параметров (очертания береговой линии, рельеф дна, мощность современных осадков, механический состав грунта и др.) есть не только результат действия локальных факторов (прежде всего гидродинамического), но, вероятно, совпадают с общим сукцессивным процессом, идущим в прибрежной части Белого моря. Наиболее явное его проявление на литорали — в усиливающемся зараста-

нии песчаного пляжа солонатоводными цветковыми растениями и отступлении моря. По мнению В. И. Гуревича и Т. В. Яковлевой (1976), направление и скорость экологических сукцессий в значительной мере предопределяются региональными геологическими процессами (в первую очередь, положительной неотектонической активностью), трансформированными и осложненными локальными факторами. К числу последних относят резко выраженную литологическую неоднородность разреза литорали, негоризонтальное расположение поверхности слоев и наличие опресняющего водотока, поставляющего терригенный материал.

II.1

СООБЩЕСТВО:

ПОНЯТИЯ И ОПРЕДЕЛЕНИЯ

Под сообществом обычно понимают группу совместно обитающих видов. В свободном толковании этот термин часто используют для обозначения разных ассоциаций организмов (микробентос, макробентос, сообщество инфузорий, диатомовых водорослей, фитопланктона, сообщество тиобинтов и т. д.), не являющихся полноценными сообществами, а представляющими только отдельные его компоненты. В строгом смысле термин «сообщество» следует рассматривать как некое организованное целое, которое включает все функциональные группы организмов, имеющиеся в данном местообитании и обеспечивающие его относительно самостоятельное развитие. Существуют многочисленные доказательства того, что виды адаптируются друг к другу и, как следствие, обладают качествами, выходящими за пределы свойств составляющих их особей; сообщество — это нечто большее, чем простая сумма отдельных популяций и их взаимодействий (Harper, 1980).

Среди многочисленных определений сообщества наиболее простое и вместе с тем емкое предложено Р. Х. Уиттэйкером (Whittaker, 1975): сообщество представляет собой сочетание популяций растений, животных и микроорганизмов, взаимодействующих друг с другом в пределах данной среды и образующих тем самым особую живую систему со своим собственным составом, структурой, взаимоотношениями со средой, развитием и функциями.

Сообщества на море и на суше — это открытые системы, непрерывно переходящие одна в другую вдоль градиентов среды, так что границы между ними сильно размыты и трудно устанавливаемы. Видимо, не может быть и универсальных критериев определения границ сообществ; в практике довольно эффективно используют различия по доминирующим видам, как комплексную характеристику биоты и среды, а также некоторые структурные (видовое разнообразие, относительная степень насыщения видами) и функциональные (продукция, источник энергии) особенности сообщества.

Сообщества, как живые системы взаимодействующих видовых популяций, имеют определенную организацию. В это понятие входят: число видов, распределение обилия видов в пространстве и во времени, функциональные группы и трофические уровни, взаимосвязи и взаимодействия организмов, тип распределения экологических ресурсов, круговорот питательных веществ и поток энергии, сукцессия и др. Перечисленные элементы и свойства присущи сообществу как целому, ими не обладают более низкие уровни организации живого или отдельные части сообщества. В этом смысле сообщество объективно существует.

Вопрос о степени интегрированности (целостности) сообществ далек от решения. Существует множество точек зрения: от полного отрицания единства элементов в сообществе до уподобления его организму. Уровень организации сообщества зависит от многих факторов, и прежде всего от стадии сукцессии. Наилучшим доказательством высокой интегрированности сообщества могут служить эффективное использование экологических ресурсов организмами, в первую очередь энергии и питательных веществ, а также их обращаемость. Взаимодействия между видами приводя к согласованию их потребностей, что находит отражение в закономерном разделении пищевых ресурсов, а также пространства и времени. Через познание этих закономерностей можно подойти к оценке уровня организации сообщества.

II.2 ОРГАНИЗАЦИЯ И СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА

Итак, природное сообщество в широком смысле можно рассматривать как совокупность популяций разных видов, приспособившихся друг к другу в процессе совместного развития, связанных друг с другом разнообразными отношениями, которые являются прямым или косвенным следствием борьбы за существование и естественного отбора. Наблюдаемый в сообществах не случайный состав видов представляет собой результат этого сложного процесса. Случай может свести виды в самых различных комбинациях, но в конечном итоге останутся только те, которые наилучшим образом соответствуют конкретным условиям и образуют с другими видами равновесные (устойчивые) отношения. Это относится как к историческому развитию сообщества, так и к любому менее продолжительному периоду его существования.

Каждое сообщество характеризуется определенным уровнем организации. Общим критерием для нее служит наличие устойчивых отношений между составляющими сообщество элементами. О существовании таких устойчивых отношений можно судить по присутствию постоянных комплексов видов, вокруг которых, как привило в различных сочетаниях, группируются другие виды и даже отдельные комплексы. Однако не всегда легко установить, будут ли соответствующие комплексы функционально связанными груп-

пировками видов, или они представляют собой простой набор видов, имеющих сходные требования к факторам среды (так называемые «квазиструктуры»). В природе, как правило, имеют место оба этих явления. Главнейшими факторами, поддерживающими структуру и, возможно, определяющими направление развития сообщества, являются разного рода биоценотические взаимоотношения. Вместе с тем развитие сообщества протекает в изменчивой абиотической среде, оказывающей влияние на исход взаимоотношений между видами, в частности определяя относительные преимущества конкурентов. Велико значение спонтанных и направленных (сезонных и др.) изменений среды, которые являются одной из причин невозможности достижения сообществами абсолютно устойчивого состояния и нахождения их в положении относительной или циклической (связанной с сезонностью или освещенностью) устойчивости.

Необычайное разнообразие природных сообществ, трудности, связанные с их изучением, предопределили отсутствие к настоящему времени единой точки зрения по ряду принципиальных вопросов их организации. В многообразии суждений выделяются две концепции экосистемы: 1 — суперорганизменная, рассматривающая сообщество как закономерный подбор видов, проявляющих функциональную активность, направленную на поддержание всей экосистемы, в которой можно обнаружить переменные более общего характера (так называемые эмерджентные свойства системы), и 2 — индивидуалистическая, исходящая из того, что виды объединяются в сообщество благодаря сходным требованиям к факторам среды, а структура сообщества в значительной мере определяется конкуренцией. Обе концепции существуют с начала века, пользуясь переменной популярностью. В последнее десятилетие отмечается широкое распространение механистического подхода к экологии сообщества («новый редукционизм»), трактующего сообщество с позиций поведения и физиологии особей. По мнению Шёнера (Schoener, 1986), редукция экологии сообщества к экологии особей возможна через изучение популяций. Достоинство редукционизма в возможности объяснения поведения популяций и сообществ через обращение к экологии особей. Недостаток — сложности используемых моделей и недоучет возможно имеющих место эмерджентных свойств вследствие взаимодействия отдельных компонентов. Имеются и попытки объединения двух существующих концепций. Так, Лежачичус (1986) вводит понятие о потоках информации в экосистеме (от системы к компонентам и обратный), «конфликт» между которыми определяет ее развитие.

От того, какой концепции экосистемы придерживается исследователь, во многом зависит и его отношение к понятию «организация сообщества». Совершенно очевидно, что классическое определение организации как идеальной иерархической (соподчиненной) структуры, обеспечивающей функционирование экосистемы, для любого эколога неприемлемо. В природе просто невозможно найти подобного примера. Более подходит понимание организации как

некоей упорядоченности структуры, включающей большое количество в разной мере взаимодействующих элементов, не исключая также и соподчиненности между некоторыми из них. Организующим началом в этом случае выступает функция экосистемы — наиболее полное (в данных условиях) использование имеющихся ресурсов для поддержания существующей структуры. Уровень организации природных сообществ определяется стадией сукцессии. Расхождения исследователей по этому вопросу чаще всего связаны с тем, что ими изучались сообщества (природные или экспериментальные), находящиеся на разных стадиях сукцессионного процесса.

Современные исследователи признают множественность механизмов, определяющих структуру экологических сообществ, и при этом нередко расходятся во мнениях относительно ведущих факторов (Simberloff, 1982; Strong, Donald, 1983; Абросов, Петухов, 1985; Menge et al., 1986; Rougharden, 1983). Большинство моделей структуры экологических сообществ учитывают роль пищи, хищничества, конкуренции, некоторых положительных связей а также пространственной гетерогенности биотопа. Согласно модели градиента видового разнообразия Менджа и Садерленда (1976) в физически благоприятных условиях основной фактор структурирования сообщества — хищничество, роль которого тем выше, чем ниже уровень вида в пищевой цепи; для видов, промежуточных в пищевой цепи, важна также конкуренция, которая преобладает у видов, успешно избегающих выедания хищниками. Проверка этой модели на трофической сети тропической скалистой литорали (Menge et al., 1986) в целом подтвердила прогноз модели, исключая наличие конкуренции между видами, занимающими промежуточное положение в пищевой цепи. Очевидно, что общие принципы могут иметь свои модификации в конкретных сообществах.

В природе и в эксперименте мы встречаемся с двумя типами сообществ, различающихся степенью насыщения видами. Большинство природных сообществ предельно заняты, так что включение в них новых видов невозможно или идет за счет вытеснения старых. Это достаточно хорошо показано в ряде исследований выполненных на одноклеточных организмах, в которых изучала колонизация естественных и искусственных субстратов (Jones et al., 1976; Yongue, Cairns, 1978; Cairns, Yongue, 1973; Maguire, 1963; Vandermeer, 1970; Азовский, 1988; Бурковский, 1979, 1981 и др.). Авторы едины во мнении, что такие сообщества в значительной мере регулируются эндогенно, т. е. механизмами биотических связей (пища, конкуренция, хищники). Причем, внутренние регуляторные механизмы контролируют как число видов в сообществе и пропорции между ними, так и микросреду. Но в природе существуют и неполноценные сообщества, готовые принять некоторое дополнительное количество видов, без вытеснения уже имеющихся. Примером таких сообществ могут служить ассоциации организмов, свойственные некоторым экстремальным и

временным местообитаниям. Из-за непродолжительного существования или резко изменяющихся условий в таких сообществах не успевает оформиться относительно постоянный сбалансированный состав и устойчивые комплексы видов. Эти сообщества — системы, развивающиеся по воле случая. Их видовой состав определяется прежде всего скоростью инвазии видов из окружающей среды (Cairns, Yongue, 1973; Cairns et al., 1974; Бурковский, 1979, 1990). Здесь в идентичных условиях возможно формирование разных по составу сообществ, структура которых будет определяться случайностью и продолжительностью заселения каждого местообитания или отдельного локуса биотопа. Именно таким образом происходит восстановление весной сообщества микробентоса на литорали.

Полночленность и неполночленность состава сообщества можно рассматривать как две формы его существования. Неполночленность состава локальных сообществ (состояний) позволяет развиваться одновременно большому количеству видов (часто экологически близких) в пределах достаточно однородного биотопа. Полночленность локального сообщества предполагает смену лидирующих видов (или комплексов) в ходе сезонной сукцессии. Таким образом, в сообществе первого типа наблюдается расхождение близких видов преимущественно в пространстве, в сообществе второго типа — преимущественно во времени. Между этими двумя типами нет непреодолимой преграды. В полночленных сообществах также может наблюдаться недонасыщенность видового состава; она обнаруживается при исследовании микропространственного размещения организмов. Существует некоторый предельный объем среды, в котором можно найти все виды данного сообщества, в меньшем объеме — только часть видов. Полночленность и неполночленность — относительные понятия, тесно связанные с масштабами пространства и времени, в которых изучается конкретное сообщество.

Современное представление о структуре сообщества тесно связано с понятием экологическая ниша. Последняя включает физическое пространство, занимаемое видом, его функциональную роль в сообществе и положение относительно градиентов внешних факторов среды (Одум, 1975). В соответствии с этим различают пространственную, функциональную и многомерную (гиперпространственную) ниши. Полное описание экологической ниши представляет собой бесконечный ряд биологических характеристик и физических параметров, устанавливаемых в ходе экспериментальных и полевых наблюдений.

Пространственная, функциональная (трофическая) и многомерная ниши с разной степенью точности могут быть оценены количественно. Наиболее точно можно определить многомерную нишу, которая представляет собой область толерантности организмов в многомерном пространстве, координаты которого заданы отдельными факторами среды (Hutchinson, 1957, 1965; Halbach, 1983). Труднее измерить функциональную нишу. Для этого необходимо знать источники питания вида, скорости метаболизма и роста, вли-

яние, которое данный вид испытывает и оказывает на другие виды и среду. В практике функциональная ниша вида обычно низводится до трофической, оценка которой не требует столь исчерпывающего знания физиологии изучаемого вида и ограничивается информацией о его пищевом спектре или рационе. Наконец, определение пространственной ниши связано с изучением типа размещения особей в пределах его местообитания.

В последнее время наметилась тенденция расширенного понимания термина «ниша», что выражается в трактовке термина «фундаментальная ниша» как области n -мерного пространства охватывающего не только совокупность внешних, но и внутренних факторов, имеющих значение для жизнедеятельности вида (Leviev, 1975). Определение такой фундаментальной ниши сталкивается с теми же трудностями, что и определение функциональной ниши в понимании Элтона (Elton, 1966), так как оно предполагает достаточную информацию о метаболизме организмов изучаемого вида и об окружающей его обстановке (распределении пищевых ресурсов во времени и в пространстве, наличии хищников и т. д.). Совершенно очевидно, что на современном уровне знания анализ структуры сообщества может основываться главным образом на данных по питанию и размещению организмов в биотопе.

В нашей работе приведены только самые необходимые сведения о нишевой структуре сообщества в контексте его восприятия как общего, повторяющегося в многообразии природы явления. Более детальное исследование этого вопроса можно найти в работах А. И. Азовского (1987—1990), выполненных на инфузориях.

II.3 КАЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ СООБЩЕСТВА

Таксономический и видовой состав сообщества песчаной литорали приведен в табл. 1. В него входят более 300 видов (не считая некоторых групп грибов и бактерий), относящихся к 17 типам ор-

Таблица 1

*Таксономический и видовой состав сообщества
песчаной литорали в губе Грязной*

Группы организмов	Количество видов	Массовые и характерные виды и роды
т. Bacteria	20	Planococcus spp., Vibrios spp.,
т. Cyanobacteria	4	Anabaena sp., Oscillatoria sp.
т. Chlorophyta	5	Chlamydomonas sp., Cladophora fracta
т. Bacillariophyta	45	Coeconeis scutellum, Navicula abrupta, N. humerosa, N. salinarum, N. digitoradi- ata, Nitzschia apiculata, Achnanthes delica- tula, Amphora coffeaformis, A. commutata, Gyrosygma recta.
т. Phaephyta	4	Fucus vesiculosus, Ascophyllum nodosum

Группы организмов	Количество видов	Массовые и характерные виды и роды
т. Sarcomastigophora		
кл. Sarcodina	3	Amoeba sp., Pseudodiffugia sp.
кл. Mastigophora		
п/кл. Phytomastigophorea	11	Peridinium spp., Gymnodinium spp., Ochromonas sp., Echinochrysis sp.
п/кл. Zoomastigophorea	12	Monas sp., Diplomonas sp., Bodo sp., Bodomorpha sp., Bicosoeca sp.
т. Ciliophora	106	Prorodon limanei, Lacrymaria affinis, Coleps tessellatus, Tracheloraphis incaudatus, Tr. phoenicopterus, Tr. striatus, Trachelonema oligostriata, Remanella margaritifera, R. rugosa, Mesodinium pulex, Pleuronema coronata, P. marina, Uronema marina, Cardiodostomatella vermiforme, Frontonia tchibissovae, Strombidium sulcatum, S. viride, Gastrostyla pulchra, Oxytricha discifera, Trachelostyla caudata, T. pediculiformis, Discocephalus rotatorius, Diophrys scutum.
т. Acrasiomycota	3	Acrasia spp. (?)
т. Plathelminthes		
кл. Turbellaria	3	мелкие ресничные черви до 150 мкм, неопределены, Acaela
т. Nemathelminthes		
кл. Rotifera	1	Keratella cruciformis (?)
кл. Gastrotricha	2	(?)
кл. Nematoda	13	Chromadoropsis vivipara, Enoplus demani, Anoplostoma rectospiculum, Prochromadora bulbosa, Daptonema setosum
т. Nemertini	2	Lineus gesserensis
т. Annelida		
кл. Oligochaeta	2	Tubifex costatus, Peloscolex benedeni
кл. Polychaeta	12	Arenicola marina, Scoloplos armiger, Pygospio elegans, Spio serticornis, S. felicornis, Fabricia sabella, Phylodoce maculata
т. Mollusca		
кл. Bivalvia	4	Mya arenaria, Macoma baltica, Mytilus edulis
кл. Gastropoda	4	Hydrobia ulvae, Littorina littorea, L. saxatilis
т. Arthropoda		
кл. Crustacea	11	Gammarus dubeni, Jaera albifrons, Heterolaophonthe littoralis, Harpacticus uniremis, Stencheria palustris, Paracyprideis sp.
кл. Insecta	6	Chironomus salinus, Chricopterus vitripennis
т. Echinodermata	1	Asterias rubens
т. Angiospermophyta	12	Zostera marina, Ruppia maritima, Aster tripolium, Saicornia europaea, Puccinellia sp., Triglohia maritima, Glaux maritima
т. Chordata		
кл. Osteichthyes	7	Pleuronectes flesus, Gadus callarias marisalbi, Eleginus navaga, Myoxocephalus quadricornis
кл. Aves	6	Samateria molissima, Larus argentatus, L. canus, Sterna paradisaea, Haemotopus ostralegus, Arenaria interpres

ганизмов. Наибольшим количеством видов представлены простейшие (включая фитомастигии — 132) и диатомовые водоросли (45). Следующие по разнообразию группы — нематоды, полихеты, раки и покрытосеменные — имеют приблизительно равное количество видов (11—13). В целом на песчаной литорали основное разнообразие организмов составляют одноклеточные — пористый песчаный грунт приливно-отливной зоны наиболее благоприятен для самых мелких организмов. Из средних и крупных животных преобладают виды, способные зарываться в грунт и хотя бы временно переносить дефицит кислорода.

В табл. 2 даны сведения о распределении общего количества и массовых видов по размерным группировкам и трофическим уровням. Микробентос представлен 209 видами (без некоторых грибов), из которых 65 — фото- и миксотрофы, 144 — гетеротрофы. Большинство одноклеточных гетеротрофных организмов используют как растворенное, так и взвешенное органическое вещество, но в большей мере потребляют живые клетки бактерий, водорослей и более мелких простейших. Типичными осмотрофными организмами являются многие грибы и бактерии. Как видим, микробентос включает полный набор функциональных групп, необхо-

Таблица 2

Распределение видов по размерным и трофическим группировкам

Размерные группировки и трофические уровни	Количество видов	Количество видов	массовых %
Микробентос (всего)	209	39	18,7
фото- и миксотрофы	65	12	18,5
гетеротрофы (всего)	144	27	18,8
в том числе:			
осмотрофы	25	5	
бактериотрофы (бактериофаги)	17	3	
фитотрофы (фитофаги)	10	2	
хищники	8	2	
гистотрофы (гистофаги)	5	2	
смешанного питания (эврифаги)	79	13	
Мейобентос (всего)	27	5	18,5
фото- и миксотрофы	0	0	
гетеротрофы (всего)	27	5	18,5
в том числе:			
смешанного питания	7	2	
детритофаги	17	3	
хищники	3	0	
Макробентос (всего)	51	9	17,6
фототрофы	17	3	17,6
гетеротрофы (всего)	34	6	17,6
в том числе:			
фитотрофы (фитофаги)	2	1	
фильтраторы	2	1	
детритофаги	27	4	
хищники	3	0	
Рыбы, птицы (хищники)	13	6	

димый для нормального существования экосистемы — продуценты, консументы и редуценты, образующие не менее трех трофических уровней. Это позволяет рассматривать микробентос как относительно автономный цикл в пределах экосистемы литорали. В далеком эволюционном прошлом этим циклом исчерпывалась вся экосистема; с появлением многоклеточных она все более усложнялась.

Мейобентос (всего 27 видов) включает только гетеротрофный уровень, представленный в основном нематодами и раками (гарпактикоидами и остракодами). Большинство видов — детритофаги и смешанного питания (потребляют бактерий, водоросли, простейших); хищники (в основном, турбеллярии) — малочисленны. В этой размерной группе нет фототрофных организмов. Мейобентос энергетически зависим как от микробентоса (водорослей), так и от макробентоса (макрофитов), являющихся основными поставщиками органического вещества на литорали. Занимая промежуточное положение между микро- и макробентосом, организмы мейобентоса испытывают давление конкуренции со стороны простейших, потребляющих бактерий, водоросли и мелкодисперсное органическое вещество и также со стороны крупных детритофагов, использующих более крупные фракции органического материала вместе с ассоциированными организмами микробентоса. Видимо, этим обстоятельством объясняется относительно небольшое видовое разнообразие мейобентоса на литорали.

Макробентос включает 51 вид, из которых 17 — фототрофы, 34 — гетеротрофы. Основные продуценты верхней литорали — злаки и осоки, в средней и нижней — зостера, руппия, кладофора, астра и соликорния. Большинство животных — детритофаги, хищники (морская звезда, немертины) — малочисленны. Таким образом, макробентос включает два трофических уровня (продуценты и детритофаги), связанных посредством органического материала, образующегося в процессе деструкции макрофитов. Автономность уровня макробентоса из-за неполноты функционального состава низка: животные зависят не столько от самих макрофитов, сколько от бактерий, принимающих участие в разложении детрита до усвояемого состояния. Вместе с органическим веществом макрофитов животные макробентоса потребляют мельчайшие живые организмы (бактерии, водоросли, простейшие). Благодаря этому осуществляется трофическая связь между микро- и макробентосом.

Собственных хищников на литорали мало, к тому же они не достигают высокой численности. Основными потребителями животной продукции становятся рыбы и птицы — компоненты более крупной экосистемы, часть которой представлена литоралью. Среди рыб преобладают мальки и молодь сига, камбалы, наваги, трески и сельди; среди птиц — камнешарка, крачка, чайка, гага, кулик-сорока. Рыбы кормятся преимущественно на полной воде, птицы — на малой. Эти животные замыкают трофический цикл на литорали.

В табл. 2 отражен еще один аспект структуры сообщества — соотношение между общим количеством видов и массовыми формами в каждой размерной группировке. Процент массовых видов во всех трех случаях практически одинаков; каждый 5- или 6-й вид в сообществе становится массовым. Это указывает на принципиальное сходство видовой структуры и распределения ресурсов в микро-, мейо- и макробентосе. Уместно заметить также, что доля продуцентов среди самых мелких и крупных организмов одинакова и составляет 34 %.

II.4 КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ СООБЩЕСТВА

На рис. 14, а—в представлены данные о распределении плотности, биомассы и продукции в сообществе песчаной литорали. В распределении плотности отчетливо прослеживается общеизвестная закономерность уменьшения ее с увеличением размеров организмов (рис. 14, а). Наибольшей плотностью характеризуются бак-

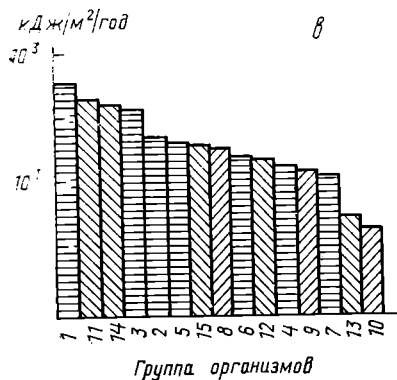
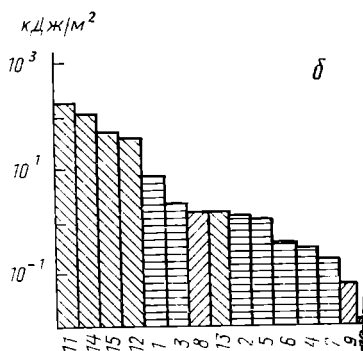
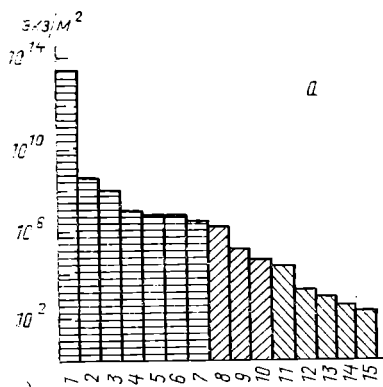


Рис. 14. Распределение плотности (а), биомассы (б) и продукции (в) в сообществе песчаной литорали.

1—7 — микробентос: 1 — бактерии, 2 — диатомовые водоросли, 3 — грибы, 4 — фитомастигины, 5 — инфузории, 6 — зоомастигины, 7 — саркодовые; 8—10 — мейобентос: 8 — нематоды, 9 — гарпактициды, 10 — остракоды; 11—15 — макробентос: 12 — полихеты, 13 — олигохеты, 14 — макрофиты, 15 — двустворчатые моллюски

терии (до 4 млрд кл/см², или 4×10^{13} кл/м²), наименьшей — двустворчатые моллюски (менее 200 экз/м², включая молодь). Между ними последовательно располагаются группы микро-, мейо- и макробентоса.

Распределение биомассы в сообществе отражает отрицательную связь между индивидуальным весом и плотностью организмов (рис. 14,в). Наибольших значений биомассы достигают крупные моллюски, полихеты и макрофиты, наименьших — группы микро- и мейобентоса. В сообществе доминирует мелкий брюхоногий моллюск *Hydrobia ulvae*, его плотность превышает 18 тыс. экз/м², биомасса — 89,8 г/м² (сырой вес с раковиной), что соответствует 158 кДж/м². За ним с большим отрывом следует полихета *Arenicola marina* (16,3 экз/м² или 56,8 кДж/м²), двухстворчатый моллюск *Mya arenaria* (15,5 экз/м² или 54,2 кДж/м²), макрофиты *Ruppia maritima* (45,7 кДж/м²) и *Cladophora fracta* (44,5 кДж/м²).

Распределение продукции в сообществе в большей мере, чем двух предыдущих количественных показателей, отражает реальный вклад организмов в общий баланс органического вещества в экосистеме (рис. 14,в). Наибольшими значениями продукции характеризуются мелкие быстроразмножающиеся организмы (бактерии — 640 кДж/м², грибы — 240 кДж/м², диатомовые водоросли — 80 кДж/м² и инфузории — 80 кДж/м²) и некоторые виды или группы макробентоса (гидробия — 237 кДж/м² и макрофиты — 177 кДж/м²). Данные по другим группам и видам содержатся на рис. 14в.

Выразив продукцию отдельных групп организмов в процентах, получим на графике довольно типичную для такого рода сообществ кривую, отражающую относительный вклад разных групп организмов в общую продукцию. Основную продукцию на песчаной литорали создают бактерии, грибы, гидробия и макрофиты; на их долю приходится около 90 % всех продукции.

Сопоставление качественного и количественного составов сообщества в губе Грязной с другими наиболее изученными прибрежными сообществами песчаных и илисто-песчаных грунтов (Fenchel, 1969; Elmgren, Ganning, 1974; Ankar, Elmgren, 1976; Elmgren, 1976; Jansson, Wulff, 1977; Агарова и др., 1976; и др.) указывает на принципиальное сходство их структуры. Отличительная особенность данного сообщества в исключительно важной роли моллюска *Hydrobia ulvae*. Положение гидробии в трофической сети на литорали и другие его качества, определяемые мелкими размерами особей, делают его сильным конкурентом организмов мейобентоса. Вероятно, именно этим обстоятельством объясняются низкие видовое разнообразие и численность мейобентоса по сравнению с прибрежными сообществами Баренцева и Балтийского морей, а также с сублиторалью самого Белого моря, где гидробия не достигает столь высокой плотности. Этот моллюск может быть отнесен к группе видов со смешанным питанием, потребляющих наряду с детритом организмы микробентоса и живые ткани макрофитов. Массовое развитие вида обусловлено особым положением

моллюска на литорали, оккупирующего поверхность и самый поверхностный слой грунта, богатые легкоусвояемыми органическими веществами, а также отсутствием конкуренции со стороны фитогаров.

II.5 СТРУКТУРНАЯ ИНТЕГРАЦИЯ ВИДОВ В СООБЩЕСТВЕ

Приведенный в табл. 1 список видов включает более 300 таксонов. Разумеется, каждый отдельный локус песчаного биотопа или даже относительно большая его часть не содержат всего разнообразия видов. Чем меньше обследуемое пространство (или время), тем меньше вероятность обнаружения малочисленных и редких видов. Имеется предел, дальше которого с уменьшением площади выпадают уже массовые виды, причем раньше крупные и позднее мелкие формы. Ввиду несовпадения пространственно-временных масштабов существования популяций микро-, мейо- и макробентоса, определяющих и разные методы сбора материала, практически бессмыслен совместный анализ полученных данных; однако вполне возможно их раздельное изучение, учитывающее специфику распределения размерных групп и последующее сопоставление и объединение их в единый массив.

На рис. 15, а—е представлены дендрограммы кластерного анализа, проведенного раздельно для основных групп микро-, мейо- и макробентоса по данным, полученным при обследовании участка песчаной литорали (на рис. 1 обозначен рамкой Б). Метод позволяет выделить в пространстве и во времени группы видов со сходным характером распределения. Само по себе наличие достоверной корреляции не означает обязательности взаимодействий между связанными видами, она может быть например, следствием совпадения в отношении видов к одному или нескольким факторам среды. О реальных взаимодействиях видов можно судить только по динамике их совместной встречаемости в потоке совместно используемых ресурсов (см. гл. III).

Полученные результаты дают самое общее представление об интеграции видов в сообществе. Во всех размерных группах значительное число видов слабо связаны друг с другом. В группе диатомовых водорослей — самых мелких из рассматриваемых здесь организмов, — высокой положительной корреляцией (выше 0,8) объединены от 10 до 12 видов; вместе они составляют хорошо обособленные группы (на рис. 15, а — первые 12 видов слева направо, на рис. 15, б — первые 10 видов слева направо). Остальные виды слабо связаны друг с другом и с видами этих групп. Следует подчеркнуть, что группы, объединяемые по пространственному временному принципу, не совпадают по своему составу и по общему уровню интеграции. Общими для двух указанных групп являются только два вида, а уровень интеграции первой существенно выше, чем у второй. Все это позволяет думать, что образова-

групп — результат простого сложения распределений видов, сходным образом реагирующих на комплекс факторов среды, не обязательно связанных постоянными отношениями.

Все сказанное относится и к ассоциациям инфузорий, нематод и макробентоса. С увеличением размеров организмов заметно снижается уровень интеграции образуемых ими объединений. Среднее значение коэффициента корреляции у диатомовых водорослей равно 0,535; у инфузорий — 0,455; у нематод — 0,124; у макробентоса — 0,427. Если у диатомовых водорослей можно выделить и в пространстве и во времени одну хорошо обособленную группу (при нижнем пороге коэффициента корреляции 0,5), состоящую из 10—12 видов, то у инфузорий — 2—4 группы из 3—5 видов каждая, у мейо- и макробентоса 1—2 группы из 2—5 таксонов каждая. Весьма низкое среднее значение корреляции у нематод обусловлено независимым характером распределения большинства редких видов и низкой общей плотностью этих организмов, не позволяющей в полной мере оценить связанность элементов. Не исключено, что распределение многих видов мейобентоса зависит не столько от взаимодействий внутри группы, сколько от конкурентного давления гидробии. Для площадок менее 10 м² показано, что между распределением всего мейобентоса и мелкой гастроподы существует отрицательная зависимость ($r = -0,67$).

Здесь важно сопоставление уровней интеграции абиотической и биотической компонент экосистемы. К сожалению, имеющийся материал не учитывает всех возможных связей между элементами экосистемы и особенно всех реальных взаимодействий между ними. Кроме того, корректное сопоставление требует единого пространственно-временного масштаба исследования, что в нашем случае соблюдено не полностью; данные об абиотических факторах относятся преимущественно ко всей литорали, — об организмах, в зависимости от принадлежности к размерной группе, ко всему пляжу (для макробентоса) или только к его части (для мейо- и микробентоса). Получение «идеального» материала по этому вопросу — невероятно трудная задача. Однако в данном случае можно ограничиться формальным сравнением данных, исходя из имеющегося массива корреляционных зависимостей между элементами экосистемы. Оно показывает, что средние значения коэффициентов корреляции для двух групп факторов, абиотических и биотических, мало различаются (0,397 и 0,468). Подлинную картину можно выяснить, только учитывая силу реальных взаимодействий между факторами в одном и другом случаях.

II.6 ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СОПРЯЖЕННОСТЬ МИКРО-, МЕЙО- И МАКРОБЕНТОСА

На рис. 16 приведены данные о размещении разных групп организмов на участке Б (см. рис. 1). Они дают представление о

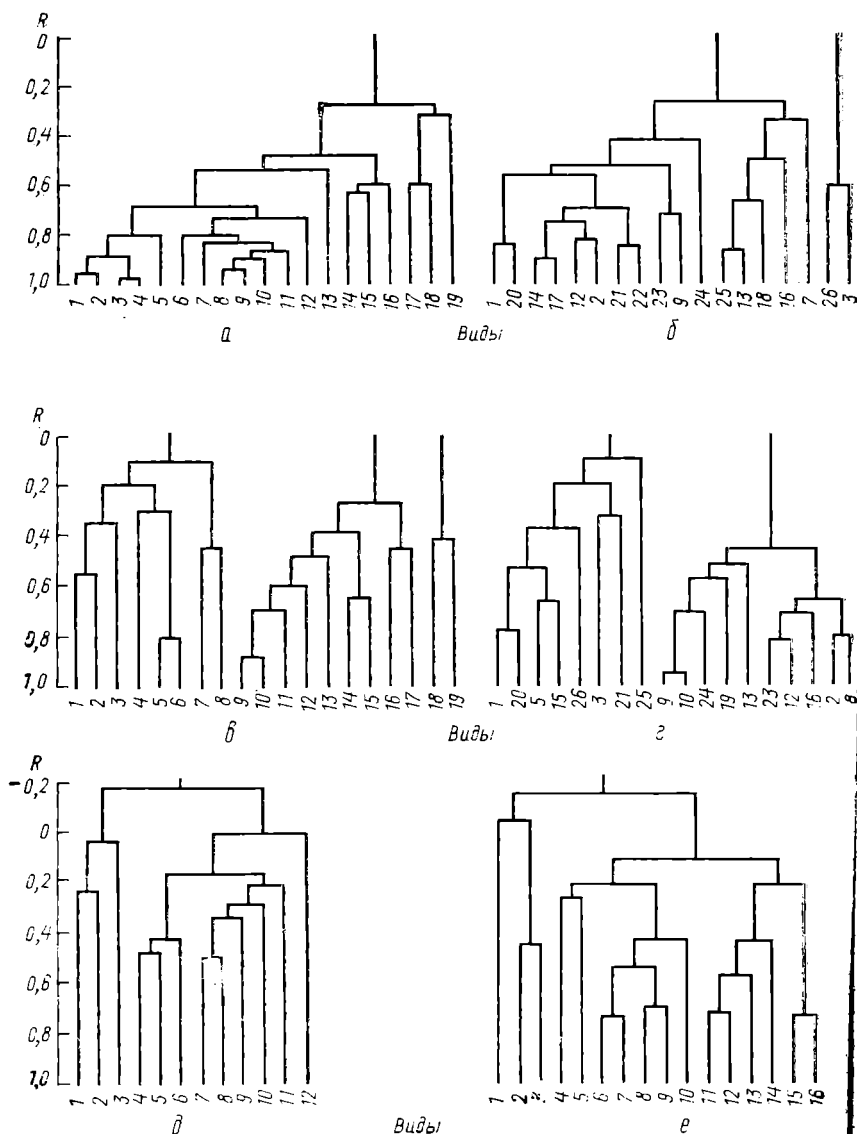


Рис. 15. Кластер-анализ распределения основных групп бентосных организмов. R — связанность (коэффициент корреляции).

а, б — диатомовые водоросли: а — распределение в пространстве, б — распределение во времени.

1—26 — виды: 1 — *Cocconeis* spp., 2 — *Diploneis* sp., 3 — *Tabellaria* sp., 4 — *Liemormpha* sp., 5 — *Nitzschia apiculata*, 6 — *Navicula* sp., 7 — *Striatella delicatula*, 8 — *Coscinodiscus* sp., 9 — *Navicula degitoradiata*, 10 — *Trachyneis aspera*, 11 — *Achnanthes delicatula*, 12 — *A. commutata*, 13 — *Hantzschia virgata*, 14 — *Navicula cryptocephala*, 15 — *Caloneis* sp., 16 — *Ropalodia musculus*, 17 — *Amphora coifeaformis*, 18 — *Nitzschia* sp., 19 — *Cyclotella* sp., 20 — *Pleurosyra* sp., 21 — *Amphora* sp., 22 — *Amphora* sp., 23 — *Amphora* sp., 24 — *Amphora* sp., 25 — *Amphora* sp., 26 — *Amphora* sp.

пространственной неоднородности сообщества, протекающей из различий в размещении отдельных групп и видов организмов в пределах данной территории. Для большинства организмов характерно пятнистое или в разной мере выраженное поясное размещение на литорали. Области с плотностью выше средней занимают у разных видов от 20 до 40% площади поселения. Они расположены таким образом, что в целом покрывают более или менее равномерно всю территорию. В наибольшей мере совпадают размещения диатомовых водорослей и нематод (особенно тех из них, которые питаются преимущественно одноклеточными водорослями), а также инфузорий и гарпактицид. Виды одного таксона или одной размерной группы часто имеют комплементарное размещение на литорали. Это особенно наглядно прослеживается на примере макробентоса. Как результат, в разных частях пляжа мы встречаемся с разными количественными сочетаниями этих организмов.

В табл. 3 и 4 представлены данные о перекрывании размещения отдельных групп и видов донных организмов (коэффициент Пианки) и о зависимости их от наиболее важных факторов среды (коэффициент корреляции). В правой части табл. 4, кроме того, показана связь между ведущими абиотическими факторами (коэффициент корреляции). Перекрывание видов в пространстве варьирует в широких пределах — от 0,1 (между диатомовыми водорослями и макомой) до 0,94 (между крупными нематодами (р. *Enoplus*) и олигохетами). Расхождение видов в пространстве в данном случае указывает на то, что их размещение определяется разными факторами или одними факторами, но действующими в разных масштабах, совпадение — на то, что, возможно, имеются общие факторы распределения. Крупные нематоды, олигохеты и

nubecula. 21 — *Gyrosigma recta*, 22 — *Amphiprora* sp., 23 — *Rhabdonema minuta*, 24 — *Nitzschia gracilis*, 25 — *N. clasterium*, 26 — *Achnanthes* spp. в, г — инфузории: в — распределение в пространстве, г — распределение во времени.

1—26 — виды: 1 — *Tracheloraphis incaudatus*, 2 — *Coleps tessellatus*, 3 — *Tracheloraphis phoenicopterus*, 4 — *Tr. striatus*, 5 — *Remanella margaritifera*, 6 — *Uronychia transfuga*, 7 — *Strombidium viride*, 8 — *Remanella rugosa*, 9 — *Histiobalanium marinum*, 11 — *Cardiostomatella vermiforme*, 12 — *Pleuronema coronata*, 13 — *P. marina*, 14 — *Frontonia marisalbi*, 15 — *Histiobalanium majus*, 16 — *Trachelostyla caudata*, 17 — *Diophrys appendiculata*, 18 — *Gastrostyla pulchra*, 19 — *Prorodon* sp., 20 — *Trachelocercidae* gn. spp., 21 — *Oxytrichia discifera*, 22 — *Diophrys histrix*, 23 — *Discocephalus rotatorius*, 24 — *Strombidium sulcatum*, 25 — *Uronema marina*, 26 — *Mesodinium pulex*.

д — нематоды, распределение в пространстве.

1—12 — виды: 1 — *Chromadoropsis vivipara*, 2 — *Enoplus demani*, 3 — *Dichromadora setosa*, 4 — *Anoplostoma rectospiculum*, 5 — *Axonolaimus spinosus*, 6 — *Sphaerolaimus balticus*, 7 — *Prochromadora bulbosa*, 8 — *Daptonema setosum*, 9 — *Cyatholaimus* sp., 10 — *Hypodontolaimus* sp., 11 — *Bacillariophyta*, 12 — *Spirinia parasitifera*.

е — макробентос, распределение в пространстве.

1—16 — виды: 1 — *Arenicola marina*, juv., 2 — *A. marina*, ad., 3 — *Mya arenaria*, 4 — *Enoplus demani*, 5 — *Eteone longa*, 6 — *Tubifex costatus*, 7 — *Pelosciolex* sp., 8 — *Gammarus dubeni*, 9 — *Jaera albifrons*, 10 — *Spio serticornis*, 11 — *Nereis virens*, 12 — *Hydrobia ulvae*, 13 — *Littorina littorea*, 14 — *Chironomus salinus*, 15 — *Macoma balthica*, 16 — *Mytilus edulis*

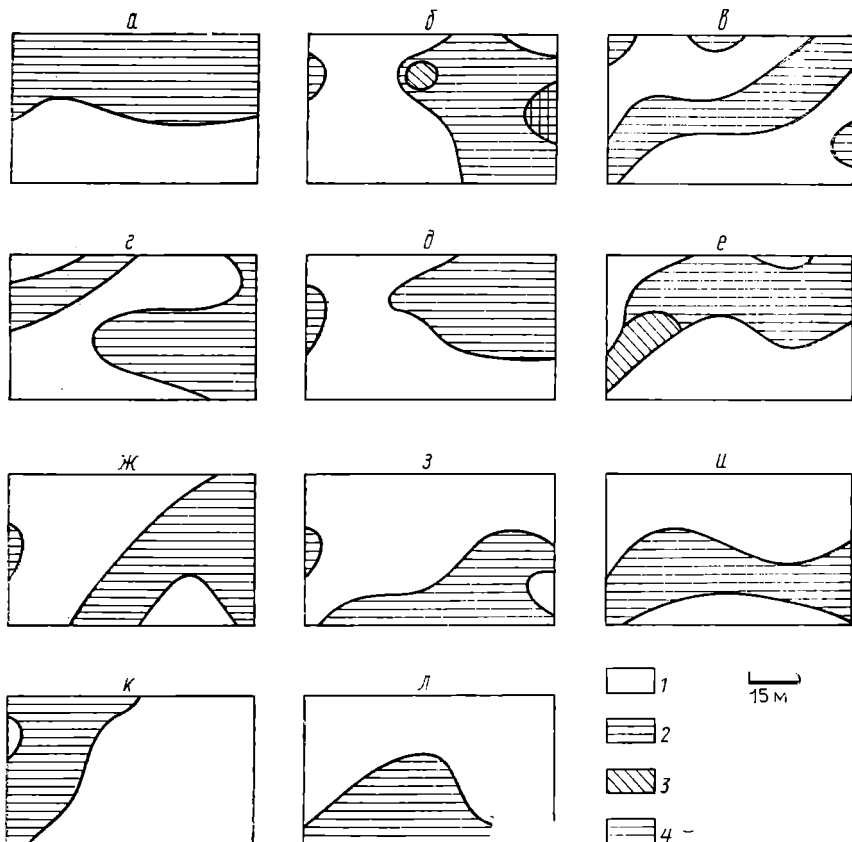


Рис. 16. Распределение основных групп и видов организмов на площади 3200 м².
1—4 — плотность: $\bar{m}$ — средняя, 1 — меньше $\bar{m}$, 2 — больше $\bar{m}$, 3 — больше $2\bar{m}$, 4 — больше $3\bar{m}$.

а—л — организмы: а — бактерии, $\bar{m}=3,1 \cdot 10^9$ экз/см²; б — диатомовые, $\bar{m}=5,1 \cdot 10^3$ экз/см²; в — инфузории, $\bar{m}=5,2 \cdot 10^2$ экз/см²; г — нематоды (только эноплиды), $\bar{m}=14$ экз/дм²; д — нематоды (кроме эноплид), $\bar{m}=1,8 \cdot 10^2$ экз/см²; е — копеподы, $\bar{m}=19,5$ экз/см²; ж — олигохеты, $\bar{m}=20,9$ экз/дм²; з — гидробиия, $\bar{m}=168$ экз/дм²; и — мия, $\bar{m}=3,0$ экз/м²; к — пескожил, $\bar{m}=11,7$ экз/м²; л — макома, $\bar{m}=1,5$ экз/м².

гидробиия в своем распределении связаны с нитчаткой, образующей тончайшие маты на поверхности грунта, в которых накапливаются эти организмы. Грунт под матами нитчатки содержит большое количество органического вещества и характеризуется низкими значениями редокс-потенциала.

Анализ пространственной матрицы сообщества (см. табл. 3) показывает, что величина перекрытия размещений зависит от размеров организмов. Средний коэффициент перекрытия в группе, включающей диатомовые водоросли, инфузорий, гарпактиид

Таблица 3

*Пространственная матрица сообщества
(перекрывание размещений групп и видов организмов,
оцененное индексом Пианки)*

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
—	0,42	0,63	0,76	0,69	0,53	0,34	0,34	0,46	0,16	1
	—	0,73	0,73	0,68	0,37	0,23	0,56	0,64	0,35	2
		—	0,88	0,73	0,55	0,56	0,61	0,43	0,35	3
			—	0,85	0,75	0,69	0,61	0,62	0,46	4
				—	0,94	0,59	0,56	0,50	0,45	5
					—	0,86	0,39	0,29	0,41	6
						—	0,40	0,39	0,45	7
							—	0,56	0,52	8
								—	0,39	9
									—	10

Примечание: 1—10 — группы и виды организмов; 1 — диатомовые водоросли, 2 — инфузории, 3 — копеподы, 4 — нематоды, 5 — крупные нематоды — эноплиды, 6 — олигохеты, 7 — гидробия, 8 — мия, 9 — пескожил, 10 — макома.

Таблица 4

Связь пространственного размещения групп и видов организмов с ведущими факторами среды, а также факторов между собой (коэффициенты корреляции)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
14	0,51	0,49	0,59	0,65	0,63	0,46	0,41	0,49	0,52	0,36	0,74	0,95	0,83	—
13	0,35	0,36	0,39	0,73	0,62	0,51	0,57	0,37	0,32	0,43	0,83	0,72	—	
12	0,49	0,47	0,61	0,64	0,68	0,51	0,46	0,56	0,37	0,42	0,97	—		
11	0,51	0,46	0,63	0,66	0,70	0,53	0,48	0,58	0,38	0,43	—			

Примечание: 1—10 — группы и виды организмов (то же, что и в табл. 3), 11 — кислород, 12 — Ен, 13 — фракция мельче 0,1 мм, 14 — Сорг.

и нематод, составляет 0,71, в группе макробентоса (олигохеты, гидробия, мия, пескожил и макома) — 0,47. Чем мельче организмы макробентоса, тем больше их размещение совпадает с организмами мейобентоса. Среднее перекрывание олигохет и гидробии с копеподами и нематодами равно 0,68, т. е. весьма близкое перекрывание внутри группы мейобентоса (0,82). В группе мелких организмов лишь диатомовые водоросли стоят особняком, имея с большинством групп организмов средние значения коэффициентов. Возможно, что это отражает пищевые связи между организмами, так как все они в той или иной мере потребляют одноклеточные водоросли.

Данные табл. 4 свидетельствуют о том, что размещение мейобентоса в большей мере, чем двух других размерных групп, определяется абиотическими факторами. Средние (для 4 факторов)

коэффициенты корреляции равны 0,63 у мейобентоса и 0,46 у макро- и макробентоса. Это означает, что в данном масштабе пространства перечисленные факторы уже не являются определяющим для мелких организмов и еще не становятся ведущими для крупных животных. Относительный вес этих факторов в определении размещения организмов каждой размерной группы практически одинаков, что объясняется их зависимостью друг от друга (см. табл. 4) и от некоторых общих литологических и гидродинамических параметров литорали. Связь между абиотическими факторами (0,72—0,97 при средней 0,84) намного превосходит таковую между видами (0,26—0,92, при средней 0,56), что указывает на важную роль популяционных и случайных факторов в размещении бентосных организмов в данном масштабе пространства (см. гл. III—IV).

II.7 ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ МАСШТАБЫ СООБЩЕСТВА

Размерный спектр организмов, входящих в состав данного сообщества, охватывает 6 порядков — от бактерий до крупных животных и растений. Представление о трех основных размерных группах организмов, составляющих донное население — микро- мейо- и макробентосе, — было введено Мэр (Mare, 1942) первоначально как чисто методический прием, облегчающий сбор и обработку материала. Позже сформировалось представление о таксономической определенности этих групп, каждая из которых включает представителей специфического набора таксонов высокого ранга. Дальнейшее накопление данных о биологии и экологии бентосных животных показало, что указанные группы не являются случайными собраниями организмов, объединенных только по размерному или таксономическому принципу; они представляют естественные комплексы организмов, по-разному приспособленных к специфическим условиям существования в грунте, отличающихся характером использования среды обитания и пространственно-временными масштабами действия на них контролирующих факторов (Schwinghamer, 1981; Warwick, 1984; Levingston, 1985).

Макробентос на песчаной литорали губы Грязной включает 34 вида. На разных участках губы и за ее пределами могут встречаться разные варианты одной и той же ассоциации, различающиеся структурой доминирования и выпадением отдельных видов (см. гл. IV), называемых нами в дальнейшем «локальными ассоциациями», «локальными, или элементарными, состояниями сообщества». Изучение мелкомасштабного размещения макробентоса на литорали показывает, что распределение видов по обилию в пробах по 100 см² дает слабовогнутые *i*-образные кривые, интерпретируемые в таких случаях как результат независимого распределения видов по пространственным нишам (Одум, 1975; Федоров Гильманов, 1980; Джиллер, 1988). При суммировании проб в пре-

делах однородного участка на площади в десятки и сотни квадратных метров характер кривой не меняется до тех пор, пока не будет пересечена значимая граница факторов, определяющих распределение видов макробентоса (гранулометрический состав песка, высота над уровнем моря в первую очередь). После этого форма кривой приближается к линейной (результат суммирования нескольких элементарных состояний).

Для мейобентоса такой же характер распределения видов по их численности наблюдается в пробах площадью 4 см^2 и сохраняется при последовательном объединении 4-сантиметровых проб в масштабах метров и первых десятков метров. При этом структура доминирования не меняется от пробы к пробе и не зависит от микрорельефа местности, пока пробы не попадают в разные локальные ассоциации. Уменьшение размера проб до 1 см^2 не влияет на характер доминирования видов. Он сохраняется как в пятнах повышенной плотности, так и между агрегациями, т. е. плотность большинства видов нематод в таких масштабах пространства меняется более или менее согласованно. Дальнейшее разделение пространства осуществляется только в толще грунта по градиенту Eh.

Размеры локальных ассоциаций микробентоса могут составлять от нескольких дециметров до нескольких метров и даже десятков метров. При суммировании проб, взятых с больших площадей (до 100 м^2), характер кривых доминирования изменяется мало, в основном за счет увеличения числа редких и случайных видов (см. гл. III). При последовательном уменьшении площади обследования, когда структура макробентоса уже размывается (размер пробы для многих видов сопоставим с индивидуальными территориями отдельных особей), а мейобентос довольно однороден, у микробентоса продолжается разделение пространства между ними. Видовой состав и структура доминирования различаются даже в соприкасающихся пробах размером 1 см^2 . При достаточно высокой плотности виды микробентоса могут расходиться в пределах одного сантиметра. Было обнаружено, что массовые виды инфузорий образуют иногда неперекрывающиеся скопления численностью в десятки особей в пределах нескольких мм^2 (см. гл. III).

Дополнительное представление о масштабах пространственной неоднородности бентоса может дать анализ структуры сходства между пробами. Распределение микро-, мейо- и макробентоса изучалось на одной и той же сетке станций на площадке Б (см. рис. 1). Структура сходства между пробами макробентоса почти не отличается от ожидаемой при полностью независимом распределении видов на площадке (гипотеза «случайного сходства»). Для мейобентоса на той же площадке часть проб отличается друг от друга по соотношению видов достоверно сильнее, чем при «случайном сходстве», т. е. наблюдается закономерное расхождение отдельных видов по плотности в пределах одной ассоциации. В микробентосе выделяется несколько различных групп станций «более однородной, чем при случайном распределении, видовой

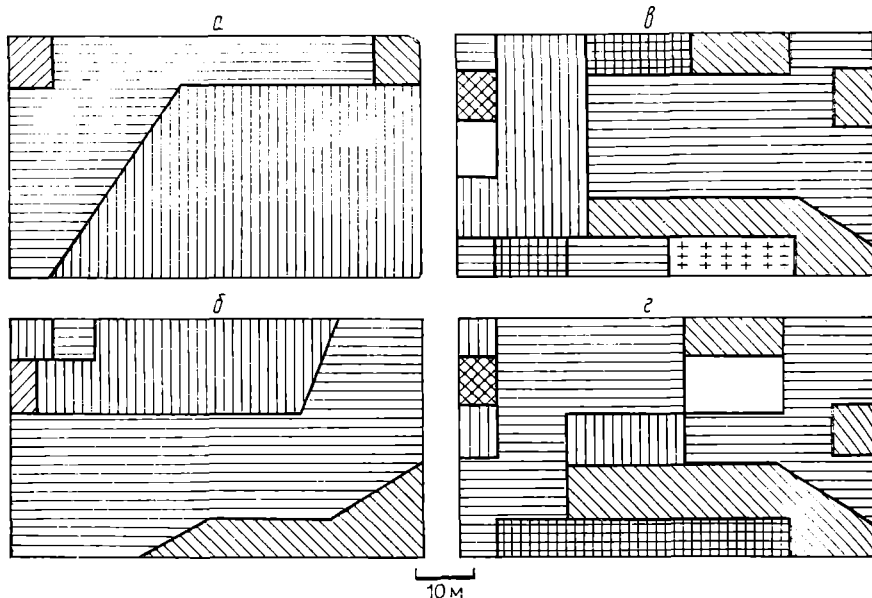


Рис. 17. Структурное разнообразие сообщества на уровнях микро-, мейо- и макробентоса (схема). Тип штриховки соответствует определенной структуре доминирования в микро-, мейо- и макробентосе, выявленной кластерным анализом а — макробентос, б — мейобентос, в, г — микробентос (съемки проведены с интервалом 14 сут). Исследованная площадь — 3200 м, 25 станций (см. рис. 1, Б)

структурой в пределах каждой группы (Азовский, Мокневский, 1991).

На основании данной съемки проведено картирование участка. Группировка станций проводилась с помощью кластер-анализа раздельно по данным о макробентосе, нематодах и инфузориях. Принадлежащими к одной группе считались станции, имеющие уровень сходства (коэффициент Чекановского), достоверно превышающий средний для всей совокупности станций. При таком способе картирования макрофауна предстает достаточно однородной (почти все станции объединяются в две большие группы, расположенные выше и ниже делящей площадку диагонали (рис. 17, а)). Особняком стоят лишь две станции. Пространственная структура ассоциации нематод выглядит более сложно (рис. 17, б). Выделяются три крупные группы станций с поясным расположением. Еще более усложняется картина для микробентоса, она выглядит беспорядочно заметно изменяющейся во времени мозаикой, составленной из станций, принадлежащих к разным группам (рис. 17, в, г). Повторная съемка, проведенная спустя 10 дней, дает тот же разброс станций, но с иной классификацией (структурой локальных ассоциаций). В одну и ту же группу по результатам обеих съемок попали менее четверти проб.

Таким образом, в масштабе более или менее четкого разделения мейобентоса на несколько локальных сообществ макробентос вы-

глядит как совокупность независимо распределенных по однородному участку видов, принадлежащих к одной ассоциации, а макробентос — как набор слабо связанных проб, принадлежащих к различным локальным ассоциациям. С этой точки зрения известный факт большей «пятнистости» микро- и мейобентоса по сравнению с более крупными организмами (Mac Intire, 1969; и др.) объясняется различиями не в степени гетерогенности интраценотических мозаик, но в самом масштабе этой изменчивости. Степень изменения видовой структуры в пределах сообщества у макробентоса может быть даже выше, чем у мейобентоса.

Обратимся теперь к временному аспекту существования донных организмов. Основной зоной обитания организмов макробентоса на беломорской литорали являются средний и нижний горизонты, где на протяжении года сохраняются приемлемые для жизни условия. Таким образом катастрофических изменений в составе и структуре макробентоса не происходит. Наиболее неблагоприятные для обитателей литорали периоды — начало зимы, когда вся осушаемая зона в отлив покрывается тонкой коркой льда, в которую вмерзают многие организмы, обитающие на поверхности грунта, и начало весны, когда по литорали стекают потоки талой воды, опресняя поверхностные слои осадка. После установления льда или таяния снегов условия на литорали стабилизируются. Видовой состав сообщества, несмотря на гибель части организмов или миграцию в сублитораль, изменяется мало. Поэтому в целом динамика макробентоса на протяжении года выглядит как колебания численности всех видов около средних значений. Регуляция осуществляется на организменном и популяционном уровнях через гибель (смерть, выедание) одной части особей и размножение оставшейся. Заметные сезонные изменения в структуре макробентоса наблюдаются только в периоды оседания личинок на грунт. В ассоциациях макробентоса существуют многолетние циклы, связанные с нарушением отношения между скоростью размножения и смертностью в ряду поколений. Они могут быть выявлены лишь при многолетних наблюдениях и являются либо реакцией на значительные изменения среды (Buchanan, Moore, 1986; Агарова и др., 1976; Стрельцов и др., 1974; и др.), либо обусловлены внутропопуляционными механизмами (многолетние популяционные циклы беломорской мидии; Луканин и др., 1989).

Значительно ярче выражены сезонные изменения в микро- и мейобентосе. С наступлением зимы население верхней литорали оказывается вмерзшим в лед и сохраняется до наступления весны. При размораживании в лабораторных условиях до 90% нематод и до 100% инфузорий сохраняют жизнеспособность. Население средней и нижней литорали (включая макробентос) проводит зиму в активном состоянии, но структура ассоциаций микро- и мейобентоса заметно изменяется. Суммарная плотность нематод снижается почти на порядок (Мокиевский, 1988), происходит смена доминирующих видов: с ухудшением условий аэрации растет доля видов — аноксбионтов (тиобионтов). Одним из ведущих факторов

сезонного распределения мейобентоса является кислород. По существу сезонные смены в ассоциациях нематод представляют собой чередование двух квазистабильных состояний — зимнего и летнего, характеризующихся различными доминирующими группировками видов в пределах общего набора форм. Длительность этого цикла превышает или равна продолжительности индивидуальной жизни нематод, регуляция его осуществляется преимущественно на популяционном уровне.

Ассоциация инфузорий в течение года претерпевает еще более существенные изменения, выражающиеся в закономерной смене доминирующих комплексов. Ранней весной наблюдается размножение мелких эвритопных видов, питающихся главным образом бактериями, зоо- и фитомастигнами, а также мелкими диатомовыми водорослями. Это типичные пионерные виды, устойчивые к колебаниям климатических и гидрохимических факторов и характеризующиеся высоким репродуктивным потенциалом. На следующем этапе лидерство переходит к более крупным формам, в суммарном соотношении которых значительную роль играют мелкие пионерные виды. Во второй половине лета доминируют крупные интерстициальные виды, обладающие высокой регуляционной способностью и тонкой пищевой специализацией, дающими им преимущество в условиях вариабельной среды и дефицита пищи. С установлением мощного ледового покрова, препятствующего нормальному водно-газообмену, проникновению света (развитию фототрофов), и с падением температуры воды до минус 1,3° суммарная плотность инфузорий снижается на 1—2 порядка. В конце зимы преобладают мелкие бактерио- и гистотрофные виды, существующие в это время в основном за счет детрита и растворенных в воде органических веществ. Итак, в ассоциации инфузорий протекает настоящая циклическая сукцессия со сменой нескольких относительно устойчивых комплексов видов. Комплексы формируются на одних принципах структурной организации, но состоят из видов с разными типами экологических стратегий. Смена комплексов определяется прежде всего механизмами популяционных и ценотических связей, действующих на протяжении многих поколений (см. гл. III).

Таким образом, в характере сезонных изменений трех размерных группировок донного сообщества видны серьезные различия. Они связаны с разным восприятием реального физического времени (в данном случае — смены времен года) каждой группой организмов, имеющих свое «биологическое время». Масштаб «биологического времени» отражает характерную скорость реагирования популяции на изменение условий и может быть оценен по величине промежутка между генерациями. Для организмов макробентоса, имеющих 1—2 генерации в год, и продолжительность индивидуальной жизни до нескольких лет, полный сезонный цикл сопоставим с жизнью поколений. У нематод (1—4 генерации в год, по данным некоторых авторов 3—12 генераций) изменения, связанные с популяционной динамикой, могут протекать в течение не-

скольких месяцев. У инфузорий, продолжительность жизни которых составляет часы и десятки часов, календарный год — время, достаточное для прохождения сукцессии. Даже микромасштабные события в жизни простейших (например, образование временных микроскоплений, суточные вертикальные миграции и др.) связаны с циклами размножения (Бурковский и др., 1983; Бурковский, 1987). Отсюда и различия в преимущественных механизмах регулирования сезонной динамики численности: организменный — у макробентоса, популяционный — у мейобентоса и биоценотический — у микробентоса.

Локальные популяции многих видов макробентоса, разделенные десятками километров, обнаруживают синхронность многолетней динамики численности. Это позволяет говорить о существовании общих тенденций, или «основного направления» динамики для целых географических районов (Benkema, Essink, 1986; Essink, Benkema, 1986). Отклонения от «основного направления» рассматриваются не как признак автономности частей, а как результат «локальных нарушений». Общий характер динамики объединяет макробентосное население весьма обширных территорий. В то же время колебания численности видов мейофауны часто имеют независимый характер даже в пределах одного участка, протяженностью в 2—3 км (Hodda, Nicholas, 1986). У инфузорий независимый ход динамики численности может наблюдаться в локальных популяциях, разделенных несколькими метрами или десятками метров.

Следует иметь в виду еще одно существенное различие между микро- и мейобентосом, с одной стороны, и большинством массовых видов макробентоса — с другой. Это источники пополнения популяций. У первых двух групп организмов сезонные смены происходят за счет в основном внутренних ресурсов сообщества, а роль иммиграции извне незначительна. У них нет пелагической стадии, а перенос с частицами грунта и на плавающих водорослях вместе с приливом не слишком эффективен. В каждый момент времени численность входящих в сообщество видов есть главным образом результат их развития в прошлом в пределах данного биотопа. Пополнение макробентосных популяций осуществляется в основном за счет притока пелагических личинок извне. Наличие внешнего для данного сообщества пула расселительных стадий приводит к тому, что пополнение локальных популяций в меньшей мере зависит от собственных интенсивности и сроков размножения. Межгодовые колебания численности макробентоса еще более могут быть обусловлены репродуктивной динамикой популяций соседних сообществ, а также крупномасштабной гидрологией, влияющей на величину выхода, переноса и оседания личинок (Gaines, Roughgarden, 1985).

Различия в размерах и, как следствие, в продолжительности жизни организмов отражаются на восприятии ими окружающей среды. В целом распределение микро-, мейо- и макробентоса находится под контролем одного набора факторов. Однако шкалы

пространства и времени, на которых проявляется действие этих факторов на соответствующие размерные группировки, неодинаковы. Так, для макробентоса существенны интегральные величины за продолжительные периоды времени (например, средняя за сезон температура), а суточные колебания ее не оказывают влияния на имеющуюся структуру. Действие внешних факторов распространяется обычно на большие площади. Нередко влияние изменений среды на макробентос проявляется лишь в многолетних трендах (Essink, Beukema, 1981).

Мейобентос способен реагировать на более тонкие изменения среды, в частности на внутригодичные колебания, хотя и в определенных пределах. Так, для мейобентоса важен общий режим солености и средняя амплитуда колебаний, но не сами кратковременные изменения фактора (McIntyre, 1969). Локальные вариации общего обилия мейофауны, следующие за гетерогенностью среды, могут проявляться в масштабе менее 1 м² (Thistle, 1978), однако выраженные различия в видовой структуре локальных ассоциаций можно отметить только на существенно большей территории. В нашем случае смена квазистабильных состояний нематод происходит под влиянием средних за часть сезона температур или при изменении гранулометрии и влажности осадка за несколько недель и на нескольких десятках квадратных метров. Изменение концентрации органического вещества в грунте способно вызвать локальные вариации в структуре ассоциаций нематод на значительно меньшей площади.

Принципиально иная картина наблюдается у микробентоса. Эти организмы находятся под влиянием как крупномасштабных, так и точечных изменений факторов среды. Формирование локальных состояний со специфическим соотношением видов может быть связано с элементами микрорельефа (волновые «барханчики» высотой в 1 см, выбросы пескожила и др.), с присутствием в песке мертвого моллюска и т. п. (см. гл. III, 1). На состоянии ассоциации могут сказаться дождливый день или холодная летняя ночь. Под влиянием суточных перепадов температуры и освещенности организмы микробентоса совершают активные миграции в толще грунта (Бурковский и др., 1983).

Таким образом, находясь под контролем одних и тех же абiotических факторов, микро-, мейо- и макробентосные ассоциации реагируют на разномасштабные вариации этих факторов. Необходимо подчеркнуть, что имеется в виду не амплитуда колебаний, а интервалы пространства и времени, на которых они происходят. Как следствие этого, неодинаково и само понятие гетерогенности среды для микро-, мейо- и макробентоса.

Физическое (наблюдаемое) пространство и время различно для разных групп организмов. А каковы масштабы биологического пространства и времени, реального для самих организмов? Единицей биологического времени для популяции может служить промежуток между генерациями, на котором осуществляется регуляция на популяционном уровне. Среднее число генераций в год отража-

ет его длительность «с точки зрения популяций». Единицами измерения биологического пространства могут служить, например, средние размеры особи или радиус ее индивидуальной активности (индивидуальные территории). Последняя величина предпочтительнее в силу большей связи с экологией организмов, но ее труднее оценить на практике. Поэтому здесь ограничились пересчетом объема доступного пространства на средний размер тела особей для той или иной группы. При этом использовали следующую формулу:

$$V = \frac{K \cdot h}{N \cdot V_{\text{инд}}} = \frac{K \cdot h}{B},$$

где V — объем свободного пространства, приходящийся на одну особь (в объемах особи, $V_{\text{инд}}$); N , B — средние численность и биомасса всех организмов данной группы на единицу поверхности; h — глубина проникновения в грунт; K — доля доступного для организмов пространства от общего объема грунта (принимается равной 0,9—1,0 для макробентоса, 0,5—0,6 — для мейобентоса и 0,4 — для микробентоса).

При пересчете пространства на один организм оказалось, что относительная плотность инфузорий много меньше, чем нематод, а нематод — меньше, чем организмов макробентоса (рис. 18). Расстояние между двумя соседними особями макробентосных организ-

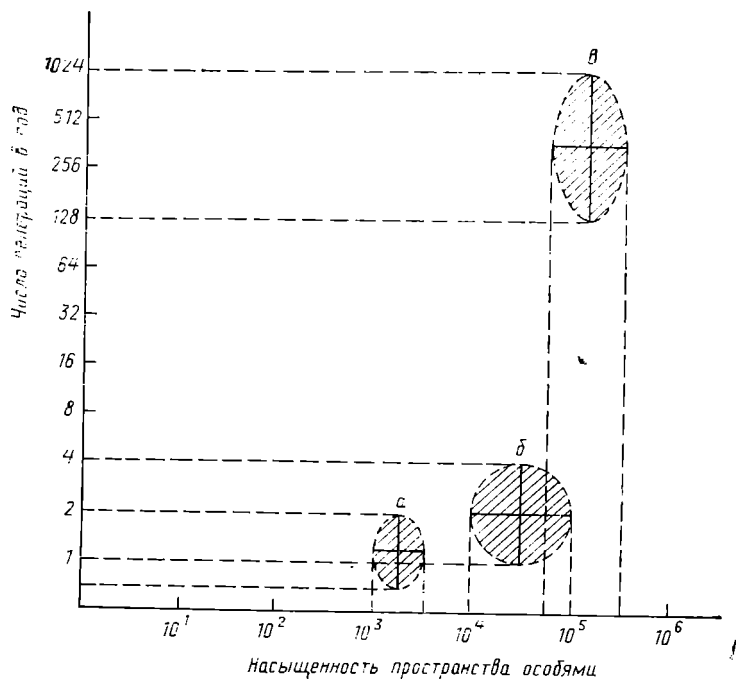


Рис. 18. Насыщенность «биологического» пространства и времени для макробентоса (а), нематод (б) и инфузорий (в). Объяснения в тексте

мов составляет в среднем менее 10 эквивалентных диаметров тла, у нематод — около 25 диаметров, у инфузорий — более 4. Значительно более «растянут» календарный год у организмов микробентоса. Иными словами, инфузории живут в гораздо меньшей тесноте (свободнее), со «своей точки зрения», чем более крупные организмы. Возможно, в этом одна из причин большего видового разнообразия микробентоса в сравнении с мейо- и макробентосом.

Таким образом, в разделении бентосных организмов на три размерные группировки, первоначально проводимом из чисто практических соображений, заложен более глубокий биологический смысл. Между микро-, мейо- и макробентосом существуют более важные различия, чем формальная принадлежность к разным размерным классам. Различия в масштабах пространственной гетерогенности приводят к тому, что в пределах внешне однородного биотопа каждая из размерных группировок имеет свою собственную хронологическую структуру. Различия в масштабах временных изменений соответствуют различиям в механизмах сезонной динамики численности организмов. При общем наборе основных факторов среды, контролирующих локальные ассоциации, для каждой группировки характерен свой пространственно-временной масштаб действия этих факторов (свое восприятие неоднородности среды в пространстве и времени).

Совершенно очевидно, что бактериальная составляющая сообщества также представляет собой отдельный размерный и структурно-функциональный блок — первую ступень в иерархии масштабов. К сожалению, наши знания о тонкой организации микробных ассоциаций, формирующихся в грунте морского побережья весьма скудны (Fenchel, 1969; Fenchel, Riedl, 1970; и др.). Однако есть все основания полагать, что многое из сказанного выше относительно различий в пространственно-временных масштабах структуры, динамики и восприятия среды обитания может быть экстраполировано и на этот блок.

Независимые хронологически, размерные группировки бентоса тем не менее представляют собой функциональное единство. Они объединяются в единое целое потоками вещества и энергии через экосистему, в котором отдельные размерные группировки характеризуются сильно различающимися скоростями трансформирования вещества и энергии, а также характером реагирования на изменения ценоотической среды. Так, для макробентоса существенным является интегральный во времени и в пространстве результат жизнедеятельности всего микро- и мейобентоса; в то же время мелкие организмы способны дискретно воспринимать макробентос, реагируя на его присутствие соответствующим размещением во времени и в пространстве (см. гл. III—IV).

II.8 ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ИНТЕГРАЦИЯ ВИДОВ В СООБЩЕСТВЕ

Длительное сосуществование организмов разных таксонов, размеров и трофических уровней в сообществе возможно благодаря многообразным функциональным связям между ними. Современный уровень изученности этого вопроса с достаточной долей уверенности позволяет говорить прежде всего о трофических взаимодействиях как наиболее очевидных и доступных для исследователя. Вместе с тем прямые и косвенные наблюдения над некоторыми совокупностями бентосных организмов свидетельствуют о важной роли метаболических и других связей в организации сообществ (см. гл. III, V). Грунтовая вода представляет собой, по сути, биокосное вещество, включающее не только элементы неорганической природы, но и продукты синтеза и распада организмов, вовлекаемых в общий круговорот вещества в экосистеме. Часть этих продуктов поэтапно используется организмами сообщества, а часть служит своего рода катализатором или, напротив, буфером физико-химических и биохимических процессов, протекающих в осадках, или является метаболитами, регулирующими отношения с партнерами по сообществу. Эта проблема достаточно детально разработана для моря в целом (Хайлов, 1971), но практически не конкретизирована применительно к морской литорали и, к сожалению, не может быть обсуждена здесь подробно.

Значительно более изучен трофический аспект взаимоотношений организмов в литоральном (и вообще в прибрежном) сообществе. Самое общее представление о трофических связях в изучаемом сообществе дают материалы табл. 2 и рис. 14, где представлены все основные группы организмов. В роли продуцентов выступают макрофиты и одноклеточные фотосинтезирующие организмы. Основную долю органического вещества производят макрофиты — от 60% в среднем до 97 и 99% в верхнем и нижнем горизонтах литорали. Большая часть продукции макрофитов используется после отмирания бактериями и детритофагами. В живом виде макрофиты могут потребляться гастроподами и некоторыми другими видами макробентоса. Напротив, большая часть продукции микрофитобентоса утилизируется простейшими и мелкими многоклеточными животными в живом виде. Таким образом, пищевой поток на песчаной литорали складывается из двух неравноценных каналов — доминирующего детритного и второстепенного пастбищного. Вместе они образуют довольно сложную пищевую сеть.

Более детальное описание потока энергии через экосистему возможно только на основе данных о рационе и скорости воспроизводства бентосных организмов. Крупное исследование, специально посвященное изучению энергетического потока через морскую прибрежную экосистему, выполнено группой скандинавских ученых в западной части Балтийского моря и опубликовано в серии сообщений лаборатории в Аскё (Швеция) (Elmgren, Ganning,

1974; Ankar, Elmgren, 1976; Elmgren, 1976; 1978; Jansson, Wulff 1977). Имеется также еще ряд статей по этой теме (Hopkinson 1985; Asmus, 1984; Flint, 1985; Rizzo, Wetzel, 1985; Widdish et al. 1986). Перечисленные работы послужили не только примером, но и важным источником информации о питании, энергетической ценности и продуктивности морских донных организмов, многие из которых общие для наших экосистем. Недостающие сведения были получены самостоятельно или из других публикаций (Заика 1972, 1983; Бубнова, 1973; Бескупская, 1963; Герасимова, 1988; Fenchel, 1969; Asmus, 1984; и др.). При расчете биотического баланса учтены рекомендации и опыт других исследователей (Винберг, 1966; 1976; Заика, 1983; Алнмов, 1987, 1989; Fenchel, 1974; Petersen, 1984; Valiela, 1984; Patten, 1985; и др.).

В основе расчета биотического баланса экосистемы лежат преобладание энергии в цепи питания, отражающая фундаментальное положение термодинамики, согласно которому энергия, отличие от вещества, не исчезает, но переходит из одной формы в другую. Рассеяние и концентрация энергии в цепи трофических превращений — основа существования экосистемы. Каждая компонента биотического баланса занимает вполне определенное положение по отношению к потоку энергии, отвечающее ее функциональной роли в экосистеме. Мощность потока через звено в цепи питания указывает на его функциональную связь с предшествующими и последующими звеньями.

В табл. 5 приведены данные биотического баланса средней литорали, характеризующейся высоким видовым разнообразием умеренным развитием большинства групп организмов. Они могут рассматриваться как весьма грубое приближение к реальным, так как рассчитывались с использованием многих коэффициентов (П/Б; K_2 ; усвояемость пищи), заимствованных из литературных источников и полученных авторами в иных условиях. Тем не менее они дают в целом верное представление о соотношении потоков энергии через микро-, мейо- и макробентос. Основной поток идет через микроорганизмы (бактерии и грибы — 1296 кДж/м^2) и макробентос (1051 кДж/м^2); роль простейших (194 кДж/м^2) и мейобентоса (157 кДж/м^2) менее существенна. Важно также подчеркнуть, что чистая продукция макро- и микрофитов (207 кДж/м^2) слишком низка, чтобы удовлетворить потребности гетеротрофных организмов (2697 кДж/м^2 — ассимиляция, 3632 кДж/м^2 — респирация), только простейших или мейобентоса. Из этого следует вывод, что население среднего горизонта литорали может существовать лишь за счет притока энергии извне. Энергия, заключенная в органическом веществе, поступает на среднюю литораль из весьма продуктивных зон — верхней и нижней литорали. Верхняя литораль, представленная соленым маршем с довольно бедным живым населением, создает около 5000 кДж/м^2 чистой продукции, из которой на месте может быть использовано не более 2000 кДж/м^2 . Чистая продукция макрофитов в нижней литорали и возле устья воды колеблется от 3000 — в поясе zostеры до 18000 кДж/м^2 .

Таблица 5

Биотический баланс средней литорали губы Грязной

Группа или вид	Биомасса средняя за вегетационный сезон						П/Б коэф. сезонный	Продукция за сезон, кДж/м ²	K ₂	Траты на обмен, кДж/м ²	Ассимиляция, кДж/м ²	Чистая продукция, кДж/м ²	Рацион гетеротрофов, кДж/м ²
	сырая, с раковин-ков, г/м ²	вес раковины, %	сырая, без раковинки, %	влажность, %	сухая, без раковинки								
					г/м ²	кДж/м ²							
ПРОДУЦЕНТЫ:	35,75	—	35,31	—	5,94	114,04	—	238,08	0,8	47,61	—	206,54	—
Макрофиты	34,75	0	34,75	83	5,86	112,51	1,3—2,0	177,47	0,8	44,37	—	133,10	—
Микрофиты:	1,00	—	0,56	85	0,08	1,53	60	91,80	0,8	18,36	—	73,44	—
диатомовые водорос-ли	0,80	50	0,40	85	0,06	1,15	60	69,00	0,8	13,80	—	55,20	—
фитомастигины	0,20	20	0,16	85	0,02	0,38	60	22,80	0,8	4,56	—	18,24	—
ГЕТЕРОТРОФЫ:	89,79	—	89,79	—	15,21	304,30	—	1122,70	—	1574,66	2697,36	—	3631,53
Бактерии	2,00	0	2,00	80	0,40	8,00	60	480,00	0,5	480,00	960,00	—	960,00
Грибы	0,70	0	0,70	80	0,14	2,80	60	168,00	0,5	168,00	336,00	—	336,00
Простейшие:	0,60	—	0,55	85	0,09	1,80	—	97,00	0,5	97,00	194,00	—	323,32
зоомастигины	0,20	0	0,20	85	0,03	0,60	60	36,00	0,5	36,00	72,00	—	120,00
тестациды	0,10	50	0,05	85	0,01	0,20	55	11,00	0,5	11,00	22,00	—	36,66
инфузории	0,30	0	0,30	85	0,05	1,00	50	50,00	0,5	50,00	100,00	—	166,66
Мейобентос	1,11	—	1,05	85	0,16	3,30	—	62,50	0,4	94,20	156,70	—	261,11
остракоды	0,05	50	0,03	85	0,005	0,10	15	1,50	0,4	2,70	4,20	—	7,00
гарпактициды	0,24	20	0,20	85	0,03	0,60	20	12,00	0,4	18,00	30,00	—	50,00
нематоды	0,64	0	0,64	85	0,10	2,00	20	40,00	0,4	60,00	100,00	—	166,66
прочие	0,18	0	0,18	85	0,03	0,60	15	9,00	0,4	13,50	22,50	—	37,50
Макробентос:	163,00	—	85,49	—	14,42	288,40	—	315,20	0,3	735,46	1050,66	—	1751,10
мелкие полихеты	0,31	0	0,31	85	0,05	1,00	3	3,00	0,3	7,00	10,00	—	16,66
олигохеты	0,42	0	0,42	85	0,06	1,20	2	2,40	0,3	5,59	7,99	—	13,31
гидробия	87,78	60	36,00	78	7,91	158,20	1,5	237,30	0,3	552,21	789,51	—	1315,85
молодь макромы и мни	5,60	50	2,80	86	0,39	7,80	1	7,80	0,3	18,17	25,97	—	43,28
макома	4,00	50	2,00	88	0,24	4,80	1	4,80	0,3	11,18	15,98	—	24,63
литторины	1,50	60	0,60	78	0,13	2,60	1	2,60	0,3	6,06	8,66	—	14,43
мня	33,88	50	16,94	84	2,71	54,20	0,5	27,10	0,3	63,14	90,24	—	150,40
пескожил	25,80	0	25,80	89	2,84	56,80	0,5	28,40	0,3	66,17	94,57	—	157,61
мидия	1,71	63	0,65	86	0,09	1,80	1	1,80	0,3	4,19	5,99	—	9,98

в поясе фукоидов. Нижняя литораль уступает средней в развитии микробентоса, особенно инфузорий, но существенно превосходит ее в биомассе макробентоса, в основном за счет более крупных (старших по возрасту) двусторчатых моллюсков и полихет. Внутреннее потребление гетеротрофных организмов составляет около 5000 кДж/м^2 и, таким образом, в поясе zostеры также зависит от притока энергии извне. Однако в поясе фукоидов наблюдается существенное превышение продукции макрофитов над ее потреблением ($11\,000 \text{ кДж/м}^2$). Реально оно еще большее, так как основную биомассу гетеротрофов здесь создают фильтраторы (мидия и баланус), использующие прибрежный фитопланктон и органическую взвесь в толще воды. Итак, наиболее вероятными источниками органического вещества, поступающего в среднюю и нижнюю литораль, являются соленый марш (около 3000 кДж/м^2 и заросли фукоидов (около $10\,000 \text{ кДж/м}^2$). Меньшее значение имеют фитопланктон и заросли zostеры в сублиторали, органическое вещество которых преимущественно поступает на большие глубины.

Как уже отмечалось, важная особенность сообщества средней литорали — это исключительно большая роль гидробии. На ее долю приходится 75% ассимиляции макробентоса — свыше 29% ассимиляции всех гетеротрофных организмов. Основная пища гидробии — детрит, но этот вид может потреблять также диатомовые водоросли на макрофитах и соскабливать ткани растений. В средней литорали, где макрофиты развиты слабо (продукция рупии 133 кДж/м^2), детрит становится для гидробии, как и для большинства других видов, практически единственной пищей.

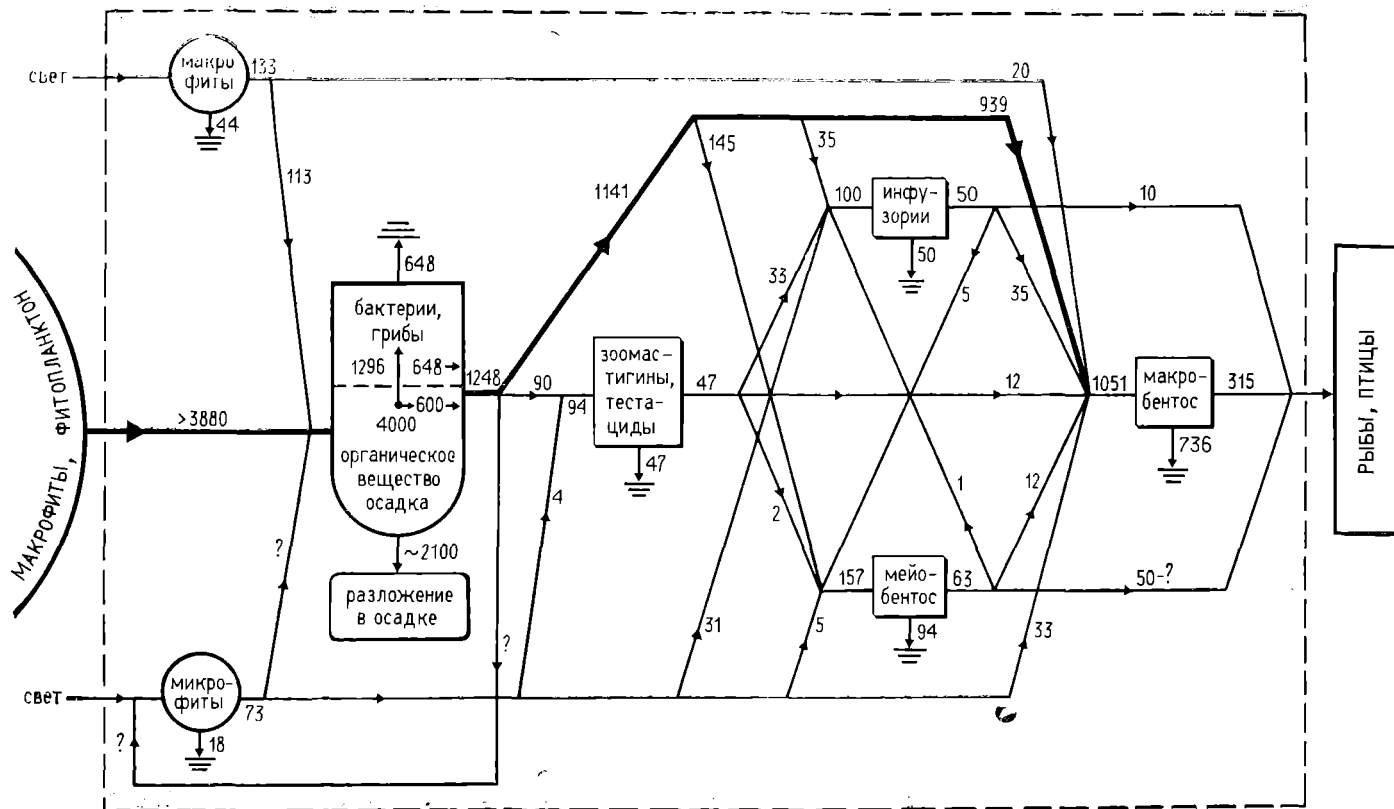
Детрит — сложный комплекс растворенного и оформленного органического вещества и ассоциированных с ним микроорганизмов (бактерий, грибов, водорослей и простейших). Пищевые качества детрита определяются его генезисом, стадией окисления и составом микроорганизмов. Особенно велики различия в качестве летнего и зимнего детрита, но и в течение вегетационного сезона состав детрита постоянно изменяется. Весной в нем преобладают бактерии; зоо- и фитомастигины, летом — бактерии, грибы и инфузории, осенью — бактерии и простейшие. Зимой детрит представлен в основном органическим веществом.

Большинство видов макро- и мейобентоса «воспринимают» детрит как целое и потребляют все его компоненты в имеющихся пропорциях. Применительно к изучаемой экосистеме, с учетом воспроизводства всех компонент в течение вегетационного периода и 50%-ного содержания неусвояемой фракции в органическом веществе грунта, эти пропорции таковы: органическое вещество (усвояемое) — 59%; бактерии и грибы — 32,4; фитомастигины и диатомовые водоросли — 3,7; инфузории — 2,5; зоомастигины и теистаиды — 2,4%. Таким образом, доля микроорганизмов в свежем детрите летом составляет 41% (зимой — менее 1%). К сожалению, далеко не ясно, какие составляющие детрита усваиваются тем или иным видом животного, а какие — выводятся вместе с

псевдофекалиями, становясь в дальнейшем пищей для других организмов. Принято считать, что живые организмы представляют легче усвояемый корм, чем собственно органическое вещество, которое нередко рассматривается лишь как субстрат для организмов микробентоса. Вместе с тем существует немало экспериментальных подтверждений того, что органическое вещество детрита само по себе может удовлетворять основные пищевые потребности детритофагов (Бубнова, 1973; Suchanek et al., 1985; и др.). Избирательная способность детритофагов опирается на соответствующую ферментативную систему и не всегда очевидна на уровне захвата пищи. Не исключена специализация детритофагов на потребление разных компонент и стадий созревания детрита (см. гл. IV, 2).

Иначе «воспринимают» детрит мелкие гетеротрофные организмы — бактерии, грибы и простейшие. Они способны довольно тонко на биохимическом и видовом уровнях различать отдельные компоненты органического вещества или живого населения и отбирать их в процессе питания (см. гл. III). Большинство простейших — фаготрофы, но могут использовать и длительное время существовать только за счет растворенного и оформленного органического вещества (при наличии всех необходимых для нормального развития биохимических соединений). Таким образом, две основные группы потребителей — безвыборочные детритофаги (большинство видов мейо- и макробентоса) и тонкие сортирующие микрорфаги (большинство видов микробентоса и некоторые виды мейобентоса) — образуют довольно сложную систему подключения к энергетическим ресурсам экосистемы.

С учетом сказанного биотический баланс средней литорали (см. табл. 5) может быть выражен в виде потока энергии (рис. 19). На входе учтено совокупное органическое вещество (около 4000 кДж/м²), поступающее из разных источников. Его количество определялось исходя из реальных потребностей гетеротрофных организмов в пище и предположения, что в энергетически зависимой олиготрофной системе, каковой является средняя литораль, энергия не накапливается в органическом веществе осадков, а используется по мере поступления. Большая часть органического вещества поступает на литораль в конце вегетационного сезона, после отмирания макрофитов, на спаде пищевой активности гетеротрофных организмов. Оно захоранивается в осадке, где подвергается частичному разложению. Для zostеры установлено, что период полной деструкции тканей наступает через 4 года, и только в середине этого срока детрит из морской травы может быть утилизирован животными макробентоса (Hairrison, Mann, 1975). Доля неусвояемых и трудноусвояемых фракций (гуминовые вещества и др.) в разлагающемся органическом веществе зависит от его происхождения и составляет не менее половины общего веса (Гуревич, Яковлева, 1976; и др.). Большое количество органического вещества в грунте не обязательно свидетельствует об обеспеченности пищей гетеротрофных организмов.



В энергетически зависимой системе в осадках захороняется только неусвояемая и трудноусвояемая фракция (около 2000 кДж/м² — на рис. 19 представлена в блоке «органическое вещество в осадке» с последующим перемещением в блок «разложение в осадке»). Большая часть усвояемого органического вещества потребляется бактериями и грибами (1296 кДж/м²). Продукция этих организмов обогащает органическое вещество, которое в новом качестве (органическое вещество — около 700 кДж/м² плюс бактерии и грибы — 648 кДж/м²) поступает на следующие трофические уровни по нескольким неравноценным каналам: к макробентосу — 1051 кДж/м², к мейобентосу — 145 кДж/м², к мелким простейшим — 90 кДж/м², инфузориям — 35 кДж/м². В этом потоке наиболее независимы от органического вещества и бактерий инфузории, в рационе которых весомую долю составляют одноклеточные водоросли.

Основной поток энергии к животным — детритофагам — идет по кратчайшему пути: детрит макрофитов и бактерии — мейо- или макробентос. Это обуславливает относительно низкие потери энергии и высокий выход продукции многоклеточных животных, особенно макробентоса. По самой длинной цепи превращений [органическое вещество макрофитов и бактерии — зоомастигины — инфузории (или мелкие многоклеточные животные — макробентос)] на уровень макробентоса поступает менее 3% всей энергии. Это определяет малую энергетическую зависимость макробентоса от предшествующих звеньев.

Применительно к бентосу понятие «трофический уровень» в значительной мере теряет свой строгий смысл, так как большинство гетеротрофов — детритофаги, потребляющие широкий спектр пищевых объектов. Как показано на рис. 19, в организмах микро-, мейо- и макробентоса перекрещиваются детритный и пастбищный путь восхождения энергии и, таким образом, они могут быть отнесены сразу к нескольким трофическим уровням. При этом возникают довольно казусные ситуации. Так, макробентос, потребляющий в основном органическое вещество и фунгобактериальное население осадков, занимает более низкий трофический уровень, чем многие всеядные и хищные инфузории, питающиеся простейшими; но тот же макробентос в составе детрита захватывает этих инфузорий. И все-таки, основываясь на доминирующей пище в бентосном сообществе, удастся выделить до 6 трофических уровней: 1 — продуценты, образующие органическое вещество, 2 — бактерии и грибы, первыми использующие его и подготавливающие к восприятию другими организмами, 3 — мелкие простейшие (зоомастигины, саркодовые и мелкие инфузории), питающиеся органическим веществом, бактериями и грибами, 4 — простейшие и многоклеточные, использующие протозойную и животную пищу; 5 — детритофаги, потребляющие органическое вещество и всю совокупность мелких организмов, связанных с ним, 6 — рыбы и птицы, откармливающиеся на литорали. Распределение поступающей энергии между трофическими уровнями определяется конкретной ситу-

ацией, складывающейся на литорали. Но во всех случаях основной поток проходит через детритофагов и заканчивается крупными хищниками.

Схема на рис. 19 отражает некоторое среднее состояние экосистемы. На самом деле в течение года происходят заметные изменения в составе организмов бентоса и, следовательно, в соотношении потоков энергии, устремляющихся по разным каналам. Ранней весной, в период бурного развития фитомастигин и мелких диатомовых водорослей, численность которых иногда на порядок превышает среднюю за сезон, возрастает роль пастбищного пути передачи энергии. В середине лета нередко наблюдается вспышка численности грибов (до 50 000 экз/см²), а ранней осенью — зоомастигин. В последнем случае в сообществе возрастает роль хищных инфузорий и турбеллярий. Зимой численность организмов микробентоса низка, и детрит в основном состоит из органического вещества. Этот единственный вид корма в условиях отрицательной температуры поддерживает существование большинства видов сообщества.

Подводя итог, следует подчеркнуть, что функциональная связь между организмами микро-, мейо- и макробентоса обеспечивается главным образом через потребление органического вещества, бактерий и грибов (88% рациона сообщества). Эти компоненты могут быть фактором, лимитирующим численность организмов выше стоящих трофических уровней и влияющих на их соотношение. Роль одноклеточных водорослей в поддержании функциональной целостности сообщества существенно ниже (около 5%). Столь же незначительна связь между гетеротрофами, осуществляемая через потребление простейших (около 7% в рационе животных). Среди гетеротрофных организмов наименее уязвимыми в изменяющемся пищевом потоке оказываются инфузории, благодаря чрезвычайно широкому и лабильному пищевому спектру, наиболее — организмы мейобентоса, испытывающие давление конкуренции со стороны микро- и макробентоса. Положение организмов микро-, мейо- и макробентоса в потоке энергии в существенной мере определяет их уровень качественного и количественного развития.

Глава III

УРОВЕНЬ МИКРОБЕНТОСА

Одноклеточные водоросли, бактерии, грибы и простейшие, существующие в одном пространственно-временном масштабе и прошедшие длительный путь совместной эволюции, образуют единый структурно-функциональный блок экосистемы. Можно полагать, что подобные сообщества возникли в весьма давние времена, когда все живое было представлено только одноклеточными организмами. С появлением многоклеточных сообщества усложнялись и все более приобретали современный облик.

Микробентос содержит все необходимые компоненты настоящего сообщества и вместе с освоенной им средой может рассматриваться как вполне полноценная модель природной экосистемы. Функцию продуцентов в ней выполняют одноклеточные водоросли и некоторые бактерии, потребителями первичной продукции выступают несколько трофических уровней гетеротрофных организмов — бактерии, грибы, мелкие и крупные простейшие. Высшую ступень в трофической иерархии занимают хищные инфузории. Большое видовое и функциональное разнообразие, высокие плотность организмов и скорость оборота энергии делают микробентос исключительной моделью для изучения закономерностей формирования не только бентосных, но и природных сообществ вообще. Неслучайно многие принципиальные вопросы организации и устойчивости сообществ впервые разрабатывались на группах одноклеточных организмов (Гаузе, 1933—1936; Bick, 1964—1968; Hairston et al., 1969; Fenchel, 1969; Vandermeer, 1969, 1970; Luckinbill, 1973, 1979; Cairns et al., 1969—1978; Абросов, Ковров, 1973, 1977; и многие другие).

III.1

ПРОДУЦЕНТЫ

Основные продуценты в составе микробентоса — диатомовые водоросли и фитомастигины; роль других водорослей и цианобактерий существенно ниже. Диатомовые водоросли и фитомастигины — преимущественно автотрофные организмы, некоторые из них могут переходить к гетеротрофному питанию. Известны также формы с бесцветными хлоропластами или вовсе без них — облигатные гетеротрофы (Fenchel, 1969; Макарова, 1975). Зависимость фототрофных организмов от света обуславливает их преобладаю-

щее приповерхностное расположение в грунте, определяемое мощностью фотической зоны. Вместе с тем значительная часть популяций всех видов, как будет показано дальше, встречается в толще осадка при полном отсутствии света.

Значение фототрофных организмов в сообществе литорали определяется их продукцией. В изучаемом нами сообществе валовая продукция микрофитобентоса, с учетом средней суточной скорости деления клеток, равной 0,6, за вегетационный сезон составляет около 100 кДж/м^2 (чистая — 76 кДж/м^2), что несколько ниже продукции макрофитов. Однако в периоды массового развития водорослей на литорали их продукция на порядок выше средней и несколько раз превышает продукцию макрофитов. Исследования в Калифорнийском заливе показали, что величина продукции микрофитобентоса находится в зависимости от гранулометрии осадка (выше — в крупнозернистом песке), начальной концентрации кислорода в грунте, температуры и освещенности — вместе они ответственные за 38% изменчивости первичной продукции (Shaffer and Oviatt, 1983). Известны случаи, когда продукция бентосных микроорганизмов в 10—50 раз превышала продукцию макрофитов или фитопланктона (Plante-Cuny, 1987; Souvignia, 1976).

III.1.1

РОЛЬ БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ОПРЕДЕЛЕНИИ СТРУКТУРЫ АССОЦИАЦИИ (СООБЩЕСТВ)

В структурном отношении ассоциации морских бентосных одноклеточных водорослей изучены весьма слабо. Имеющиеся в литературе данные касаются преимущественно видового состава и в редких случаях содержат сведения о факторах распределения этих организмов (Skjoldal, 1982; Plante et al., 1986). Тем не менее можно предположить, что ведущими параметрами, определяющими состав и структуру микрофитобентоса, являются в общем те же факторы, что и для других одноклеточных организмов, приоритет которых, однако, может быть иным, и связан с физиологическими и экологическими особенностями продуцентов.

Наиболее очевидный, хотя, может быть, не самый главный фактор, влияющий на состав и структуру первичных продуцентов, — потребление их организмами следующих трофических уровней. В рационе инфузорий одноклеточные водоросли составляют более $1/3$ веса пищевого комка, причем многие виды ресничных развиваются исключительно за счет диатомовых и перидиниевых водорослей, проявляя при этом заметную избирательность. Разнообразие морфологии диатомовых водорослей создает предпосылки для селективного выедания их разными потребителями, особенно инфузориями. Простейшие вместе потребляют до 50% продукции водорослей. Остальная часть используется животными мейо- и макробентоса в составе детрита. В отличие от простейших большинство многоклеточных животных не способны различать отдельные виды

одноклеточных водорослей и поглощают их вместе (Чепурнов, 1987; Nilsson, 1987; Fenchel et al., 1975; Ankar, Elmgren, 1978). Таким образом, пресс потребителей может оказывать существенное влияние на структуру уровня продуцентов.

Важной особенностью одноклеточных организмов вообще, и водорослей в частности, является их высокая метаболическая активность. Многие связи первичных продуцентов между собой и с организмами следующих трофических уровней осуществляются на биохимическом уровне. На важную роль экзометаболитов фитопланктона как фактора, во многом определяющего структуру сообщества, указывают многие авторы (Винберг, 1986; Хайлов, 1970; Федоров, Кафар-заде, 1976; Ильяш, Федоров, 1985). Нередко метаболиты оказывают видоспецифичное воздействие. Возможно, что во взаимоотношениях между бентосными одноклеточными водорослями преобладают именно метаболические связи, в то время как роль прямой конкуренции за биогены менее существенна. В пользу этого свидетельствуют значительно более высокая природная плотность клеток бентосных водорослей по сравнению с планктонными, для которых этот эффект доказан, а также обнаружение видоспецифичных аллелопатических взаимодействий в смешанных культурах бентосных водорослей (D'Jong, Admiraal, 1984). Кроме того, буферные свойства осадков способствуют накоплению продуктов метаболизма содержащихся в них организмов.

Высокое содержание биогенных элементов в интерстициальной воде (Чернавская, 1955; Fenchel, 1969; MacLachlan, MacGwynne, 1986; Martens et al., 1978), вероятно, снижает конкуренцию бентосных водорослей за питательные вещества. Накопление биогенов в осадках происходит главным образом за счет бактериального метаболизма, приводящего к трансформации азота и фосфора, входящих в состав органических веществ, в их неорганические формы. Значительная часть этих процессов протекает в анаэробных условиях, поэтому концентрация биогенных элементов в глубоких слоях осадка существенно выше, чем в воде, омывающей грунт. Донные осадки служат своеобразным депо биогенных веществ в прибрежных экосистемах. Было показано, что рост диатомовых водорослей на интерстициальной воде интенсивнее, чем на воде, омывающей осадки, или на среде Гольдберга (Поликарпов, Сабурова, 1988, 1990), что, по-видимому, связано с присутствием в интерстициальной воде биогенных веществ в более восстановленных формах.

Вместе с тем было бы неверно полностью исключить конкуренцию из факторов, регулирующих отношения между организмами микрофитобентоса. Так, показано, что существуют достоверные различия в потреблении разных форм азота и неорганического углерода разными видами бентосных диатомовых водорослей, которые могут рассматриваться как результат конкурентных взаимоотношений этих видов в прошлом (Admiraal et al., 1987). Существуют и прямые данные о том, что концентрация неорганического углерода в среде влияет на исход конкуренции между видами бен-

тосных водорослей (D'Jong, Admiraal, 1984). Правда, следу
иметь в виду, что эти доказательства получены в экспериментах
лимитированными биогенами, и вряд ли такое имеет место в
терстициальной среде.

III.1.2 ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ СТРУКТУРА МИКРОФИТОБЕНТОСА

В составе микрофитобентоса губы Грязной преобладают ви
родов *Peridinium*, *Gymnodinium*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Achnanthes*.
По численности доминируют мелкие виды перечисленных родов,
биомассе — крупные, но реже встречающиеся виды этих и друг
родов фитомастигин и диатомовых водорослей. Размах велич
среднего веса организмов составляет 4 порядка (от $6,2 \cdot 10^{-9}$ мг
Achnanthes delicatula до $1,6 \cdot 10^{-5}$ мг у *Peridinium* sp.). Наибо
ший вклад в продукцию вносят массовые виды средних размер
Средние размеры клеток одного вида остаются неизменными
течение вегетационного сезона и от года к году. Наблюдаемые к
лебания в размерной структуре микрофитобентоса обусловлен
изменениями в их составе. Доля крупных диатомовых водоросл
выше в начале и в конце вегетационного сезона, мелких — в се
дине лета, что, наиболее вероятно, связано с неравномерным п
реблением клеток разного размера простейшими и некоторы
видами мейобентоса. Весной и осенью в сообществе преоблада
мелкие инфузории, выедающие более мелкие водоросли, и тем с
мым высвобождающие ресурсы для развития крупных организмо
В середине лета, напротив, в составе простейших доминиру
крупные инфузории, способные отлавливать более крупных пре
ставителей микрофитобентоса. Относительная доля мелких вод
рослей в это время возрастает. Конечно, данное объяснение не и
черпывает всех случаев нарушений размерной структуры водоро
лей, но применимо к большинству из них и довольно естественно
вписывается в существующую цепь трофических взаимоотношен
в сообществе на литорали.

Наиболее ценную информацию о структуре сообщества мож
получить при изучении распределения организмов в пространс
и во времени. Часто это не только самый доступный, но и единс
венный источник наших знаний о взаимоотношениях видов в при
роде. Тем более это относится к бентосным водорослям, биологи
и физиология которых изучены крайне слабо.

Проведенный Планте с соавт. (Plante et al., 1986) анализ о
держания хлорофилла «а» в грунте позволил установить по мен
шей мере три масштаба пространства, в которых одноклеточны
водоросли прибрежной зоны образуют выраженные скопления.
Наиболее крупные скопления, достигающие в размерах нескольк
километров, по мнению авторов, обусловлены гидрохимическим
и гидрологическими факторами; средние, не превышающие не
сколько десятков метров, — главным образом гранулометрически

составом осадка и рельефом дна («песчаными волнами»), наконец самые мелкие, не более нескольких сантиметров, — часто совпадают с микрорельефом морского дна («песчаной рябью»). Так как в данной работе речь идет не об отдельных видах микрофитобентоса, а обо всей совокупности, то представляется вполне допустимым приоритет гидрологических и литологических факторов, оказывающих, как известно, общее влияние на организмы. С нашей точки зрения, больший интерес представляет анализ распределения отдельных видов водорослей в разных масштабах пространства, позволяющий судить о взаимоотношениях организмов микрофитобентоса между собой и окружающей средой. Такое исследование было проведено на литорали в губе Грязной (Бурковский и др., 1983; Бурковский, 1984).

Максимальный размер обследуемой территории составлял 3200 м², расстояние между пробами при этом — от 10 до 20 м (см. рис. 1, в рамке Б). На этой площади большинство видов микрофитобентоса имели выраженный агрегированный тип размещения (некоторые — случайный). Диатомовые водоросли образовали два пятна разных размеров с относительно высокой плотностью в левой (малое) и в правой частях (большое) площадки, приуроченные к средней литорали и совпадающие с областями повышенного содержания алевропелита (рис. 20). Выше и ниже средней линии

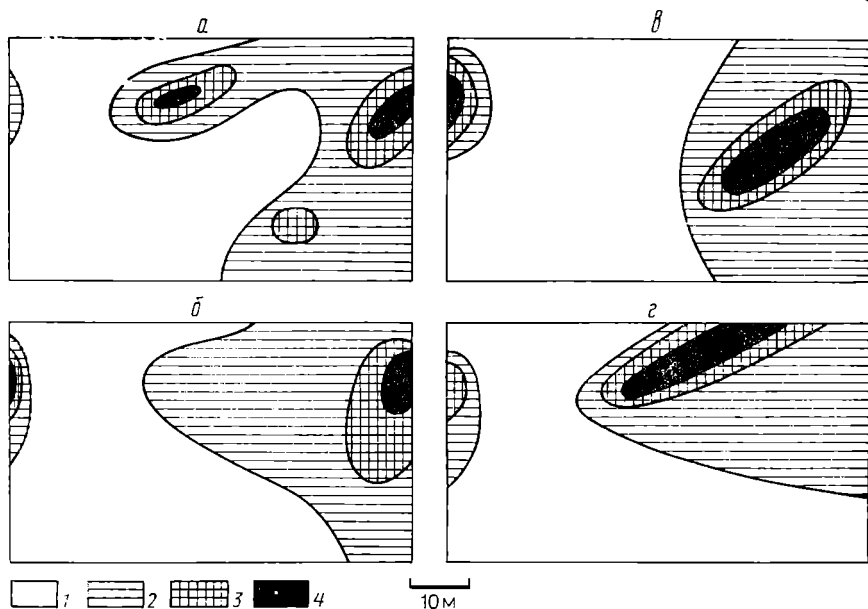


Рис. 20. Размещение наиболее массовых видов диатомовых водорослей на площади 3200 м².

$\bar{m}$ — средняя плотность, 1 — менее $\bar{m}$, 2 — более $\bar{m}$, 3 — более $2\bar{m}$, 4 — более $3\bar{m}$.

а — *Cocconeis* sp., $\bar{m}=80$ экз/см², б — *Navicula salinarum*, $\bar{m}=40$ экз/см², в — *Achnanthes* spp., $\bar{m}=76$ экз/см², г — *Navicula abrupta*, $\bar{m}=20$ экз/см²

литорали пробы с высокой численностью диатомей не встречались. Несмотря на разную форму пятен у разных видов и неравномерное размещение особей внутри и за пределами пятна, обнаружена довольно высокая степень совпадения их полных размещений. Перекрывание, оцененное индексом Пианки (изменяется от 0 до 1) составило 0,87. Напротив, фитомастигины не образовали крупных скоплений, которые объединяли бы, как у диатомей, несколько соседних проб; их пятна размером не более 20 м², разбросаны по всей территории, но чаще встречались в левой половине площадки характеризующейся низким содержанием алевропелита и сложным рельефом дна (частое чередование подъемов и впадин). Таким образом, размещение микрофитобентоса на литорали, как и у Планкто с коллегами в сублиторали, в значительной мере связано с granulométrической неоднородностью морского дна, определяющей свою очередь неравномерность распределения других факторов (мощность фотической зоны, проницаемость грунта для органических веществ, окислительно-восстановительные условия, концентрацию биогенов и др.).

Эти выводы в известной мере могут быть распространены на меньшие площади, где все еще прослеживается градиент факторов. Размещение большинства видов диатомовых водорослей и фитомастигин на трансектах, проведенных вдоль или поперек уреза воды, отчетливо агрегированное (рис. 21). Протяженность продольных трансект составляла около 4,5 м и соответствовала расстоянию между наиболее высокой и низкой точками на «песчаных волнах», формирующих рельеф литорали. Поперечная трансекта пересекающая четыре продольных, была равна 25 м. Наблюдается значительное снижение численности микрофитобентоса в пробах взятых в понижениях рельефа. Основные различия между низкими и высокими участками определяются содержанием алевропелита и органических веществ в грунте. Наиболее чувствительны к повышению концентрации мельчайшей минеральной фракции и детрита — фитомастигины, плотность которых во впадинах иногда приближалась к нулевой, наименее — диатомовые водоросли. Относительно крупные широкоовальные фитомастигины с трудом проникают в тонкие поры заиленного песка. Напротив, диатомовые водоросли, представленные в основном мелкими или сильно вытянутыми уплощенными клетками, более приспособлены к жизни в капиллярах песка. На изгибе «песчаной волны» скопления фитомастигин и диатомовых водорослей поочередно сменяют друг друга. Отрицательно связанное размещение этих групп микрофитобентоса проявляется и в других масштабах пространства, а также во времени. С одной стороны, оно отражает их разное отношение к некоторым абиотическим факторам, с другой, особенно в однородной среде, является результатом ценотических взаимодействий. Последнее предположение основывается на том, что расхождение диатомовых водорослей и фитомастигин в пространстве наблюдается только при достижении определенной плотности организмов. Одно из наиболее вероятных объяснений этому — взаимодей-

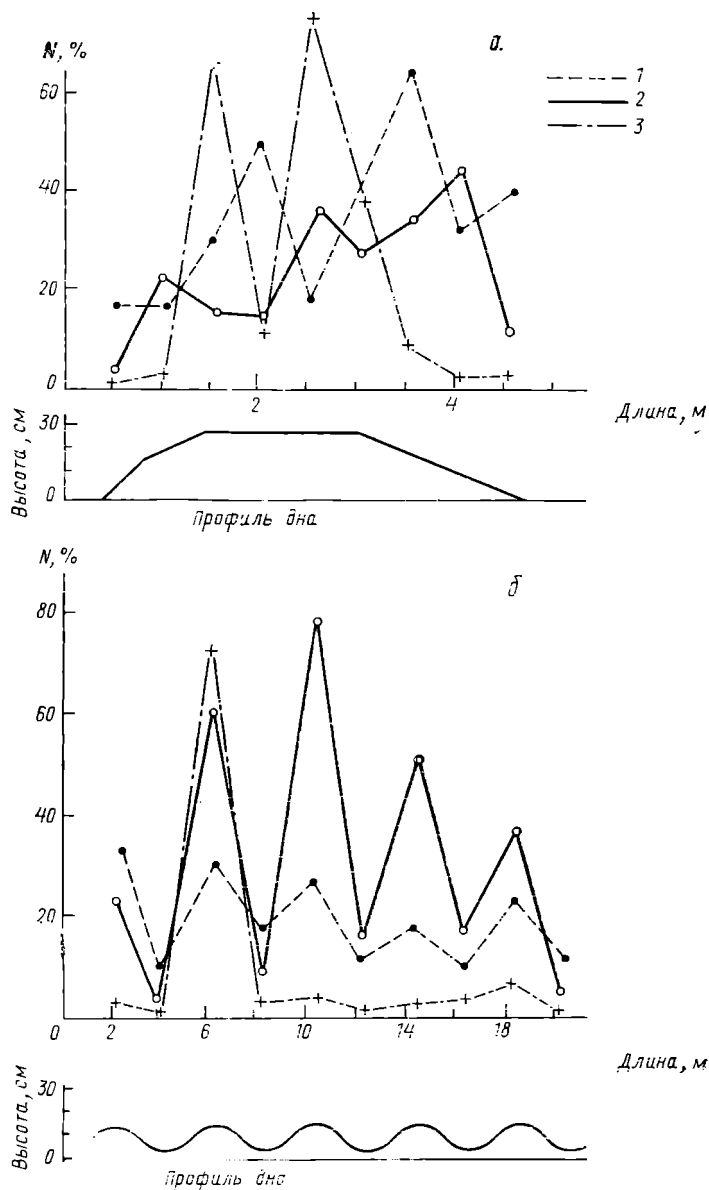


Рис. 21. Размещение микрофитобентоса на продольной (а) и поперечной (б) трансектах.
 1 — диатомовые водоросли, 2 — мелкие фитомастигины, 3 — крупные фитомастигины

ствие двух групп организмов на биохимическом уровне. Известно, что фитомастигины, и в меньшей мере диатомовые водоросли, могут выделять вещества, токсичные для других организмов. Нельзя исключать и конкуренции, в процессе которой, в зависимости от незамеченных нами различий в среде, конкурентное преимущество переходит от одной группы организмов к другой. Таким периодическим изменяющимся фактором может быть микрорельеф местности — «песчаная рябь» высотой в несколько миллиметров, создающая различия в микроусловиях на внешне однородной площадке.

Для изучения микромасштабного размещения организмов были выбраны квадратные площадки размером 16, 100 и 625 см² в пределах внешне однородного участка на средней литорали. Малый размер площадок должен был гарантировать реальную однородность среды. Измерение pH, Eh, мощности окисленного слоя температуры и других факторов показало, что они достоверно не различаются. Вместе с тем большинство массовых видов диатомей и фитомастигин сохраняли в этих условиях агрегированное размещение, причем часто более выраженное, чем на площадках крупного размера. При сплошном отборе проб (минимальный размер которых равен 1 см²) выявляются агрегации от одного до нескольких сантиметров. Перекрывание скоплений, образованных разными видами, несколько ниже, чем было получено при мезо- и макромасштабных исследованиях на литорали (0,68 против 0,85—0,86). Увеличение размера площадки с 16 до 625 см² резко увеличивает перекрывание видов в пространстве. Однако и в этом случае максимумы плотности диатомовых водорослей и фитомастигин заметно расходятся (рис. 22).

На рис. 23 и 24 приведены размещения некоторых массовых видов диатомовых водорослей на площади 100 и 625 см². Во всех случаях размещение имеет выраженный агрегированный характер: при этом большинство видов образуют только по одному плотному скоплению. Степень агрегированности и тип размещений обильней внутри и за пределами скоплений различны у разных видов, однако все виды максимальной плотности достигают в одной и той же части площадки, при этом пики численности заметно расходятся. Среднее перекрывание видов составляет 0,68 на площадке 100 см² и 0,85 — на площадке 625 см².

Данные о пространственном размещении организмов могут быть использованы для анализа видовой структуры микрофитобентоса, в частности для построения кривых доминирования — разнообразия по выборкам с площадок разного размера (рис. 25). Кривые «а» и «б» соответствуют геометрическому типу распределения ресурсов (Уиттекер, 1980), при котором ниши видов по большинству параметров практически не перекрываются. Кривые «в» и «г», полученные для больших площадок, близки к теоретическому логнормальному распределению и кривой, описываемой гипотезой случайных границ между нишами соответственно. Логнормальное распределение наиболее характерно для природных многовидовых сообществ.

ществ со сложными дифференциацией и перекрыванием экологических ниш (Одум, 1975). Гипотеза случайных границ между нишами подразумевает малую функциональную связанность видов в сообществе, их независимое распределение в пространстве факторов среды. Таким образом, структура микрофитобентоса зависит от масштаба пространства, в котором она исследуется. В масштабе, соизмеримом с индивидуальными территориями особей, выявляется элементарная структура, отвечающая реальным взаимодействиям между популяциями видов, составляющими сообщество, в любом другом масштабе — комбинированная модель, представляющая собой различные варианты сочетания элементарных структур. Эти данные согласуются с результатами, полученными на других группах микробентоса, в частности на инфузориях (Бурковский, 1984, 1987, а также данные настоящей работы; см. ниже).

Важным элементом пространственной структуры бентосного сообщества является вертикальное размещение организмов. Основными факторами, лимитирующими проникновение фотосинтезирующих организмов в толщу грунта, выступают свет, проникаемость осадка, и, возможно, содержание биогенов. Мощность фотической зоны определяется гранулометрией осадка и в нашем случае составляла около 3 мм. Рядом авторов было показано, что бентосные водоросли достигают фотосинтетического насыщения при интенсивности света от 10 до 50% от падающей радиации, с максимумом фиксации углерода при 14% (Taylor, 1964; Kanwisher, 1966; Brinkhus et al., 1976). Однако многие из водорослей могут довольствоваться и значительно меньшим количеством света (до 1% от падающего). Таким образом, вся трехмиллиметровая фотическая зона представляется для большинства видов водорослей пригодной для жизни. Расширение зоны присутствия возможно благодаря активным и пассивным миграциям организмов в толще грунта, в ходе которых они могут попеременно использовать энергетические ресурсы фотического слоя.

На рис. 26 видно, что максимальной плотности фотосинтезирующие организмы достигают в верхнем четырехмиллиметровом

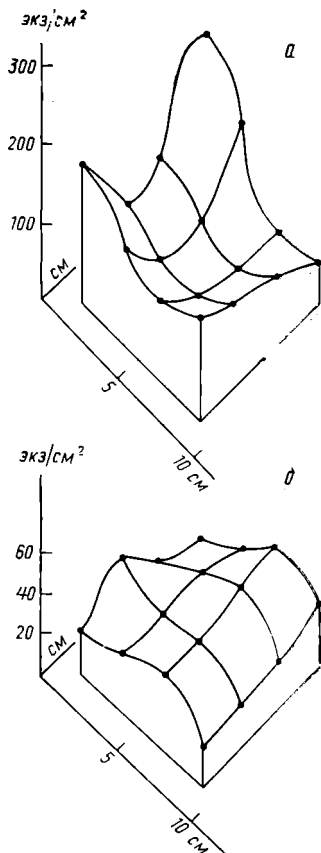


Рис. 22. Размещение диатомовых водорослей (а) и фитопланктона (б) на площади 100 см²

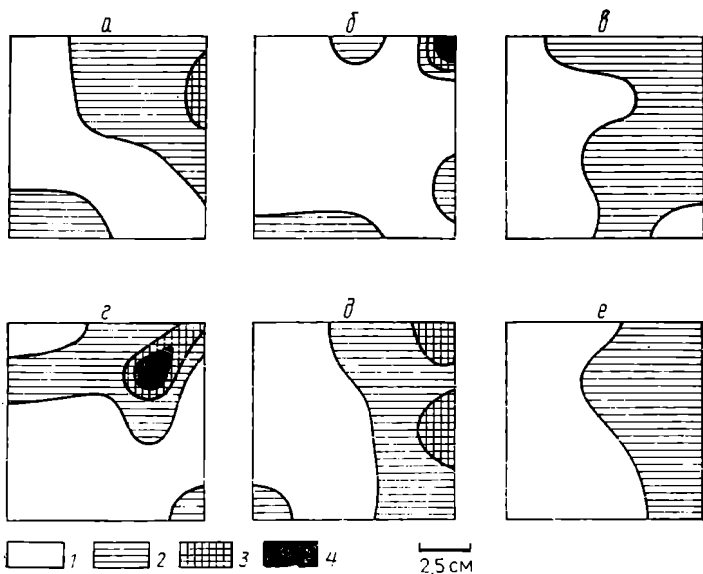


Рис. 23. Размещение отдельных видов диатомовых водорослей на площади 100 см².

$\bar{m}$ — средняя плотность, экз/см², 1 — менее $\bar{m}$, 2 — более $\bar{m}$, 3 — более $2\bar{m}$, 4 — более $3\bar{m}$.

а — е виды: а — *Pleurosygma nubecula*, $\bar{m}=11,9$; б — *Gyrosigma recta*, $\bar{m}=4,8$; в — *Hantzschia virgata*, $\bar{m}=12,3$; г — *Navicula humerosa*, $\bar{m}=6,0$; д — *Amphiprora paludosa*, $\bar{m}=20,8$; е — *Tropidoneis lepidoptera*, $\bar{m}=9,8$

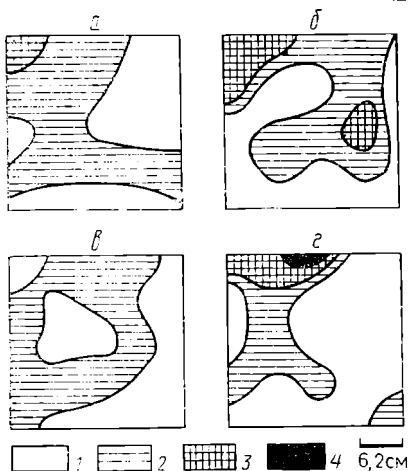


Рис. 24. Размещение отдельных видов диатомовых водорослей на площади 625 см².

$\bar{m}$ — средняя плотность, экз/см², 1 — менее $\bar{m}$, 2 — более $\bar{m}$, 3 — более $2\bar{m}$, 4 — более $3\bar{m}$.

а — г виды: а — *Navicula salinarium*, $\bar{m}=73,9$; б — *Navicula humerosa*, $\bar{m}=27,9$; в — *Gyrosigma recta*, $\bar{m}=10,5$; г — *Navicula ammonhyla*, $\bar{m}=14,1$

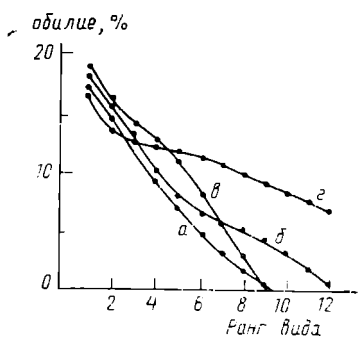


Рис. 25. Кривые доминирования для выборок разного размера: а — 1 см², б — 16 см², в — 0,25 м², г — 12,5 м²

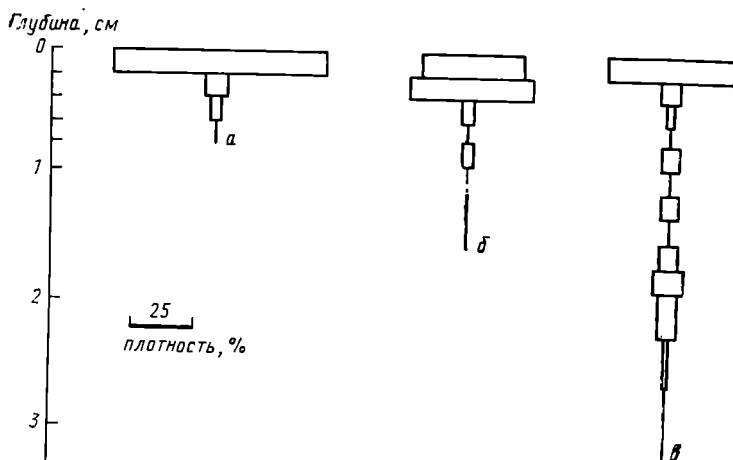


Рис. 26. Вертикальное распределение микрофитобентоса.
а — в — группы организмов: а — крупные фитомастигины, б — мелкие фитомастигины, в — диатомовые водоросли

слое осадка, хотя разные группы различаются по глубине проникновения в грунт. Крупные фитомастигины имеют преимущественно поверхностное расположение, диатомовые водоросли встречаются на глубине до 3 см и более. Анализ распределения отдельных видов диатомовых водорослей показывает, что многие из них имеют два максимума численности: бо́льший — в фотической зоне, и меньший — в афотической, а некоторые — только один последний. Диатомовые водоросли в поверхностном слое представлены преимущественно неделящимися клетками, в глубинных — особями, находящимися на разных стадиях митоза. Факт, не отмеченный другими исследователями. Пока рано судить о причинах этого явления, но, вероятно, физиологическое состояние клеток определяется условиями, необходимыми для прохождения организмами соответствующих стадий индивидуального цикла, складывающегося из фото- и гетеротрофной фаз. В таком случае должны существовать закономерные перемещения особей по вертикали в толще грунта. Проведенное исследование позволило установить отчетливые границы у фитомастигин, до 30% которых ежедневно пересекают границу фотической зоны. Однако у диатомовых водорослей синхронные миграции, укладываемые в суточный ритм, обнаружены не были. Возможно, что перемещения диатомовых водорослей, сильно различающихся размерами, темпом размножения, скоростью движения и способностью к гетеротрофному питанию, не синхронизированы во времени и потому не столь очевидны для исследователя.

Другой важный аспект структуры микрофитобентоса связан с изменением ее во времени. Видовой состав псаммофильных водорослей в течение всего вегетационного сезона постоянен, однако при этом происходят некоторые перестановки в порядке домини-

рования видов, отражающие, вероятно, соответствующие темпы размножения и выедания этих организмов. Данные по сезонной численности одного вида, полученные в разных локусах биотопы могут существенно различаться. Вместе с тем в пределах одного локального сообщества (до нескольких квадратных метров) наблюдается большое совпадение сезонного хода численности большинства видов (перекрывание распределений 0,79). Отсюда следует важность правильного выбора пространственного масштаба исследования. Данные по всей совокупности локальных сообществ микрофитобентоса свидетельствуют о независимом или отрицательно зависимом распределении большинства видов во времени. Анализ информации с локального участка, напротив, показывает, что в сообществе преобладают положительные связи, объединяющие виды со сходным типом распределения в отдельные группы. 77% коэффициентов корреляции — положительные по данным пространственного размещения (большинство достоверны на 95 %-ном уровне значимости), 63% коэффициентов корреляции — положительные по данным сезонного размещения (также большинство достоверны на 95 %-ной значимости).

Преобладание в сообществе пар с достоверно положительной корреляцией указывает на достаточно высокую сопряженность распределений видов микрофитобентоса. Здесь уместно привести сравнительные данные по перекрыванию видов, полученные при изучении распределения микрофитобентоса в разных пространственных временных масштабах, дающие возможность оценить общий уровень сопряженности видов в сообществе продуцентов (табл. 6).

Среднее перекрывание распределений видов-продуцентов изменяется от 0,60 — в толще грунта, до 0,86 — во времени и 0,87 — в горизонтальной плоскости. В целом оно выше, чем у одноклеточных и многоклеточных гетеротрофных организмов, занимающих

Таблица 6

Перекрытие распределений видов микрофитобентоса в пространстве и во времени

Масштаб пространства или времени	Величина перекрытия (средняя)
Территориальное размещение	
площадь 3200 м ² , шаг 10—20 м	0,87
площадь 10 м ² , шаг 0,5 м	0,85
площадь 1 м ² , шаг 5—20 см	0,79
площадь 625 см ² , шаг 5 см	0,85
площадь 100 см ² , шаг 2,5 см	0,68
площадь 16 см ² , шаг 1,0 см	0,68
Вертикальное распределение, 0—4 см	
шаг 0,5 см	0,79
шаг 0,2 см	0,60
Сезонное распределение (V—IX мес)	
шаг 10 сут	0,86
шаг 3 сут	0,79
шаг 1 сут	0,79

следующий трофический уровень и испытывающих большую конкуренцию за пищевые ресурсы. Перекрытие снижается с уменьшением шага между пробами, отбираемыми на плоскости, по вертикали или во времени. Это означает, что действительное расхождение видов по нишам может быть верно оценено только при соответствующем дробном исследовании распределения организмов в среде. С увеличением шага происходит осреднение данных, которые в этом случае включают информацию о нескольких локальных сообществах.

III.2 ГЕТЕРОТРОФЫ

Гетеротрофные организмы в микробентосе представлены тремя крупными таксонами — бактериями, грибами и простейшими. Самые общие сведения о них даны в гл. II. Здесь подробно рассмотрим структурно-функциональную организацию этого уровня сообщества на примере ассоциации инфузорий — самой многочисленной и разнообразной группы псаммофильных простейших. Многие принципы формирования сообщества, установленные на инфузориях, могут быть распространены не только на простейших, но и на другие одноклеточные и многоклеточные гетеротрофные организмы.

III.2.1 ВИДОВАЯ И РАЗМЕРНАЯ СТРУКТУРА

Ассоциация инфузорий характеризуется постоянным видовым составом. Из 110 видов, обнаруженных на литорали губы Грязной, около 70 видов встречаются регулярно в течение года, остальные — случайные иммигранты из соседних биотопов и потому крайне редки (всего в бентосе Белого моря отмечено свыше 250 видов, Бурковский, 1970). На протяжении 15 лет видовой состав данной ассоциации оставался неизменным; не отмечено ни одного случая закрепления иммигрантов в сообществе, что свидетельствует о его предельной насыщенности в данных условиях.

Самое общее представление о структуре любого сообщества (или ассоциации) можно получить, исходя из данных по обилию видов. В сложившихся сообществах обычно преобладающая часть биомассы распределяется между немногими видами. Вслед за доминирующим и массовым выстраивается длинный ряд второстепенных и случайных видов. При этом, как было показано на диатомовых водорослях, необходимо учитывать размеры изучаемой территории, соизмерять их с размерами и подвижностью организмов. Индивидуальные взаимодействия между одноклеточными организмами осуществляются в масштабах, определяемых способностью особей к активному перемещению, и измеряются миллиметрами — сантиметрами. Эти взаимодействия и обуславливают микропространственную структуру. В качестве показателя границ целого

сообщества обычно выступает однородность видового состава. Такие сообщества занимают огромные пространства. Исследуя разные по размерам территории, мы, разумеется, получим несовпадающие результаты. В составе микросообществ (локальных сообществ) мы не досчитаемся многих второстепенных и редких видов, вероятность попадания которых в наши пробы снижается пропорционально убыванию их численности. Зато в этом случае будет более выразительным участие массовых видов. На рис. 27 приведены кривые доминирования и разнообразия, полученные для двух разных выборок из сообщества инфузорий. Они весьма существенно различаются. Кривая, составленная по данным для площади 1000 м^2 (см. рис. 1, в рамке «В»), имеет почти s-образную форму, указывающую на сложный характер дифференциации и перекрывания экологических ниш, включающий и некоторый элемент случайности. Кривая, отражающая способ упаковки ниш под площадью 15 см^2 , имеет большое сходство с прямой (особенно в начальной части), что свидетельствует о действующем здесь геометрическом законе разделения доступного пространства. Такой способ упаковки ниш обычно свойствен видам, существенно расходящимся в требованиях к одному или нескольким факторам среды. Каждый из вариантов отражает совершенно определенную картину. Первый — упаковку ниш в сильно гетерогенной среде, в которой сообщество представляет совокупность большого количества случайным образом расположенных локальных сообществ; второй — реальное расхождение видов по экологическим нишам, обеспечивающее снижение конкуренции между ними за ресурсы (см. далее).

Другой важной характеристикой сообщества является размерный состав. Размеры представляют собой интегрирующую характеристику вида, определяющую его экологическую нишу. Состав пищи, скорость размножения, да и самая возможность существования организмов в том или ином биотопе тесно связаны с их раз-

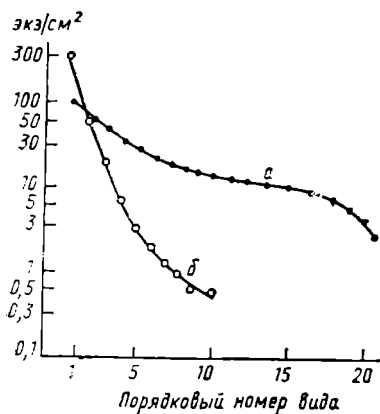


Рис. 27. Кривые доминирования и разнообразия для разных выборок из сообщества инфузорий (Бурковскому, 1984):

а — для площади 1000 м^2 (показаны 20 самых массовых видов);
 б — для площади 1 м^2 (показаны 10 самых массовых видов).

мерами. Средние размеры каждого вида есть специфическая величина, и виды различаются по ней в той же мере, как и по другим морфологическим или физиологическим признакам. Размеры интестинциальных инфузорий в нашем случае варьируют от $4,10^2$ до $1,7 \cdot 10^5$ мкм³ (у *Cyclidium veliferum* и *Cardiosomatella vermiforme* соответственно). Благодаря столь широкому размерному диапазону инфузорий создаются предпосылки для более полного освоения ресурсов экосистемы. Размеры большинства видов находятся в пределах $0,1—5,0 \cdot 10^4$ мкм³; на их долю приходится большая часть массовых видов. Главную роль в продукции сообщества играют виды средних размеров, так как мелкие инфузории, несмотря на высокий темп размножения, из-за малых размеров не могут дать большого прироста биомассы, а крупные инфузории обычно слишком малочисленны и медленно размножаются. Таким образом, если по количеству видов, а часто и по численности, самые мелкие инфузории превосходят других, то в общем балансе они уступают видам средних размеров.

III.2.2 ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА

Основные принципы формирования протозойных сообществ, которые в известной мере могут быть распространены также и на другие группы гетеротрофных организмов, были сформулированы Ноландом (Noland, 1925, 1927). Изучая сообщества простейших, Ноланд обратил внимание на то, что в пределах достаточно однородного местообитания устойчивые ассоциации образуют только такие виды, которые имеют сходные требования к условиям среды (по современной экологической терминологии — сходные многомерные ниши), но при этом различаются характером предпочитаемой пищи (трофическими нишами). Между отношением организмов к абиотическим факторам среды и характером пищи существует вполне определенная связь. Виды, обитающие преимущественно в слабоаэрированной среде, питаются главным образом бактериями, оксифилы — водорослями. В дальнейшем эти выводы нашли подтверждение во многих других работах (Webb, 1956; Fenchel, 1969; Бурковский, 1968, 1984).

Исследования показали, что протозойные ассоциации имеют сложную трофическую структуру, не сводимую к двум экологическим группам. В основе сообщества лежит более тонкая пищевая специализация, ориентированная на имеющиеся ресурсы. В разных сообществах можно выделить от 5 до 11 трофических групп простейших, различающихся по предпочитаемой пище, но большинство видов способны при необходимости переключаться с одного вида корма на другой. При сходных пищевых ресурсах из разного набора видов создаются одинаковые по трофической структуре сообщества (Webb, 1956). Анализ трофической структуры и ее динамики возможен только на основе знаний о пищевой специализации организмов и наличных ресурсах.

Инфузории — гетеротрофные метатрофные организмы. В качестве источника энергии они используют органические соединения разной степени сложности: от низкомолекулярных жирных кислот (например, уксусной кислоты) до сахаров и более сложных углеводов. Источником азота служат многие аминокислоты, белки и полипептиды. Потребность инфузорий в аминокислотах и ферментах различна в зависимости от того, могут ли они синтезировать данные соединения или должны получать их с пищей. Многие инфузории получают важнейшие питательные вещества от симбиотических организмов: бактерий, водорослей и др. (Soldo et al. 1974; Weis, 1974). Имеющиеся данные по биохимическому составу пищи инфузорий, полученные на основе рецептов аксенических сред для культивирования этих организмов, дают основания для двух важных выводов: 1 — инфузории в большей мере, чем многоклеточные животные, способны самостоятельно или благодаря присутствующим симбионтам использовать в качестве источника энергии и материала для собственного тела довольно простые органические вещества, что в известной мере сближает их с некоторыми бактериями и водорослями; 2 — они проявляют заметную пищевую специализацию уже на биохимическом уровне.

Многие органические и минеральные вещества, необходимые инфузориям, растворены в воде — в среде их обитания. В состав РОВ входят белки, пептиды, аминокислоты и продукты их распада, липиды, углеводороды, витамины и другие компоненты, представляющие промежуточные или конечные продукты метаболизма водных организмов (Хайлов, 1971). Все они могут быть использованы инфузориями непосредственно через клеточную мембрану путем пиноцитоза или фагоцитоза вместе с оформленным органическим веществом или мельчайшими минеральными частицами, на которых они адсорбируются. Вопрос в том, могут ли инфузории хотя бы частично удовлетворить свои потребности за счет растворенных в воде органических веществ? Достаточно ли их концентрация? Имеющиеся в литературе данные о содержании различных питательных веществ в интерстициальной воде свидетельствуют о том, что, за исключением углеводов, их количество недостаточно для этого. Растворенные органические вещества могут быть только дополнительной пищей. Вместе с тем в определенные периоды (зимой или летом при дефиците живой пищи) растворенное и оформленное органическое вещество способно поддерживать популяции большинства инфузорий на низком уровне плотности. В любое время года можно встретить до 50% особей, не содержащих в цитоплазме каких-либо оформленных пищевых объектов и, вероятно, поддерживающих существование за счет растворенного и оформленного органического вещества. Причем, чем меньше размеры инфузорий, тем выше доля особей, не содержащих в цитоплазме другие пищевые объекты.

И все же основное направление эволюции инфузорий связано с приспособлением к твердой пище. Это нашло свое отражение в организации всей клетки и, прежде всего, в строении ротового ап-

парата и некоторых других структур, участвующих в выборе, захвате и переваривании пищи. Фагоцитоз осуществляется путем седиментации (с использованием ресничек или слизи) или активной охоты. Нередко инфузории совмещают оба способа. Ряд инфузорий являются облигатными или факультативными гистофагами. Они потребляют живые или мертвые ткани растений и животных и занимают промежуточное положение между поглощением РОВ, седиментацией, хищничеством и паразитизмом. Виды *Coleps* вбуравливаются в ткани многоклеточных животных и поедают их, виды *Uronema* отфильтровывают бактерии, развивающиеся в тканях или клетках отмерших растений и животных, виды *Prorodon*, *Plagiopogon*, *Paraspathidium*, *Ophryoglena* поглощают разлагающиеся ткани и, возможно, РОВ. Все гистрофаги также охотно поедают простейших и водоросли.

На питание инфузорий большое влияние оказывает присутствие в их цитоплазме симбионтов. У морских инфузорий это чаще всего бактерии. Так, инфузории *Kentrophoros* лишены рта; питание происходит путем эндоцитоза симбиотически связанных с ними серобактерий, богатых полисахаридами. Поедается только часть бактерий, покрывающих одну из сторон инфузорий, в то время как остальные опять размножаются (Райков, 1971; Fenchel, 1968; Hedin, 1977). У пресноводных инфузорий широко распространен симбиоз с зелеными водорослями, которые могут не только передавать клетке хозяина большую часть продуктов фотосинтеза (Weis, 1974), но и защищать ее от хищников, выделяя метаболиты, их отпугивающие (Berger, 1980).

В основе пищевой специализации инфузорий лежит способность, опираясь на различные физические и химические механизмы стимуляции, отыскивать и избирательно поглощать пищевые объекты, необходимые для удовлетворения своих специфических потребностей в биохимических соединениях (Бурковский, 1984). Так как инфузории нуждаются в широком ассортименте биохимических веществ, то эти потребности лишь в исключительных случаях могут быть удовлетворены за счет одного пищевого объекта. Это, по видимому, и есть главная причина того, что строгих монофагов среди инфузорий нет. Тенденция к монофагии наблюдается у некоторых хищников. Так, *Chaenea vorax* предпочитает мелкую инфузорию *Uronema marina* (Fenchel, 1968), *Loxophyllum levigatum* — инфузорию *Remanella margaritifera*, *Uronychia transfuga* — инфузорию *Mesodinium pulex* (наши данные). Однако пищевой спектр этих наиболее специализированных форм не ограничивается одним сортом пищи; все они в той или иной мере используют РОВ, ВОВ, а при недостатке излюбленного корма переходят на потребление других видов организмов. Поэтому в отношении их правильнее говорить не о монофагии, а об олигофагии.

Проведенный нами анализ пищевых спектров морских псаммофильных инфузорий (на основе содержимого цитоплазмы) дает основание заключить, что подавляющее большинство их используют в пищу несколько, часто много, природных объектов (Бурков-

ский, 1978, Бурковский и др., 1980, Бурковский, Эпштейн, 1982) В пищевом спектре большинства видов сочетаются объекты, различающиеся размерами, формой, подвижностью и другими свойствами и принадлежащие к нескольким систематическим группам. Различия между пищевыми спектрами разных видов часто проявляются в соотношении, в котором потребляются те или иные виды корма. В грубом приближении удается выделить 9 групп (Бурковский, 1978), но при более тонком исследовании содержимого пищеварительных вакуолей и цитоплазмы инфузорий выявляются дальнейшие расхождения видов по предпочитаемой пище. В отсутствие дефицита каждый вид характеризуется специфическим набором пищевых компонентов, однако при недостатке корма их пищевые спектры существенно сближаются.

Основу пищевого комка у большинства инфузорий составляет не таксономическая группа (даже самого высокого ранга), а та

Таблица 7

Виды инфузорий Пищевые объекты	Geleia sp.	Lacrymaria spp.	Loxophyllum levigatum	Strombidium sulcatum	Strombidium viride	Uronychia transuga	Aspidisca steni	Frontonia arenaria	Pleutonema coronata	Uronema marina	Mesodinium pulex	Diophrys accedentata
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1												
Navicula salinarum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
N. abrupta	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25,1
N. amnophyla	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
N. cancellata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Navicula spp. — 5—10 мкм	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gyrosygma recta	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cocconeis spp. — 5—12 мкм	—	—	—	—	—	—	18,3	—	8,7	—	—	—
Achnathes spp. — 5—12 мкм	—	—	—	—	—	—	11,6	—	11,3	7,8	9,9	—
Gymnodinium sp. 11 мкм	—	—	—	11,2	8,7	8,4	—	9,3	16,3	—	—	48,4
Gymnodinium sp. 18 мкм	—	—	—	9,5	12,1	11,0	—	76,5	42,0	—	—	0,1
Peridinium sp. 22 мкм	—	—	—	—	4,7	—	—	10,3	—	—	—	—
Peridinium sp. 34 мкм	—	—	—	78,9	69,9	—	—	—	—	—	—	—
Bodo sp., Monas spp. 5—20 мкм	7,3	13,3	18,8	0,4	4,6	—	—	0,8	7,7	6,8	61,4	16,4
Мелкие инфузории, до 100 мкм	92,7	86,7	80,6	—	—	72,5	—	—	—	—	—	9,4
Грибы 3—8 мкм	—	—	0,6	—	—	8,1	—	—	—	17,1	11,6	—
Бактерии до 3 мкм	—	—	—	—	—	—	70,1	—	—	68,3	—	—
Примечание.												
Индекс пищевого разнообразия, H	0,40	0,66	0,68	0,68	0,87	1,00	1,31	1,31	1,46	1,48	1,52	1,58
Количество исследованных экземпляров	18	60	21	64	31	19	34	57	34	48	35	44

кой набор организмов, который может быть пойман ими без изменения свойственного им характера пищевого поведения. Так, добычей охотников могут стать и простейшие, и диатомовые или перидиниевые водоросли, и даже грибы и бактерии, попадающие вместе с частицами детрита или с другой пищей. Седиментаторы наряду с бактериями и грибами отлавливают мелкие водоросли и зоомастигины. Важно подчеркнуть, что для анализа трофической структуры сообщества и особенно ее динамики в ходе сезонной сукцессии недостаточно знать принадлежность вида к той или иной условной трофической группе, но необходимы данные о полном пищевом спектре или лучше — о рационе каждого вида в конкретных пищевых условиях.

В табл. 7 приведены данные о питании инфузорий, полученные в момент достижения ими наивысшей численности, когда существует возможность наиболее полного удовлетворения потребностей

<i>Diophrys histrix</i>	<i>Trachelostyla pediculiformis</i>	<i>Trachelostyla caudata</i>	<i>Oxyticha discifera</i>	<i>Discocephalus rotatorius</i>	<i>Diophrys scutum</i>	<i>Blepharisma clarissimum</i>	<i>Tracheloraphis incaudatus</i>	<i>Tracheloraphis phoenicopterus</i>	<i>Tracheloraphis striatus</i>	<i>Cardiostomatella vermiforme</i>	<i>Frontonia marisabii</i>	<i>Remanella margaritifera</i>	<i>Remanella rugosa</i>	<i>Histiobalanium majus</i>	<i>Histiobalanium marinum</i>	<i>Gastroslyla pulchra</i>	<i>Prorodon lunani</i>
14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
32,2	—	—	—	—	0,1	2,6	0,2	0,9	0,1	3,4	1,3	46,6	51,1	0,3	0,6	0,6	1,8
—	—	—	—	2,5	—	—	0,5	3,5	15,2	—	25,2	—	—	1,4	1,0	1,2	11,6
1,2	—	—	—	7,3	—	—	16,4	5,6	39,6	24,1	29,5	4,0	—	1,6	1,5	2,3	10,7
—	—	—	4,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9,1	10,0	—	4,0
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4,1	4,2	—	14,6
—	—	—	—	—	—	—	60,3	56,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	10,7	13,1	8,7	—	2,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
36,5	10,4	19,7	13,3	3,0	3,0	—	—	—	10,1	—	—	4,0	6,8	0,7	2,8	—	—
30,0	—	—	—	1,1	5,3	13,0	0,4	0,2	12,4	1,0	13,2	1,1	0,7	4,1	4,9	16,2	1,0
—	—	—	—	38,0	18,6	49,7	3,3	14,5	11,1	25,3	19,3	9,1	0,8	25,1	23,8	27,7	21,3
—	—	—	—	9,6	9,6	29,7	0,3	1,3	—	5,0	8,7	—	—	6,0	5,8	17,8	2,8
0,1	—	—	—	—	43,5	—	4,4	14,6	—	31,4	—	—	—	30,7	34,8	—	21,7
—	—	—	—	10,8	2,9	13,6	0,2	0,7	—	6,6	0,4	3,4	6,9	1,0	1,8	16,5	2,1
—	—	—	—	—	10,1	1,5	0,2	0,7	5,5	—	1,4	2,0	4,6	5,6	0,8	16,8	0,6
—	10,1	5,9	14,6	27,1	2,6	4,5	0,7	1,0	—	—	—	0,9	11,0	—	—	0,9	11,9
—	68,8	61,3	99,4	0,7	2,1	11,5	1,0	0,5	—	3,2	1,0	24,1	18,1	10,3	8,3	—	—
1,70	1,71	1,73	1,86	2,09	2,09	2,10	2,11	2,17	2,46	2,47	2,48	2,49	2,50	2,60	2,76	2,88	3,19
54	87	46	41	39	39	52	563	255	44	88	69	625	146	311	493	216	116

во всех видах биохимических соединений (не учитывались РОВ и ВОВ). Инфузории расположены в порядке возрастания индекса Шеннона. В зависимости от ширины пищевых спектров инфузории могут быть разделены на три группы: олигофаги ($H < 1,5$ бит), мезофаги ($1,5 < H < 2,5$) и полифаги ($H > 2,5$). Большинство видов относится ко второй группе. Примером наиболее узкого пищевого спектра могут служить хищники и олиготрихида *Strombidium sulcatum*, специализирующаяся на крупных фитомастигинах, наиболее широкого пищевого спектра — *Histiobalanium marinum*, *H. majus*, *Gastrostyla pulchra* и особенно *Prorodon limanei*, потребляющие самые разные объекты. Приведенные данные ценны тем, что получены применительно к одному сообществу и иллюстрируют способность инфузорий расходиться в гетерогенной пищевой среде, благодаря чему и возможно их совместное существование. Наибольшие трудности представляет изучение пищевого спектра седиментирующих инфузорий, так как в этом случае анализ содержимого цитоплазмы не может дать представление о видовой принадлежности бактерий, грибов и других мельчайших организмов. Однако имеющиеся в литературе данные, полученные экспериментальным путем, показывают, что у инфузорий есть сильные стимулы для тончайшей специализации в отношении бактериальной пищи. Так, установлено, что разные виды и даже штаммы бактерий представляют неодинаковую пищевую ценность для разных видов инфузорий (Hairston et al., 1969; Taylor, Berger, 1976; и др.). Некоторые из них губительны для инфузорий и могут потребляться только вместе с другими штаммами; в таком случае «несъедобные» или токсичные бактерии оказывали даже стимулирующее действие на рост инфузорий (Вагна, Weis, 1973). Наши данные о питании бактерiotрофных инфузорий не отражают их возможной специализации и имеют значение только в сопоставлении с пищевыми спектрами макрофагов.

Изучение питания инфузорий на протяжении сезонной сукцессии в изменяющемся пищевом потоке показало, что разные виды способны неодинаково переключаться с одного корма на другой. В большей степени эта особенность присуща полифагам, в меньшей — мезо- и олигофагам. Так, у *Histiobalanium marinum* в течение сезона в некоторые годы пищевой спектр изменяется на 99%; ранней весной в составе пищи преобладают фитомастигины, летом — диатомовые водоросли, а осенью — зоофлагелляты. У *Remanella margaritifera* и *Tracheloraphis incadatus* сезонные различия в пище в некоторых случаях достигают 50%, в то время как у олигофага *Strombidium sulcatum* — не более 10%. Как правило, существенные изменения в составе пищи наблюдаются при отсутствии или низкой плотности привычных объектов. Обычно они затрагивают количественную сторону потребления, но в отдельных случаях инфузории способны переходить на использование несвойственных им организмов или органических веществ. При этом изменяется не только соотношение потребляемых объектов, но и их качественный состав, который может даже закре-

питься в ряду поколений инфузорий. Было обнаружено, что по мере снижения плотности основного пищевого объекта крупных трахелорафисов диатомовой водоросли *Gyrosigma recta* с 1978 г. заметно изменился пищевой спектр инфузорий, в котором стали преобладать другие крупные диатомовые водоросли (особенно, *Navicula humerosa*), ранее не достигавшие столь высокой численности и не отмечавшиеся в пищеварительных вакуолях трахелорафисов. Лабильность пищевых спектров инфузорий, находящихся в зависимости от присутствия в среде соответствующих организмов, следует учитывать при анализе трофической структуры. Весьма важно, чтобы данные о питании были получены на одном локальном сообществе микробентоса в пределах одной стадии сезонной сукцессии. Только в этом случае можно рассчитывать на адекватное отражение природной ситуации.

В табл. 8 приведены данные о перекрывании пищевых спектров инфузорий в одном из локальных сообществ на заключительной стадии сезонной сукцессии (август). Показаны только 12 самых массовых видов, на долю которых приходится около 90% всей биомассы. Перекрывание пищевых спектров оценено индексом Пианки.

Из табл. видно, что из 66 парных сочетаний, которые можно получить для 12 видов, 39 характеризуются низкими значениями

Таблица 8

Перекрывание пищевых спектров инфузорий в локальном сообществе на завершающей стадии сезонной сукцессии

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	0,05	0,12	0,25	0,01	0,09	0,08	0,94	0,08	0,04	0,19	0,50
2		0,12	0,24	0,03	0,21	0,30	0,09	0,14	0,25	0,21	0,26
3			0,11	0,10	0,25	0,36	0,34	0,99	0,32	0,17	0,75
4				0,33	0,43	0,28	0,18	0,10	0,28	0,85	0,44
5					0,41	0,05	0,03	0,08	0,45	0,51	0,25
6						0,66	0,20	0,30	0,49	0,80	0,64
7							0,25	0,48	0,76	0,50	0,64
8								0,11	0,18	0,19	0,66
9									0,40	0,23	0,80
10										0,45	0,51
11											0,61
12											
	0,05	0,10	0,15	0,18	0,19	0,22	0,24	0,26	0,28	0,30	0,35

Примечание: 1—12 — виды инфузорий; 1 — *Tracheloraphis incandatus*, 2 — *Remanella margaritifera*, 3 — *Histiobalanium majus*, 4 — *Tracheloraphis striatus*, 5 — *Diophrys appendiculata*, 6 — *Pleuronema marina*, 7 — *Discocephalus rotatorius*, 8 — *Tracheloraphis phoenicopterus*, 9 — *Diophrys scutum*, 10 — *Gastrostyla puchra*, 11 — *Frontonia marisalbi*, 12 — *Prorodon limamei*.

Виды расположены в порядке убывания их доли в биомассе сообщества. Перед чертой даны средние перекрывания пищевых спектров по мере увеличения количества видов в группе (от 2 до 12).

коэффициентов (менее 0,33), 20 — средними (0,33—0,66) и только 7 — высокими (более 0,66). Две пары видов (*Tracheloraphis incaudatus* и *Tracheloraphis phoenicopterus*, *Histiobalantum marinum* и *Diophrys scutum*) имеют предельно высокую степень перекрывания пищевых спектров (0,94—0,99) и являются фактически трофическими двойниками. Возможность сосуществования видов с идентичными пищевыми потребностями зависит от количества соответствующего корма в среде. При остром дефиците пищи сообщество строится по принципу наименьшего перекрывания пищевых спектров, потенциальные конкуренты расходятся во времени или в пространстве (см. дальше). При достатке соответствующего корма возможно, как в данном случае, вполне удовлетворительное сосуществование даже трофических двойников.

Качественный и количественный состав сообщества в значительной мере определяется составом пищи: бактерии обеспечивают развитие тонких фильтраторов, водоросли — фитофагов. Вместе с тем обнаруживается и более общая связь между количеством пищи и ее потребителями, отражающая ограниченность пищевых ресурсов экосистемы и, как следствие, ограниченность состава потребителей. Предел насыщения сообщества определяется достижением такого состояния, при котором отсутствуют свободные пищевые ресурсы. На это может указывать суммарное (среднее) перекрывание трофических ниш потребителей — при достижении соответствующего коэффициента $= 1$ сообщество не способно более расширять состав. Как видно из табл. 8 (под чертой), добавление к группе одного вида приводит к увеличению общего перекрывания пищевых спектров на 2—5% (в среднем на 3%). Если для двух первых видов в таблице оно составляет 5%, для трех первых — 10, то для всех 12 массовых видов — 35%. Если тенденция, проявляющаяся при возрастании числа видов от 1 до 12, сохраняется и в дальнейшем, то полное насыщение сообщества наступит при 32 видах. В этом случае межвидовая конкуренция будет равна внутривидовой для всех видов. В данном локальном сообществе число видов варьирует от 27 до 46, что вполне соответствует теоретическому прогнозу, учитывая изменения в видовой структуре на разных стадиях сезонной сукцессии. Больше 32 видов в данном сообществе содержатся в периоды, благоприятные для развития не только макрофагов, но и видов, питающихся преимущественно бактериями или грибами, т. е. за счет дополнительных пищевых ресурсов. Приведенные выше расчеты были бы точнее, если бы мы могли оперировать не спектрами, а рационами, а также учесть скорость пополнения пищевых ресурсов и использование их другими, помимо инфузорий, организмами.

С увеличением количества видов в сообществе (при неизменном уровне ресурсов) возрастает напряженность пищевых конкурентных отношений. При этом разные виды, в зависимости от характера питания, находятся в неодинаковом положении относительно друг друга. Виды с широкими пищевыми спектрами имеют и более высокие коэффициенты перекрывания с остальными чле-

нами сообщества. Между степенью перекрытия пищевых спектров видов и их обилием в сообществе существует обратная связь (Бурковский, 1984, 1987). Самыми массовыми оказываются виды, характеризующиеся минимальным в данных условиях перекрытием со всеми другими видами сообщества. За ними следуют виды, которые в наименьшей степени перекрывают их пищевые спектры, и т. д. Так, четыре самых массовых вида — *Tr. incaudatus*, *R. margaritifera*, *H. majus*, *Tr. striatus*, образующие устойчивый комплекс, вокруг которого формируется сообщество, имеют низкие коэффициенты перекрытия друг с другом (менее 0,25, см. табл. 8). Как следует из табл. 7, они существенно расходятся по предпочитаемой пище. Таким образом, ядро сообщества формируется по принципу комплементарности трофических ниш, вокруг него группируются второстепенные и редкие (случайные) виды. Наиболее массовые из них (№ 5—8 в табл. 8) также слабо перекрываются с видами доминирующего комплекса (менее 0,43), но следующие за ними виды имеют все более возрастающие значения коэффициентов перекрытия с одним или двумя видами доминирующего комплекса, а также и с некоторыми второстепенными и редкими видами. Если в комплексе TRHT (по начальным буквам названий соответствующих лидирующих видов, табл. 8) нет ни одной пары сочетаний с $a_{ij} > 0,33$, то с добавлением следующего вида появляется одна такая связь, а в дальнейшем их количество возрастает до 3, 5, 7, 9, 12, 16, 25 соответственно. 12-й вид — *Protophormia litaneii* почти со всеми видами имеет довольно высокое перекрытие. Таким образом, включение каждого последующего вида в группу связано с преодолением конкуренции всех видов сообщества и возможно только при наличии не полностью занятой трофической ниши или путем вытеснения другого вида.

Представленная в табл. 8 матрица сообщества допускает существование нескольких устойчивых состояний, основанных на комплементарности трофических ниш. Некоторые из них реализуются в ходе сезонной сукцессии. Состав доминирующего комплекса, как и сам исход конкуренции между видами, в значительной мере зависит от многих факторов. Так, виды комплекса TRHT постоянно присутствуют в сообществе, но доминирующее положение занимают только во второй половине лета на заключительных стадиях сезонной сукцессии. Первые три вида из года в год в это время занимают лидирующее положение, место четвертого и последующих видов занимают, в зависимости от пищевых и других условий, *Tr. striatus*, *Oxytricha discifera*, *Trachelostyla caudata* (или *Tr. pediculiformis*), *Coleps tessellatus*, вполне отвечающие принципу комплементарности при формировании сообщества. Ранней весной ядро сообщества образуют мелкие инфузории *Strombidium sulcatum*, *Uronema marina*, *Coleps tessellatus*, *Pleuronema coronata*, перекрытие пищевых спектров у которых не превышает 0,20; в середине лета — *Histiobalantium marinum*, *Remanella rugosa*, *Trachelonema oligostriata*, *Lacrymaria affinis*, или *Gastrostyla pulchra* ($a_{ij} < 0,35$). Подробнее см. в разделе «Сукцессия».

Таблица 9

Соотношение коэффициентов вариации плотности (CV_{II}) трофических групп и составляющих их видов

Основные трофические группы	CV_{II} видов в соответствующей группе	CV_{II} совокупности видов в группе	Количество видов в группе
Всеядные	(53,9—75,3)+—460,0	17,5	46
Растительноядные преимущественно	(41,1—63,2)—245,0	25,6	21
Бактериоядные преимущественно	(48,4—67,1)—186,1	29,3	17
Хищники преимущественно	(52,8—64,5)—132,9	36,4	9

Примечание: + — в скобках — значения CV_{II} видов, плотность которых выше 20 экз./см² (постоянные компоненты литорального сообщества).

Важным является вопрос о стабильности трофической структуры сообщества. При относительно постоянном пополнении пищевых ресурсов, наблюдаемом в течение вегетационного сезона, трофическая структура сообщества остается почти неизменной, тогда как видовой состав особенно доминирующего комплекса сильно варьирует. В табл. 9 приведены данные о колебаниях численности видов и образуемых ими трофических групп в течение лета на литорали губы Грязной.

Хорошо видно, что флуктуации группы существенно ниже колебаний плотности составляющих ее видов, и эта разница тем больше, чем шире представлена трофическая группа и чем выше разнообразие пищевого спектра у инфузорий. Наиболее постоянный уровень плотности свойствен трофической группе всеядных инфузорий, наименее — хищникам, хотя коэффициенты вариации плотности каждого вида в отдельности в группе хищников даже несколько ниже, чем в первой. Последний факт, видимо, объясняется неспецифичностью хищников, отсутствием жесткой зависимости их от вида жертвы и обилием корма. В целом подтверждается относительно высокая стабильность трофической структуры сообщества инфузорий, отражающая соответствующее постоянство пищевого потока через экосистему.

На существенное изменение пищевого потока сообщество потребителей реагирует соответствующим изменением трофической структуры. Это особенно заметно при сравнении летнего и зимнего материала. Летом в сообществе преобладают виды, питающиеся диатомовыми водорослями и фитомастигинами, зимой — бактериями, детритом и растворенным органическим веществом (подробнее в разделе «Сукцессия»). Непременными компонентами сообщества на всех стадиях сезонной сукцессии являются хищники.

Роль облигатных (9 видов) и факультативных (21 вид) хищников и гистофагов (8 видов) в сообществе достаточно велика. На

их долю в среднем приходится до 50% продукции, биомассы и численности. Большая часть всеядных (факультативных хищников) и плотоядных видов потребляют наряду с зоомастигинами также и инфузорий. В результате существенная часть продукции инфузорий (в некоторые периоды до 60% и более) реализуется на этом уровне, обеспечивая на некоторое время энергетическую независимость сообщества от внешнего притока и придавая ему дополнительную самостоятельность. В такие периоды хищники становятся ведущим фактором, изменяющим структуру сообщества.

III.2.3 ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА

Размещение популяции в пространстве — результат ее взаимодействия с окружающей средой. Анализ данных о влиянии различных абиотических факторов на инфузорий показал, что большинство видов способны переносить широкий диапазон изменения параметров и вместе с тем ограничены довольно узким и видоспецифическим интервалом оптимальных условий, в котором возможно интенсивное размножение (Бурковский, 1984). Это свойство инфузорий, как, вероятно, и многих других одноклеточных организмов, предопределяет образование ими компактных скоплений разных размеров и плотности, соответствующих оптимальным областям существования, и довольно изменчивого фона популяции в пределах конкретного биотопа. Высокая экологическая пластичность инфузорий увеличивает вероятность встречаемости множества видов, взаимодействия между которыми влияют на взаимное расположение скоплений разных видов и фоновую плотность популяций, что в конечном итоге еще осложняет структуру протозойных ассоциаций.

Малые размеры инфузорий и весьма ограниченная возможность перемещения в капиллярных пространствах в грунте способствует образованию и длительному сохранению совсем мелких локальных скоплений, соизмеримых с пространствами, осваиваемыми отдельными особями в течение жизни и не превышающих нескольких кубических сантиметров (чаще — мм³; Бурковский, 1984).

Так как значительная часть наших представлений о пространственной и общей структуре сообщества базируется на данных о размещении популяций, то важно знать не только размещение особей в масштабе всего биотопа (макропространственная структура), но и в любом произвольно выбранном объеме среды, несоизмеримо малом по сравнению с размерами целого биотопа (микропространственная структура). Только объединение этих двух аспектов позволяет получить полную картину пространственной структуры популяции и сообщества.

На рис. 28 показано размещение 4 видов инфузорий, различающихся размерами, пищей, скоростью размножения и некоторыми другими показателями, на площади около 1000 м² (на рис. 1 этот участок заключен в рамку «В»). Все виды имеют хорошо выра-

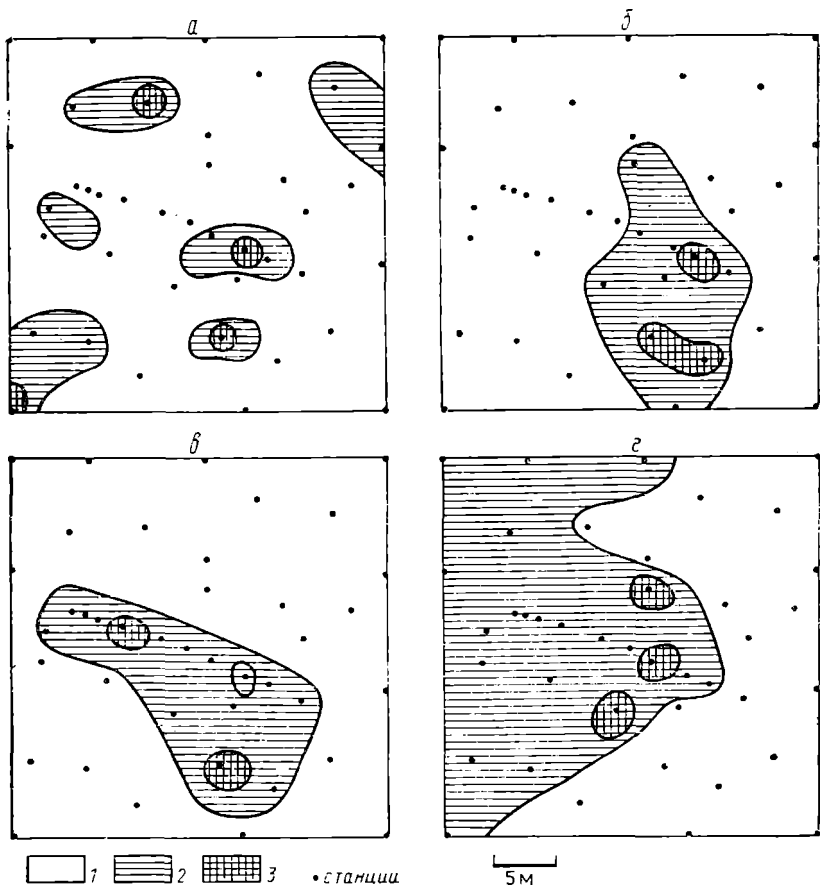


Рис. 28. Размещение инфузорий на площади 1000 м² (по Бурковскому, 1970): m — средняя плотность, экз/см², 1 — менее m , 2 — более m , 3 — более $3m$. а — *Uronema marina*, $m=121,2$, б — *Oxytricha discifera*, $m=75,6$, в — *Remanella margaritifera*, $m=61,0$, г — *Tracheloraphis incaudatus*, $m=52,1$.

женный пятнистый характер размещения (коэффициент дисперсии варьирует от 10 до 87, при $2S=0,23$). Однако размеры агрегаций и их расположение на площадке не совпадают. Самый мелкий вид *Uronema marina* (30 мкм), питающийся преимущественно бактериями, образует несколько небольших, случайным образом расположенных скоплений; самый крупный вид *Tracheloraphis incaudatus* (600 мкм), специализирующийся на потреблении крупных диатомовых водорослей и фитомастигин, но использующий также и многие другие организмы (см. табл. 7), образует одно большое пятно, только часть которого попала в изучаемое поле. Два других вида, *Oxytricha discifera* и *Remanella margaritifera*, имеющих средние размеры (80—120 мкм), один из которых питается гл.

ным образом бактериями, а другой мелкими диатомовыми водорослями, образуют промежуточные по размерам скопления. У всех видов в пределах пятна обнаруживаются одна или несколько более плотных агрегаций. Таким образом, можно различать скопления нескольких порядков (на рис. 28 показаны только скопления двух порядков). Время существования скоплений первого порядка исчисляется десятками поколений, второго порядка — десятками и сотнями поколений. Все скопления характеризуются средней степенью агрегированности: значения коэффициента агрегированности (Смуров, 1976) варьирует от 0,41 у *Tr. incaudatus* до 0,61 у *U. marina* (при диапазоне изменения коэффициента от 0 до 1).

Причины образований скоплений различны. Крупные скопления формируются главным образом под влиянием комплекса абиотических факторов (механический состав песка, Eh, кислород и др.), мелкие (второго порядка) — вследствие неравномерного распределения пищевых объектов инфузорий.

С уменьшением обследуемой территории соответственно увеличивается однородность среды и снижается роль абиотических факторов. Тем не менее размещение большинства видов инфузорий, как и других мелких организмов остается отчетливо агрегированным. Впервые на это обратил внимание Арльт (Arlt, 1973), изучавший распределение мелких организмов на площадке 40×40 см.

Нами специально изучалось размещение одноклеточных организмов под площадью 25×25 см, 10×10 см и 1×1 см. На рис. 29 показано размещение инфузорий *Tracheloraphis incaudatus* и ее основного пищевого объекта — диатомовой водоросли *Gyrosigma recta* на внешне однородном участке литорали (625 м²). Размещение обоих видов выражено пятнисто (коэффициент дисперсии более 200 при 2S около 0,2 в обоих случаях) с высокой степенью агрегации (коэффициент агрегированности 0,18 и 0,20 соответственно). Однако, как видно из рисунка, распределение пищи и по-

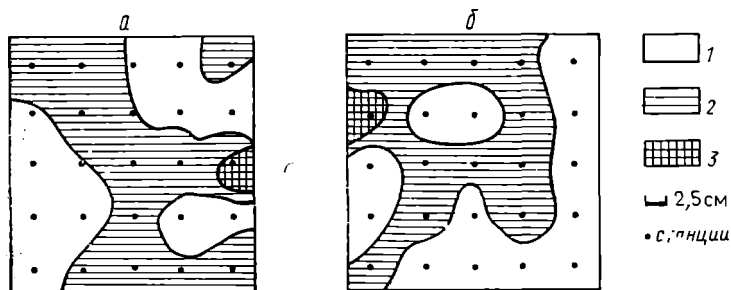


Рис. 29. Размещение инфузории *Tracheloraphis incaudatus* (а) и ее основного пищевого объекта диатомовой водоросли *Gyrosigma recta* (б) на площади 625 см² (по Бурковскому, 1984).

m — средняя плотность, экз/см²: 1 — менее m , 2 — более m , 3 — более $2m$.
Инфузории — 115,1, диатомовые водоросли — 1400

требителя не совпадают (коэффициент перекрытия Пианки менее 0,4). Остается предположить, что распределение трахелорафиса в данном масштабе пространства лишь отчасти связано с пищей, а больше обусловлено другими биоценотическими факторами, возможно действующими в масштабе, сопоставимыми с индивидуальными территориями, занимаемыми этими организмами, т. е. меньшими, чем расстояние между ближайшими пробами на обследованной площадке.

Для выяснения этого вопроса было изучено распределение трех самых массовых в момент исследования видов инфузорий и суммарной плотности зоо- и фитомастигин, являющихся в это время важными компонентами рациона всех трех видов. В пище *Histiobalantium majus* мастигины составляли до 80 % по весу (остальные — диатомовые и мелкие инфузории), у *Uronychia transfuga* — до 70 % (остальные — мелкие инфузории, грибы), у *Tracheloraphis incaudatus* — до 40 % (остальные — крупные диатомовые и мелкие инфузории). На рис. 30 показано размещение этих организмов под площадью 100 см² (расстояние между двумя соседними пробами 0,7 см, площадь под пробой 1 см²). Все виды инфузорий и мастигины имеют отчетливое поясное распределение, осложненное образованием агрегаций разных размеров и плотности в пределах площадки. Причем, максимумы плотности двух крупных инфузорий *Tracheloraphis incaudatus* и *Histiobalantium majus* совпадают с повышенной концентрацией зоо- и фитомастигин, в то время как размещение мелкой инфузории *Uronychia transfuga* является зеркальным отражением распределения этих организмов. Размещение крупных видов в значительной мере может быть связано с распределением их пищевых объектов, а мелкой инфузории — пищевой конкуренцией со стороны *H. majus* (перекрытие пищевых спектров 0,78) и прессом двух крупных факультативных хищников, вытесняющих ее за пределы высокой плотности основного корма. В любом случае ведущими факторами распределения инфузорий в этом масштабе пространства являются ценотические (трофические и конкурентные) отношения между одноклеточными организмами. При этом важно отметить, что уровень агрегированности размещения организмов еще более возрастает (по сравнению с размещением на площадке 625 см² и тем более 1000 м²) за счет мелких, но плотных скоплений. Размеры самых мелких скоплений оказываются меньшими, чем размер пробы (менее 1 см²). В этой связи было интересно изучить размещение организмов на еще меньшей площади, соответствующей их потенциальным индивидуальным участкам.

С этой целью пробы, взятые трубкой с сечением 1 см², при помощи специальной крестовины делили на 4 равные части, и затем каждый сектор после выделения из грунта инфузорий рассматривали как самостоятельную пробу. В общей сложности на участке 50×50 см были отобраны 192 такие пробы.

На рис. 31 представлены крайние варианты размещения двух массовых видов инфузорий *Tracheloraphis incaudatus* и *Remanella*

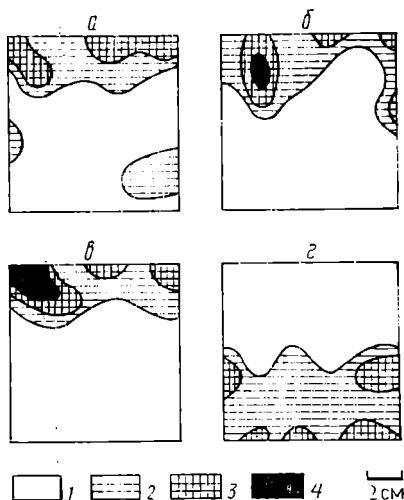


Рис. 30. Размещение организмов микробентоса на площади 100 см². $\bar{m}$ — средняя плотность, экз/см², 1 — меньше $\bar{m}$, 2 — более $\bar{m}$, 3 — более $2\bar{m}$, 4 — более $3\bar{m}$. а — *Tracheloraphis incaudatus*, $m=51$, б — *Histiobalanium majus*, *H. marinum*, $m=10,1$, в — фито- и зоомастигины, $m=700$, г — *Uro-nychia transfuga*, $\bar{m}=116$

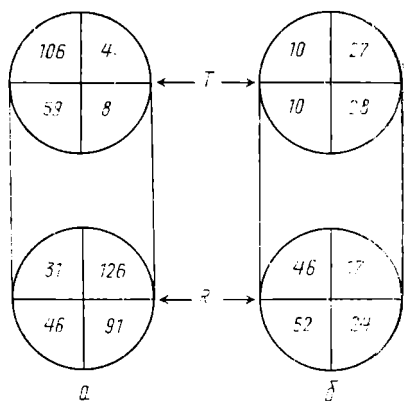


Рис. 31. Размещение *Tracheloraphis incaudatus* (T) и *Remanella margaritifera* (R) на площади 1 см² (по Бурковскому, 1987). а — плотность обоих видов — 471 экз/см², б — плотность обоих видов — 214 экз/см²

margaritifera под площадью 1 см². Эти виды питаются разными пищевыми объектами (перекрывание пищевых спектров 0,05), но населяют один слой 0—2 см грунта (с максимумом плотности в слое 0,5—1,0 см), развиваются в одно время (с максимумом в VII—VIII) и вместе иногда составляют до 80% биомассы сообщества инфузорий. Хорошо видно, что оба вида имеют пятнистое размещение. Причем, агрегированному размещению трахелорафиса в первой пробе (при высокой плотности обоих видов) соответствует и более агрегированное размещение реманеллы. Но максимумы плотности этих видов расходятся по секторам. Анализ размещения инфузорий во всей совокупности проб подтверждает его выраженный пятнистый и комплементарный характер. Коэффициент дисперсии в секторах, половинках и целой пробе остается всегда очень высоким (146—745), а дисперсия с увеличением размера пробы (от 0,25 до 1,0 см²) изменяется скачкообразно, что указывает на образование обоими видами плотных скоплений размером менее 1 см² (что отражено также и на рис. 31). Вариабильность плотности (коэффициент вариации плотности) у обоих видов в секторах значительно выше, чем в $\frac{1}{2}$, $\frac{3}{4}$ или 1 см². Уменьшение значений коэффициента вариации плотности с увеличением размера проб связано с чисто статистическим эффектом осреднения исходных

данных по секторам. Анализ размещения обоих видов по данным всех проб показывает, что с увеличением обследуемой территории увеличивается и перекрытие между ними. Так, индекс Пиацки в секторах — 0,37, в $1/2$ — 0,61, в $3/4$ — 0,80, в 1,0 — 0,87. Таким образом, данные для площадки 1 см² оказываются сильным осреднением фактических данных по секторам и маскируют истинные соотношения между плотностями видов в области их непосредственного контакта. При дальнейшем увеличении размера пробы перекрытие между двумя видами не возрастает (под 4 см² — 0,85, под 15 см² — 0,83). Это может означать, что размещение инфузорий на территории больше $3/4$ см² уже не зависит от конкуренции за пространство между этими организмами, а определяется другими факторами (пищей, хищниками и др.).

До сих пор рассматривалось размещение организмов на плоскости. Другой важный аспект размещения в трехмерном пространстве связан с вертикальной компонентой. Проникновение инфузорий, как и других мелких организмов, в толщу грунта определяется прежде всего его пористостью. Максимальная глубина проникновения инфузорий в мелкозернистый песок, по нашим данным, не превышает 5—7 см, причем до 90% численности организмов концентрируется в верхнем двухсантиметровом слое (Бурковский, 1968, 1978, 1984 и др.).

На рис. 32 показано вертикальное распределение некоторых обычных видов инфузорий и изменение с глубиной окислительно-восстановительного потенциала, характеризующего комплекс условий в толще грунта (газовый, ионный состав и др., см. гл. I). Популяции оксифильных видов, питающиеся в основном водорослями и бактериями, максимальной плотности достигают в детрите на поверхности грунта, когда он имеется, и в самом поверхностном слое грунта. Большинство псаммофильных инфузорий населяют

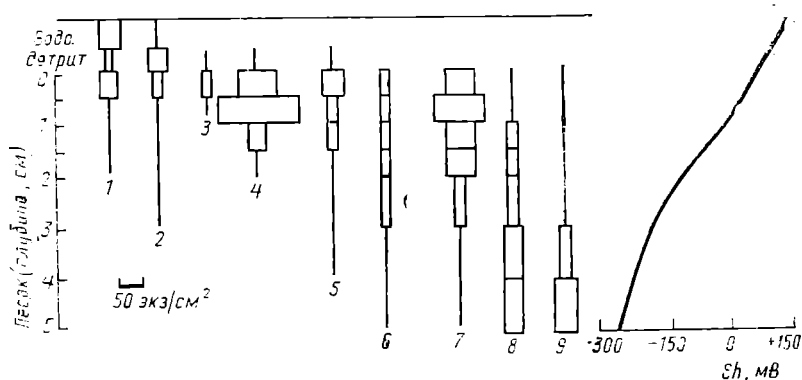


Рис. 32. Вертикальное распределение инфузорий в толще грунта.

Виды: 1 — *Strombidium sulcatum*, 2 — *Pleuronema coronata*, 3 — *Diophrys scutum*, 4 — *Remanella margaritifera*, 5 — *Trachelostyla pediculiformis*, 6 — *Cardiostomatella vermiforme*, 7 — *Tracheloraphis incaudatus*, 8 — *Kentrophoros fasciolatus*, 9 — *Urostrongylum caudatum*

подверхностный (0,5—1,0 см) и следующий за ним сантиметровой слой. Они способны развиваться при низких концентрациях кислорода, основу пищи составляют одноклеточные водоросли, простейшие и бактерии. Наконец, некоторые виды, питающиеся главным образом свободноживущими или симбиотическими бактериями и толерантные к сероводороду, встречаются в глубоких слоях грунта. Таким образом, пища и кислород будут главными факторами вертикального распределения бентосных инфузорий.

Многие инфузории образуют довольно компактные скопления, локализованные в слое толщиной в несколько миллиметров; иногда плотность в таких скоплениях в 15—40 раз выше, чем в смежных слоях. Столь высокая концентрация инфузорий, как правило, связана с комплексом благоприятных факторов, наиболее важными из которых являются пища и ослабление пресса хищников и конкурентов. Время существования таких скоплений измеряется сутками.

Инфузории потенциально весьма подвижные организмы: максимальная скорость перемещения была отмечена нами в эксперименте у *Helicostoma notatum* и *Ophryoglena marina* и достигала 5 мм/с. Если бы инфузории перемещались по прямой, то при такой скорости в течение индивидуальной жизни (2—5 сут) они могли покрыть расстояние более 400 м. Однако структура песчаного грунта, представляющая систему плохо сообщающихся микроскопических камер, препятствует реализации потенциальных возможностей активных инфузорий, ограничивая их передвижение несколькими миллиметрами или сантиметрами, что тоже немало, учитывая размеры самих инфузорий (от 16 до 800 мкм).

Передвижение инфузорий, как и других одноклеточных организмов, в горизонтальной плоскости совершенно не изучено. Можно полагать все же, что оно имеет место и позволяет организму осуществлять ряд жизненно важных функций (питание, половой процесс, избегание хищников и т. д.). С методической точки зрения легче изучить вертикальные перемещения, которые могут быть установлены по данным послойных проб, собранных через короткие интервалы времени. Известна одна работа, специально посвященная суточным вертикальным миграциям морских псаммофильных инфузорий, выполненная на Каспийском море (Агамалиев, Багиров). Авторы отмечают синхронные миграции инфузорий, совпадающие с изменением общей освещенности. Нам казалось важным провести аналогичное исследование на Белом море, где в течение нескольких летних месяцев отсутствует типичная смена дня и ночи и, таким образом, частично снижается роль фактора, предположительно ответственного за периодические перемещения инфузорий в толще грунта (Бурковский и др., 1983).

В качестве объектов были выбраны самые массовые виды — *Tracheloraphis incaudatus*, *Remanella margaritifera* и *Histiobalanium majus*; они изучались непосредственно в поле в период светлых ночей (июнь), во время смены дня и ночи (конец августа) и в полевом эксперименте при искусственном затемнении опытной пло-

щадки в дневное время (август). Было обнаружено, что все три вида совершают активные суточные миграции в пределах двухсантиметрового слоя (см. рис. 33). Вместе с тем направление перемещения у этих видов не совпадает и непосредственно не зависит от освещенности (суточные ритмы сохраняются и в эксперименте по экраном). Это неожиданное обстоятельство побудило нас искать другое объяснение.

Как показано на рис. 33, самый массовый вид — *Tr. incaudatus* днем поднимается в самый поверхностный слой, а ночью погружается в нижние слои песка. Этот вид питается в основном диатомовой водорослью *Gyrosigma recta*, которая развивается преимущественно на поверхности и верхних 2—3 мм грунта. Таким образом перемещение трахелорафиса ближе к поверхности обеспечивает ему необходимую встречу с пищей. Вероятно, время миграции трахелорафиса приурочено к периоду наивысшей метаболической активности его пищевого объекта. Известно, что фотосинтез у водорослей характеризуется суточной периодичностью с максимумом во второй половине дня (Чернов, 1972; Сакевич и др., 1980). Выделяемые при этом вещества, как было показано в эксперименте на других инфузориях, способны стимулировать движение инфузорий в направлении жертвы (Seravin, Orlowska, 1977). Последующее перемещение трахелорафиса вглубь может быть связано с действием нескольких факторов, в частности со снижением пищевой активности насытившихся инфузорий, изменением температуры и др. Сопоставление данных по распределению трахелорафиса с суточным ходом температуры показывает, что инфузории на протяжении всех суток занимают область наиболее высокой температуры: днем — в верхнем, ночью — в нижних слоях. Два других вида инфузорий в это время совершают прямо противоположные по направлению вертикальные перемещения. Они поднимаются на поверхность в ночное время и погружаются в подповерхностный слой днем. Их пищевые объекты (другие виды диатомовых водорослей, мастигии и бактерии, см. табл. 7) распределены в толще песка более равномерно, что позволяет инфузориям находить корм

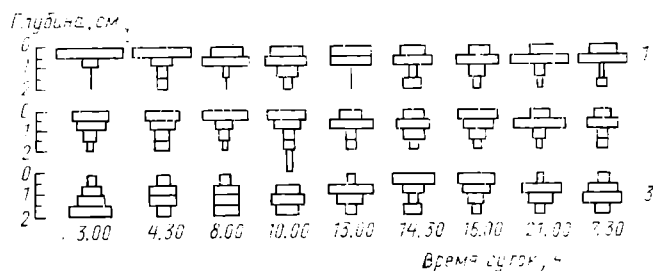


Рис. 33. Вертикальное распределение (%) трех самых массовых видов инфузорий в разное время суток в слое 0—2 см (по Бурковскому и др., 1983). Виды: 1 — *Remanella margaritifera*, 2 — *Histiobalanium majus*, 3 — *Tracheloraphis incaudatus*

в любом положении. Вероятно, активные синхронные перемещения этих двух разных видов вызваны конкурентным давлением трахеолорафиса. Так как доля последнего вида в сообществе велика (40—60% по биомассе), то любое перемещение его приводит к нарушению сложившегося пространственно-временного баланса видов и вызывает ответную реакцию со стороны других массовых видов — миграцию в противоположном направлении. Благодаря суточным миграциям инфузории имеют возможность поочередно эксплуатировать наиболее продуктивный поверхностный слой песка. Пусковым механизмом миграции, вероятно, служат метаболиты водорослей, функционирование которых связано с суточными ритмами освещенности, и эти ритмы могут сохраняться даже в краткосрочных экспериментах по затемнению (в памяти). Другой важный вывод состоит в том, что перемещение лидирующего (доминирующего) вида ведет к соответствующему изменению положения других массовых форм, в результате чего уменьшается конкуренция между ними.

Пространственная структура сообщества отражает структуру составляющих его популяций и потому характеризуется столь же выраженной неоднородностью. Она проявляется в широком диапазоне — от отдельных проб (микространственная структура) до целого биотопа (макространственная структура).

Существует некоторый минимальный размер пространства, который обладает основными свойствами биотопа и содержит весь набор массовых видов данного сообщества. Локальные местообитания, имеющие меньшие размеры, включают только часть видов целого сообщества. Чем меньше рассматриваемое пространство, тем оно однороднее и содержит меньше видов. Так как в практике экологических исследований обычно пользуются выборочными данными, основанными на сборах проб определенного размера, то важно знать, какая часть сообщества при этом изучается и в какой мере полученная информация может быть экстраполирована на все сообщество.

Видовое богатство сообщества инфузорий на литорали во многом обязано пространственной неоднородности песчаного биотопа. Сообщество инфузорий, как и других мелких организмов, можно представить в виде сложной мозаики, слепленной из большого количества переходящих друг в друга, очень изменчивых локальных сообществ (см. также гл. II), структура которых определяется комплексом местных факторов.

На сложную пространственную структуру протозойных сообществ (ассоциаций) указывают многие исследователи (Bamforth, 1980; Cairns, 1966; Бурковский, 1978, 1984; и др.). При этом подчеркивается, что истинные взаимоотношения между элементами, составляющими сообщество, проявляются в масштабах нескольких сантиметров, максимум дециметров. Именно эти взаимоотношения и определяют структуру ассоциаций одноклеточных организмов. Структуры в масштабе большего пространства являются всегда некоторой абстракцией, отражающей совокупность в раз-

incaudatus, *Remanella margaritilera*, *Histiobalantium majus* и *Oxytricha discifera*, сильно различающиеся пищевыми спектрами (см. табл. 7—8). Однако в разных локусах (пробах) они занимают разное положение в иерархии количественной значимости. Слева направо и сверху вниз, как показано на рис. 34, б, наблюдается постепенная смена лидеров доминирующего комплекса, в целом совпадающая с изменением в этом направлении нескольких факторов (повышение заиленности, сапробности, снижение Eh и pH, кислород и др.). Так как эти условия определяются прежде всего взаимодействием течений и рельефа, а это весьма консервативные факторы, то и области преобладания того или иного доминирующего вида остаются обычно неизменными на протяжении сотен и даже тысяч поколений инфузорий (в течение одного или нескольких летних сезонов). Пробы, взятые на расстоянии 2—3 м друг от друга в пределах более или менее однородного участка, могут отличаться по соотношению численностей доминирующих и второстепенных видов в такой же мере, как и пробы, находящиеся на расстоянии 20—30 м. В указанном диапазоне размеров пространства действует закон случайности, отвечающий случайному распределению некоторых факторов на литорали. При сопоставлении проб, взятых в пределах 1 м², проявляется и с уменьшением расстояния возрастает структурное сходство. Однако и соприкасающиеся пробы размером 15 см² показывают тем не менее достаточно заметные различия. Это говорит о том, что соотношение видов в пробе определяется факторами, действующими в объеме нескольких кубических сантиметров (пища, конкуренция, хищники). Как было показано выше, эти факторы определяют сложное пятнистое размещение организмов и в конечном итоге непостоянное соотношение видов.

Самые маленькие скопления содержат от 2 до 10 особей, измеряются кубическими миллиметрами, связаны с процессами размножения и камеральной структурой самого биотопа. Простой расчет показывает, что число камер под 1 см² значительно превышает количество скоплений у каждого из видов (от 2 до 9). Это означает, что большинство камер (или даже все) не содержат всех массовых видов и, следовательно, контакт между особями, принадлежащими к разным видам (в отличие от своего вида), в значительной мере носит случайный характер. Мелкие скопления, как было показано, образуют более крупные агрегации размером 0,5—1,0 см², которые своим существованием и расположением обязаны прежде всего биоценотическим факторам. Агрегации более высокого порядка (от нескольких сантиметров до одного квадратного метра) складываются под влиянием микрорельефа, механического состава грунта и активной деятельности крупных роющих животных. Наконец, на большей площади действуют факторы макроклимата, способные направленно изменять сообщество.

Сходство (или различие) в структуре локальных сообществ определяется сходством (или различием) локальных условий, включающих большое количество взаимодействующих факторов,

*Характеристика локальных сообществ, различающихся
последовательностью доминирования видов (видовой структурой)*

Порядок доминирования видов	Плотность, 10^8 экз/м ²	Биомасса, мг/м ²	Продукция, мг/м ² сут	Индекс разнообразия, бит / особь
RTHO	12,7	206,2	144,4	4,0
OTHR	8,9	159,6	106,4	4,3
RTOH	8,3	153,8	97,4	4,4
TOHR	7,0	149,7	78,3	4,7
THRO	6,0	121,4	65,4	4,8
HRTO	5,1	158,3	57,8	4,8

Примечание. R, T, H, O — начальные буквы названий видов (с рис. 34).

имеющих на литорали с ее сложным микро- и макрорельефом мезо- и макроэкологическое распределение. Структурные вариации, как правило, касаются только последовательности, в которой располагаются виды в иерархии количественной значимости. Однако этого достаточно, чтобы локальные сообщества отличались и некоторыми другими важными показателями, в частности общей плотностью, биомассой, продукцией и видовым разнообразием (табл. 10).

Локальные сообщества показывают разную скорость прироста биомассы и, таким образом, обладают разными возможностями экспансии. Скорость прироста биомассы находится в зависимости от биомассы организмов и их размеров. Даже сравнительно небольшое уменьшение видового разнообразия в сообществе (с 4,0 до 4,0 бит/особь) приводит к заметному росту биомассы (с 158 до 206,2 мг/м²), а возрастание доли мелких реманелл или эксиприхид — к увеличению общей продукции сообщества. Благодаря только разному соотношению видов (при идентичном качественном составе), сообщества различаются темпом накопления вещества и, следовательно, потенциальными возможностями к расширению занимаемой территории.

Между локальными сообществами нельзя провести отчетливо границы, они плавно переходят одно в другое. Довольно трудно определить и территорию, занимаемую ими, так как в каждом конкретном случае это зависит от характера биотопа, его неоднородности. На данном участке размеры локальных сообществ, различающихся структурой доминирования видов, составляли до нескольких десятков м². Их можно определить как формы существования единого сообщества, развивающегося в гетерогенной среде.

Сказанное о распределении сообщества на плоскости с учетом полного пространственного масштаба относится и к вертикальной структуре. Разные слои грунта существенно различаются по соотношению видов (см. рис. 32). В верхних слоях развиваются преимущественно окислительные фитофаги; в средних — виды, способные довольствоваться низкими концентрациями кислорода и по требляющие широкий спектр организмов (от бактерий и водорослей до насекомых и млекопитающих); в нижних — анаэробные фитофаги.

лей до простейших и тканей других животных); в самых нижних — факультативно-анаэробные инфузории, живущие в основном за счет бактерий, простейших и органических веществ осадка. Таким образом, в каждом слое формируется специфический вариант сообщества, соответствующий локальным условиям. Слоистая структура псаммофильного сообщества консервативна, повторяется из года в год, что обусловлено соответствующим постоянством в последовательном расположении окислительной, восстановительной и сульфидной зон, формирование которых представляет направленный геохимический процесс, связанный с накоплением и разложением органического материала (см. гл. 1).

III.2.4 ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА ВО ВРЕМЕНИ

Для одноклеточных организмов календарный год — время, достаточное для смены многих десятков и даже сотен поколений. В течение вегетационного сезона происходят вполне закономерные, повторяющиеся из года в год, изменения видовой, размерной, трофической и пространственной структуры, в полной мере отвечающие понятию циклической сукцессии. Скорость протекающих процессов зависит от темпа размножения одноклеточных организмов и их способности поддерживать достигнутый уровень плотности в флуктуирующей среде. Виды заметно различаются по этим показателям.

Большинство видов псаммофильных инфузорий размножаются делением надвое (монотомически). Темп деления при постоянных условиях зависит от веса (Fenchel, 1968) — чем меньше организмы, тем выше темп деления. В нашем случае наибольшей скоростью размножения, рассчитанной по кривой Фенхела с учетом среднелетней температуры на литорали Белого моря, характеризуются мелкие гименостоматиды (до 4—8 делений в сутки), наименьшей — крупные кардиостомателлы, трахелорафисы и гистиобалантумы (0,5—1,5) (Бурковский, 1978). Чтобы полнее представить различия в их потенциальной продуктивности, достаточно сказать, что по истечении суток из одной особи мелкого вида разовьются около 800 особей, в то время как из крупной кардиостомателлы только 0,5. Так как размножение инфузорий в природе находится под влиянием множества абиотических и биотических факторов (Бурковский, 1984), то репродуктивный потенциал реализуется крайне редко. В экспериментах, приближенных к естественным условиям, были показаны результаты в 1,5—2 раза более низкие, чем рассчитанные нами или полученные в монокультурах (Эпштейн, 1984). Эта поправка была учтена при составлении биотического баланса сообщества.

Анализ имеющихся в литературе данных по росту популяций инфузорий в природе и в эксперименте позволяет считать, что ре-

гуляция численности этих организмов осуществляется как случайными климатическими факторами (стохастически), так и факторами, зависящими от плотности (внутри- и межвидовая регуляция (Бурковский, 1984). Их относительная роль зависит от конкретных условий среды и некоторых свойств самих организмов. В спонтанно изменяющейся среде ведущая роль принадлежит климатическим факторам. Случайное чередование во времени и в пространстве таких факторов приводит к взаимной компенсации их действия и в конечном итоге к стабилизации численности популяции в целом. Таким образом, постоянный уровень численности популяции есть просто статистический эффект усреднения ее многочисленных локальных состояний. В стабильной среде приоритет принадлежит биотической регуляции (посредством метаболитов, каннибализма, симбионтов и паразитов, пищи, конкурентов и хищников (Бурковский, 1984).

Как показали эксперименты Лукинбилла и Фентона (Luckinbill Fenton, 1978), важным фактором, влияющим на регулятивную способность инфузорий, являются их размеры. Было установлено, что мелкие виды значительно сильнее и быстрее реагируют на изменяющиеся условия, чем крупные, и быстрее восстанавливают равновесное состояние в новых условиях (обладают высокой локальной упругой устойчивостью). Напротив, крупные виды дольше сопротивляются всяким изменениям и, таким образом, характеризуются большей стабильностью во флуктуирующей среде.

Инфузории, населяющие природные местообитания, сильно различаются размерами (на 3 порядка по весу) и, следовательно, способностью поддерживать определенный уровень плотности популяции. Существует ли связь между этой способностью и количественной представленностью вида в сообществе? На рис. 35 показана связь между коэффициентом вариации плотности, оценивающим способность инфузорий поддерживать ее определенный уровень, и самой средней плотностью видов (по данным пространственной и временной съемки, площадь 1000 м², июнь — август). Всего учтено 74 вида инфузорий, обнаруженных в ходе исследования. Видно, что виды с высокими коэффициентами вариации плотности имеют достаточно низкую абсолютную плотность на литоре. Они характеризуются выраженным агрегированным размещением в пространстве и по времени. Напротив, виды с более низкими значениями коэффициента образуют и более плотные популяции. Все массовые виды (плотность выше 20 экз/см²) имеют приблизительно равную способность поддерживать этот средний уровень. Самые стабильные компоненты сообщества одновременно будут и самыми массовыми. Среди них есть очень мелкие, быстро размножающиеся инфузории (*Uronema marina* — 120 экз/см², *Strombidium* spp. — 100 экз/см²) и весьма крупные трахелоцерциды (*Tracheloraphis incaudatus* — 128 экз/см³, *Tr. phoenicopterus* — 80 экз/см²) и гистобалантиумы (*Histiobalantium majus* — 62 экз/см²). Мелкие инфузории имеют конкурентное преимущество весной, крупные — на более поздних стадиях сезонной сукцессии (см. дал

ше). Таким образом, в ходе продолжительного воздействия изменяющейся среды, как и в экспериментах Лукшпилла и Фентона, более стабильными оказываются крупные виды инфузорий.

На природную популяцию действует множество переменных факторов. Так как виды различаются по отношению к параметрам среды и по своей способности поддерживать средний уровень плотности, то в природе трудно найти два вида, сезонный ход численности у которых совпадал бы полностью, даже если они занимают одну небольшую территорию и в одно и то же время.

На рис. 36 показаны изменения плотности локальных популяций двух мелких видов инфузорий в течение 10 сут (эквивалентно смене от 10 до 20 поколений) под площадью 1 м². С этой площадки раз в сутки брали одновременно 10 образцов песка (трубкой с сечением 1,5 см²), что позволило с достаточной степенью достоверности отличить временные колебания от ошибок, обусловлен-

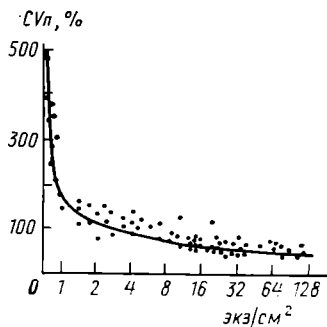


Рис. 35. Зависимость коэффициента вариации плотности (CV_n) инфузорий от абсолютных значений плотности, экз/см² (по Бурковскому, 1984). Каждая точка на графике обозначает один вид инфузорий

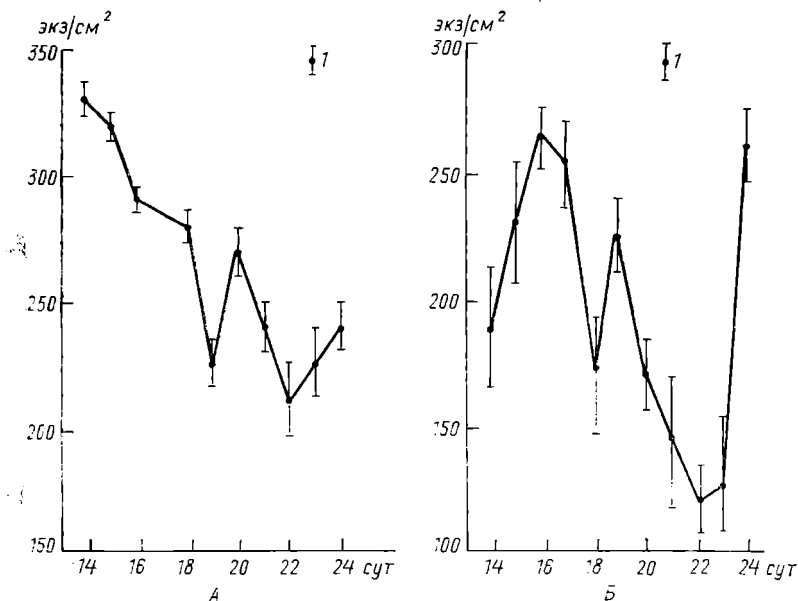


Рис. 36. Изменение плотности локальных популяций инфузорий в течение 10 сут: а — *Discocephalus rotatorius*, б — *Aspidisca irinae*, 1 — 95%-ный доверительный интервал

ных неравномерным размещением организмов в пространстве. Обнаружены достоверные флуктуации возле некоторого специфического для каждого вида и изменяющегося уровня плотности. Общее направление изменения плотности, обусловленное в данном случае климатическими факторами (падением температуры и опреснением в период дождей), у обоих видов совпадает (с 16 по 22 июня — падение, с 22 июня — подъем), но амплитуда и периодичность колебаний оказываются неодинаковыми.

Вопрос о причинах колебаний плотности популяций чрезвычайно сложен и должен рассматриваться в каждом конкретном случае с учетом не только климатических факторов, но и скорости размножения организмов, количества пищи и наличия конкурентов и хищников. Так, рост популяции *Tracheloraphis incaudata* находится в прямой зависимости от температуры и концентрации основного пищевого объекта — диатомовой водоросли *Gyrosigma recta* (рис. 37). Быстрое размножение трахеларафиса наблюдается в период резкого снижения количества пищи (возможно, вследствие выедания инфузориями) и температуры грунта. При высокой и низкой концентрации пищи между инфузориями и жертвой обнаруживается отрицательная связь, отражающая разные аспекты взаимоотношений между потребителем и пищей, при средней — такой связи нет. В разное время сезона температура и пища выступают факторами, лимитирующими развитие трахеларафиса, однако они не могут объяснить всех наблюдаемых колебаний плотности вида, развитие которого протекает в сложной и изменчивой биоценотической среде.

В течение года в локальном сообществе при сохранении качественного состава организмов происходят важные структурные изменения (табл. 11).

Ранней весной в сообществе преобладают мелкие инфузории, питающиеся бактериями, мастигинами и мелкими водорослями (виды родов *Cyclidium*, *Uronema*, *Strombidium*, *Mesodinium*, *Didinium*, *Aspidisca*, *Pleuronema*, *Remanella* и др.). Доминирование этих эврибионтных видов на ранних стадиях сезонной сукцессии связано с их высокой толерантностью к переменным факторам среды и высоким темпом размножения, обеспечивающими им хороший старт в условиях массового развития бактериального и водорослевого корма и отсутствия сильного пресса хищников и конкурентов. Вслед за ними развиваются более крупные инфузории, преимущественно питающиеся и крупными объектами, включая мелких инфузоров. Эти виды родов *Lacrymaria*, *Gastrostyla*, *Histiobalantium*, *Remanella*, *Cardiostomatella*, *Diophrys* и некоторые другие. Расчеты показывают, что хищные и всеядные инфузории способны в отдельные периоды (при достижении высокой плотности) выедать до 80% продукции мелких видов инфузоров. Это приводит к резкому падению плотности видов весеннего комплекса и вытеснению их в дальнейшем инфузориями средних и крупных размеров. С середины лета в сообществе преобладают виды родов *Tracheloraphis*, *Histiobalantium*, *Remanella*, *Trachelonema*, *Coleps*, *Prorodon*.

Как отмечалось выше, ядро сообщества (комплекс доминирующих видов) в каждом случае формируется по принципу наименьшего перекрытия трофических ниш и соответствует качественному и количественному составу пищи в среде. На всех стадиях сезонной сукцессии в составе сообщества встречаются виды как с узким, так и широким пищевыми спектрами, но в конце лета доля мезо- и полифагов заметно возрастает (см. табл. 11). Эврифагия дает инфузориям преимущество в условиях сильно флуктуирующей плотности пищевых объектов, а в сочетании с большей стабильностью крупных инфузорий, по сравнению с мелкими в изменяющейся абиотической среде, предопределяет финальный летний состав сообщества, включающий в основном крупные интерстициальные виды с достаточно широким пищевым спектром.

Осенью, с ухудшением температурного и газового режима, с увеличением колебаний факторов среды (особенно, солености) и

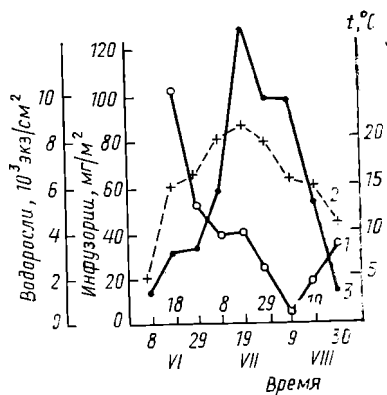


Рис. 37. Сезонные изменения плотности *Tracheloraphis incaudatus*. 1 — диатомовая водоросль *Gyrodinium aureolum*, 2 — температура, 3 — *Tracheloraphis incaudatus*

Таблица 11

Изменения локального сообщества в ходе сезонной сукцессии

Показатели	Месяцы						
	май	июнь	июль	август	сентябрь	январь	апрель
Количество видов инфузорий	33	39	35	33	34	33	26
Индекс видового разнообразия (бит/ед. веса)	4,1	4,4	4,0	3,2	3,6	3,9	3,9
Плотность инфузорий, млн. экз/м²	5,3	5,7	3,0	6,1	3,1	0,4	0,01
Биомасса инфузорий, мг/м²	83,1	101,1	87,1	251,4	70,0	13,5	0,3
Скорость прироста биомассы (средний суточный П/Б коэффициент)	1,2	0,7	0,4	0,5	0,8	?	?
Доля крупных видов в биомассе, %	47,3	68,3	82,1	82,4	50,3	50,2	27,0
Доля специфических псаммофильных видов в биомассе, %	43,4	59,0	70,6	88,3	67,8	45,8	27,1
Доля мезо- и полифагов в биомассе, %	37,7	52,1	82,0	88,2	69,9	53,1	10,0
Доля облигатных и факультативных хищников в биомассе, %	7,0	27,4	13,6	12,7	13,8	17,7	?

существенным снижением плотности многих пищевых объектов (прежде всего, крупных диатомовых водорослей и фитомастигин), отмечается резкое падение общей численности инфузорий. С установлением мощного ледового покрова эта тенденция еще более усиливается (см. табл. 11). В сообществе лучше других развиваются эврибионтные виды, питающиеся бактериями, растворенными и оформленными органическим веществом (виды родов *Uronema*, *Cyclidium*, *Remanella*, *Histiobalanium*, *Aspidisca*, *Pleuronema*), мелкими зоомастигинами (*Mesodinium pulex*, *Didinium balbiani*, *Uronychia transfuga*, *Diophrys histrix*), а также гистофаги (*Coleps testaceus*). Численность других инфузорий очень низка (на 2—3 порядка ниже, чем летом); в цитоплазме и пищеварительных вакуолях они содержат в основном детрит. В конце гидрологической зимы (апрель) сообщество представлено чрезвычайно низкой плотностью всех встречающихся видов (Бурковский, 1979).

Установленные на локальных сообществах закономерности сукцессионного процесса в наиболее существенной части могут быть экстраполированы на целое литоральное сообщество. Однако при этом следует иметь в виду, что в разных локусах биотопа этот процесс начинается неодновременно и может протекать с разной скоростью. Несинхронность сезонной сукцессии в разных частях сообщества обусловлена гетерогенностью биотопа и особенностями восстановления сообщества инфузорий после зимней депрессии. Интенсивное размножение инфузорий наблюдается после схода льда при температуре грунта 3—5°. Оно начинается в нижней литорали, затем продолжается в средней и, наконец, в верхней литорали, позднее других горизонтов освобождающейся от вмержшего в грунт льда. Смещение по фазе может составлять несколько недель. Учитывая высокую скорость размножения инфузорий, не трудно представить степень возможных различий в структуре локальных сообществ, отстоящих друг от друга на несколько десятков метров (ширина литорали). Она еще более усиливается неодинаковым стартовым составом локальных сообществ, который к концу зимы приобретает в значительной мере случайный характер.

Сукцессионные процессы не сразу захватывают всю литораль. В середине мая образуются небольшие (до нескольких квадратных метров) пятна с повышенной плотностью инфузорий. Они приурочены к подъемам рельефа в нижней и средней литорали (к «песчаным волнам»), где грунт прогревается раньше и меньше подвержен опресняющему влиянию талой воды, стекающей сверху. В этих пятнах рано формируется весенний комплекс видов, представленный в основном мелкими эврибионтными инфузориями. Затем этот процесс распространяется на остальные участки нижней и средней литорали. На этом преобладающем фоне возникают скопления более крупных видов, многие из которых используют пищу мелкие виды. Впоследствии они также приобретают более равномерное размещение, а в середине июня становятся главенствующей группой. На верхней литорали, недавно освободившейся

от грунтового льда (зимой здесь литораль промерзает на значительную глубину), формирование этого комплекса видов только начинается. В конце лета все части литорального сообщества приходят к одному финальному состоянию, характеризующемуся мощным развитием комплекса интерстициальных видов с лидером — *Tracheloraphis incaudatus*.

При ежедневном отборе проб в течение вегетационного сезона выявляются колебания общей плотности инфузорий с периодом 14—20 сут возле некоторого среднего уровня (Бурковский, 1984). Указанный ритм свойствен большинству видов независимо от их репродуктивного потенциала, типа питания, исходной плотности, присутствия или отсутствия специфических хищников и конкурентов. Очевидно, что такой стереотип может быть связан с действием одного или нескольких общих угнетающих факторов. Наиболее вероятным представляется периодическое отравление инфузорий продуктами метаболизма. По прошествии некоторого времени, необходимого для удаления метаболитов из грунтовой воды, общая плотность инфузорий восстанавливается. Вывод о метаболитной природе синхронных колебаний численности инфузорий подтверждается другими исследованиями (Fenchel, 1969; Goulder, 1974; Pätzsch, 1974). Контроль за содержанием кислорода, углекислоты, аммония в грунте показывает, что периоды спада общей численности инфузорий совпадают с пониженной концентрацией кислорода и повышением концентрации некоторых продуктов метаболизма (углекислоты, аммиака).

III.2.5 РАЗДЕЛЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ В СООБЩЕСТВЕ

Изложенный выше материал по трофической, пространственной и временной структуре ассоциации инфузорий показывает, что сосуществование большого количества видов на литорали возможно благодаря специализации и соответствующему расхождению видов в гетерогенной среде. Виды, населяющие один слой грунта, как правило, питаются или разными объектами, или расходятся на плоскости, или во времени. Так, *Tracheloraphis incaudatus* и *Remanella margaritifera* — самые массовые виды во второй половине лета, занимают один слой грунта (перекрывание $a_{ij}=0,87$), встречаются вместе на всех станциях на литорали ($a_{ij}=0,80$), но различаются составом пищи ($a_{ij}=0,05$) и микропространственным (в пределах 1 см²) размещением ($a_{ij}=0,37$). Два других массовых вида — *Histiobalantium marinum* и *H. majus* — полностью перекрываются по пище ($a_{ij}=0,97$), населяют один слой грунта ($a_{ij}=0,90$), но максимумов плотности достигают в разное время: в первой и второй половине лета соответственно. Когда оба вида присутствуют вместе (часто — в июле), то они расходятся по вертикали ($a_{ij}=0,20$). Второй вид вытесняет первый в ниже расположенный слой (см. следующий раздел).

Таблица 12

Средние за сезон характеристики ниш некоторых видов сообщества инфузорий

Виды инфузорий	Измерения ниши							
	пищевой спектр		вертикальное распределение		территориальное распределение		время развития (VI—VIII)	
	Н	a_{ij}	Н	a_{ij}	Н	a_{ij}	Н	a_{ij}
<i>Tracheloraphis incaudatus</i>	0,51	0,17	0,81	0,79	0,96	0,96	0,88	0,71
<i>Tracheloraphis phoenicop- terus</i>	0,56	0,56	0,49	0,77	0,93	0,91	0,85	0,62
<i>Histiobalantium majus</i>	0,68	0,25	0,68	0,66	0,93	0,88	0,96	0,85
<i>Histiobalantium marinum</i>	0,71	0,58	0,62	0,64	0,91	0,87	0,96	0,84
<i>Remanella margaritifera</i>	0,57	0,12	0,58	0,80	0,94	0,92	0,95	0,94
<i>Cardiostomatella vermi- forme</i>	0,67	0,43	0,42	0,60	0,83	0,82	0,93	0,79
<i>Gastrostyla pulchra</i>	0,73	0,28	0,14	0,46	0,39	0,56	0,60	0,36

Примечание. Н — ширина ниши (нормированный индекс Шеннона), a_{ij} — перекрывание (симметричный индекс Пианки) с остальными видами сообщества.

Сосуществование видов предполагает постоянную притирку друг к другу, при которой изменение положения одного из них отражается на положении других и завершается новым балансом сообщества. В этом непрерывном процессе корректировки роль разных видов неодинакова и зависит от их положения в пищевой структуре сообщества. Можно сказать, чем специфичнее ниша, тем больше вероятность того, что при соответствующих благоприятных условиях данный вид займет доминирующее положение в сообществе и в силу этого сможет оказывать большее влияние на складывающийся баланс, чем остальные виды. Это замечание относится прежде всего к трофической нише и в меньшей степени к пространственной и временной, определяемым отношением организмов к комплексу факторов среды. И в пространстве и во времени можно наблюдать закономерную смену комплексов видов, которые весьма слабо перекрываются по пище не только между собой, но и с другими членами сообщества (см. табл. 6).

В более общей форме сказанное можно иллюстрировать данными нишевого анализа, представленными в табл. 12 и 13.

Как и ширина ниш, так и их перекрывание сильно варьируют у разных видов и у одного и того же вида по разным измерениям. Наибольшая специализация проявляется в отношении пищи и факторов, определяющих вертикальное распределение инфузорий (пища, кислород), о чем свидетельствуют соответствующие более низкие показатели ширины ниши и перекрывания видов. В меньшей мере они расходятся в горизонтальной плоскости (крупномасштабное распределение) и во времени, где градиент факторов среды выражен слабее. Причем, для каждой пары видов с увеличени-

Средние значения параметров ниш и их колебания
в сообществе инфузорий (учтены все массовые виды)

Показатель	Параметры (измерения) ниш				
	пищевой спектр	вертикальное распределение (в слое 0—2 см)	территориальное распределение		время развития (V—IX)
			макромасштабное	микромасштабное	
Ширина ниши, H					
средняя	0,51	0,46	0,76	0,56	0,80
размах значений у разных видов	0,15—0,81	0,09—0,79	0,18—0,94	0,16—0,64	0,58—0,93
Перекрывание ниш, a_{ij}					
среднее	0,34	0,46	0,70	0,54	0,61
размах значений у разных видов	0,02—0,92	0,10—0,88	0,31—0,91	0,18—0,81	0,20—0,90

Примечание. H — ширина ниши (нормированный индекс Шеннона), a_{ij} — попарное перекрывание видов (симметричный индекс Пианки).

ем перекрывания по одному параметру перекрывание по другим снижается. Эта зависимость в общей форме особенно отчетливо прослеживается при противопоставлении перекрывания по пище совместному перекрыванию видов в пространстве и во времени (рис. 38). Иначе говоря, в результате расхождения видов каждый локус биотопа (= проба) в каждый момент времени представлен таким сочетанием видов, которые в наименьшей степени перекрывают друг друга по пище. Такое комплементарное размещение видов в пространстве и во времени, являющееся следствием прошлых и настоящих взаимодействий организмов между собой и с абиотической средой, снижает конкуренцию. Вероятно, в сложном природном сообществе, в котором каждый вид вступает в контакт (нередко случайный из-за пятнистого размещения организмов) с множеством других видов, конкуренция имеет «диффузный» характер. Слабые и неспецифические взаимодействия между комплементарными видами приводят к достаточно независимому росту популяций и случайному варьированию их соотношения. До-

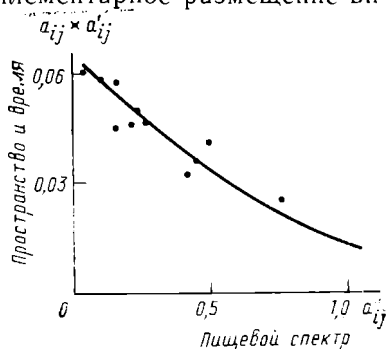


Рис. 38. Связь между перекрыванием видов по пище (a''_{ij}) и совокупным перекрыванием видов в пространстве и во времени ($a_{ij} \cdot a'_{ij}$); по Бурковскому, 1987)

статочной сильная конкуренция за место возможна только при высокой концентрации комплементарных видов. Их плотность, как было показано, в решающей мере определяется составом и количеством предпочитаемой пищи. Для остальных видов, как следует из анализа трофической матрицы (см. табл. 8), существенна роль пищевой конкуренции со стороны доминирующих видов и трофических двойников.

III.2.6

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВИДОВ В СООБЩЕСТВЕ

Применительно к уровню гетеротрофов важны три аспекта их взаимоотношений — с жертвами, между собой и с хищниками. Они исчерпывают существующее разнообразие межвидовых связей в псаммофильном сообществе, исключая случаи паразитизма, комменсализма и симбиоза, о которых мало что известно.

Отношения между инфузориями и их пищей (бактериями, водорослями и простейшими) детально обсуждались в предыдущих разделах. Суммируя, можно подчеркнуть, что качественный и количественный состав пищи в существенной мере влияет на структуру и динамику сообщества инфузорий. И сами инфузории являются важным фактором, регулирующим плотность жертвы и баланс между отдельными видами. Сила влияния обусловлена напряженностью пищевых связей, т. е. соотношением жертвы и потребителя. В разные периоды инфузории выедают от 10 до 78% (в среднем 43%) продукции фототрофов, 40—100% (в среднем 70%) — простейших и 4—37 (в среднем 8%) бактерий и грибов. Пропорционально их влияние на эти группы.

Учитывая, что большинство видов мейо- и макробентоса — детритофаги, потребляющие наряду с органическим веществом также и мелкие организмы, включая инфузорий, отношения между ними включают хищничество и конкуренцию. Более подробно этот вопрос будет рассмотрен в конце раздела; здесь важно отметить, что многоклеточные животные — преимущественно безвыборочные детритофаги, использующие живые организмы детрита пропорционально их содержанию в грунте. Они снимают в среднем около 50% продукции фототрофных организмов, около 50% — простейших (в том числе до 80% — инфузорий) и около 80% — бактерий и грибов, являясь, таким образом, достаточно мощными пищевыми конкурентами и потребителями простейших.

Отношения между инфузориями, принадлежащими к одному или разным трофическим уровням, анализировались выше в связи с факторами, обуславливающими структуру и изменчивость протозойных ассоциаций. Здесь остановимся на этом вопросе подробнее, так как позиция по нему в существенной мере определяет точку зрения автора на принципы организации природного сообщества, которые изложены в предшествующих разделах главы.

Между видами одного трофического уровня могут складываться конкурентные, нейтральные и разного рода положительные связи.

Пожалуй, ни одно другое фундаментальное понятие в экологии не подвергается столь активному обсуждению и не вызывает столь противоречивых мнений, как конкуренция. Общая литература по этому вопросу огромная. Только в сводках по позвоночным животным, на примере которых межвидовые отношения изучаются особенно интенсивно, содержится до нескольких сотен соответствующих публикаций (Иваницкий, 1986; Роговин, 1986; Шенброт, 1986). Еще более внушительны общие обзоры по проблемам конкуренции (Connell, 1983; Schoener, 1983; и др.). Достаточно разнообразна, хотя и не столь многочисленна, литература по конкуренции у простейших (Гаузе, 1933—1936; Ewans, 1958; Maguire, 1963; Hairston et al., 1969; Vandermeer, 1969, 1970; Langlois, 1977; Бурковский, Азовский, 1985; и др.). Вместе с тем, приходится констатировать, что во многих работах речь часто идет не столько о достоверном описании конкуренции, сколько об использовании самого термина «конкуренция» при интерпретировании пространственно-временных отношений между видами. Доказать конкуренцию в лабораторном эксперименте и тем более в природе, где на организм действует множество не всегда легко контролируемых факторов, чрезвычайно не просто.

Но даже признавая наличие конкуренции, разные ученые отводят ей неодинаковую роль в определении структуры сообщества. Согласно одной точке зрения, прочно утвердившейся в последние 20 лет, главным образом благодаря теоретическим исследованиям Р. МакАртура и его последователей, межвидовая конкуренция — один из основных факторов в этом процессе (Rougharden, 1983; Schoener, 1983; и др.). Согласно другой, усиленно развиваемой в последнее время Д. Симберлоффом и его единомышленниками, конкуренция не имеет сколько-нибудь существенного значения для формирования сообществ (Simberloff, 1982, 1983; Lewin, 1983; Connell, 1983; Strong, Donald, 1983; и др.). Исследователи, придерживающиеся этого мнения, особенно подчеркивают роль индивидуальной реакции видов и их независимого сосуществования вследствие аутоэкологических особенностей. Ведущая роль в определении структуры сообщества отводится вариабельной среде. По их мнению, всевозможные климатические колебания могут приводить к сопряженным изменениям плотности ряда видов, не обязательно взаимодействующих между собой. Совершенно очевидно, что в споре двух точек зрения решающее значение имеет ответ на вопрос: влияет ли (и как сильно) конкуренция и другие синэкологические связи на индивидуальные реакции отдельных видов? Ответ на него можно найти только в соответствующих лабораторных и полевых экспериментах.

Многочисленные полевые эксперименты по межвидовой конкуренции (см. сводки: Connell, 1983; Schoener, 1983) в подавляющем большинстве случаев подтверждают ее наличие, хотя форма, сила и направленность конкуренции весьма изменчивы, даже когда речь идет об одних и тех же видах. Конкуренция чаще отмечается среди морских организмов, чем среди наземных, и среди крупных чаще,

чем среди мелких. Примерно с равной частотой конкуренция встречается среди растений, животных — фитофагов и хищников (Connell, 1983). Согласно анализу, проведенному Шёнором (Schöener 1983), в котором учтены 164 полевых эксперимента, конкуренция одинаково широко распространена среди морских, пресноводных наземных организмов. Причем, гипотезе, в соответствии с которой конкуренция наиболее интенсивна среди продуцентов, хищников, деструкторов-сапрофагов, а наименее выражена среди травоядных и фитофагов (поскольку их численность лимитирована в основном прессом хищников), хорошо соответствуют результаты опытов наземными организмами, несколько хуже — с пресноводными и соответствуют — с морскими. Таким образом, существующий в литературе материал дает основание для противоречивых прогнозов о встречаемости конкуренции в природе, допускающих определенный элемент субъективности. Отсюда следует, что необходимо решать этот вопрос в каждом конкретном случае самостоятельно.

В сложном и весьма изменчивом природном сообществе у организмов имеется немало возможностей для избегания или, в меньшей мере, уменьшения конкуренции. По мнению Левина (Levin, 1983), исследования последних лет не подтверждают высокие упорядоченного, равновесного мира Мак-Артура и Левинса (MacArthur, Lewins, 1964), они не выявили ведущей роли конкуренции и наличия равновесия, связанного с ресурсами. Конкуренция имеет прерывистый характер. В поддержании структуры сообществ большую роль играют стохастические процессы и хищничество. Возможно, существует ряд механизмов, предотвращающих острую конкуренцию между видами и их взаимное исключение. Ганский (Hanski, 1983) предложил модель, показывающую возможность сосуществования конкурирующих видов, испытывающих пресс без выборочного хищника. На небольшом пространстве пятнистое распределение хищника в сочетании с большой дисперсией распределения обеих жертв может благоприятствовать сосуществованию конкурентов. На больших пространствах пресс хищника способствует локальному вымиранию более сильного конкурента и соответственно увеличению разнообразия сообщества. Здесь следует обратить внимание, что данная модель хорошо согласуется с распределением многих видов микробентоса (потенциальные конкуренты) и мейо- и макробентоса (потенциальные хищники) и результатом их взаимодействия (см. дальше).

Грин (Green, 1986) также считает, что агрегированное размещение потенциальных конкурентов, обеспечивая разделение ресурсов между ними, благоприятствует сосуществованию. На интересный механизм поддержания разнообразия в сообществе указывает Баклей (Buckley, 1983). В любом богатом видами сообществе конкуренция возникает среди соседних особей, однако разные особи одного вида часто оказываются окруженными разными наборами конкурентов, что затрудняет в процессе эволюции выработку эффективных средств конкурентной борьбы. Таким образом, у любого вида сокращаются шансы на то, чтобы стать наиболее силь-

ным конкурентом. В сложном природном сообществе (в отличие от лабораторного эксперимента) все виды так или иначе, но не сильно, взаимодействуют друг с другом. И эти отношения совсем не обязательно должны быть только конкурентными. Не менее обычны и важны в определении облика сообщества отношения типа нейтрализм и мутуализм (Lavelle, 1985).

Из экспериментальных работ, выполненных на простейших, наиболее известны исследования Г. Ф. Гаузе (1934—1936), ставшие классическими и вошедшие в экологию в виде закона о «конкурентном исключении». В различных модификациях, с использованием более корректных методов, они были повторены многими другими авторами (Mučibabič, 1957; Evans, 1958; Burbank, Williams, 1963; и мн. др.). В целом были подтверждены выводы Г. Ф. Гаузе о том, что результатом конкуренции в простом эксперименте могут быть как угнетение одного вида другим (до полного исключения), так и расхождение видов в гетерогенном (при наличии различий хотя бы по одному измерению ниши) и в однородном пространстве (при наличии различий в поведении видов).

Новым элементом в изучении конкуренции у простейших стали эксперименты Вандермиера (Vandermeer, 1969, 1970), в которых выяснилась роль конкуренции второго и третьего порядков в 4-членном сообществе. Они показали, что такая конкуренция имеет место, но она значительно уступает по силе конкуренции между основными партнерами и оказывает относительно небольшое влияние на исход взаимодействий между ними. Более сложные ситуации в эксперименте не создавались. По мнению Ж. Абрамса (Abrams, 1983), анализировавшего теоретическую модель многовидовой системы, в которой потребители конкурировали за ресурсы, взаимодействия высшего порядка не только вполне возможны, но могут приводить к противоположному эффекту — снижать силу конкуренции между основными соперниками. В природе мы имеем дело, как правило, с большим разнообразием видов.

На поставленный выше вопрос о влиянии конкуренции на индивидуальные реакции видов дают вполне обоснованный ответ эксперименты на солоноватоводной инфузории *Euplotes vannus*, содержащейся вместе с ее потенциальными конкурентами — фораминиферой и нематодой (Muller, Lee, 1977). Изучали влияние конкуренции на температурную нишу этого сравнительно эврибионтного вида. Оба потенциальных конкурента обитают в той же температурной области и питаются теми же водорослями, что и эуплотес, но способны нормально развиваться при более низких концентрациях корма. Наиболее высокий темп роста популяции *E. vannus* в отсутствие конкурентов наблюдается при температуре 25° (зона температурного оптимума). Однако в присутствии одного из конкурентов наиболее продолжительный и высокий темп роста отмечался при температуре 15°. Таким образом, конкуренты оттесняют этот вид в менее благоприятную для него температурную зону. Авторы считают, что в природе эуплотес полностью реализует нишу при наличии конкурентов только в условиях избытка корма

(во время массового цветения водорослей), в других ситуациях он оттесняется конкурентами за пределы области оптимального существования. Однако конкуренция оказывает не только отрицательное воздействие на популяцию эуплотеса. Пока концентрация корма поддерживается на достаточно высоком уровне, присутствие конкурента стимулирует (!) рост популяции инфузорий. Только с понижением концентрации потребляемых водорослей рост популяции инфузорий прекращается и наступает ее медленное вымирание. Этот эксперимент иллюстрирует довольно распространенную ситуацию сосуществования потенциальных конкурентов в природе, о чем уже говорилось в предыдущих разделах.

На сосуществование потенциальных конкурентов как на вполне обычное явление указывают многочисленные примеры. Одна из причин этого может заключаться в том, что виды, имеющие идентичный пищевой спектр, различаются скоростями потребления отдельных его компонентов, как это было показано, например, на бактериях (Абросов, Ковров, 1977; Абросов и др., 1982). Моментом, определяющим исход конкуренции и состав сообщества, является не наличная концентрация лимитирующих рост элементов питания, а скорость поступления их в среду (пищевой поток). Исход конкуренции зависит от того, какой из субстратов поступает с большей скоростью; при одинаковых скоростях ни один из видов не получает явного конкурентного преимущества: оба вида существуют совместно.

Конечно, в природе мы чаще сталкиваемся с другими случаями, когда взаимодействующие виды имеют частично несовпадающие спектры питания, благодаря чему конкуренция не носит столь напряженного характера, как во многих экспериментах, где пары подбирались специально. В этих ситуациях увеличение разнообразия потока пищи приводит к смещению состава изменяющегося сообщества в сторону преобладания видов с широким пищевым спектром или к увеличению его видового разнообразия (см. III.2.3).

Заканчивая краткий обзор материалов по конкуренции, полученной в экспериментальных условиях, необходимо подчеркнуть их принципиальное значение при анализе подобных ситуаций в природе. В большинстве случаев экспериментальная конкуренция не только помогает, но часто бывает единственным надежным аналогом и критерием истинности наших оценок при подозрении на конкуренцию в природе. Вместе с тем необходимо помнить, что модели (теоретические или основанные на лабораторном эксперименте) представляют сильное упрощение природных ситуаций и потому не способны объяснить их полностью. Эффект лабораторного эксперимента не тождествен природному, если даже речь идет об одной и той же паре взаимодействующих видов. Природа несравнимо сложнее любого эксперимента. Природное сообщество развивается в весьма неоднородной и изменчивой среде, в которой имеются практически неограниченные возможности для частичного расхождения видов по экологическим ресурсам, что приводит к ослабле-

нию конкурентных отношений. Многие природные сообщества включают десятки и даже сотни видов, что также оказывает влияние как на характер, так и на исход конкуренции, которые в этом случае определяются отношениями каждого вида со многими другими. Наконец, следует иметь в виду, что длительное совместное существование видов в природном сообществе, в отличие от сконструированных лабораторных комплексов или только пар видов, не могло не привести к выработке других, в том числе и положительных, связей между ними.

Сказанное определяет важность постановки соответствующих полевых экспериментов и анализа пространственно-временных отношений между близкими видами в природе, которые позволили бы провоцировать или наблюдать конкурентные ситуации. На простейших и других одноклеточных гетеротрофных организмах такие исследования не проводились. Между тем псаммофильные организмы в силу целого ряда их экологических особенностей, а также эффективности методов их учета, являются весьма удобными объектами для такого рода исследования. Мы изучали взаимоотношения между видами инфузорий в полевом эксперименте и непосредственно в природе.

В полевых экспериментах, сущность которых состояла в нарушении естественного баланса видов путем введения дополнительного количества либо частичного или почти полного исключения особей доминирующего вида *Tracheloraphis incaudatus* (по весу более 60 % от всего сообщества), наблюдали процесс восстановления исходной структуры, и на основании полученной динамической картины судили об отношениях между видами (Бурковский, Азовский, 1985). Создаваемые искусственные пропорции не выходили за пределы, существующие в природе на разных стадиях сезонной сукцессии. Эксперименты проводили в микрокосмах, представляющих открытые пластиковые трубки с природным грунтом (объем 15 см³), которые помещали на литорали после необходимой процедуры по внесению или извлечению части особей. В общей сложности поставлено 54 эксперимента с временем экспозиции 5, 10, 20 и 30 сут, с близкой к нулевой, двойной и тройной (по сравнению с природной в данный момент) концентрациями доминирующего вида. Контролем служили аналогичные микрокосмы, прошедшие все те же стадии обработки, но с неизменным (природным) соотношением видов.

Здесь остановимся только на самых важных положениях, вытекающих из материалов полевых экспериментов.

Эксперименты проводили на заключительных стадиях сезонной сукцессии, когда вклад трахелорафиса в сообществе особенно велик и можно ожидать максимального эффекта. Во всех опытах нарушенное равновесие полностью восстанавливалось на 20—30-е сут. Этот процесс весьма сложен, обусловлен взаимодействием нескольких факторов и не может быть механически расчленен на элементарные составляющие, каждая из которых представляла бы пару видов.

Наблюдаемые в экспериментах изменения плотности инфузорий протекают на флуктуирующем фоне других одноклеточных организмов, возможно оказывающих не меньшее влияние на баланс видов в сообществе инфузорий, чем они сами. Известно, что бактерии, одноклеточные водоросли и простейшие могут выделять вещества, избирательно действующие на другие организмы, стимулируя или ингибируя их рост (Хайлов, 1971; Walker, 1975; и др.). Это заставляет нас быть осторожными при интерпретации полученных в эксперименте данных.

Во всем разнообразии связей между видами можно выделить профилирующие, которые определяют самое течение эксперимента. Они включают взаимоотношения доминирующего вида с некоторыми (далеко не всеми) членами сообщества, и прежде всего с экологически близким видом — трофическим двойником — *Tr. phoenicopterus*. Основные события в экспериментальных микрокосмах связаны с нарушением и последующим восстановлением баланса между этими двумя видами. Любое изменение концентрации доминирующего вида в микрокосмах в первую очередь отражается на положении трофического двойника и уже значительно меньше на некоторых других видах. Так, удаление *Tr. incaudatus* из микрокосмов сразу же приводит к быстрому росту плотности *Tr. phoenicopterus*, который прочно занимает освободившуюся пищу в течение первых 5 сут, пока бывший лидер вновь не восстанавливает свое положение (из оставшихся в грунте особей).

Вместе с ростом плотности *Tr. phoenicopterus* заметно увеличивается количество *Trachelostyla caudata* и других видов, но снижается плотность *Remanella margaritifera*, *Discocephalus rotatorius* и некоторых других, обычно ассоциированных с *Tr. incaudatus*. Таким образом, каждый из трахелорафисов имеет свою свиту, поведение которой в эксперименте синхронизировано с лидером. В состав свиты входят только трофически комплементарные виды (a_i менее 0,10), возможно связанные друг с другом и с соответствующим видом трахелорафиса метаболитными отношениями. Большинство других видов слабо или слишком неопределенно реагирует на изменение плотности доминирующего вида. Близкие результаты получил Магуире (Maguire, 1963) при изучении хода колонизации инфузориями бутылей со стерильной пресной водой, расположенных на разном удалении от пруда. Два конкурирующих вида были связаны только с частью всего сообщества, смена конкурентов практически не отражалась на остальном составе организмов.

Эти экспериментальные данные были использованы для реставрации динамической картины взаимодействия между видами (Федоров, Гильманов, 1980). При этом сделаны два допущения: 1 — микрокосмы различных сроков экспозиции рассматривались как последовательные состояния одного и того же сообщества (учитывая, что они взяты от одного донора и содержались в одной среде); 2 — соотношение численностей двух видов интерпретировалось как результат их взаимодействия. Конечно, на самом деле

численность каждого вида определяется взаимоотношениями со многими компонентами среды (пища, другие виды, абиотические факторы) и представляет их результат, и фазовые портреты в таком случае характеризуют область относительно устойчивого состояния популяций взаимодействующих видов в этих сложных условиях. Но именно это обстоятельство и определяет значение эксперимента для анализа природного сообщества.

Фазовый портрет поведения системы *Tr. incaudatus* — *Tr. phoenicopterus*, включающей два экологически близких вида, образован траекториями, сходящимися в одной области (рис. 39, а). Из разных состояний (при соотношении плотностей 23 : 56; 257 : 26; 240 : 23; 50 : 20 экз/см²) система неизменно приходит в устойчивую область с центром 82 : 11 экз/см². Такое же соотношение характеризует устойчивое состояние системы этих двух видов в природе. Полученные значения $a_{21}=0,58$ (коэффициент взаимодействия, рассчитанный по уравнениям Лотки — Вольтерра) и $a_{12}=8,3$ оказались больше соответствующих величин $K_2/K_1=0,33$ и $K_1/K_2=3,26$ (емкость среды, представляющая среднюю численность одной популяции при минимальной численности другой), что противоречит условиям конкурентного равновесия для уравнений Лотки — Вольтерра, хотя траектории движения направлены к области равновесия. Это может указывать на нелинейный характер взаимодействий между конкурирующими видами.

На рис. 39, б представлен фазовый портрет поведения системы *Trachelostyla caudata* — *Remanella margaritifera*. При дефиците предпочтительного корма раманеллы — диатомовой водоросли *Navicula salinarum* оба вида питаются в основном бактериями и некоторыми мелкими водорослями, их пищевые спектры при этом могут существенно перекрываться. И в этом случае коэффициенты конкуренции $a_{21}=2,8$ и $a_{12}=1,9$ больше соответствующих величин $K_2/K_1=1,25$ и $K_1/K_2=0,8$; т. е. точка пересечения изоклин лежит ниже прямой, соединяющей точки K_1 и K_2 . Видно, что траектории изменения системы направлены к точкам с координатами K_1 и 0 или 0 и K_2 , т. е. в зависимости от начального состояния происходит изменение численности первого или второго вида в соответствии с моделью межвидовой конкуренции Лотки — Вольтерра. Конкуренция между этими видами, возможно, и является основной причиной того, что они входят в разные свиты трахелорафиса. Но это не исключает, что каждый из них еще связан положительными отношениями с соответствующим лидером комплекса. В природе оба вида встречаются вместе, даже в некоторых случаях могут входить в состав доминирующего комплекса, но они редко достигают высокой численности совместно, обычно они расходятся во времени или в пространстве.

На рис. 39, в представлен фазовый портрет поведения системы *Trachelorapis incaudatus* — *Discocephalus rotatorius*, иллюстрирующий успешное сосуществование двух видов в широком диапазоне изменения плотности каждого из них (связаны положительной корреляцией и обычно встречаются и достигают высокой плотности

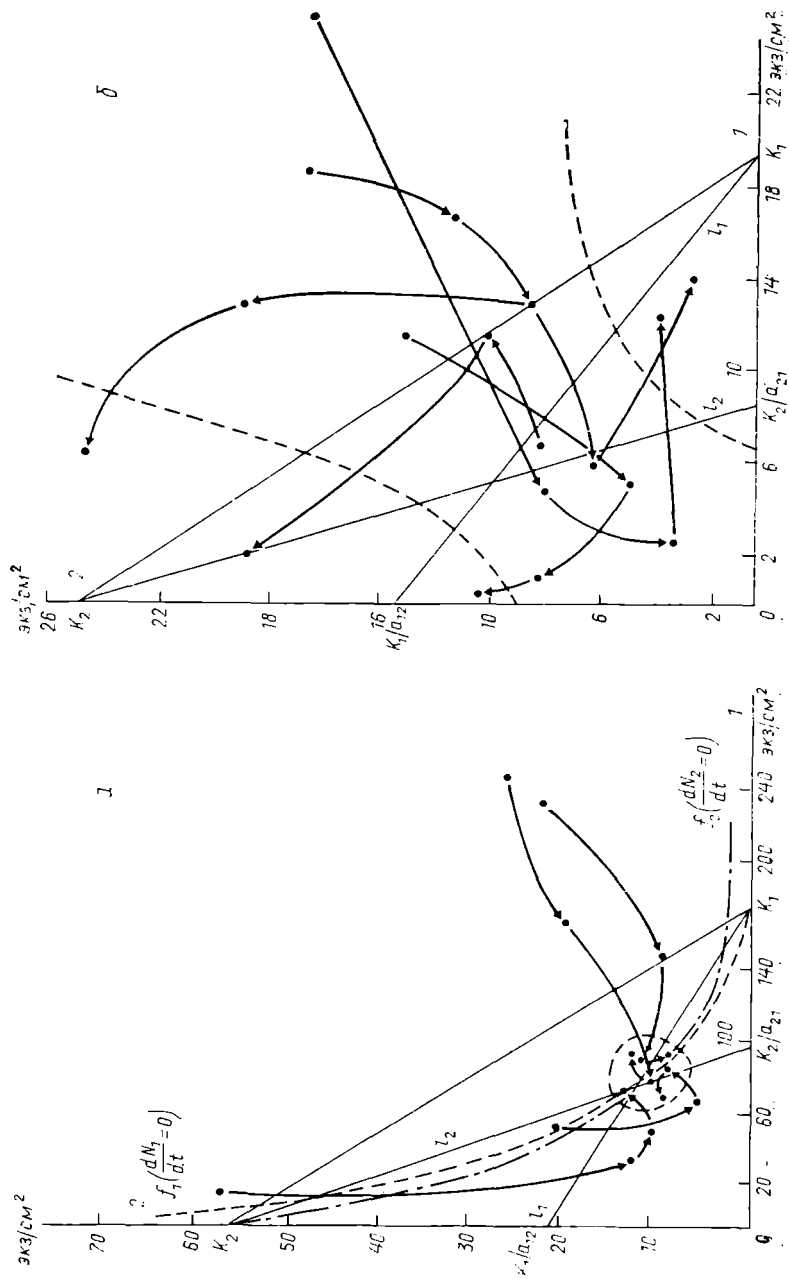


Рис. 39. Фазовые портреты поведения систем из двух видов (по Бурков и Азовскому, 1985):

а — *Tracheloraphis incaudatus* (2) — *Tr. phoenicopterus* (1).

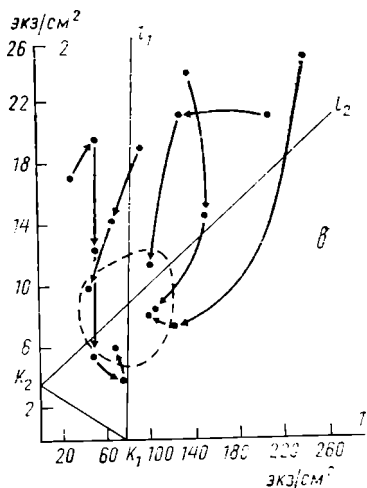
Стрелками показано направление движения системы; в данном случае область

чивого равновесия, т. е. область вблизи точки пересечения прямых l_1 и l_2 , ограниченная пунктиром, лежит ниже прямой $K_1 - K_2$, что может быть следствием нелинейного характера взаимодействий между видами; точки $dN_1/dt=0$ и $dN_2/dt=0$ образуют не прямые линии l_1 и l_2 , а кривые f_1 и f_2 .

6 — *Remanella margaritifera* (1) — *Trachelostyla caudata* (2).

Из решения уравнений Лотки-Вольтерры теоретически следует невозможность сосуществования обоих видов; траектории движения системы направлены к точкам (0; K_2) и (K_1 ; 0), т. е. происходит вытеснение видов в ограниченные пунктиром области. в — *Discocephalus rotatorius* (1) — *Tracheloraphis incaudatus* (2).

Траектории движения системы направлены в область устойчивого равновесия, ограниченную штриховой линией. По осям координат — плотность, экз/см².



вместе). Однако и в этом случае имеется область наиболее устойчивого состояния системы с центром, определяемым координатами 85 и 9 экз/см². Решение уравнений динамики для этих двух видов указывает на существование в системе положительных соотношений и даже возможности стимулирующего действия трахелорафиса на дискоцефалуса ($a_{21}=0,01$; $a_{12}=-4$).

Разнообразие отношений между видами инфузорий не исчерпывается приведенными примерами; есть немало ситуаций, которые требуют сложного объяснения с учетом взаимодействий второго и третьего порядка и колебательных изменений плотности популяций, обусловленных внутренними ритмами (ядерными циклами и т. д.) (Бурковский, 1984). Но можно выделить три группы видов, у которых по разным причинам и в экспериментах и в природе совпадает ход численности. Первая группа включает виды, имеющие сходные преферендумы (например, *Tr. incaudatus* — *D. rotatorius*, *Tr. incaudatus* — *R. margaritifera*). Причины сходства могут быть самыми различными: полное совпадение требований к условиям среды (сходство многомерных ниш), отсутствие конкуренции за пищу или пространство при общем совпадении многомерных ниш, положительные взаимодействия (включая метаболические) между видами. Вторая группа содержит виды, различающиеся отношением к некоторым факторам среды либо конкурирующие за ресурсы или оказывающие друг на друга отрицательное действие (взаимное ингибирование посредством метаболитов). Примером может служить пара *T. caudata* — *R. margaritifera*. Наконец, третья группа включает большое количество нейтральных видов, которые могут встречаться со всеми другими видами в самых различных пропорциях без видимых последствий.

Примечательно, что виды, связанные отрицательными отношениями, в существенно меньшей мере способны поддерживать заданное в эксперименте соотношение численностей (коэффициент

вариации $CV (N_1/N_2) = 196\%$, чем виды, связанные положительными отношениями $CV (N_1/N_2) = 92\%$. По-видимому, это свидетельствует о наличии у последних синэргических взаимодействий, повышающих устойчивость этих сочетаний. Виды, характеризующие переменными отношениями, имеют промежуточные значения соответствующих коэффициентов вариации. В литературе описаны случаи, когда некоторые видовые сочетания простейших оказали более устойчивыми к среде, чем каждый вид в отдельности (M guire, 1963; Vandermeer, 1969; Hairston et al., 1969; и др.). Присутствие таких комплексов, несомненно, увеличивает устойчивость общества в целом. В нашем случае такими комплексами являются некоторые сочетания видов с лидером — *Tracheloraphis incaudatus*.

Положение доминирующего вида в сообществе таково, что в силу высокой биомассы (до 80%) уже чисто статистически определяет структуру и направление развития сообщества. Однако, учитывая решающий вклад лидера в общий метаболизм сообщества, можно полагать, что он способен выполнять определенную интегрирующую функцию, не сводимую к роли статиста. Анализ экспериментальных и полевых данных показывает, что колебания плотности инфузорий, приводящие к образованию различных видовых сочетаний, существенны пока доля лидера сравнительно невелика. С ростом плотности трахелорафиса структура сообщества стабилизируется. Это находит свое выражение в заметном снижении колебаний плотности других видов, прежде всего массовых специфических интерстициальных инфузорий (рис. 40), а также в увеличении выравниваемости сообщества (Бурковский, Азовский, 1985). При достижении трахелорафисом достаточно высокой плотности в сообществе поддерживается совершенно определенное соотношение видов, знаменующее собой формирование относительно устойчивого комплекса трофически комплементарных видов.

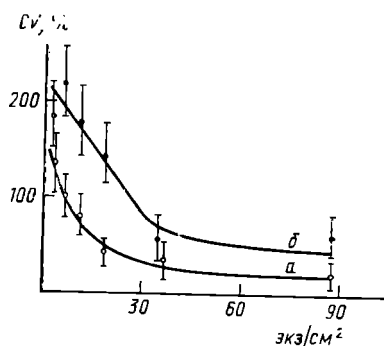


Рис. 40. Влияние плотности (экз/см²) лидирующего вида *Tracheloraphis incaudatus* на колебания общей плотности (CV , %) эвритопных (а) и интерстициальных (б) видов (по Бурковскому, Азовскому, 1985)

Tr. incaudatus, *R. margaritifera*, *R. majus* и др. (см. III.3.2—5) на завершающей стадии сезонной сукцессии.

Взаимодействия видов в описанных выше полевых экспериментах осуществлялись в жестких условиях, которые не могли не отразиться на результатах. Изоляция и малый объем микрокосмов увеличивают напряженность между видами в ходе совместного использования ресурсов. Неизбежные нарушения микроструктуры грунта, связанные с многократным промыванием его при выделении инфузорий для определения стартовых концентраций разных видов, приводят к гомогенизации среды и затрудняют в даль-

нейшем расхождении конкурентов в пространстве, особенно по вертикали. Эта же методическая операция приводит к перемешиванию организмов микробентоса, так что они сочетаются в микрокосмах в случайных пропорциях (по меньшей мере — в первое время). Все вместе могло приводить к ужесточению конкуренции по сравнению с природой, где значительно больше возможностей для сосуществования потенциальных конкурентов.

В сложном природном сообществе вклад отдельного вида в суммарную конкуренцию сравнительно невелик и в каждом случае зависит от соотношения потребностей взаимодействующих видов в ресурсах и их наличия в среде. При ограниченных ресурсах конкуренция между видами тем сильнее, чем ближе их ниши. В морском псаммоне, как было показано, встречается немало видов с сильно перекрывающимися пищевыми спектрами (см. табл. 6, 7). Обычно ими оказываются таксономически близкие виды (виды одного рода). Нами была предпринята попытка определить условия сосуществования потенциальных конкурентов в сообществе посредством анализа их пространственно-временных взаимоотношений (Бурковский, 1990). В этом случае очень важен правильно выбранный масштаб исследования, который должен соответствовать реальным взаимодействиям между одноклеточными организмами.

Мы ограничились изучением трех пар видов, имеющих предельно высокие перекрытия трофических спектров (0,94—0,96) и обычно встречающихся вместе (*Tracheloraphis incaudatus* — *Tr. phoenicopterus*, *Histiobalantium majus* — *H. marinum*, *Remanella margaritifera* — *R. rugosa*). Учитывая, что организмы микробентоса способны к активным суточным и приливно-отливным миграциям, пробы отбирали в одно время суток (10—11 ч) и на одной фазе воды (на конце отлива), что можно сделать только раз в 14 дней (половина лунного цикла). На площадке 25×25 см раз в две недели отбирали серию из 16 проб, которые вместе составляли куб со стороной 3,2 см, разделенный взаимно пересекающимися плоскостями. Минимальный объем пробы составлял 0,32 см³ (0,8×0,8×0,5 см, из слоя 0—0,5 и 0,5—1,0 см), максимальный — 0,64 см³ (0,8×0,8×1,0 см, из слоя 1—2 и 2—3 см). Обработка проб дала возможность представить взаимное размещение видов в горизонтальной плоскости, по вертикали и в трехмерном пространстве.

Размещение потенциальных конкурентов в горизонтальной плоскости (под площадью 3,2×3,2 см), по сути, представляет размещение в абиотически однородной среде. Как следует из табл. 14, виды сильно перекрываются. Самый высокий коэффициент $a_{ij} = 0,94$ у трахелорафисов, самый низкий — у гистнобалантиумов ($a_{ij} = 0,76$). Величина перекрытия видов в пространстве изменяется у разных пар независимо друг от друга и от стадии сезонной сукцессии, что указывает на преобладание стохастического механизма поддержания баланса между ними. У всех пар минимальное перекрытие в однородной среде наблюдается весной (29 мая), в период, когда только начинается рост популяций и низка вероят-

Таблица 14

Перекрытие размещений потенциальных конкурентов под площадью около 10 см²

Виды	Время								Средняя для всех дат	Средняя без дат
	29.5	12.6	27.6	10.7	24.7	5.8	21.8	4.9		
Трахелорафисы	0,17	0,99	0,93	0,84	0,96	0,85	0,95	0,83	0,84	0,94
Гистиобалантумы	0,15	0,90	0,63	0,95	0,52	0,90	0,77	0,70	0,69	0,76
Реманеллы	0,37	0,98	0,54	0,82	0,98	0,66	0,69	0,76	0,73	0,70

ность их совмещения. С ростом плотности популяций потенциальных конкурентов перекрытие вначале растет, а затем снижается.

Размещение потенциальных конкурентов по вертикали (в слое 0—3 см) осуществляется на выраженном градиенте факторов среды, наиболее важными из которых являются кислород и пища. 75% численности популяций потенциальных конкурентов сосредоточены в верхнем сантиметровом слое грунта (при Eh выше нуля). В пределах этого слоя виды заметно расходятся на градиенте редокс-потенциала. В табл. 15 приведены коэффициенты попарного перекрытия видов в слое 0—3 см. По-прежнему наиболее высокие значения свойственны трахелорафисам ($a_{ij}=0,87$), самые низкие — гистиобалантиумам ($a_{ij}=0,30$). Таким образом, относительное положение гистиобалантиумов в толще грунта более изменчиво, чем реманелл и тем более трахелорафисов, ограниченных одним пространством. Низкое среднее значение при высоких колебаниях коэффициента перекрытия у гистиобалантиумов указывает на сильные взаимодействия видов в процессе поддержания равновесного состояния и напряженность самих отношений между ними. Важно отметить, что все изменения во взаимном расположении популяций близких видов, обозначенные в табл. 15, протекали при неизменном профиле редокс-потенциала.

Основные закономерности размещения видов в трехмерном про-

Таблица 15

Перекрытие размещений потенциальных конкурентов в слое 0—3 см

Виды	Время								Средняя для всех дат
	29.5	12.6	27.6	10.7	24.7	5.8	21.8	4.9	
Трахелорафисы	0,62	0,77	0,90	0,99	0,98	0,91	0,73	0,85	0,87
Гистиобалантумы	0,93	0,52	0,47	0,10	0	0,29	0	0,30	0,30
Реманеллы	0,79	0,71	0,80	0,20	0,57	0,53	0,38	0,58	0,59

странстве наследуются от соответствующих распределений в горизонтальной и вертикальной плоскостях, однако возможности расхождения видов в объеме несравнимо больше, чем по каждой из осей пространства в отдельности. Максимальными значениями перекрывания характеризуются трахелорафисы ($a_{ij}=0,74$), минимальными — гистиобалантиумы ($a_{ij}=0,12$) (табл. 16). Сезонные вариации значений a_{ij} , указывающие на способность близких видов поддерживать равновесное состояние, одинаковы у всех пар. Это означает, что в трехмерном пространстве потенциальные конкуренты сохраняют баланс за счет координированного изменения своего положения относительно друг друга. Наиболее вероятно, что инфузории регулируют свои отношения путем активного перемещения в пространстве, как это было установлено при изучении суточных вертикальных миграций этих видов.

Важно отметить, что при практически идентичных пищевых спектрах потенциальных конкурентов (a_{ij} варьирует в пределах 0,94—0,96) перекрывание в пространстве у разных пар весьма различное (a_{ij} изменяется от 0,12 до 0,74 в объеме). Объяснение этому факту мы видим в разном положении видов относительно таких важных факторов, как пищевой поток и давление «диффузной» конкуренции. Трахелорафисы по существу не испытывают конкуренции со стороны других видов, так как их пищевые спектры достаточно специфичны. Вместе с тем они не ощущают и острого дефицита пищи, ибо способны переключаться с одного вида корма на другой (см. III.2.2), ориентируясь преимущественно на крупные одноклеточные организмы. Отсюда большие, чем у других рассматриваемых видов, возможности для сосуществования. Напротив, реманеллы, и особенно гистиобалантиумы, испытывают не только влияние своих двойников, но и других видов, имеющих совпадающие с ними пищевые спектры (см. III.2.2; табл. 6—7). Это может обострить конкуренцию между основными соперниками и способствовать их расхождению в пространстве.

Перекрытие близких видов в пространстве или во времени само по себе еще не является свидетельством конкуренции. Сильно перекрывающиеся виды могут как соперничать за общие ресурсы, так и совместно использовать их, практически не влияя друг на друга. Весьма важен в решении этого вопроса факт пространственного или временного смещения одного вида под воздействием другого, как это было показано выше. Но и сдвиг в пространственной нише вида, хотя и служит веским аргументом в пользу конкуренции, не является тем не менее ее строгим доказательством, даже если и происходит в стабильной среде. Важно показать, что сдвиг сопровождается снижением экологической эффективности вида, например ведет к падению его плотности.

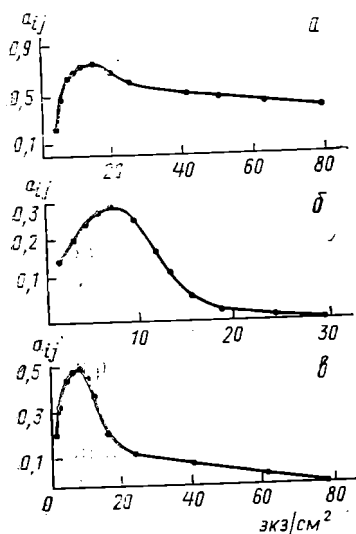
В нашем случае взаимодействия между близкими видами нередко заканчиваются полным расхождением в пределах данного объема (табл. 16), но при этом никогда не приводят к физическому устранению одного из конкурентов. Взаимодействующие виды вытесняют друг друга в специфические зоны (при наличии гради-

Перекрытие размещений потенциальных конкурентов
в трехмерном пространстве (в объеме около 30 см³)

Виды	Время								Средняя для всех дат	Среднее
	29.5	12.6	27.6	10.7	24.7	5.8	21.8	4.9		
Трахелорафисы	0,07	0,65	0,72	0,82	0,76	0,72	0,62	0,64	0,66	0,7
Гистиобалантиумы	0,14	0,29	0,27	0,04	0	0,11	0	0,10	0,12	0,1
Реманеллы	0,36	0,37	0,48	0,22	0,47	0,38	0,28	0,35	0,36	0,3

ента фактора), так что на одном полюсе сосредоточена популяция одного вида, на другом — другого. С увеличением плотности *H. majus* и *R. margaritifera*, предпочитающих самые верхние слои грунта, их трофические двойники перемещаются в глубже расположенные слои. Чем выше плотность близких видов, тем меньше зона соприкосновения. Таким образом, межвидовая конкуренция в природе может быть обнаружена только в наиболее остром своем проявлении. Чаще мы наблюдаем ситуации, в которых потенциальные конкуренты встречаются вместе и вместе используют все доступные ресурсы. В этом случае межвидовая конкуренция не проявляется внутривидовую для обоих видов.

На рис. 41 приведены кривые, отражающие зависимость пространственного перекрытия потенциальных конкурентов от суммарной плотности по данным размещений в трехмерном пространстве. У всех пар при увеличении плотности популяции от близкой к нулю до некоторых специфических невысоких значений (7



15 экз/см³) перекрытие резко возрастает, а в дальнейшем закономерно снижается, что свидетельствует о наличии конкуренции между ними. Начальная часть кривой, как уже отмечалось, характеризует ситуацию, создающуюся весной на первых стадиях роста популяций инфузорий, когда увеличение плотности видов повышает вероятность их встречи. У гистиобалантиумов полное расхождение

Рис. 41. Зависимость пространственного перекрытия (a_{ij}) потенциальных конкурентов от их суммарной плотности (по данным размещения видов в трехмерном пространстве, в объеме 30 см³)

а — трахелорафисы, б — гистиобалантиумы, в — реманеллы

трехмерном пространстве наблюдается при плотности выше 23 экз/см², у реманелл — выше 80 экз/см², у трахелорафисов — выше 340 экз/см² (по прогнозу). Разумеется, приведенные числовые пределы сосуществования трофических двойников относятся к совершенно конкретным условиям, но в целом они объективно отражают меру различий в этой их способности.

В паре конкурирующих видов, как правило, один оказывает большее, другой — меньшее влияние на партнера. О силе конкурентов можно судить по их способности поддерживать высокую численность популяции, удерживать занимаемую или захватывать чужую территорию. По всем трем параметрам наиболее сильными конкурентами являются *Tr. incaudatus*, *R. margaritifera* и *H. majus*, которые образуют комплекс доминирующих видов на завершающих стадиях сезонной сукцессии. Конкурентное преимущество *R. margaritifera* и *H. majus* обусловлено их выгодным пространственным положением. Занимая самые поверхностные слои грунта, эти виды оказываются ближе к продуктивной фотической зоне и при дефиците пищи могут полностью перекрывать пищевой поток в глубже расположенные слои грунта. Если по каким-либо причинам плотность этих видов невелика (при низких температурах или концентрациях кислорода, что часто бывает в начале лета), то в пробах доминируют их ближайшие более эврибионтные конкуренты. Таким образом, механизм исключения первых видов — физиологический (переход порога толерантности), вторых — биоценотический (подавление более сильным конкурентом). Конкурентное преимущество *Tr. incaudatus* над своим трофическим двойником определяется меньшим давлением на него со стороны других видов сообщества (α_i ; по пище 0,14 и 0,23 соответственно) и его большей стабильностью в флуктуирующей среде, обусловленной большей массой тела. Однако в природе редко можно наблюдать их взаимное исключение, обычно эти виды сосуществуют в области устойчивого равновесия, характеризующегося соотношением их плотностей (см. рис. 39, а).

Подводя итог анализу данных о взаимоотношениях организмов одного трофического уровня, следует подчеркнуть, что большинство видов связаны весьма слабыми отрицательными, положительными или нейтральными отношениями, так что баланс между ними в значительной мере поддерживается стохастическими факторами. Наиболее выраженную конкуренцию можно наблюдать между трофически близкими видами при достижении ими высоких плотностей популяций. Причем, конкурентное преимущество находится на стороне того вида, пищевой спектр которого меньше перекрывается остальными видами сообщества и который находится ближе к основному источнику пищи. Однако конкуренция редко приводит к полному вытеснению одного из видов, чаще потенциальные конкуренты расходятся в пространстве или во времени. На заключительных стадиях сукцессии заметно проявляется стабилизирующая роль доминирующего вида.

Следующий важный аспект взаимоотношений в сообществе теротрофных организмов связан с отношениями между видами принадлежащими к разным трофическим уровням. Они изучались нами в полевых экспериментах и непосредственно в природе.

Как отмечалось, многие инфузории являются хищниками, и потребляющими наряду с зоомастигинами также мелких инфузори. Некоторые облигатные хищники способны различать виды жертв ориентируясь на форму тела, характер движения и выделяемыми вещества (Бурковский, 1984). При высокой численности облигатные и факультативные хищники становятся важным фактором, определяющим видовую и размерную структуру ассоциаций инфузорий (III.2.2 и 4).

Не меньший пресс инфузории испытывают со стороны животных — детритофагов. В полевых экспериментах, принцип которых изложен выше, изменяли концентрацию остракод, герпактиид, нематод, гидробии, молоди пескожила, макомы и мии. Ограничением пространства в экспериментах служили стеклянные трубы разного сечения ($1-15\text{ см}^2$), которые вдавливают в грунт на глубину до 7 см; после помещения в емкости определенных видов животных их сверху закрывали ситом, обеспечивающим водообмен с окружающей средой. Реакция инфузорий на изменение концентрации потребителей оценивалась по разности плотностей в эксперименте и контроле.

Достоверный эффект, в зависимости от вида потребителей, был получен при 4—10-кратном увеличении его плотности в эксперименте по сравнению с контролем. Эти величины соответствуют предельно высоким концентрациям соответствующих видов мейомакробентоса в природе. В экспозициях, начиная с 24 ч, повышение концентрации многоклеточных животных приводило к заметному снижению плотности одноклеточных организмов в слое 0—1,5 см, но почти не влияло на население глубже расположенных слоев осадка. Таким образом, установлено, что большинство видов животных — детритофагов перерабатывают грунт самого верхнего слоя. Причем, все виды потребляли организмы в тех пропорциях, в которых они содержались в слое 0—1,5 см, не проявляя заметной избирательности.

При низких концентрациях животных, соответствующих средней плотности на литорали, эффект элиминации отсутствовал или был весьма слаб (на пределе достоверности). В этом случае снижалась только часть (30—67%) продукции одноклеточных организмов, выедание не отражалось на наличной биомассе.

Разное положение видов микробентоса в толще грунта ставит их в неравные условия в отношении элиминации детритофагами. Вероятность выедания выше у видов, населяющих преимущественно поверхностные слои грунта или совершающих периодические миграции к поверхности, ниже — у видов, имеющих более равномерное распределение или занимающих глубокие слои осадка. В результате неизбирательная элиминация становится фактором

определяющим не только количественное развитие микробентоса, но и его видовую структуру (соотношение видов).

Рассмотрим этот вопрос на конкретном примере. В табл. 17 приведены данные по элиминации организмов микробентоса гидробией — самым массовым видам животных на литорали. Шестикратное увеличение плотности моллюска по истечении 60 ч приводит в среднем к 3—5-кратному снижению численности гетеро- и фототрофных организмов микробентоса. При этих концентрациях элиминируется не только вся продукция микробентоса, но и значительная часть его биомассы (до 75—80 %). Продление эксперимента на сутки заканчивается почти полным исключением микробентоса. Особенно резко снижается плотность видов, сосредоточенных в верхнем 1,5 см слое: *Tracheloraphis incaudatus* — в 14,4; *Histiobalantium* — в 10,8; *Remanella margaritifera* — в 5,7 раза. Напротив, плотность видов, населяющих в основном глубокие слои (*Cinetochilium margaritutum*, *Histiobalantium marinum*, *Kentrophoros fasciolatum*), не только не уменьшается, а даже заметно (до двух раз) увеличивается. Вероятно, сказывается не только отсутствие элиминации, но и снижение конкуренции со стороны выше расположенных видов. И все же мы считаем, что столь значительные различия в реакции разных видов инфузорий на присутствие гидробии не могут быть сведены только к неравномерному выеданию.

В экспериментах, как следует из данных табл. 17, резко снижается количество фототрофных организмов (в 4,5—5 раз), что подрывает пищевую базу инфузорий, которые питаются в основном крупными диатомовыми водорослями (*Tr. incaudatus*) и фитомастигинами (*H. majus*). Кроме того, высокие концентрации многоклеточных животных в ограниченных объемах среды не могут не приводить (несмотря на водообмен) к накоплению продуктов их метаболизма (углекислоты, аммиака) и, таким образом, влияют на конечные результаты эксперимента. Очевидно, что больше других от продуктов метаболизма должны страдать виды, обитающие в поверхностных слоях грунта, где концентрация этих веществ обычно очень низка.

Особого внимания заслуживает вопрос о влиянии хищников на исход конкуренции между трофически близкими видами. Виды доминирующего комплекса (*Tr. incaudatus*, *R. margaritifera* и *H. majus*) в силу своего поверхностного расположения испытывают значительно больший пресс детритофагов, чем их ближайшие потенциальные конкуренты (*Tr. phoenicopterus*, *R. rugosa* и *H. marinum*). Вследствие этого последние получают некоторое преимущество в эксперименте, их доля в сообществе возрастает, а в некоторых случаях (*H. marinum*) даже превосходит долю их более сильных конкурентов. Вопрос состоит в том, реализуется ли эта ситуация в природе?

Как показывает анализ размещения видов мейо- и макробентоса на литорали, скопления животных с плотностью, превышающей в 5—10 раз средние значения для пляжа, встречаются редко, они

Таблица 17

*Влияние 6-кратного увеличения плотности гидробии
на структуру сообщества микробентоса (слой 0—4 см, экспозиция 60 ч)*

Группы и виды микробентоса	Эксперимент, экз/см ²	Контроль, экз/см ²	Отноше ние контр/ эксп
<i>Tracheloraphis incaudatus</i>	18,8	220,0	14,4
<i>Histiobalantium majus</i>	6,5	70,1	10,8
<i>Remanella margaritifera</i>	28,0	161,3	5,7
<i>Pleuronema coronata</i>	41,1	182,2	4,4
<i>Uronema marina</i>	22,5	96,0	4,2
<i>Trachelostyla pediculiformis</i>	9,4	36,0	3,8
<i>Lacrymaria affinis</i>	3,8	14,1	3,7
<i>Remanella rugosa</i>	5,6	20,0	3,6
<i>Discocephalus rotatorius</i>	22,4	62,1	2,8
<i>Coleps tessellatus</i>	22,5	60,0	2,7
<i>Pleuronema marina</i>	20,6	51,2	2,5
<i>Trachelostyla caudata</i>	13,1	32,0	2,5
<i>Tracheloraphis phoenicopterus</i>	5,6	14,0	2,5
<i>Cardiostomatella vermiforme</i>	26,3	46,2	1,7
<i>Uvonychia transfuga</i>	20,6	18,1	0,9
<i>Cinetochilium margaritatum</i>	20,8	12,1	0,6
<i>Histiobalantium marinum</i>	33,8	20,1	0,6
<i>Kentrophoros fasciolatum</i>	11,3	6,2	0,6
Прочие	87,5	217,8	2,2
Всего	420,6	1398,3	3,3
Фитомастигины	356,3	1760,1	4,9
Зоомастигины	525,3	1785,6	3,4
Диатомовые (средних и крупных разме- ров)	266,6	1200,2	4,5

Примечание. Эксперимент и контроль в 42 повторностях; разность средних достоверна на 0,95 — доверительном уровне.

невелики и приурочены в основном к сильно заилненным участкам неблагоприятным для развития большинства видов микробентоса. Области оптимального существования большинства видов микробентоса и макробентоса не совпадают (II.5) и вероятность ситуаций аналогичных в экспериментах, невелика. Значительно чаще детритофаги снимают только часть продукции микробентоса, не допуская условий для их жесткой конкуренции.

По оценкам В. С. Эпштейна (1984), работавшего вместе с нами, наиболее активными потребителями инфузорий являются некоторые виды нематод (1,2 мг сырого веса экз⁻¹ сут⁻¹) и гарпактицид (0,55 мг экз⁻¹ сут⁻¹). Однако из-за относительно низкой плотности их роль в элиминации микробентоса ниже, чем массовых видов макробентоса (особенно, гидробии и пескожила), потребляющих одноклеточные организмы с меньшей интенсивностью (менее 0,25 мг экз⁻¹ сут⁻¹). После гидробии молодь пескожила является вторым по значению постоянным фактором элиминации мелких организмов. Это одна из немногих групп многоклеточных животных, размещение которой хорошо совпадает с областью вы-

сокой плотности инфузорий, фито- и зоомастигин. Пробы, отобранные на входе и выходе норки пескожила, различаются по количеству организмов микробентоса в несколько десятков раз. Таким образом, молодь пескожила — один из дополнительных факторов пятнистого размещения одноклеточных организмов на литоралях.

Глава IV

УРОВЕНЬ МАКРОБЕНТОСА

Макрозообентос на литорали губы Грязной представлен в основном детритофагами, использующими остатки разлагающихся растений верхнего и нижнего горизонтов (гл. I и II). Вместе они образуют достаточно автономное структурно-функциональное объединение, аналогичное микробентосу. Зависимость макробентоса от более мелких организмов, исключая бактерии и грибы, относительно невелика (гл. II и III).

Подробное изложение общих принципов организации уровня гетеротрофов в гл. III освобождает нас от необходимости их повторения здесь. Заметим, что большинство установленных ранее закономерностей формирования и функционирования сообществ одноклеточных организмов, с учетом пространственно-временных масштабов существования макробентоса, могут быть распространены также на данную размерную группу. В этой главе целесообразно остановиться на некоторых особенностях макробентоса, вытекающих из размеров и подвижности организмов, преобладающего типа питания и влияния роющих животных и укореняющихся растений на формирование среды их обитания.

Разные аспекты структуры и функционирования морских прибрежных сообществ макробентоса освещены в большом количестве публикаций. Для нас наиболее важны те из них, в которых рассматриваются ассоциации аналогичного или близкого состава. Это работы, выполненные на Белом море (Гурвич, 1934; Паленич 1947; Свешников, 1963; Бескупская, 1963; Броцкая и др., 1963; Солодова, 1963; Кузнецов, 1970; Бек, 1985, 1988; и др.), а также в Баренцевом, Норвежском, Северном и Балтийском морях (Агарова и др., 1976; Стрельцов, Агарова, 1975, 1976, 1978; Beukel 1976; Fenchel, 1972; Jansson, Wulf, 1977; Pamatmat, 1977; Wild 1980; Reise, 1981; Asmus, 1984; и др.). Содержащиеся в них материалы позволяют полнее раскрыть наши собственные данные.

IV.1

СОСТАВ, ВИДОВАЯ И РАЗМЕРНАЯ СТРУКТУРЫ

Макробентос губы Грязной представлен 34 видами животных и 17 видами водорослей и цветковых растений: из них самыми массовыми являются четыре вида животных (*Hydrobia ulvae*, *My*

arenaria, *Arenicola marina*, *Macoma baltica*), нитчатая водоросль *Cladophora fracta*, три вида цветковых растений (*Zostera marina*, *Aster tripolium*, *Puccinellia* sp.), на долю которых приходится свыше 95% биомассы сообщества.

На рис. 42 приведена кривая доминирования и разнообразия макрозообентоса, основанная на данных по биомассе восьми наиболее характерных для литорали видов. Она весьма близка к аналогичной кривой для микробентоса, иллюстрирующей распределение экологических ресурсов между одноклеточными организмами в пределах локального сообщества. Это позволяет заключить, что изучаемый участок литорали представлен фактически одной локальной ассоциацией макробентоса.

Отличительной чертой данного сообщества, особенно в последние годы, является выдающаяся роль мелкой гастроподы — *H. ulvae*, в которой сосредоточено свыше 50% биомассы зообентоса. Столь же значительное преобладание гидробии в прибрежном сообществе Северного моря Асмус (Asmus, 1981) и Рейз (Reise, 1981) связывают с преобладанием в среде мелкодисперсной пищи в виде диатомовых водорослей, продукция которых, по расчетам авторов, в полной мере удовлетворяет потребности этого моллюска и еще некоторых животных. В нашем случае, как отмечалось, продукция диатомовых водорослей не столь велика, а, учитывая приоритет в ее потреблении за мелкими гетеротрофными организмами (прежде всего, инфузориями), на долю макробентоса остается явно недостаточное ее количество. Зато велика роль бактерий и грибов в составе детрита, а также мелких фракций органического материала, претерпевающего на литорали существенную механическую переработку.

Другая особенность макробентоса на изучаемом участке состоит в том, что массового развития в сообществе достигают виды, находящиеся на разных концах размерной шкалы: гидробия (вес особи без раковинки — 1,9 мг), с одной стороны, мия (1,07 г, без раковинки) и пескожил (1,59 г) — с другой. Доля первого вида в биомассе сообщества макробентоса составляет около 50%, двух последних — около 45%. Возможно, что это является следствием конкуренции видов за пищевые ресурсы. В грунте присутствуют все размерные фракции детрита — от самой мелкой, включающей органические частицы, бактерий и грибы, до самой крупной, представленной остатками высших растений и животных, находящимися на начальных стадиях де-

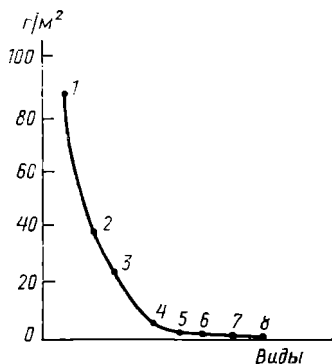


Рис. 42. Кривая разнообразия-доминирования для сообщества макробентоса.

1—8 — виды: 1 — *Hydrobia ulvae*, 2 — *Mya arenaria*, 3 — *Arenicola marina*, 4 — *Macoma baltica*, 5—8 — остальные виды

струкции. Мелкая фракция детрита, помимо макробентоса, используется также мелкими многоклеточными и простейшими, самая крупная — может служить пищей только крупным видам беспозвоночных, или способным ее измельчать (гидробия, гамарусы).

IV.2

ПИТАНИЕ И ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА

Общие сведения о трофической структуре макробентоса губа Грязной даны в гл. II. Здесь подробнее остановимся на особенностях питания детритоядных беспозвоночных — доминирующей трофической группировки.

Как известно, детрит — это сложный структурированный комплекс, включающий наряду с частицами разлагающихся тканей растений и животных некоторое количество мельчайшей (пелитовой) минеральной фракции, растворенное органическое вещество и микроскопические организмы (бактерии, грибы, водоросли, простейшие, мелкие беспозвоночные). Сложность определения пищевой ценности детрита в том, что каждый его компонент, исключая минеральную фракцию, имеет самостоятельное значение в питании донных животных. Общая ценность детрита как корма беспозвоночных определяется происхождением (растительное, животное, аллохтонное и т. п.) собственно органического вещества (взвеси), его размерной структурой, соотношением растворенной и взвешенной фракций, степенью минерализации, участием в процессе разложения микроорганизмов (соотношением химической и бактериальной деградации) и, наконец, составом живых организмов. Относительно роли каждого отдельного компонента детрита в питании донных беспозвоночных нет единого мнения. Вероятно, этот вопрос должен решаться в каждом конкретном случае с учетом не только качества детрита, но и видового состава сообщества макробентоса.

Полученные нами в полевых экспериментах данные свидетельствуют о том, что большинство видов мейо- и макробентоса (у последних изучали только молодь) потребляют широкий диапазон одноклеточных организмов независимо от их размеров. Если рассматривать разные виды одноклеточных как органические частицы соответствующего размера (от 0,1 до 10^5 мкм³), то можно утверждать, что в этом диапазоне размеров большинство изученных нами видов мейо- и макробентоса не проявляли избирательности. Однако у крупных особей (взрослые мня, пескожил) возрастает роль крупных частиц детрита и даже мелких беспозвоночных. В пищеварительном тракте пескожила, например, были найдены не только остатки тканей высших растений, но и виды эу- и псевдомейобентоса (Свешников, 1963; Бескупская, 1963; Tenore 1984; Бек, 1985, 1988). Таким образом, пища мелких и крупных особей одного и того же вида может существенно отличаться как по размерам потребленных частиц, так и по их качеству.

Максимальный размер используемых пищевых частиц ограничен диаметром ротового отверстия или вводного сифона животного. Это было показано на большой группе детритоядных беспозвоночных (на макоме — Бубнова, 1973; Hylleberg, Gallucci, 1975; на пескожиле и других полихетах — Киселева, Витюк, 1970; Swinbanks, 1981; Jumars et al., 1982; на мии — Kjørboe, Møhlenberg, 1981; Goshima, 1982; на мидии — Riisgard et al., 1981; Tsuchiya, 1982; гидробин — Fenchel, 1975; Kofoed, 1975; Jensen, Siegmund, 1980; и др.). Мелкие гидробии, благодаря радуле, способны соскребать и измельчать поверхностные ткани крупных растений и водорослей и поэтому наряду с тонкодисперсным детритом и одноклеточными организмами могут потреблять крупные куски и части растений.

Однако захватывать и даже поглощать какие-либо потенциальные пищевые объекты еще не означает их активно усваивать. Известно, что многие детритофаги ассимилируют только малую часть потребленной и переработанной пищи, а значительно большую — выделяют в виде псевдофекалий и фекалий (Бубнова, 1973; Sibuet, 1984; и др.). Некоторые полихеты захватывают вместе с частицами органического материала нематод, которые, пройдя через кишечник неповрежденными, выходят наружу вместе с экскрементами червей (Тепог, 1984). Вопрос о том, какая часть заглоченной пищи усваивается, а какая — нет, остается во многих случаях не выясненным.

Ряд исследователей считает, что значительная часть органической взвеси в грунте может быть усвоена детритофагами. Детрит из прибрежных макрофитов (зостера, бурые водоросли) часто имеет большую пищевую ценность, чем живые ткани; соотношение $C:N$ в нем может быть вдвое выше, чем в исходном материале (Haggison, Mann, 1975). Количество азота еще более увеличивается, если деструкция осуществляется в присутствии микроорганизмов. В экспериментах с использованием радиоуглеродной методики показано, что собственно органическое вещество детрита способно удовлетворить от 30 до 100% потребностей детритофагов в пище (Suchanek et al., 1985; Sibuet 1984; Stuart et al., 1982; Stuart, 1982; и др.). Эффективность потребления органического вещества сопоставима с эффективностью потребления детритофагами бактерий и выше потребления живых растений (Stuart et al., 1982); она, как и усвоение, зависит от возраста детрита и размера частиц (Stuart et al., 1982; Stuart, 1982; Тепог, 1984; и др.). Оптимальный рост у двустворчатых моллюсков наблюдался при питании детритом возрастом около трех суток (но не более шести). Очень старый детрит (до пяти лет) обладает пониженной пищевой ценностью (соотношение $C:N=214$, против 12 в живых тканях). Вместе с тем, чем старше возраст детрита, тем в более крупной фракции он может усваиваться (Тепог, 1977, 1984).

Лабораторные и полевые наблюдения свидетельствуют, что многие беспозвоночные могут извлекать достаточное количество пищи даже из весьма бедных органическими веществами осадков,

так как способны избирательно эксплуатировать наиболее обогащенную ими часть грунта (Siebuet, 1984). По данным упомянутого автора, голотурии ассимилируют 2% поглощенных органических веществ и выделяют фекалии с более низким содержанием жира и белков, но более высоким — углеводов, чем в исходной проглоченной ими части осадка. По всей видимости, разные виды детритофагов специализировались в направлении использования разных размеров, состояний и стадий деструкции органического материала.

О хорошо развитой способности детритофагов выбирать, концентрировать и ассимилировать органическое вещество осадка можно судить по результатам целого ряда экспериментов (Siebuet, 1984; Suchnek et al., 1985; Odum, 1968; Wetzel, 1975, 1976; и др.). Один из них проведен на беломорских популяциях двусторчатых моллюсков *Macoma baltica* и *Portlandia arctica* (Бубнова, 1973).

Макома — преимущественно литоральный, чрезвычайно эвригалинный вид, обитающий на грунтах разного механического состава — от слабо заиленного песка до плотного ила. Портландия — типичный сублиторальный вид, приуроченный к жидким тонкодисперсным осадкам (пелитам). Макома добывает пищу поверхностного слоя грунта при помощи сильно вытягивающего вводного сифона, всасывая частицы с током воды; портландия питается только осажденным материалом, используя для этого сократимые придатки и неподвижные пластины пальцев.

Поступающий в мантийную полость моллюсков пищевой материал подвергается сортировке на щупальцах и пальцах у макамы только на пальцах у портландии. Принцип сортировки пищи у обоих видов идентичен: частицы скрепляются слизью в шнурки, проходят через систему гребней и желобков; при этом крупные частицы, не способные удержаться в шнурках, попадают в желобки и выводятся из мантийной полости в виде псевдофекалий, а тонкие частицы направляются в ротовое отверстие. Предполагается, что количество и качество выделяемой слизи, а также размеры гребней и желобков (изменяющиеся с возрастом) определяют величину удерживаемых в шнурках частиц и являются одной из причин существенных различий в размерах отсортированных частиц у разных видов моллюсков.

У макамы смешанный тип пищеварения — внеклеточное переваривание углеводов и жиров начинается в полости желудка под действием ферментов кристаллического стебелька, внутриклеточное — в клетках пищеварительной железы и амебоцитах крови. Портландия переваривает пищу в клетках пищеварительной железы. Различия в механизме переваривания пищи определяют эффективность этого процесса (Бубнова, 1973).

Было показано, что оба вида используют только часть органического материала от всего имеющегося в переработанном ими осадке. В рационе макамы в зависимости от гранулометрического состава осадка остается 39—50%, у портландии — 59—70% органического вещества. Причем, рацион макамы составляет 1/10 час

переработанного осадка, портландии — $1/2$ — $1/4$. Портландия, таким образом, стоит ближе макомы к безвыборочному питанию, так как она отвергает меньше материала из всего поступившего в сортировку (иначе — хуже сортирует). В результате многоэтапной сортировки частиц происходит качественное изменение захваченной моллюсками пищи, выражающееся в увеличении концентрации органического вещества в усвояемой пище (в 7—15 раз у макомы и 2—7 раз у портландии) по сравнению с его содержанием в осадке. В экспериментах Н. П. Бубновой оба моллюска существовали только за счет органического материала стерильного грунта.

По оценкам других авторов, работавших с разными видами детритофагов, усвояемость органического вещества донных отложений находится в пределах 8—82% и зависит от его происхождения, стадии разложения и размерной структуры (Stuart et al., 1982; Тепоге, 1977, 1984; и др.). При крайне низких показателях усвояемости или низких концентрациях органического вещества использование его становится энергетически не выгодным и лишь отчасти может удовлетворить потребности животных в пище.

Пищевая ценность детрита существенно возрастает за счет растворенных органических веществ (РОВ), адсорбированных на поверхности органических и минеральных частиц. В морских осадках концентрация РОВ достигает 100 мг/л; правда, большая их часть представлена трудно- или неусвояемыми гуминовыми веществами, однако оставшаяся содержит весьма полезные питательные вещества (углеводы, белки, аминокислоты, витамины и пр., Хайлов, 1971; и др.).

Прямые доказательства роли РОВ в питании морских беспозвоночных пока немногочисленны (Ерохин, 1980; Stephens, 1982; Kofoed, 1975). Так, Ерохиным (1980) экспериментально установлена способность 17 видов беспозвоночных к накоплению и утилизации из морской воды 10 различных по химическому составу и молекулярной массе органических веществ автотрофного происхождения, имитирующих внешние органические метаболиты водорослей. Показано, что эти соединения включаются в пластический и энергетический обмен, участвуют в синтезе сложных биохимических компонентов тела беспозвоночных и окисляются до конечных продуктов метаболизма, выделяясь в форме CO_2 и других экскретов. Полученные данные показывают, что при концентрации трофически ценных компонентов РОВ, близких к естественным, некоторые беспозвоночные могут компенсировать до 30—50% энергетических затрат на дыхание.

Вместе с тем, по мнению Стефенса (Stephens, 1982), критически проанализировавшего имеющуюся по этому вопросу литературу, существующие методы изучения поглощения РОВ животными слишком просты, чтобы дать исчерпывающее представление о роли в трофике морских сообществ. Несмотря на то, что поглощение РОВ отмечено у большинства изученных животных, остается пока невыясненным вопрос о соотношении РОВ и оформленной пищи в рационе беспозвоночных. Необходимо учитывать, что поглощение

РОВ происходит в основном через мягкие покровы животных, однако многие представители макробентоса защищены панцирем, раковиной или живут в трубках или норах; к тому же они в процессе ирригации используют воду наддонного слоя, в то время как интерстициальная вода с повышенным содержанием РОВ остается для них малодоступной. При обычных концентрациях РОВ в придонной морской воде скорость поглощения их через эпидермис так низка, что абсорбция РОВ может покрывать лишь незначительную часть метаболических потребностей животного (Stephens, 1982; Siebers, 1982; и др.). Большая часть растворенных органических веществ потребляется бактериями, примитивными грибами и простейшими, живущими в капиллярных пространствах в грунте.

Меньше сомнений вызывает роль бактерий и других одноклеточных организмов в питании морских донных беспозвоночных (Fenchel, 1969, 1972; Levinton, 1979; Jensen, Siegismund, 1980; Siebers, 1982; Stuart et al., 1982; и др.). Как свидетельствуют многочисленные данные, плотность бактерий, связанных с органическим веществом грунта, как правило, достаточно высока, чтобы обеспечить значительную часть потребностей макробентоса в пище (Мишустина, 1976; Dale, 1974; Cammen, 1982; Herbert, 1985; и мн. др.). Эффективность потребления (60—70%) природных концентраций бактерий (10^6 — 10^{10} кл/мл) детритофагами несколько выше, чем собственно органического вещества детрита (40—65%) или одноклеточных водорослей (диатомей — 40—57%) в осадке (Stuart et al., 1982).

По нашим расчетам, совокупный рацион детритофагов, населяющих среднюю литораль, включает следующие компоненты: взвешенное и растворенное органическое вещество — 47%, бактерии и примитивные грибы — 44, одноклеточные водоросли — 4, простейшие — 4, мелкие виды мейобентоса — 1% (гл. II). В верхней литорали несколько возрастает роль бактерий (до 50%), в нижней — органического вещества (до 60%). В целом эти данные согласуются с имеющимися в литературе.

Все компоненты детрита взаимодействуют в процессе трансформации органического вещества осадка столь тесно, что могут рассматриваться как целостный блок экосистемы. В преобразовании органического материала активное участие принимают также и беспозвоночные животные, входящие в состав мейо- и макробентоса (Tenore, 1984; Alongi, Tenore, 1985; Siebers, 1982; Бек, 1985, 1988; Свешников, 1963; Бубнова, 1973; и мн. др.). Роль беспозвоночных в деструкции талломов бурых водорослей в процессе их поэтапного потребления изучали Бек и Потапова (1985, 1986, 1988). Первыми разрушителями макрофитов являются литоринки, которые благодаря развитой радуле соскабливают поверхностные слои клеток талломов водорослей, частично разрушая их и тем самым облегчая доступ другим фитофагам. Крупные куски разрушенных талломов с прибоем выбрасываются на литораль и дальше — в супралитораль, где претерпевают дальнейшее химическое и бактериальное разложение. На этом этапе активную роль вы-

полняют некоторые гаммариды, измельчающие и потребляющие крупные фракции детрита. Мелкие частицы органического материала снимаются с поверхности грунта более мелкими изоподой и гидробией. В разложении органического вещества супралиторальных выбросов макрофитов принимают участие бактерии, грибы, клещи, олигохеты и личинки некоторых видов насекомых. Различия в пищевом поведении и в устройстве ротового аппарата беспозвоночных обеспечивают более полную утилизацию макрофитов на всех стадиях роста, отмирания и разложения.

Результатом активного участия донных беспозвоночных в сложном процессе деструкции органического материала является не только его измельчение, благодаря чему оно может быть использовано другими организмами мейо- и макробентоса, но и образование качественно новой органики, представленной фекалиями животных. Причем, часто фекалии беспозвоночных оказываются более калорийным и легче усвояемым кормом, чем исходное органическое вещество, до того как оно прошло переработку в пищеварительном тракте животного. Высокая пищевая ценность и почти 100%-ная усвояемость фекалий обусловлены органикой перитрофической мембраны и прикрепленных к ней микроорганизмов (Hansen, 1978). Большинство детритофагов в той или иной мере используют фекалии других животных, а некоторые даже специализируются на их потреблении (олигохеты, сипункулиды, голотурии) (Бескупская, 1963; Свешников, 1963; Hansen, 1978; и др.). Таким образом, на уровне макробентоса осуществляется круговорот части органического вещества осадков.

Необычайное разнообразие форм органического материала на литорали, обусловленное его полиномным происхождением и многоступенчатым преобразованием в ходе потребления живыми организмами, создает предпосылки для пищевой специализации и соответствующего расхождения видов макробентоса по трофическим нишам (Бескупская, 1963; Whitlatch, 1980; Rietsma et al., 1982). Трофическая ниша детритофагов определяется многими факторами, в том числе локализацией детрита относительно поверхности грунта, гранулометрическим составом осадков, утилизацией отдельных компонентов детрита, размерами потребляемых частиц (ограничение по максимуму) (Бескупская, 1963; Rietsma et al., 1982). Изучение питания гидробии в микрокосмах показывает, что доступность ресурсов для этого вида зависит от присутствия в осадке микроскопических организмов, размера частиц и плотности самих потребителей (Levinton, 1978; Levinton, Bianchi, 1981). К сожалению, недостаточная изученность количественной стороны питания детритофагов в наших конкретных условиях не позволяет нам представить имеющиеся данные в виде трофической матрицы сообщества, как это было сделано в отношении гетеротрофных организмов макробентоса, питание которых изучено значительно лучше. Однако ранее Т. И. Бескупской (1963) на качественном уровне по существу был продемонстрирован комплементарный характер питания массовых видов на беломорской литорали, хотя ав-

тор и не пользовалась этой терминологией. Впервые принцип трофической комплементарности для донных сообществ был сформулирован Я. А. Бирштейном (1947) и подтвержден Е. П. Турпаевой (1949). В дальнейшем он нашел свое развитие во многих исследованиях, выполненных как в шельфовой зоне (Кузнецов, 1978, 1980; Нейман, 1985; и др.), так и в глубинах Мирового океана (Соколова, 1986; и др.). Приведенные выше материалы также свидетельствуют о заметной пищевой специализации детритофагов и возможности их расхождения по трофическим нишам (см. дальше).

Качественный и количественный состав непрерывно поступающего на дно органического вещества в значительной мере определяется литологическими и гидродинамическими параметрами (см. гл. I), из которых наибольшее значение имеет гранулометрический состав осадка. Распределение видов макробентоса на литорали — одно из косвенных свидетельств расхождения по трофическим нишам; в процессе эволюции выработалось согласованное отношение организмов к пище и факторам, определяющим ее распространение.

IV.3

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА

При анализе пространственной структуры макробентоса необходимо различать размещение организмов в масштабе пространства, соизмеримого с индивидуальными участками организмов (микрораспределение), и на значительно большей территории, совпадающей с границами биотопа или даже континуальной серии локальных биотопов (макрораспределение).

В весьма представительной литературе, освещающей размещение отдельных популяций, комплексов и ассоциаций донных организмов в прибрежной зоне, преобладают исследования по макропространственной структуре. Крупномасштабное распределение макробентоса чаще связывают с абиотическими факторами (соленость, гранулометрический состав осадка, мареографический уровень, содержание органического материала и др.), реже с растительностью и некоторыми популяционными факторами (Агарова и др., 1976; Свешников, 1963; Döriges, 1977; Daiber, 1982; Kneib, 1984; и др.). Мелкомасштабное распределение крупных беспозвоночных обычно объясняют биогенными (норки, трубки, воронки) или абиогенными структурами («песчаные волны», «песчаная рябь» и др.), биологическими или небιологическими нарушениями локальной среды (Сакр, 1981; Bell et al., 1978, 1980; Kneib, 1984; и др.). Плотность поселений различных видов макробентоса в каждом конкретном случае определяется специфическим комплексом факторов и процессов, наиболее важные из которых — содержание органики, температура, соленость, механический состав грунта (Kneib, 1982; Daiber, 1982), взаимодействия между оседающей молодью и взрослыми особями (Eckmann, 1983), ритмы размножения (Daiber, 1982), конкуренция за ресурсы (Peterson, 1979;

Wilson, 1984; Whitlatch, 1980) и выедание хищниками (Peterson, 1979; Benke, 1978; Crowder, Cooper, 1982). Относительная важность каждого фактора меняется в зависимости от характера среды и состава макробентоса.

IV.3.1 МАКРОПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА

Основным полигоном для изучения макропространственной структуры бентоса послужил участок губы Грязной площадью около 4 га (рис. 1, ограничен рамкой «А»). Здесь в течение ряда лет (1977, 1978, 1985, 1987, 1989) на 120—140 станциях отбирали пробы размером 625 см² (квадрат 25×25 см) для мелких и 1 м² для крупных беспозвоночных.

Кластерный анализ (рис. 43) позволяет выделить три комплекса видов макробентоса, различающихся положением на литорали. Первый комплекс, представленный видами *Mytilus edulis*, *Littorina littorea*, *L. obtusata*, *Hydrobia ulvae*, *Pelosclex benedeni*, ассоциированных с макрофитом *Zostera marina* и нитчатой водорослью *Cladophora fracta*, занимает узкую полосу верхней и нижней литорали вблизи уреза воды. Центральным видом этого комплекса является zostера; она служит субстратом для прикрепляющихся мидий и пищей для брюхоногих моллюсков; в ее зарослях задерживается нитчатка, детрит и фекалии моллюсков, которые могут использоваться гидробиями и олигохетами.

Второй комплекс с видами *Macoma baltica*, *Arenicola marina*, *Mya arenaria*, мелкими полихетами и макрофитами *Ruppia maritima* и *Salicornia europaea* занимает оставшуюся часть нижнего, весь средний и нижнюю часть верхнего горизонтов литорали, представ-

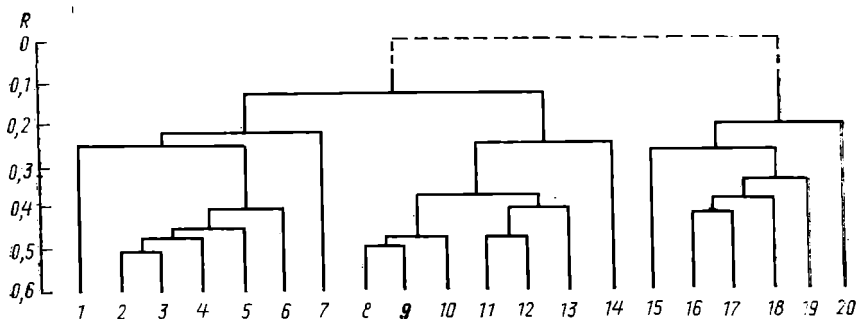


Рис. 43. Кластерный анализ распределения видов макробентоса в губе Грязной (по данным съемки 1989 г.).

1—20 — виды: 1 — *Cladophora fracta*, 2 — *Zostera marina*, 3 — *Littorina littorea*, 4 — *Mytilus edulis*, 5 — *Littorina obtusata*, 6 — *Pelosclex benedeni*, 7 — *Hydrobia ulvae*, 8 — *Macoma baltica*, 9 — *Arenicola marina*, 10 — *Mya arenaria*, 11 — *Phylodocea maculata*, 12 — *Pygospio elegans*, 13 — *Spio filicornis*, 14 — *Ruppia maritima*, 15 — *Tubifex costatus*, 16 — *Chironomus salinus*, 17 — *Chironomus vitripennis*, 18 — *Muscidae* (larvae), 19 — *Aster tripolium*, 20 — *Puccinellia* sp.

R — связанность (коэффициент корреляции)

Таблица 18

Совместная встречаемость (%) видов макрозообентоса и макрофитов на литорали

	<i>Arenicola marina</i>	<i>Mya arenaria</i>	<i>Macoma baltica</i>	<i>Hydrobia ulvae</i>	<i>Spio filicornis</i>	<i>Pygospio elegans</i>	<i>Fabricia sabella</i>	<i>Oligochaeta</i>	<i>Enoplus demani</i>	Средние значения
<i>Aster tripolium</i>	27,4	23,4	26,6	33,3	9,9	13,3	3,0	34,5	15,6	20,8
<i>Zostera marina</i>	16,3	16,1	14,3	14,2	20,5	23,9	24,1	12,6	7,5	16,6
<i>Ruppia maritima</i>	14,1	39,3	38,2	47,2	20,6	20,2	12,2	41,5	25,5	31,6
<i>Puccinellia</i> sp.	5,3	2,4	2,3	8,3	2,5	0	0	10,3	20,1	5,6
<i>Salicornia europaea</i>	31,6	34,6	35,7	40,1	15,1	20,0	5,1	39,4	25,5	28,0
<i>Cladophora fracta</i>	25,9	24,8	24,8	22,8	19,0	23,3	11,6	23,2	13,4	21,0
Средние значения	25,8	23,3	23,7	27,5	14,6	16,7	9,3	26,8	18,2	

ленных слабозаиленным мелкозернистым песком. Для крупных глубоко зарывающихся животных невысокие слабоукореняющиеся, не образующие дерновины растения не являются серьезным препятствием при расселении, однако они могут ограничивать распространение их молоди и мелких видов макробентоса. Было установлено, что молодь пескожила и мин образует плотные поселения в пределах территории, оккупированной взрослыми особями, но на участках, свободных от густых зарослей макрофитов. В табл. 18 приведены данные о совместной встречаемости видов этого комплекса и макрофитов на литорали. Все роющие беспозвоночные избегают участков с макрофитами; особенно тех, где растения образуют плотную дернину (зостера, астер и пущинеллия — в нижнем и верхнем горизонтах литорали).

Третий комплекс видов, состоящий из личинок насекомых (*Chironomus salinus*, *Chricotopus vitripennis*, *Muscidae*), олигохеты *Tubifex costatus* и макрофитов *Aster tripolium*, *Puccinellia* sp., приурочен к прибрежной части верхней литорали. Это преимущественно солоноватоводные формы, характерные для опресненных участков литорали. В местах, свободных от растительности, образуются локальные поселения некоторых весьма эвригалинных видов двух первых комплексов (гидробии, макомы, реже пескожила). Общие лимитирующие факторы для всех видов, населяющих верхний горизонт, — переменная соленость, продолжительное осушение, плотная дернина из высших растений.

Факторный анализ распределения видов макробентоса на литорали позволяет оценить относительный вклад каждого из параметров среды. Выделенные главные компоненты, соответствующие трем описанным выше комплексам, охватывают в разные годы от 47 до 65% всей видовой изменчивости на литорали. Около 1/2 наблюдаемой изменчивости зависит только от горизонта литорали

(принадлежности к нему), около $1/3$ — от горизонта литорали и плотности грунта, зависящей от наличия растительности и гранулометрического состава осадка, около $1/6$ — от комбинации горизонта литорали, плотности грунта и глубины залегания сероводорода. Так как все перечисленные факторы связаны с мареографическим уровнем или другими зависящими от него характеристиками (см. гл. 1), то вполне понятна его доминирующая роль в определении границ распространения тех или иных видов макробентоса. Оставшиеся 35—53% видовой изменчивости на литорали обусловлены другими факторами.

Рассмотрим этот вопрос на примере наиболее массовых видов макробентоса. На рис. 44 показано их распределение по результатам одной из съемок в 1978 г. Некоторые виды обнаружены почти на всех 140 станциях (встречаемость 80—95%), большинство — только на части из них. Как отмечалось, каждый вид максимальной плотности достигает в пределах одного горизонта литорали, здесь же образуются наиболее плотные скопления этих животных. Виды существенно различаются по размерам, плотности и размещению скоплений. Наиболее агрегированно размещена *Mya arenaria*, значительная часть особей которой сосредоточена в одном довольно крупном пятне в среднем горизонте литорали, наименее — *Hydronia ulvae*, которая в силу поверхностного расположения в грунте подвержена перемещениям вместе с приливно-отливными течениями. Благодаря широкому пищевому спектру гидробии всюду могут найти вполне удовлетворительные условия для существования. Мелкие агрегации гидробии, которые можно обнаружить при мелкомасштабном исследовании (см. дальше), при данной разреженной сетке станций не выявляются (каждая станция описывает распределение на площади 200—400 м²).

Параметры скоплений, характер размещения особей внутри и за их пределами у всех изученных видов изменяются в течение летнего сезона и из года в год. Однако область преобладающего сосредоточения популяции каждого вида сохраняется и лежит в пределах избранного горизонта литорали (см. дальше). Если ограничиться при анализе распределения видов макробентоса только одним горизонтом, то можно практически исключить влияние мареографического уровня, что позволит выявить роль других факторов, ответственных за их распределение на литорали. В табл. 19 приведены данные о связи распределения массовых видов макробентоса с наиболее важными факторами среды.

Распределение макробентоса на литорали в наибольшей мере зависит от содержания органического вещества в осадке (среднее для всех видов значение коэффициента корреляции 0,50), концентрации алевропелита (0,48), а также от глубины расположения слоя сероводорода (0,39) и удаленности участка (станции) от берега (0,38). Для крупных организмов, глубоко зарывающихся в грунт, важное значение имеет также мощность осадка (0,42), оцениваемая нами по глубине залегания слоя плотной глины. Сравнение полученных данных с имеющимися в литературе (Агарова

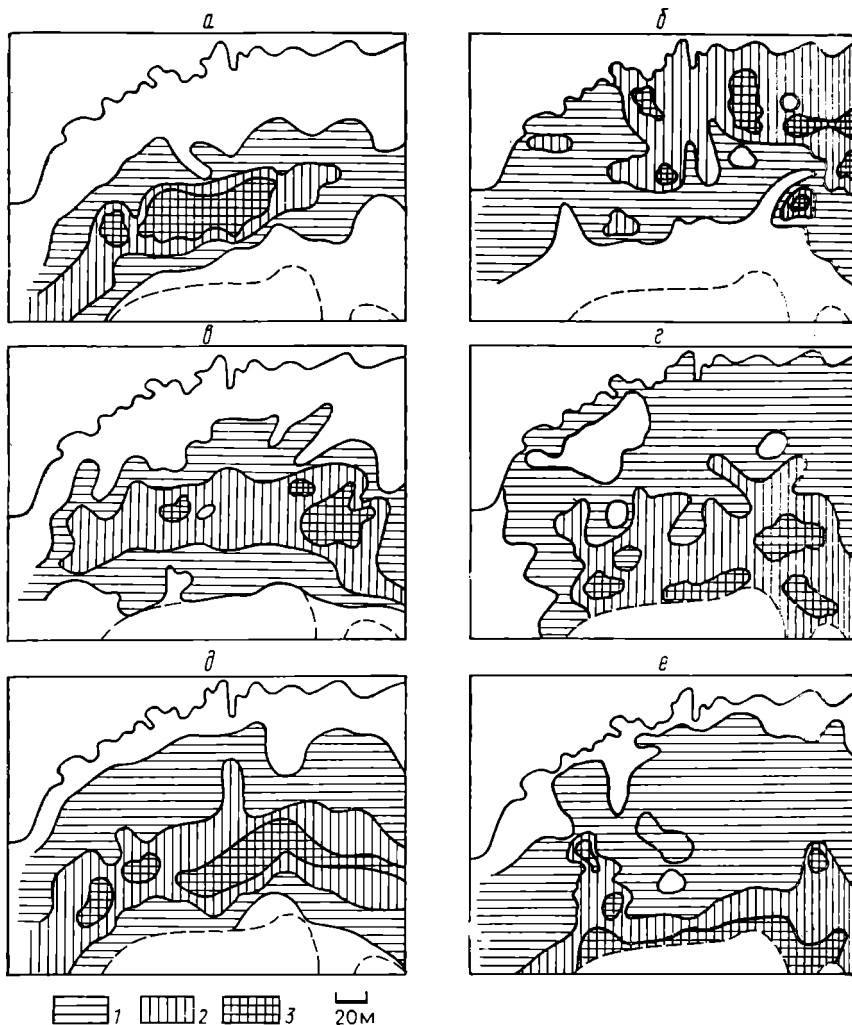


Рис. 44. Распределение массовых видов макробентоса на литорали в губе Грз-ной.

$\bar{m}$ — средняя плотность, экз/м², 1 — менее $\bar{m}$, 2 — более $\bar{m}$, 3 — более $2\bar{m}$.
а — е — виды: а — *Mya arenaria*, $\bar{m}=7,8$, б — *Tubifex costatus*, $\bar{m}=2700$, в — *Macoma baltica*, $\bar{m}=135$, г — *Peloscolex benedeni*, $\bar{m}=23100$, д — *Arenicola marina*, $\bar{m}=19,1$, е — *Hydrobia ulvae*, $\bar{m}=1629$

и др., 1976; Kneib, 1982; Daiber, 1982; и др.) показывает их принципиальное совпадение как в оценке положения факторов в иерархии значимости для морского бентоса, так и абсолютных величин.

Перечисленные факторы в неодинаковой мере объясняют распределение разных видов макробентоса, о чем свидетельствуют соответствующие суммарные значения коэффициентов корреляции

Связь распределения видов макробентоса с факторами среды (коэффициенты корреляции)

Виды	Факторы					Сумма коэффициентов корреляции
	алевропелит, %	C орг %	расстояние от берега, м	глубина H ₂ S-слоя, см	глубина слоя глины, см	
<i>Hydrobia ulvae</i>	+0,46	+0,44	+0,31	+0,37	+0,12	(1,70)
<i>Arenicola marina</i>	+0,48	+0,54	+0,36	+0,36	+0,42	(2,16)
<i>Mya arenaria</i>	+0,47	+0,53	+0,40	+0,39	+0,41	(2,20)
<i>Macoma baltica</i>	+0,49	+0,54	+0,41	+0,41	+0,31	(2,16)
<i>Pelosclex benedeni</i>	+0,49	+0,47	+0,41	+0,38	+0,17	(1,92)
Мелкие полихеты	+0,46	+0,46	+0,40	+0,44	+0,26	(2,02)

(табл. 19). Наибольшую связь с этими факторами проявляют крупные виды, наименьшую — мелкие. Из этого следует, что распределение мелких видов макробентоса в большей мере, чем крупных, находится под контролем других, вероятно, биотических факторов или зависимость от перечисленных абиотических параметров проявляется в ином масштабе пространства (см. микрораспределение).

На важность популяционных и ценотических факторов в распределении организмов макробентоса в прибрежной зоне указывают многие авторы. При этом выделяют два основных аспекта этого вопроса: непосредственное влияние организмов друг на друга (конкуренция, хищничество и др.) (Ayal, Safriel, 1982; Edwards et al., 1982; Kneib, Steven, 1982; Mann, 1982; Whitlatch, 1980; и др.), или опосредованное через изменяемую ими среду (разного рода топические связи: Linke, 1939; Свешников, 1963; Соколова, 1963; Агарова и др., 1976; Swinbanks, 1981; и др.).

Роль конкуренции и хищничества в определении структуры сообщества гетеротрофных организмов подробно обсуждалась на примере микробентоса, где эти процессы более выражены и доступнее для изучения (гл. III, 3.6). Здесь остановимся на отдельных моментах, специфичных для уровня макробентоса.

Хотя многие авторы отводят конкуренции весьма значительное место в организации сообществ детритофагов (Свешников, 1963; Dayton, 1971; Levin, 1981, 1982; Peterson, Andre, 1980; Fenchel, 1975; Fenchel, Kofoed, 1976; Brenchley, 1982; Kneib, 1984; и др.), фактов, в которых конкуренция была строго доказана, очень мало. В этом отношении выделяются работы Т. Фенхела и Л. Г. Коффеда (Fenchel, 1975; Fenchel, Kofoed, 1976), выполненные на гидробиях, в которых анализировались условия сосуществования близких видов в эксперименте и в природе. Было показано, что встречающиеся вместе *Hydrobia ulvae* и *H. ventrosa* различаются размерами особей и характером предпочитаемой пищи. Более крупные *H. ulvae* потребляют соответственно и более крупные

фракции детрита. Если виды расходятся в пространстве (занимают разные биотопы или разные участки в пределах одного биопада), то они имеют сходные размеры и пищевые спектры. В эксперименте при совместном содержании двух видов, представленных особями одного размера (что редко наблюдается в природе), межвидовая конкуренция была равна внутривидовой. Конечный результат конкуренции зависит от плотности видов и наличия пищевых ресурсов, за которые происходит борьба.

К сожалению, другие описанные случаи межвидовой конкуренции у детритофагов не подкреплены соответствующим анализом пищевой активности или не предусматривают возможности рохождения видов в пространстве и времени. Можно полагать, конкуренция за пищу между видами, отличающимися по способу захвата детрита, ее сортировки и последующей утилизации, столь очевидна, как у близких видов гидробий, и может быть наружена лишь при очень высокой плотности соревнующихся видов и дефиците пищи.

В губе Грязной, ограниченные сверху и снизу плотными зарослями макрофитов, роющие детритофаги вынужденно сосуществуют на довольно узкой полосе литорали, что должно увеличивать вероятность конкуренции между ними в условиях недостатка органической пищи, поступающей в среднюю литораль из выше- и нижерасположенных горизонтов. Искусственное увеличение плотности макомы в 2; 4; 6 раз по сравнению с природным фоном наших экспериментах не приводило ни к гибели, ни к снижению роста (разность между начальными и конечными размерами) эт моллюсков в течение всего периода наблюдения (3—4 мес). Не изменилось оно и на видовой структуре (соотношении плотности остальной части сообщества макробентоса. Это указывает на возможность продолжительного сосуществования более плотных популяций детритофагов на имеющихся ресурсах. Вероятно, плотность большинства видов макробентоса на литорали лимитирована не столько количеством органического вещества в осадке, сколько другими факторами (например, процессами размножения, выживанием пелагических личинок и осевшей молоди). Дальнейшее увеличение плотности макомы (в 8 и 10 раз) сопровождалось гибелью части особей этого вида (22 и 47% соответственно), миграцией некоторых крупных представителей макробентоса за пределы экспериментальных площадок. Таким образом, можно установить предел насыщения сообщества в данных условиях. Вероятно, литораль способна поддерживать удовлетворительное сосуществование более плотных популяций детритофагов, но этому препятствуют другие факторы, в частности внутривидовые (взаимоотношения между молодью и взрослыми особями), и хищники.

Как отмечалось (см. гл. II), основными хищниками на литорали губы Грязной являются рыбы и птицы. Роль весьма малочисленных хищных беспозвоночных не существенна. В других ситуациях, при высокой плотности некоторых хищных моллюсков или полихет (Ambrose, 1984; 1986; Kneib, Stiven, 1982; Kneib, 1984;

Commuto, Shrader, 1985; Wilson, 1986; и др.), выедание ими мирного макробентоса может заметно влиять на процессы формирования прибрежного сообщества.

Для нас наибольший интерес представляют исследования, в которых анализируется питание позвоночных животных на литорали и их влияние на структуру макробентоса (Виноградов, 1951; Перцов, 1952, 1963; Перцов, Флинт, 1963; Азаров, 1963; Kneib, Stiven, 1982; Edwards et al., 1982; Kneib, 1984; и др.).

В основном потребляют продукцию литорального макробентоса на Белом море гага (*Somateria mollissima*), серебристая и сизая чайки (*Larus argentatus* и *L. canus*), кулик-сорока (*Haemotopus ostralegus*), речная камбала (*Pleuronectes flesus*), треска (*Gadus callarias marisalli*), бычок (*Myoxocephalus quadricornis*) и навага (*Eleginus navaga*). В губе Грязной, кроме того, на литорали откармливаются молодь сига (*Coregonus lavaretus lavaretus*) и камнешарка (*Arenaria interpres*).

По данным Н. А. Перцова и В. Е. Флинта, основную пищу гаги составляют мидии (около 36% веса всей пищи), литторины (25%) и мия (9%), доля других литоральных беспозвоночных (гидробий, макома, личинки двукрылых, бокоплавы) не превышает 1—2%. Питается гага в основном в нижнем горизонте литорали и выедает около 3,5% мидий и до 43% литторин в местах массовых жировок (острова, луды, корги).

Ближайшим конкурентом гаги является кулик-сорока (Перцов, 1963). Их пищевые спектры и места жировок существенно совпадают; в рационе последнего вида выше доля мидий и макамы (82 и 3% соответственно), но ниже других литоральных беспозвоночных (8% — литторины). Кулик-сорока менее пугливая птица, и ее роль в элиминации макробентоса возрастает на материковой литорали.

В рационах чаек литоральные беспозвоночные составляют 33—50%; преобладают мидии (8—22%), литторины (8—11%), пескожил (0—25%) и бокоплавы (0—8%) (Перцов, 1963). Камнешарка питается в основном литториннами и баянусами, собирая их возле и с камней (Перцов, 1963). В рационе всех морских птиц существенное место по встречаемости занимают также водоросли (20—66%) и цветковые растения (15—25%).

Судя по составу пищи разные виды птиц откармливаются на разных типах и горизонтах литорали: гага и кулик-сорока предпочитают нижнюю литораль с массовыми скоплениями мидий (мидиевые банки), чайки эксплуатируют всю литораль, камнешарка предпочитает каменистую россыпь на литорали. В целом больше используются ресурсы нижнего горизонта, меньше — самого верхнего. Выедание птицами роющих детритофагов составляет менее 6%, обитающих на поверхности беспозвоночных (мидии, литторины, гидробии, гамарусы — до 43%; Перцов, 1963; Перцов, Флинт, 1963). Важно подчеркнуть, что в пределах одного горизонта величины элиминации разных видов макробентоса могут отличаться на

1—2 порядка (максимум у мидии и литторин, минимум у гидрии), что не может не сказываться на структуре сообщества.

Питание рыб на беломорской литорали изучал В. В. Азар (1963). Основным хищником здесь является речная камбала, которая откармливается, как правило, на песчано-илистых участках потребляя мидию (25%), литторин и гидробию (45%), пескожил (9%), макому (18%) и всех остальных беспозвоночных (3%). В рационе молоди преобладают сифоны макамы, которые она успешно откусывает, гарпактициды, личинки двукрылых, хирономиды, бокоплавы и спонииды. Кроме того, в желудках молоди камбалы обнаружены и многие другие виды мейо- и макробентоса (нематоды, остракоды, олигохеты), а также детрит и мелкие камни. Таким образом, этот в целом чрезвычайно эвритрофный вид снимает более или менее равномерно продукцию всех литоральных беспозвоночных, включая гидробию, которая другими рыбами птицами потребляется в небольшом количестве (куликом-сорочиком, возможно, камнешаркой (Азаров, 1963; Перцов, 1963).

В рационе трески, бычка и наваги преобладают рыбы и мягкие беспозвоночные (полихеты и бокоплавы — до 50%). Доля моллюсков невелика (до 5%). Наибольшее сходство пищевых спектров отмечено у трески и бычка, которые, как и навага, откармливаются преимущественно на каменистых участках литорали и сублиторали (Азаров, 1963). При этом они элиминируют до 6% биомассы наличного бентоса песчаной литорали, 5,8% из которых приходится на долю камбалы. Учитывая, что камбала характеризуется широким спектром питания, ее влияние на структуру сообщества макро- и мейобентоса определяется прежде всего возрастным составом. В целом птицы и рыбы дополняют друг друга в своей потребительской деятельности, распространяя свое влияние всю литораль и верхнюю сублитораль. К сожалению, более точная количественная оценка этих процессов пока невозможна, она требует специального исследования в эксперименте и в природе.

Важный аспект взаимоотношений хищных рыб и макробентоса анализируется в работе Кнейба и Стивена (Kneib, Steven, 1981). В полевом эксперименте изучали влияние размерной структуры плотности *Fundulus heteroclitus* на сообщество литоральных беспозвоночных. Плотность наиболее массовых видов полихет, раков мелких двустворчатых моллюсков, гидрбии и остракод оказалась выше в садках с крупными рыбами и ниже — в садках с мелкими рыбами или без них. Как показали авторы, крупные рыбы выедают мелких хищников, питающихся беспозвоночными, и таким образом снижают элиминацию мелких видов макробентоса. Не изучено также воздействие крупных рыб на структуру грунта, результатом которого является обогащение его биогенами и кислородом, что способствует лучшему выживанию макробентоса. Длительный анализ показал, что размерная структура популяции рыб оказывает большее влияние на бентос, чем плотность.

В губе Грязной, как отмечалось, беспозвоночные хищники оказывают заметного влияния на детритофагов. Ограждение пл

1—2 порядка (максимум у мидии и литторин, минимум у гидрии), что не может не сказываться на структуре сообщества.

Питание рыб на беломорской литорали изучал В. В. Азар (1963). Основным хищником здесь является речная камбала, которая откармливается, как правило, на песчано-илистых участках потребляя мидию (25%), литторин и гидробию (45%), пескожил (9%), макому (18%) и всех остальных беспозвоночных (3%). В рационе молоди преобладают сифоны макамы, которые она постоянно откусывает, гарпактициды, личинки двукрылых, хирономиды, бокоплавы и спонгии. Кроме того, в желудках молоди камбалы обнаружены и многие другие виды мейо- и макробентоса (нематоды, остракоды, олигохеты), а также детрит и мелкие камни. Таким образом, этот в целом чрезвычайно эвритрофный вид снимает более или менее равномерно продукцию всех литоральных беспозвоночных, включая гидробию, которая другими рыбами птицами потребляется в небольшом количестве (куликом-сорочиком, возможно, камнешаркой (Азаров, 1963; Перцов, 1963).

В рационе трески, бычка и наваги преобладают рыбы и мягкие беспозвоночные (полихеты и бокоплавы — до 50%). Доля моллюсков невелика (до 5%). Наибольшее сходство пищевых спектров отмечено у трески и бычка, которые, как и навага, откармливаются преимущественно на каменистых участках литорали и sublittoralis (Азаров, 1963). При этом они элиминируют до 6% биомассы наличного бентоса песчаной литорали, 5,8% из которых приходится на долю камбалы. Учитывая, что камбала характеризуется широким спектром питания, ее влияние на структуру сообщества макро- и мейобентоса определяется прежде всего возрастным составом. В целом птицы и рыбы дополняют друг друга в своей потребительской деятельности, распространяя свое влияние всю литораль и верхнюю sublittoralis. К сожалению, более точная количественная оценка этих процессов пока невозможна, она требует специального исследования в эксперименте и в природе.

Важный аспект взаимоотношений хищных рыб и макробентоса анализируется в работе Кнейба и Стивена (Kneib, Steven, 1968). В полевом эксперименте изучали влияние размерной структуры плотности *Fundulus heteroclitus* на сообщество литоральных беспозвоночных. Плотность наиболее массовых видов полихет, раков мелких двусторчатых моллюсков, гидрбии и остракод оказалась выше в садках с крупными рыбами и ниже — в садках с мелкими рыбами или без них. Как показали авторы, крупные рыбы выедают мелких хищников, питающихся беспозвоночными, и таким образом снижают элиминацию мелких видов макробентоса. Не включено также воздействие крупных рыб на структуру грунта, результатом которого является обогащение его биогенами и кислородом, что способствует лучшему выживанию макробентоса. Длительный анализ показал, что размерная структура популяции рыб оказывает большее влияние на бентос, чем плотность.

В губе Грязной, как отмечалось, беспозвоночные хищники оказывают заметного влияния на детритофагов. Ограждение па-

щадок крупной сеткой, предотвращающей выедание макробентоса рыбами и птицами, показало, что в течение четырех летних месяцев они могут элиминировать 18—34 (в среднем 23%) биомассы беспозвоночных нижнего горизонта литорали (в основном мидий, литторин, гидробий, пескожила и мии) и 11—26 (в среднем 140%) — среднего горизонта литорали (в основном макомы, гидробии, мии, пескожила). Эти данные вдвое ниже полученных Дорошом (1963) в аналогичных экспериментах на островах Белого моря (21—100, при среднем 31%), где существенно выше плотность бентосоядных птиц и рыб. Вместе с тем они показывают, что на материковой литорали крупные хищники остаются важнейшим фактором структуры макробентоса. В мористых частях губ и заливов Белого моря возрастает также роль хищных беспозвоночных (прежде всего, звезд, брюхоногих моллюсков, крабов).

Теперь вернемся к вопросу об опосредованном влиянии организмов макробентоса друг на друга. Применительно к беломорской фауне он весьма подробно изучался В. А. Свешниковым (1963), М. Н. Соколовой (1963) и В. А. Брочкой с коллегами (1963).

Благодаря активной роющей деятельности организмы макробентоса существенно изменяют структуру осадков и рельефа дна. Особенно заметна в этом процессе роль крупных и массовых видов — пескожила, мии, макомы. Линке (Linke, 1939) показал, что при плотности пескожила 40 экз/м² через кишечник этих грунтоедов ежедневно проходит 1,5 кг грунта, что составляет за один год около 0,5 т. Практически в течение года они пропускают через кишечник весь слой грунта, в котором обитают. Близкие результаты получены Свинбанксом (Swinbanks, 1981). Пескожилы, помещенные в гомогенную смесь песка и глины, быстро сортировали грунт на фракции, образуя в течение суток довольно толстый слой глины поверх песка. В природе глина постоянно вымывается течениями, и песок таким образом очищается от тончайшей минеральной фракции. Этим объясняется хорошая сортированность грунта в местах массовых скоплений пескожила.

В нашем случае плотность пескожила на отдельных участках литорали достигает 120 экз/м² (включая молодь). Благодаря деятельности пескожила средний горизонт литорали представлен мелкозернистым песком с весьма низким содержанием алевропелита и практически свободен от укореняющейся растительности (см. гл. I). Этот участок наиболее благоприятен для интерстициальных организмов, а также некоторых видов мейобентоса (гарпактициды) и макробентоса (мелкие полихеты). Здесь же сосредоточена основная численность других роющих детритофагов.

Весьма ощутима роль других видов в преобразовании осадка. По данным Н. П. Бубновой (1973), одна особь макомы в течение суток перерабатывает около 30 г поверхностного осадка, что за один год может составить около 5 кг. При средней плотности этого моллюска на литорали губы Грязной около 50 экз/м² (взрослые

особи) масса переработанного грунта в течение одного года определяется величиной около 0,2 т.

Активная роющая деятельность беспозвоночных имеет как положительные, так и отрицательные последствия для обитающих в грунте организмов. С одной стороны, благодаря им осуществляется необходимая аэрация осадка, возвращение многих биогенных элементов на поверхность, интенсифицируются аэробные деструктивные процессы (Свешников, 1963; Karsten, 1983; и др.); с другой — постоянно нарушается структура биотопа, сглаживается вертикальный градиент факторов, создаются препятствия на пути распространения и осуществления некоторых важных функций более мелкими видами макробентоса (Свешников, 1963; Kudenov, 1982; и др.). Соотношение этих двух типов процессов в значительной мере определяет видовую, размерную и пространственную структуру макробентоса.

По данным В. А. Свешникова (1963), полученным на крупном (по масштабам Белого моря) литоральном пляже, между роющими видами макробентоса преобладают слабые (0,3—0,5) отрицательные корреляционные связи, обусловленные главным образом активной деятельностью пескожилов, достигающих на литорале острова Ряжкова крупных размеров. Пескожил, по мнению В. А. Свешникова, вызывает засорение песком сифонов мий и маком, препятствуя тем самым нормальной фильтрации, а также разрушает поселения мелких полихет, имеющих тонкие песчаные трубки (*Pygospio elegans*).

На материковой литорали, где все роющие детритофаги вынуждены занимать довольно узкую полосу, представленную песчано-илистыми осадками, наблюдаются довольно сильное перекрывание популяций разных видов и, как следствие, положительные корреляционные связи между ними (в губе Грязной — 0,4—0,7). Однако заметное расхождение некоторых видов может проявляться в ином масштабе пространства, в частности при анализе микрораспределения.

IV.3.2

МИКРОПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА

Микрораспределение беспозвоночных животных изучалось на примере трех наиболее многочисленных видов — *Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae* и *Pelosclex benedeni* на двух типах площадок. Малые площадки со стороной квадрата 2,5 м были разделены на 100 меньших, соответствующих размеру пробы (25×25 см). На этих площадках грунт выбирали полностью. Большие площадки со стороной квадрата 10 м также делили на 100 квадратов площадью 1 м² каждый. В этом случае из каждого квадрата брали по одной пробе размером 25×25 см. Все площадки расположены в нижней части средней литорали и ориентированы одной из сторон параллельно урезу воды (подробнее — Сакр, 1981).

Для оценки характера распределения организмов использовали отношение дисперсии к среднему арифметическому, которое, как

Отношение дисперсии к среднему арифметическому для трех массовых видов макробентоса на всех исследованных площадках

Вид	Показатель	Размер площадки, м			
		2,5×2,5		10×10	
		1	2	3	4
Hydrobia ulvae	средняя плотность m , экз/м ²	432,36	224,11	322,82	437,40
	дисперсия, S^2n	24076,91	7476,84	20379,48	107735,64
	отношение дисперсии к среднему, S^2n/m	55,69	33,36	64,00	248,88
Macoma baltica	средняя плотность m , экз/м ²	43,22	31,20	65,29	26,76
	дисперсия, S^2n	639,53	126,96	1280,73	109,30
	отношение дисперсии к среднему, S^2n/m	14,80	4,08	19,62	4,09
Peloscolex benedeni	средняя плотность m , экз/м ²	387,50		212,72	
	дисперсия, S^2n	41705,67		28809,32	
	отношение дисперсии к среднему, S^2n/m	107,63		135,43	

известно, определяет соответствие распределения закону Пуассона. Во всех случаях отношение дисперсии к среднему значительно превышало единицу (4—248), что свидетельствует о существенно агрегированном распределении организмов на данной площади (табл. 20).

Методом, предложенным Грейг-Смитом (1967), определяли размер скоплений. Согласно этому методу, если размер площадки превышает размер скоплений, при увеличении размера пробы дисперсия либо уменьшается, либо остается примерно постоянной; в первом случае распределение должно быть близким к регулярному, во втором — образуются скопления второго порядка (распределение скоплений может быть случайным или агрегированным). Увеличение размера проб достигалось объединением исходных единичных проб размером 25×25 см по 4, 9, 16, 25 и 36 так, что любая объединенная проба образовала квадрат.

Для гидробии на площадке 2,5×2,5 м увеличение площади от 0,0625 до 0,5625 м² сопровождается увеличением дисперсии, а затем при переходе к пробам следующего размера (1 м²) дисперсия резко уменьшается. Это свидетельствует о том, что средний размер скоплений гидробии на исследованной площадке примерно равен 0,5625 м².

Для макамы на той же площадке при возрастании размера пробы до 0,25 м² дисперсия возрастает, при переходе к пробам 0,5625 м² — уменьшается, но при дальнейшем увеличении разме-

ра пробы дисперсия опять увеличивается. Это означает, что размер скоплений этого вида на данной площади приблизительно равен $0,25 \text{ м}^2$ и что скопления располагаются на площадке неравномерно, образуя агрегации второго порядка. Для олигохеты получены данные, сходные с гидробией.

На площадке $10 \times 10 \text{ м}$ для гидробии было установлено, что дисперсия возрастает с увеличением числа проб до 9, а затем остается практически постоянной при увеличении числа объединенных проб от 16 до 25, но потом снова возрастает при объединении 36 единичных проб. Из этого можно заключить, что при объединении 9 проб каждая из образованных таким образом их совокупностей попадает на участки, наиболее сильно различающиеся по средней плотности особей. Исходя из этого можно предположить, что на исследованной площадке существуют агрегации гидробии размером порядка 4 м^2 . На другой площадке того же размера максимальная дисперсия соответствует объединению 16 проб. Размер агрегаций в этом случае, согласно сказанному выше, должен составить примерно 9 м^2 . Естественно, что агрегации такого размера не могут быть обнаружены на малых площадках, точно так же, как не могли быть обнаружены и при анализе макропространственного

Таблица 21

*Дисперсия численностей в прямоугольных пробах
для гидробии на всех исследованных площадках*

Число единичных проб в укрупненных пробах		Размер, площадки, м			
		2,5×2,5		10×10	
		1	2	3	4
1	Дисперсия	24076,9	7476,8	20379,5	107773,6
2	По горизонтали	56157,0	18817,9	41637,7	186878,6
	По вертикали	56157,6	14615,3	43024,2	129928,6
3	По горизонтали	116093,0	29107,0	56347,7	330640,6
	По вертикали	47144,0	54550,3	69702,5	127935,0
4	По горизонтали	169044,0	29760,2	80534,5	499719,4
	По вертикали	118986,6	44401,0	72183,8	221817,6
5	По горизонтали	206599,8	78668,9	116676,9	81477240,0
	По вертикали	120852,0	78595,8	112660,0	215561,9
6	По горизонтали	271966,2	93730,3	120572,4	640779,3
	По вертикали	82268,2	68224,5	139796,4	232647,9
7	По горизонтали	399976,3	116888,9	199198,3	658266,3
	По вертикали	133015,0	84124,8	161958,9	326144,9
8	По горизонтали	457143,4		202490,3	755717,6
	По вертикали	129129,4		192703,8	372926,6
9	По горизонтали	593095,4		337999,6	835724,0
	По вертикали	59773,0		229420,5	502279,3
10	По горизонтали	760875,8		291259,4	907796,4
	По вертикали	115349,0		137236,2	677716,0

распределения, где каждая станция представляет площадь 200—400 м.

У макамы были обнаружены на тех же площадках скопления размером 9 м², а у олигохеты — размером 4 и 16 м². Однако у олигохеты агрегации выражены слабее, чем у двух первых видов.

При изучении характера распределения особей внутри скоплений, образуемых мелкими беспозвоночными, использовали другие методы (Смуров, Романовский, 1975, 1976; Смуров, 1975), которые позволили установить, что у всех трех видов оно носит чаще случайный характер.

Определение конфигурации скоплений проводили по методу аналогичному Грейг-Смиту (1967), но предусматривали последовательное увеличение размера проб путем объединения единичных проб в каком-либо определенном направлении: вдоль уреза воды (горизонтальное направление) и перпендикулярно урезу воды (вертикальное направление). Последнее в нашем случае совпадает с направлением движения воды при отливе и приливе.

Для гидробии на малых площадках было установлено, что дисперсия между пробами, имеющими форму прямоугольника, вытянутых по горизонтали, неуклонно растет по мере увеличения размера пробы (табл. 21). В то же время такое же увеличение раз-

Таблица 22

Дисперсия численностей в прямоугольных пробах для макамы на всех исследованных площадках

Число единичных проб в укрупненных пробах		Размер площадки, м			
		2,5×2,5		10×10	
		1	2	3	4
1	Дисперсия	639,5	128,0	1280,7	109,3
2	По горизонтали	1604,0	353,0	2830,3	198,7
	По вертикали	1604,0	228,0	3099,6	187,0
3	По горизонтали	2489,5	572,0	5126,2	272,0
	По вертикали	2856,0	470,0	4871,3	184,0
4	По горизонтали	3274,0	899,2	7637,9	391,5
	По вертикали	3935,4	638,6	6362,8	431,0
5	По горизонтали	3875,0	1224,0	9570,0	755,4
	По вертикали	4203,0	573,0	7799,7	249,6
6	По горизонтали	6262,2	1304,4	13750,9	795,6
	По вертикали	4953,4	993,0	8507,8	468,4
7	По горизонтали	5715,2	1414,7	18621,5	686,4
	По вертикали	5537,2	1036,0	8182,9	489,6
8	По горизонтали	5638,0		24951,0	675,0
	По вертикали	6559,3		6885,5	441,4
9	По горизонтали	5983,0		30997,7	940,3
	По вертикали	4504,2		8281,0	511,0
10	По горизонтали	6434,2		26493,3	807,0
	По вертикали	6916,0		2602,7	413,4

мера проб, вытянутых по вертикали, не сопровождается увеличением дисперсии. Определить размер скоплений в данном случае представляется затруднительным, поскольку на кривой зависимости дисперсий от размера горизонтальной пробы не наблюдается видимого максимума. Можно считать, что длина этих скоплений превышает 2,5 м, в то же время относительное постоянство дисперсии для вертикальных проб позволяет предположить, что ширина скоплений не превышает размера единичных проб, т. е. 25 см. Таким образом, обнаруженные скопления шириной в несколько сантиметров вытянуты вдоль уреза воды и повторяют волновой микрорельеф дна литорали.

Скопления макомы на тех же площадках вытянуты вдоль уреза воды в виде полос длиной не менее 1,2 м и шириной около 25 см. Их площадь составляет не менее 0,3 м² (табл. 22). Скопления олигохет расположены также, но ориентация выражена слабее, чем у двух первых видов (более размыта) (табл. 23).

Применение этого же метода для горизонтально и вертикально ориентированных прямоугольных проб, собранных на площадках 10×10 м, позволяет судить о характере пространственного распределения скоплений следующего более высокого порядка. Диспер-

Таблица 23

Дисперсия численностей в прямоугольных пробах для олигохеты на всех исследованных площадках

Число единичных проб		Размер площадки, м	
		2,5×2,5	10×10
		1	3
1	Дисперсия	28809,3	41705,7
2	По горизонтали	47814,3	118128,2
	По вертикали	47824,0	92256,6
3	По горизонтали	75317,5	177004,6
	По вертикали	106203,0	218113,6
4	По горизонтали	119830,5	314637,3
	По вертикали	83232,0	168436,7
5	По горизонтали	105410,4	385212,5
	По вертикали	164945,0	369879,6
6	По горизонтали	165392,0	530739,7
	По вертикали	172449,0	340809,8
7	По горизонтали	217252,0	884725,5
	По вертикали	199717,5	371249,1
8	По горизонтали	182249,0	1163231,3
	По вертикали	93382,0	300572,2
9	По горизонтали	228965,4	1190184,2
	По вертикали	137328,4	323379,4
10	По горизонтали	222847,0	1283476,4
	По вертикали	105324,2	247571,8

спи, рассчитанные для горизонтальных проб, во всех случаях неизменно выше, чем для вертикальных (табл. 21—23). Можно сделать заключение, что скопления более высокого порядка у всех трех видов на большой площадке также ориентированы вдоль уреза воды и обусловлены периодическим перемещением воды в результате приливов и отливов.

Для изучения взаимного размещения особей трех видов были построены корреляционные диаграммы численностей видов в пробах для всех площадок. Анализ их показывает, что в большинстве случаев корреляция между различными видами незначительна. Более или менее отчетливая корреляция обнаружена для гидробии и макомы на малых площадках. Полученные корреляционные диаграммы, однако, можно использовать для оценки пространственного перекрывания скоплений, поскольку проведенный анализ позволяет выделить из общего массива проб те из них, которые попали на скопления каждого из видов.

На площадке $2,5 \times 2,5$ м участки с повышенной плотностью гидробии по крайней мере частично совпадают со скоплениями макомы. Такой же вывод можно сделать для пары гидробия — олигохета.

Иная картина наблюдается на площадке 10×10 м. Здесь скопления всех трех видов обособлены весьма отчетливо. Анализ соответствующих корреляционных диаграмм показал, что скопления гидробии и полихеты перекрываются лишь отчасти ($a_{ij}=0,2$), а скопления макомы полностью находятся вне скоплений двух других видов. Таким образом, сильно перекрывающиеся распределения видов в масштабе пляжа оказываются разделенными в масштабе нескольких квадратных метров.

Общим для всех площадок является отсутствие корреляции численностей видов в пробах, находящихся вне скоплений. Создается впечатление, что пространственное размещение каждого из видов макробентоса слабо связано между собой, их пространственное перекрывание не носит какого-либо закономерного характера. Можно предположить поэтому, что само образование скоплений есть результат случайных перемещений особей по литорали (активных и пассивных), не связанных с наличием или отсутствием на том же участке особей другого вида. И только в скоплениях один вид препятствует распространению другого: при повышенных плотностях поселений скопления изученных видов пространственно разобщены, в то время как вне скоплений или при малых средних плотностях численности этих видов распределения не обнаруживают какой-либо корреляции. Таким образом, по достижении достаточно высокой плотности популяций проявляется важная роль ценологических факторов в определении микроструктуры сообщества макробентоса. Уместно напомнить, что ранее была показана столь же существенная роль межвидовых отношений в формировании микроструктуры сообщества микробентоса (гл. III).

IV.3.3.
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МАКРОБЕНТОСА
В ТОЛЩЕ ГРУНТА

В табл. 24 приведены данные о распределении массовых видов макробентоса в толще грунта на средней литорали, свободной от сплошного покрова растительности.

Самое верхнее положение занимает гидробия, у которой свыше 90% особей сосредоточены в слое 0—1 см, а 73% — на поверхности грунта. Олигохеты, мелкие полихеты и молодь двустворок предпочитают подповерхностный слой. Глубже других проникают полихета *Scoloplos armiger*, мия и пескожил. Максимальная глубина проникновения в грунт мии определяется длиной сифона особей (Свешников, 1963), кроме того, как и у пескожила, зависит от расположения плотной глины, которая на данном участке залегает сравнительно неглубоко (см. гл. I).

Большинство видов макробентоса на литорали представлены весьма эврибионтными организмами, способными переносить значительные изменения факторов среды, в частности температуры, солености, концентрации кислорода. Их расположение в толще грунта определяется не столько абиотическими факторами, сколько физической возможностью преодолевать его сопротивление. Многие виды роют ходы, норки, образуют разного рода убежища и домики, в которых поддерживается специфическая среда, отличная от окружающей. В них животные проводят значительную часть жизни. При отсутствии нарушений (биотических, абиотических, антропогенных) мелкие и крупные организмы, независимо от степени подвижности, сохраняют первоначальное положение. Таким образом, биология взрослых особей способствует длительному поддержанию сложившейся вертикальной структуры макробентоса в постоянном градиенте факторов среды.

Независимо от глубины проникновения в грунт все виды потребляют свежее органическое вещество верхнего сантиметрового

Таблица 24

Распределение видов макробентоса в толще грунта (%)

Вид	Слой грунта, см							
	0—0,5	0,5—1,0	1—2	2—5	5—10	10—20	20—30	30—40
<i>Hydrobia ulvae</i>	73	21	5	1	—	—	—	—
<i>Pelosclex benedeni</i>	3	90	6	1	—	—	—	—
<i>Spionidae</i> gn. spp.	5	84	10	1	—	—	—	—
<i>Macoma baltica</i> (мол.)	3	67	30	—	—	—	—	—
<i>Mya arenaria</i> (мол.)	1	58	33	5	—	—	—	—
<i>Macoma baltica</i>	3	20	66	10	1	—	—	—
<i>Scoloplos armiger</i>	—	—	6	51	38	5	—	—
<i>Mya arenaria</i>	—	—	—	5	42	42	10	1
<i>Arenicola marina</i> (мол.)	—	—	—	23	56	21	—	—
<i>Arenicola marina</i>	—	—	—	—	2	37	55	6

слоя (Бескупская, 1963; Соколова, 1963; и др.). Гидробия и макома собирают детрит с поверхности грунта; макома может также улавливать частицы органического вещества из слоя придонной воды. Мия — типичный сестонофаг; пескожил — типичный грунтоед, захватывающий вместе с большим количеством минеральной взвеси органическое вещество грунта. Мелкие полихеты и олигохеты питаются тонкодисперсной органикой из слоя, в котором они обитают. Итак, виды различаются не только по своему положению в толще грунта, но и по локализации источника потребляемого детрита, а следовательно, по его химическому и биологическому составу. Все вместе обеспечивают расхождение сосуществующих видов по одному или нескольким параметрам ниш (см. дальше).

IV.4 МНОГОЛЕТНИЕ И СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ МАКРОБЕНТОСА

На протяжении 1977—1989 гг. состав макробентоса губы Грязной оставался постоянным, вместе с тем наблюдали изменения в плотности и размещении большинства видов на этой территории. В табл. 25 приведены данные о средней плотности наиболее массовых видов в годы, когда проводилась полная съемка на литорали (120—140 станций).

В течение 12 лет произошло заметное изменение видовой структуры макробентоса, выразившееся, прежде всего, в многократном увеличении доли гидробии, снижении доли макомы, а в последние годы и олигохет. В то же время плотность крупных видов оставалась на одном уровне. В целом в ряде лет наблюдается процесс дивергенции структуры, выражающийся в смещении основной массы организмов к полюсам размерной шкалы. Резкое увеличение плотности гидробии в последние годы (1987—1989 гг.), вероятно, объясняется прогрессирующим зарастанием пляжа макрофитами, из-за чего уменьшается площадь, пригодная для роющих форм, и,

Таблица 25

Изменение средней плотности (экз/м²) видов макробентоса на литорали губы Грязной в течение 1977—1989 гг.

Виды	1977 VIII	Время (год, месяц)					Среднее за 1977— 1989 гг.
		1978 VI	1978 VIII	1985, VIII	1987 VIII	1989 VIII	
Пескожил	7,1	20,2	13,1	20,1	15,7	16,0	15,3
Мия	10,0	5,3	3,9	8,0	8,3	16,4	8,7
Макома	162,3	173,0	135,1	18,9	40,7	66,8	99,5
Гидробия	2970	1029	620	2770	11230	18310	6154,8
Олигохеты	1852	4546	1480	2827	1871	700	2281,0

кроме того, преобладанием в грунте мелкодисперсного органического вещества, в частности в результате уменьшения средних размеров одноклеточных организмов (=увеличения доли мелких в дов). Площадь литорали, свободная от сплошного растительного покрова, уменьшилась за 12 лет с 57 до 38 %, главным образом за счет увеличения территории, занятой соленым маршем. Наступление суши — отражение нарастающих сукцессионных процессов.

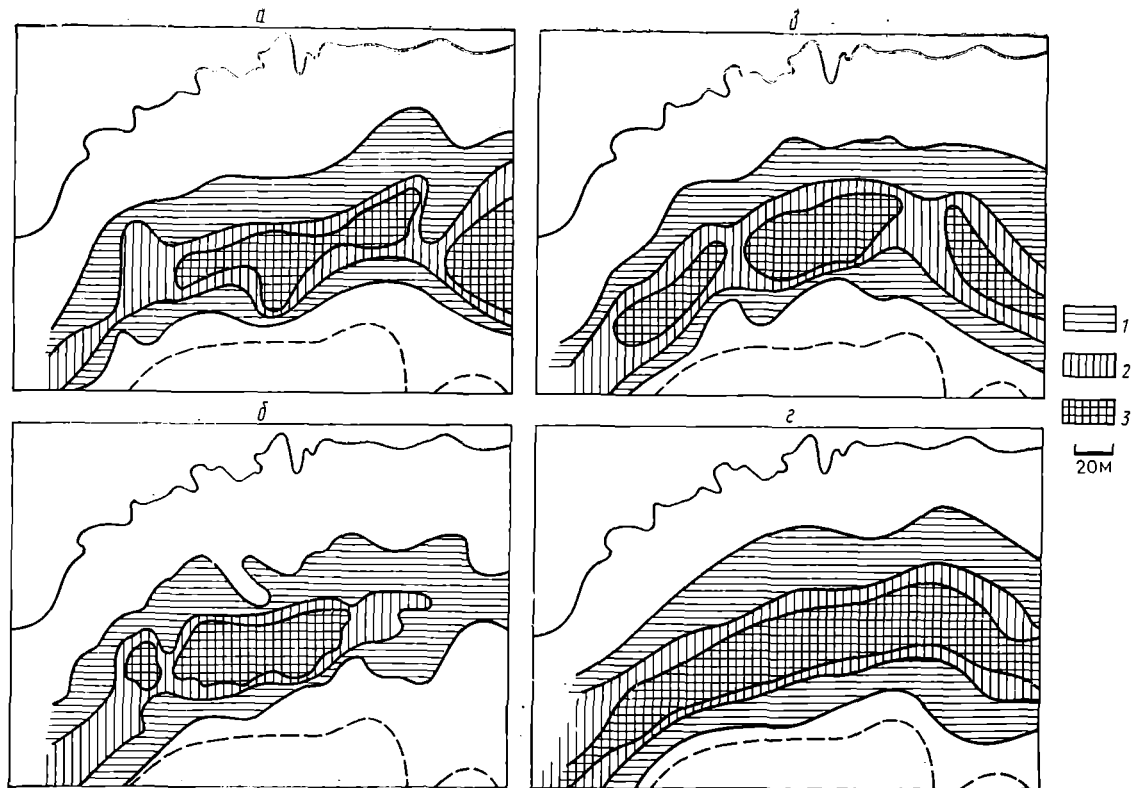
Межгодовым колебаниям численности видов макробентоса соответствуют определенные изменения в размещении их на литорали. Существенное снижение средней плотности каждого вида сопровождается пропорциональным уменьшением занимаемой им территории. На рис. 45 показано размещение популяций мий на литорали губы Грязной в августе 1977, 1978, 1985 и 1989 гг. Учитывались только особи более 10 мм. Минимальная плотность отмечена в 1978 г. (3,9 экз/м²); территория, оккупированная популяцией, составляла 1500 м², площадь под плотными скоплениями — около 240 м². Максимальная плотность мий отмечена в 1989 г. (16,4 экз/м²), площадь, занимаемая популяцией, — 1900 м², площадь под скоплениями — 560 м².

Снижение средней плотности мий в 1978 г. более чем в два раза по сравнению с предшествующим годом, как видно из рис. 45, не отразилось на территории, занимаемой популяцией (в обоих случаях она равна 1500 м²), но произошло за счет уменьшения плотности моллюска по всей территории и уменьшения на 30 % площади под скоплениями. Наиболее вероятная причина столь значительного падения численности мий — активное выедание их осенью 1977 г. и плохая зимовка. Восстановление и резкое нарастание численности в 1989 г. связано с соответствующим уменьшением элиминации хищниками. Начиная с 1987 г. в районе исследования заметно снизилась соленость морской воды (на 5—7‰), увеличилась хозяйственная деятельность человека в прилегающих районах, что сказалось на численности рыб и морских птиц.

Колебания плотности других видов макробентоса также не отражаются на положении популяции относительно горизонтов литорали; наблюдается лишь перераспределение особей внутри оккупированной видом территории. На значительную стабильность пространственной структуры популяций указывают довольно высокие, сохраняющиеся из года в год, показатели перекрытия соответствующих распределений. Так, по данным съемок 1977 и 1989 гг., максимально разведенных во времени, коэффициенты перекрытия Пянки для разных видов следующие: мия — 0,76; олигохеты — 0,78; макома — 0,79; гидробия — 0,84; пескожил — 0,80. Таким образом, за длительный период времени не произошло принципиальных изменений в размещении указанных видов, а следовательно, и в макространственной структуре сообщества макробентоса в целом. Действительно, среднее перекрытие между видами на протяжении этих лет сохраняется на уровне 0,76.

К сожалению, имеющиеся у нас материалы не позволяют строго оценить сезонные изменения численности макробентоса, так как

Рис. 45. Размещение популяции *Mya arenaria* на литорали в губе Грязной.
 m — средняя плотность, экз/м², 1 — менее m , 2 — более m , 3 — более $2m$
 а — г — годы: а — 1977, $m=10$, б — 1978, $m=3,9$, в — 1985, $m=8$, г — 1989, $m=16,4$



большинство съемок проводилось только один раз в году. Сезонные данные по отдельным станциям не могут дать верного представления о динамике всей популяции. Проведенные в июне и августе 1978 г. съемки показывают, что в конце лета средняя плотность взрослых особей (!) снизилась у разных видов на 20—55% (в среднем на 30%), что несколько выше значений элиминации, полученных в полевом эксперименте (около 23%), и, вероятно, связано также с естественной смертностью части популяции и возможными ошибками количественного учета. Полная картина сезонной динамики макробентоса невозможна без анализа размерной структуры популяций, естественной смертности и элиминации хищниками, а также скорости пополнения популяции за счет оседающих личинок, развитие которых у большинства видов проходит в пелагиали, за пределами изучаемой экосистемы. Имеющаяся богатая литература по этим вопросам убеждает в том, что экстраполяция данных, полученных в других районах Мирового океана, на локальные экосистемы малопродуктивна; требуется специальное изучение всего комплекса вопросов для конкретных условий.

IV.5 РАЗДЕЛЕНИЕ РЕСУРСОВ В СООБЩЕСТВЕ МАКРОБЕНТОСА

В табл. 26 приведены результаты нишевого анализа сообщества макробентоса в губе Грязной.

Сопоставление полученных данных с соответствующими результатами для гетеротрофного уровня микробентоса (см. табл. 13) показывает их хорошее совпадение по всем изученным параметрам. Оно не кажется нам случайным, так как отражает единство организации сообщества на всех уровнях, основанного на одних принципах, сходным образом реализуемых в общей для всех среде. Наблюдаемые различия невелики. Наиболее заметное отличие состоит в том, что виды макробентоса характеризуются несколько более узкими пространственными нишами и меньшим их перекрыванием по сравнению с инфузориями. Вероятно, оно является следствием более высокой экологической плотности организмов макробентоса (биологической насыщенности их пространства), чем у одноклеточных организмов (см. гл. II, 6). Вместе с тем время развития, как и перекрывание видов по этому параметру, в обеих размерных группах бентоса совпадают. Возможно, совпадение было бы меньшим, если бы мы учитывали также и ювенильные стадии беспозвоночных, появление которых несколько разведено во времени у разных видов.

Отсутствие собственной информации о пищевых спектрах детритофагов не позволяет измерить непосредственно ширину и перекрывание трофических ниш в сообществе макробентоса, как это было сделано в отношении гетеротрофного уровня одноклеточных организмов. Однако, учитывая значительное совпадение остальных

*Средние значения параметров ниши и их колебания
в сообществе макробентоса средней литорали
(учтены массовые виды)*

Показатель	Параметры (измерения) ниши			
	вертикальное распреде- ние в слое 0—40 см	территориальное распределение		время развития, 1977—1989 гг.
		макромас- штабное	микромас- штабное	
Ширина ниши, H средняя размах значений у раз- ных видов	0,39 0,11—0,83	0,72 0,26—0,93	0,51 0,20—0,71	0,79 0,78—0,84
Перекрывание ниш, a_{ij} среднее размах значений у раз- ных видов	0,31 0,32—0,89	0,51 0,41—0,96	0,49 0,21—0,69	0,63 0,46—0,98

Примечание. H — ширина ниши (нормированный индекс Шеннона), a_{ij} — попарное перекрывание видов (симметричный индекс Пиаки).

параметров ниши и существующую связь между перекрыванием видов по пище, с одной стороны, и в пространстве и времени, с другой (см. рис. 38), можно предположить, что неизвестные величины находятся вблизи уровня, определенного для инфузорий. В противном случае следует предположить, что пищевые ресурсы детритофагов, населяющих среднюю литораль, существенно превышают их потребности и исключают какую-либо конкуренцию, устанавливающую вышеупомянутую зависимость между параметрами. Ранее было показано, что организмы средней литорали потребляют полностью органическое вещество, поступающее из верхнего и нижнего горизонтов, не допуская его переотложения в осадке (см. гл. I и II). Расчеты, основанные на интрополяции кривой на рис. 38, полученной для гетеротрофного уровня одноклеточных, показывают, что средняя ширина трофической ниши у детритофагов макробентоса может быть оценена величиной 0,67 (против 0,51 — у инфузорий), а среднее перекрывание по пище — 0,62 (против 0,34 — у инфузорий), что хорошо согласуется с данными о более близкой избирательной способности детритофагов по сравнению с простейшими.

Примечательно, что Витлач (Whitlatch, 1980), изучая трофическую структуру 20 видов литоральных полихет, получил весьма близкие результаты. Перекрывание пищевых спектров в группе видов, питающихся детритом осадка, варьировало в пределах 0,04—0,89 (среднее — 0,62), в группе видов, потребляющих органическое вещество поверхности грунта, — в пределах 0,13—0,83 (среднее — 0,48).

Проведенные нами расчеты, в основе которых лежат данные Т. И. Бескупской (1963) по питанию беломорских островных по-

пуляций *Mya arenaria*, *Arenicola marina*, *Hydrobia ulvae* и *Macoma baltica*, также совпадают в целом с нашими, полученными иным путем. Наименьшее перекрытие пищевых спектров наблюдается у пары гидробия — пескожил (0,35), среднее — у пар: мия — пескожил (0,60), макома — пескожил (0,63), наибольшее — у пар гидробия — мия (0,82), гидробия — макома (0,88) и мия — макома (0,93). Среднее перекрытие в группе из четырех видов составляет 0,70.

Сказанное выше позволяет заключать, что в основе организации сообщества макробентоса, как и у одноклеточных организмов лежит комплементарность ниш, выражающаяся в расхождении со существующих видов по экологическим ресурсам, благодаря чему снижается вероятность жесткой конкуренции между близкими видами.

IV.6 РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МАКРОБЕНТОСА ПО ГРАДИЕНТУ ФАКТОРОВ

До сих пор мы ограничивались анализом распределения видов в пределах литорали губы Грязной. Изучаемый участок достаточно хорошо обособлен от других валунной грядой и сильно заиленными или глинистыми грунтами (см. гл. I). Колебания большинства факторов среды невелики из-за относительно небольших размеров самого участка. Для беломорской литорали весьма характерно мозаичное чередование фракций грунта и соответствующая смена одних вариантов (локальных состояний) бентосного сообщества другими. Отличия между ними в основном связаны с неравномерным распределением солености, фракций грунта и некоторых гидродинамических и литологических факторов.

В этой связи определенный интерес представляет распределение организмов по градиенту одного или нескольких факторов среды. К сожалению, на литорали такое исследование провести довольно сложно из-за прерывистости распределения организмов обусловленной мозаичностью условий. Однако оно может быть осуществлено в сублиторали на небольших глубинах.

В качестве модели был выбран участок губы Черной протяженностью около 5 км — от устья реки до мощной гряды порогов (Кривые пороги), за которыми заканчивается эстуарная зона. Соленость в пределах эстуария варьировала от 0 (в устье реки) до 22‰ (возле Кривых порогов), глубина по фарватеру — от 0,3 до 7,5 м (рис. 46). На этом отрезке были разбиты 100 станций на которых в течение 1985 и 1986 гг. брали пробы грунта для фаунистического анализа (размером 20×20 см дночерпателем Экмана или специальным совком такого же захвата при погружении в воду).

На рис. 46 показаны изменения общего количества видов, индексов выравненности и доминирования в зависимости от солености воды и глубины эстуария. Можно выделить четыре основные

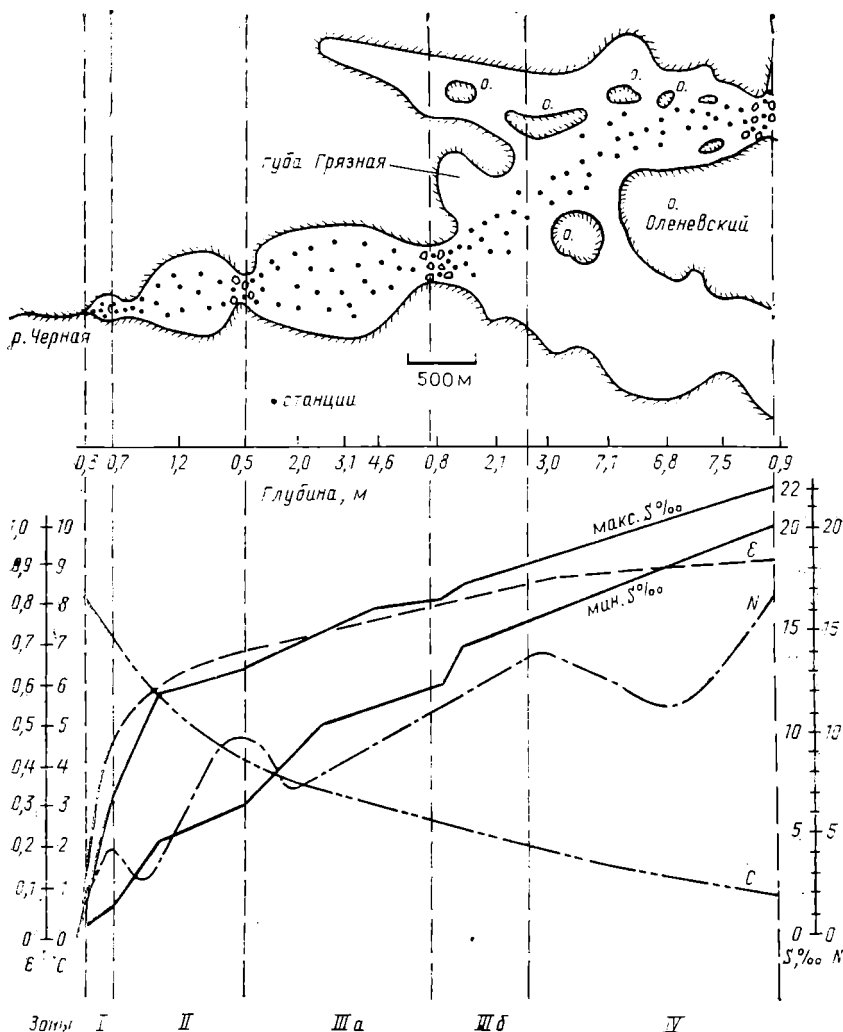


Рис. 46. Изменение видового богатства (N), выравнимости (ϵ) и доминирования (C) в зависимости от солености воды ($S\text{‰}$) и глубины эстуария р. Черной. I—IV — зоны. Объяснение в тексте

зоны, различающиеся по гидрохимическому и гидрологическому режимам и составу макробентоса. Первая зона характеризуется предельно низкими значениями солености (0—5‰), видового обилия (до 6 видов в пробе), показателя выравнимости (0,1—0,4) и максимальными значениями индекса доминирования (7—8). Здесь преобладают пресноводные олигохеты (около 80% от всей численности организмов в пробах), а также встречаются личинки двукрылых, ручейников и веснянок — виды типичного пресноводного комплекса. Вторая зона отличается более высокой, но изменчивой

соленостью (1—13‰), менее бедной фауной (до 9 видов в пробах) с выраженным доминированием солоноватоводных хирономид (около 60%) и эвригаллиных морских гастропод (гидробия, литторина). Наблюдается заметное увеличение выравненности (до 0,7) и соответствующее снижение индекса доминирования (до 4). Третья зона характеризуется существенно более высокой средней соленостью (13‰) и меньшей амплитудой ее приливо-отливных колебаний (2—7‰). Здесь развивается довольно богатая фауна беспозвоночных (до 13 видов в пробах), среди которых количественно преобладают солоноватоводные и морские эвригаллинные виды (*Pelosclex benedeni*, *Enoplus demani*, *Scoloplos armiger*, *Gammarus dubieni*, *Mytilus edulis*, *Balanus balanoides*, *Littorina littorea*, *Arenicola marina*, *Mya arenaria*, *Macoma baltica*), обычные для литорали этой зоны, в частности для литорали губы Грязной. Наконец, четвертая зона объединяет группу станций с соленостью 15—22‰ и минимальными приливо-отливными колебаниями (2—3‰). Для нее характерно возрастающее видовое богатство фауны (до 18 видов в пробах), высокие показатели выравненности (0,8—0,9) и низкие коэффициенты доминирования (1—2). Наиболее массовыми являются следующие виды: *Pygospio elegans*, *Macoma baltica*, *Scoloplos armiger*, *Terebelides stroeni*, *Eunoë nodosa*, *Priapulus caudatus*, *Cylichna alba*, некоторые из которых общие с предыдущей зоной.

Таким образом, в эстуарии в диапазоне от 0 до 22‰ на протяжении 5 км происходит постепенная смена видового состава с преобладанием в разных зонах пресноводных, солоноватоводных, морских эвригаллиных и морских стеногаллиных видов. По мере увеличения солености наблюдается плавное изменение показателей выравненности и доминирования и волнообразное, с резким возрастанием в переходных зонах, изменение видового богатства донной фауны (явление «краевого эффекта»). Ранее было показано, что такие же процессы наблюдаются в микробентосе, причем границы выделенных зон в обоих случаях совпадают (Бурковский, 1976).

Для выявления степени сопряженности распределений видов проведен кластерный анализ. На рис. 47 представлена дендрограмма связей между видами по данным съемок 1985—1986 гг. Результаты кластерного анализа подтверждают существование четырех основных групп видов, выделенных на качественном уровне. Каждой зоне соответствует определенный тип сообщества с характерным набором и соотношением видов. Зоны, как правило, отделены друг от друга узостями и подъемами дна (или порогами) так, что каждая из них представляет собой достаточно обособленную котловину с более плавным, чем на границах, изменением средней солености. Наблюдаемые различия в составе проб в пределах одной акватории связаны с различиями в гранулометрии осадка (ил, песок, камни), содержании органических веществ и кислорода, а также в скорости придонных течений. Различия меж-

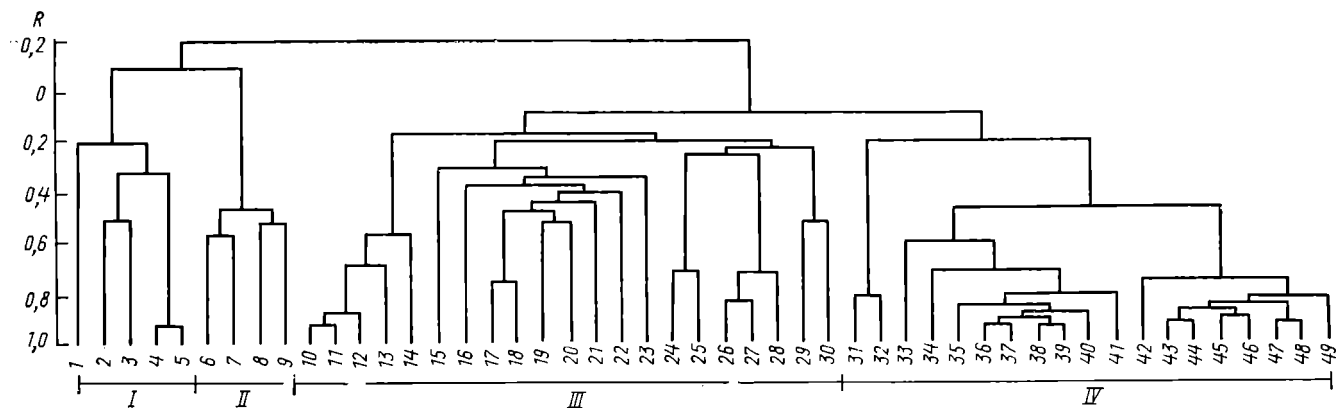


Рис. 47. Кластерный анализ распределения видов макробентоса в эстуарии р. Черной.

1—49 — виды: 1 — Diptera (larvae), 2 — Oligochaeta gn., sp., 3 — Oligochaeta gn., sp., 4 — Trichoptera (larvae), 5 — Ephemeroptera (larvae), 6 — Chironomus salinus, 7 — Hydrobia ulvae, 8 — Chricotopus vitripennis, 9 — Littorina saxatilis, 10 — Mytilus edulis, 11 — Littorina littorea, 12 — Balanus balanoides, 13 — Eulalia viridis, 14 — Gammarus dubieni, 15 — Jaera albifrons, 16 — Eteone longa, 17 — Spio filicornis, 18 — Polydora quadrilobata, 19 — Pygospio elegans, 20 — Diastylis glabra, 21 — Eteone demanii, 22 — Peloscolex benedeni, 23 — Pectinaria hyperborea, 24 — Scoloplos armiger, 25 — Cylichna alba, 26 — Priapulus caudatus, 27 — Ciliatocardium ciliatum, 28 — Terebellides stroenii, 29 — Macoma baltica, 30 — Nereis zonata, 31 — Flabelligera affinis, 32 — Eteone analis, 33 — Artacama proloscidea, 34 — Nemertini gn., sp., 35 — Phyllodoce sp., 36 — Chaetozona setosa, 37 — Arctica islandica, 38 — Traxisia forbesi, 39 — Crenella decussata, 40 — Tridonta borealis, 41 — Niconia montagui, 42 — Asterias rubens, 43 — Praxillella praetermissa, 44 — Orchomenella minuta, 45 — Lunatia pallida, 46 — Caprella linearis, 47 — Ophiopholis aculeata, 48 — Pleustes panoplus, 49 — Eunoe nodosa.

Группы видов: 1—5 — пресноводные (зона I), 6—9 — солоноватоводные и морские эвригалинные (зона II), 10—30 — морские эвригалинные (зона III), 31—49 — морские эвригалинные и степогалинные (зона IV)

ду соседними станциями носят не качественный, а преимущественно количественный характер.

Как отмечалось, видовой состав макробентоса от станции к станции в пределах изучаемой акватории изменяется довольно плавно, однако численности видов распределены весьма неравномерно, в результате формируется несколько комплексов, объединяющих виды с совпадающими распределениями в пространстве (рис. 47). В первой и второй зонах можно выделить только по одному комплексу видов (1—5 и 6—9 соответственно), в третьей — три комплекса видов (10—14, 15—23 и 24—30), приуроченных к разным типам осадка (валунно-каменистая россыпь, ил и илистый песок соответственно). В четвертой зоне обособляются два комплекса видов (33—41 и 42—49), различающихся отношением к солености, макрофитам (заросли ламинарий) и содержанию органического вещества в грунте (мягкие илы).

С ростом солености и глубины в эстуарии наблюдается увеличение связанности распределений видов в указанных комплексах. Если в первых двух сообществах имеется только одна высокая корреляционная связь (выше 0,8), то в третьем — 4, а в четвертом — 13. Интеграция сообществ, образуемых морскими видами, возрастает с увеличением солености и уменьшением амплитуды ее колебаний. Только в стабильной среде возможно формирование высоконтегрированного сообщества.

V.1

ОПРЕДЕЛЕНИЯ,

ОБЩИЕ ПОНЯТИЯ И ПОЛОЖЕНИЯ

В современной экологической литературе термин «устойчивость» применительно к сообществу используется в нескольких значениях. Наиболее употребительны два (Leps et al., 1982): 1 — эластичная или упругая устойчивость (*resilience*) определяется как способность системы возвращаться к норме после стрессового воздействия; в теоретических исследованиях соответствует асимптотической устойчивости Ляпунова (May, 1971, 1972), в практике может быть оценена как «время восстановления» видовой структуры, биомассы, продукции сообщества и т. д.; 2 — резистентная устойчивость (иначе — сопротивляемость, реже — инерция, стабильность; *resistance*) определяется как способность системы избежать замещения другой системой после стрессового воздействия; в практических исследованиях может быть оценена по сохранности видовой структуры, биомассы, продукции сообщества и т. д.

До недавнего времени среди экологов безраздельно господствовало мнение, что устойчивость естественных систем определяется их сложностью, т. е. большим числом входящих в их состав видов и взаимодействий между ними (MacArthur, 1955; и мн. др.). В основе логического обоснования непрременной однозначной связи между видовым разнообразием (показателем сложности) и устойчивостью системы лежало много искусственных допущений и упрощений, главным из которых был приоритет чисто статистических (количественных) свойств сообщества над биологическими (качественными). Одним из доказательств того, что возрастающая сложность ведет к увеличению устойчивости сообщества, служили простые лабораторные модели хищник-жертва. Они обычно состоят из немногих видов и всегда менее устойчивы, чем более сложные природные сообщества. Однако малая устойчивость лабораторных систем нередко была связана с условиями эксперимента или неправильным подбором видов для модели.

Мэй (May, 1971, 1972, 1981), изучая устойчивость математических моделей, составленных «случайным образом», впервые заметил, что возрастание сложности системы, будь то за счет увеличе-

ния числа видов или числа взаимодействий между ними, обычно ведет не к увеличению, а к снижению устойчивости системы в целом. Это позволяет сделать вывод, что единственная причина наблюдаемой в природе устойчивости сложных сообществ — высшая степень неслучайности происходящих в них взаимодействий.

Действительно, рандомизированно составленные пищевые сети в математических моделях часто содержат биологически бессмысленные элементы. Анализ «осмысленно» построенных сетей (Lawlor, 1978; Pimm, 1979) показывает, что они более устойчивы, хотя общая тенденция снижения устойчивости со сложностью сохраняется. Результаты становятся совершенно иными (устойчивость возрастает со сложностью), если в модели учитывается ситуация, при которой консументы испытывают зависимость со стороны пищевых ресурсов, а последние от них практически не зависят (De Angelis, 1975). Такая ситуация наблюдается в сообществах детритофагов.

В других исследованиях было установлено, что увеличение конкуренции за необходимые ресурсы, происходящей на низших трофических уровнях какой-либо системы (математической модели), связанное с увеличением видового разнообразия на нем, ведет к дестабилизации, тогда как конкуренция между хищниками в конечных звеньях пищевой цепи, напротив, оказывает стабилизирующее воздействие (Смит, 1976).

Наконец, зависимость между сложностью и устойчивостью модельных сообществ становится еще менее определенной, если анализировать эластичную устойчивость систем. Пимм (Pimm, 1979) обнаружил, что с возрастанием сложности (в его случае — связности) доля устойчивых сообществ сокращается. Зато внутри этого небольшого круга устойчивых сообществ упругость возрастает со сложностью.

Разноречивость результатов моделирования заставляет предполагать, что единой закономерности, приложимой ко всем сообществам, не существует. Кроме того, важно, какой вид устойчивости рассматривается в каждом конкретном случае, как она измеряется и какими методами анализируется.

К сожалению, лабораторных и полевых исследований, в которых анализировались бы перечисленные выше вопросы, не так много (Hairnston et al., 1968; McNaughton, 1977, 1978; Reimanek, Stary, 1979; Briand, 1983; и др.).

В лабораторном эксперименте проверяли гипотезу о связи видового разнообразия и устойчивости сообщества (Hairnston et al., 1968). С этой целью из 3 видов бактерий, 3 видов потребляющих их инфузорий — парамеций и 2 видов хищных простейших, специализирующихся на парамециях, конструировали искусственные сообщества во всех возможных комбинациях. Устойчивость оценивали по сохранности видов в конструкциях и по тенденции поддержания заданной пропорции между ними. Было показано, что увеличение разнообразия на нижнем трофическом уровне (бактерии) увеличивает устойчивость трофического уровня питающихся ими парамеций, что может быть связано со снижением конкуренции

среди парameций вследствие расхождения их по обогащенным трофическим нишам. Однако эта зависимость не линейная: устойчивость резко возрастает с добавлением к единственному виду корма еще одного, но затем изменяется медленно. Другими словами, связь между разнообразием и устойчивостью проявляется в определенном диапазоне изменения обоих параметров. Показано также, что в каждой ситуации важно, за счет какого вида повышается разнообразие уровня бактерий. В некоторых случаях добавление третьего вида приводило к снижению устойчивости сообщества. Устойчивость некоторых комбинаций была ниже, чем других, при любом разнообразии пищи.

В этих же экспериментах увеличение разнообразия на трофическом уровне парameций не обязательно приводило к увеличению устойчивости на этом уровне. Комбинации из трех видов парameций занимали промежуточное положение между комбинациями из двух видов. Авторы усматривают в этом наличие конкуренции второго порядка, влияющей на исход соперничества главных партнеров. Увеличение разнообразия на уровне парameций приводит к разным результатам (от увеличения до снижения устойчивости) в зависимости от того, какие именно виды составляют этот уровень и за счет каких видов увеличивается разнообразие.

Наконец, в комбинациях с участием третьего трофического уровня, увеличивающего общее разнообразие системы, наблюдали ее дестабилизацию и разрушение. Последнее, по мнению авторов, связано с неправильным подбором компонентов или неудовлетворительными условиями их существования в эксперименте.

Приведенные эксперименты остаются до сих пор уникальными, учитывая объем использованного материала и глубокий анализ биологической разнокачественности элементов, составляющих систему. Они убеждают, что в постоянной среде устойчивость системы может быть достигнута при разном уровне сложности и в незначительной мере определяется прочностью функциональных связей между ее элементами.

Понятно, что любой лабораторный эксперимент является сильным упрощением природной ситуации и не может в чистом виде переноситься на природу, тем более он не снимает проблемы изучения устойчивости естественных сообществ, развивающихся в непрерывно изменяющейся среде.

В ряде исследований, выполненных на природных сообществах, анализировали зависимость между числом видов (S), связанностью (C) и средней силой взаимодействий между элементами (β) (McNaughton, 1978; Rejmanek, Stary, 1979; Briand, 1983). При этом исходили из посылки Мэя (May, 1971, 1972), что для устойчивости необходимо условие $\beta(SC)^{1/2} < 1$, т. е. увеличение количества видов приводит к ее снижению, если не сопровождается параллельным уменьшением связанности и/или средней силы взаимодействий. Невозможность получения данных по силе взаимодействий для всего сообщества вынуждает авторов считать ее константой, которая не зависит от числа видов (S). В этом случае с увеличе-

нием количества видов сообщества сохраняют устойчивость при ус ловии снижения средней связанности, т. е. при постоянном произ ведении SC . В упомянутых работах, действительно, связанности снижалась с ростом числа видов, а их произведение оставалось примерно постоянным. Вероятно, есть основания говорить о посто янстве произведения SC в сообществах, но не совсем ясно, в какой мере оно отражает роль устойчивости как фактора, контролирующего структуру сообществ. Пимм (Pimm, 1980) указывает, что по стоянным SC остается и в том случае, если не меняется число ви дов, с которыми взаимодействует каждый отдельный вид, незави симо от общего видового богатства. Таким образом, исследование параметров S и C просто согласуется с гипотезой устойчивости Мэя, но не подтверждает ее.

При анализе природных сообществ было показано, что связан ность в изменчивой среде ниже (а устойчивость, следовательно, выше), чем в постоянной (Briand, 1983). К аналогичным выводам можно прийти, рассматривая с этой точки зрения данные, получен ные нами при изучении сообществ эстуария (см. гл. IV, 6; рис. 47). Прогноз о меньшей устойчивости сложных сообществ к экспери ментальным нарушениям был подтвержден на примере фитоцено зов (McNaughton, 1977). Нарушения снижали разнообразие толь ко в сообществах с большим числом видов; это согласуется с ги потезой о том, что у сложных систем вероятность возвращения к первоначальному состоянию ниже, чем у простых.

При всех неоспоримых достоинствах современных работ по устойчивости, на наш взгляд, все они (за небольшим исключени ем) страдают одним недостатком, потому что, как и в модели Мак-Артура, опираются преимущественно на анализ количествен ных показателей (S , C , β , H и др.), не учитывающих биологиче ской разнокачественности компонентов сообщества, определяющей реакцию отдельных видов, а через их совокупность (в разной мере интегрированную) — реакцию всего сообщества. Трудно предпо ложить, что связанность элементов в системе сама по себе, безотно сительно к ее происхождению, может определять устойчивость соо бщества. Так же трудно представить, что все виды одинаковым об разом реагируют на какой-либо фактор. Здесь можно согласиться с Бигоном (Бигон и др., 1989), что сложность природных соо бществ относится к особому типу и может по-разному влиять на ус тойчивость. Это находит частичное подтверждение и в некоторых других работах, в которых анализируются математические модели. В частности, было показано, что системы с повышенной связанно стью оказываются менее устойчивыми в отношении видового со става, но отличаются более устойчивой биомассой (King, Pimm, 1983). Еще более ценным подтверждением особого характера сложности естественных систем могут служить приведенные выше эксперименты с конструкциями из одноклеточных организмов.

Увлечение поиском закономерных связей между отдельными структурными показателями сообщества и его устойчивостью от

двинули на задний план изучение ее механизмов, знание которых помогает взглянуть на эти вопросы с иной стороны.

Г. Ф. Гаузе (1935, 1936) сформулировал представление о двух основных механизмах поддержания устойчивости видов в сообществе: физиологическом и биоценотическом. Первый связан со свойством организмов выдерживать широкий диапазон факторов, причем виды различаются по своей толерантности; второй — обусловлен связями между организмами, принадлежащими к одному или разным трофическим уровням. И в эксперименте, и в природе обычно имеет место взаимодействие этих механизмов, так как биоценотические связи обычно оказывают влияние на реакцию каждого отдельного вида на изменяющийся фактор.

Последнее было подтверждено в экспериментах, в которых изучалось влияние кислотности среды (pH) на молодые (на 4-е сутки) и зрелые, сформировавшиеся (на 16-е сутки) ассоциации простейших (Гаузе, 1936). В молодых сообществах при изменении pH среды от 6,3 до 7,9 наблюдали видоспецифическую реакцию, соответствующую толерантности простейших к этому фактору, и постепенное изменение видовой структуры, выразившееся в нарушении соотношения видов. В сформировавшихся (более связанных) сообществах того же состава, при переходе значения pH 6,9, отмечали синхронную реакцию части видов и распад сообщества на два обособленных типа (две комбинации видов), различающихся отношением к pH среды (фосфатный и бесфосфатный). Было показано, что в молодых сообществах структура поддерживалась исключительно благодаря физиологической резистентности особей (структура — простое наложение многомерных ниш), а в зрелых сообществах — благодаря сочетанию физиологического и биоценотического механизмов (под давлением оформившейся конкуренции, разведшей виды по шкале кислотности и ограничившей область их распространения). В используемых ранее терминах: эксперименты Г. Ф. Гаузе можно трактовать как способность сообщества поддерживать постоянство SC в изменяющейся среде; в молодых сообществах за счет большого количества слабо связанных видов, в зрелых — за счет меньшего количества сильно связанных видов. Во втором случае устойчивость ниже, чем в первом.

Все наблюдаемые в природе сообщества устойчивы в конкретных условиях, в противном случае они не существовали бы. В стабильной и прогнозируемой среде преимущественно развиваются сложные и динамически хрупкие сообщества, в относительно изменчивых и непредсказуемых условиях — простые и динамически прочные. Сообщества наследуют свойства входящих в них популяций. В стабильной среде на популяции действует K -отбор, в изменчивой — r -отбор. K -стратеги (конкурентоспособные, стабильные и малопродуктивные) обладают повышенной сопротивляемостью к нарушению, но пониженной упругостью (восстанавливаемостью после нарушения) по сравнению с r -стратегиями. Наблюдаемая в природе резистентная устойчивость примерно равна во всех сообществах, так как определяется соотношением физиологической, рези-

стентности особей популяций с их естественной средой. Вместе с тем, очевидно, что упругая устойчивость (время на восстановление исходной структуры) у них будет неодинаковой, зависящей от дминирующего типа стратегии популяций.

Следует подчеркнуть, что в большинстве модельных, экспериментальных и природных систем наблюдается отрицательная зависимость между сложностью (H , S , C , β) и устойчивостью на уровне целого, но эта связь не столь очевидна или даже нарушается при рассмотрении отдельных частей сообщества (трофические уровни, комплексы видов и т. д.). Вероятно, здесь многое зависит от особенностей изучаемых систем, способов выведения их из равновесного состояния и методов, используемых при оценке устойчивости. На современном этапе изучения проблемы, характеризующемся опережающим развитием теоретических исследований (в частности, математического моделирования), особенно важны фактические данные, полученные при анализе устойчивости природных сообществ.

V.2 НАБЛЮДАЕМАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ СООБЩЕСТВА

Первый шаг в изучении устойчивости природного сообщества связан с получением информации о пределах его естественной изменчивости. Об этом можно судить по сохранности видового состава и поддержанию уровня плотности (биомассы, продукции) входящих в него популяций (баланс сообщества). Этому вопросу значительной мере были посвящены предыдущие главы (II—IV). Основной вывод, который следует сделать из представленного ранее материала, заключается в том, что литоральное сообщество — сложная система, находящаяся в динамическом равновесии, при котором ее каждое локальное состояние представляет результат многообразных взаимодействий видов между собой и со средой, причем, равновесие на уровне целой системы часто связано с неравновесностью локальных состояний. Гибкость взаимодействий в сообществе — основа его резистентной и эластичной устойчивости.

Структура сбалансированного сообщества определяется тем, что несколько наилучшим образом приспособленных видов занимают основные экологические ниши. Эта группа доминантов и субдоминантов тем многочисленнее, чем больше различных ниш и чем больше специализированы виды сообщества. В экспериментах по нарушению сложившегося (естественного) баланса видов путем изменения концентрации лидирующего вида в микрокосмах было показано, что любое изменение концентрации лидера в первую очередь отражается на его ближайшем конкуренте и только затем на других ассоциированных с ним видах. Равновесное состояние восстанавливается через 20—30 сут, что соответствует смене нескольких десятков поколений инфузорий (гл. II.2.6).

На примере инфузорий было показано, что виды существенно различаются по способности поддерживать уровень плотности в флуктуирующей природной среде, и эта способность в значительной мере определяет их положение в иерархии количественной значимости. Наиболее устойчивые виды оказываются и наиболее массовыми (см. рис. 35). Причем, среди них есть и очень мелкие, быстро размножающиеся виды, которых можно квалифицировать, как *r*-стратегов, так и сравнительно крупные виды, характеризующиеся значительно более низким продуктивным потенциалом (*K*-стратеги). Мелкие инфузории имеют конкурентное преимущество на начальных стадиях сезонной сукцессии, крупные — на более поздних.

Сезонная сукцессия в микробентосе, имея в виду ежегодную повторяемость всех ее этапов и фаз, может рассматриваться как пример циклической устойчивости. В макробентосе за это время происходят более скромные изменения, связанные с колебаниями факторов среды, влияющих на время наступления размножения и выживаемость организмов, с элиминацией хищниками и с продуцированием и перемещением органического материала на литорали; они не затрагивают основ его структуры. Мейобентос в этом отношении занимает промежуточное положение.

Блоковая организация сообщества, обусловленная разным отношением видов к источникам энергии (фототрофы, хемотрофы, гетеротрофы: фитотрофы, бактериотрофы, детритофаги, гистофаги, хищники и др.) и к пространственно-временным масштабам (микроб-, мейо- и макробентос), предопределяют его сложную и неоднозначную реакцию на один и тот же возмущающий фактор.

V.3 СПОСОБНОСТЬ СООБЩЕСТВА К ЭКСПОРТУ И ИМПОРТУ ВИДОВ

Наиболее доступным и распространенным методом изучения этих процессов является колонизация безжизненного пространства природным сообществом. Сам по себе экспорт видов, в отличие от импорта, не является столь очевидной мерой устойчивости, но косвенно он указывает на зрелость сообщества и его способность в данной ситуации поддерживать сложившееся ранее равновесие.

Анализу первичной колонизации посвящена обстоятельная литература. Значительная часть исследований, выполненных на самых различных объектах, связана с экспериментальным подтверждением следствий, вытекающих из модели динамического равновесия видов в экосистемах, разработанной Мак-Артуром и Уилсоном (McArthur, Wilson, 1967). Модель связывает скорости иммиграции и элиминации колонистов с количеством уже имеющихся видов, размерами заселяемого пространства и его удаленностью от источника инвазии.

Ряд исследований проведен на простейших, одноклеточных водорослях и мелких многоклеточных животных, служащих благода-

ря своим размерам, высокой скорости размножения и простым жизненным циклам наиболее удобными моделями для изучения колонизации. Значительная часть работ связана с изучением процессов заселения островов и архипелагов птицами и другими крупными позвоночными животными. Большинство авторов отмечают значительное соответствие полученных результатов прогнозу модели Мак-Артура — Уилсона. На пресноводных планктонных организмах было показано, что структура вновь образующегося сообщества зависит от продолжительности колонизации (Cairns et al., 1976, 1983; Pratt, Cairns, 1985), от стадии сукцессии и состава сообщества донора (Yongue, Cairns, 1971), от размера заселяемого пространства (Cairns, Ruthven, 1970), от глубины (Cairns, Yongue, 1974) и трофности водоема (Henebry, Cairns, 1980), удаленности от источника инвазии (Cairns et al., 1983). Сообщества, развивающиеся из одного источника инвазии (донора) и находящиеся в идентичных условиях, в конечном итоге имеют сходную структуру (Cairns et al., 1976). В других исследованиях наряду с перечисленными факторами важная роль в формировании колониального сообщества отводится межвидовым (трофическим и конкурентным) отношениям (Maguire, 1963; Knüpling, 1979; Бурковский, 1979, 1984, 1990; Robinson, Dickonson, 1984; Piekarczyk, MacArdle, 1985; и мн. др.). Несомненно, что в разных сообществах в зависимости от их качественного состава, насыщенности и стадии зрелости колонизация имеет свои специфические особенности. В этой связи значительный интерес представляет колонизация естественного субстрата морскими бентонсными организмами, при которой источником инвазии служит весьма разнообразное и сложно организованное сообщество. Не считая работ автора, в литературе можно найти еще несколько исследований, касающихся колонизации грунта организмами мейо- и макробентоса (Chandler, Fleeger, 1983; Virnstein, Cugran, 1986; и др.).

В проводимых нами экспериментах предварительно высушенный песчаный грунт помещали на литораль, формируя его в площадки размером от 100 см² до 1 м². Заселение происходило благодаря контакту безжизненного осадка с окружающим пространством.

На рис. 48 показан процесс заселения субстрата организмами микро-, мейо- и макробентоса. Все организмы, без исключения, могут быть обнаружены на экспериментальной площадке уже в первые сутки опыта. Однако они закрепляются в новом месте не сразу. Первыми осваивают свободное пространство виды макробентоса, прежде всего *Hydrobia ulvae* и *Arenicola marina*. Оба вида питаются органическим веществом осадка, содержание которого в эксперименте даже несколько выше, чем в окружающем пространстве, за счет гибели организмов при высушивании грунта. Эти виды появляются в эксперименте в конце первой недели, и через 7–15 сут их плотность достигает соответствующих значений в природе. Успех колонизации видами макробентоса определяет лишь и их активная подвижность.

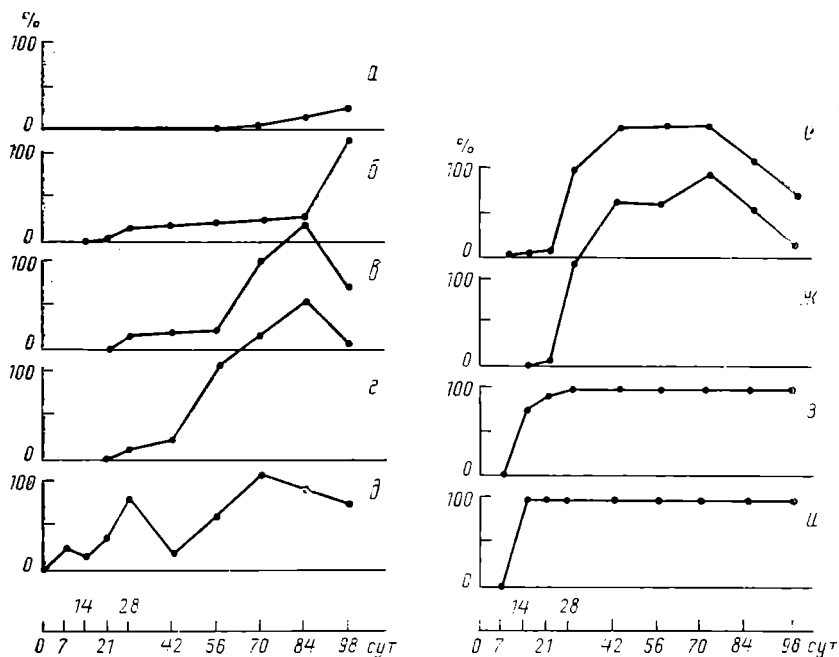


Рис. 48. Ход колонизации в морском песке. За 100% принята плотность организмов в природе.

а — и — группы организмов: а — тестациды, б — фитомасстигины, в — зоомасстигины, г — диатомовые, д — инфузории, е — нематоды, ж — гарпактициды, з — гидробия, и — пескожил

Нематоды и гарпактициды полностью осваивают экспериментальное поле только в конце четвертой недели. В это время их плотность даже несколько выше, чем в природе. Задержка по сравнению с макробентосом в освоении биотопа связана с меньшей подвижностью этих видов, а также, возможно, с их большей зависимостью от присутствия в среде организмов микробентоса. Интенсивное освоение ими свободного пространства совпадает по времени с ростом плотности инфузорий — их вероятного пищевого объекта. Вместе с тем рост плотности мейобентоса на первых этапах колонизации существенно опережает рост микробентоса (исключая некоторых инфузорий), что согласуется с ведущей ролью органического вещества в питании нематод и гарпактицидов.

Организмы микробентоса характеризуются еще более низкими абсолютными скоростями движения и на экспериментальное поле проникают пассивно вместе с частицами грунта, переносимыми приливо-отливными течениями. Пионеры появляются уже в первые часы эксперимента. Раньше других проникают инфузории, затем фито- и зоомасстигины, диатомовые и, наконец, тестациды. Проникшие организмы не сразу закрепляются на новом месте. В первое время большая часть их погибает; закрепление видов в новом

Биотопе начинается, когда физико-химические условия в нем существенно приблизятся к таковым в окружающем пространстве (Бурковский, 1979). Для консументов (инфузории, зоомастигии, тестациды), кроме того, важна обеспеченность пищей. Сопоставление данных по плотности инфузорий и их основных пищевых объектов (диатомовые водоросли и фито- и зоомастигии) показывает, что на первых этапах колонизации инфузории не обеспечены достаточным количеством пищи и потому не в состоянии достигнуть уровня природного сообщества. Поддержание популяций инфузорий в это время возможно только за счет растворенных в воде органических веществ, детрита и бактерий. Именно поэтому наиболее постоянными компонентами микробентоса на данном этапе колонизации являются мелкие бактериотрофные виды (*Uronema marina* и др.) и гистофаги (потребители мертвых клеток и тканей — *Coleps tessellatus* и др.). Заметный рост плотности популяций других видов инфузорий начинается только в конце четвертой недели опыта с увеличением плотности их пищевых объектов. К концу десяти недели плотность инфузорий в колонии достигает уровня в сообществе-доноре.

Анализ данных по инфузориям показал, что колонизация стерильного субстрата этими организмами включает несколько этапов, каждый из которых можно рассматривать как стадию постепенного приближения формирующегося сообщества к природному (Бурковский, 1979, 1984). Новое сообщество с некоторой задержкой в целом повторяет все те же стадии развития, которые в течение сезонной сукцессии проходит сообщество-донор (см. гл. III.2, 4). Отставание в развитии определяет его структурные особенности, наиболее выраженные в первые недели колонизации (иное соотношение видов, размерных и трофических групп, рис. 49). Различия касаются также скорости прироста биомассы — начальные стадии колонизации характеризуются в 1,5 раза более высокими скоростями, главным образом благодаря преобладанию в сообществе мелких быстроразмножающихся видов.

На рис. 50 показано изменение количества видов водорослей, простейших и многоклеточных животных в ходе колонизации. Во всех трех группах организмов наблюдается быстрое увеличение видового богатства в первые недели и выход на плато в последние недели эксперимента. В целом процесс внедрения новых видов соответствует теоретической модели колонизации Мак-Артура — Уилсона (McArthur, Wilson, 1967). Разные группы организмов характеризуются разной скоростью инвазии; она выше у простейших, но ниже у многоклеточных животных, что связано с различиями в механизмах проникновения этих организмов в новый биотоп, а также способностью закрепляться в нем. Успех колонизации определяется соотношением скоростей инвазии и элиминации. Для микробентоса, как отмечалось, на первый этап колонизации характерно равенство этих процессов, для мейо- и макробентоса преобладание первого над вторым, что приводит к быстрому росту плотности проникших организмов.

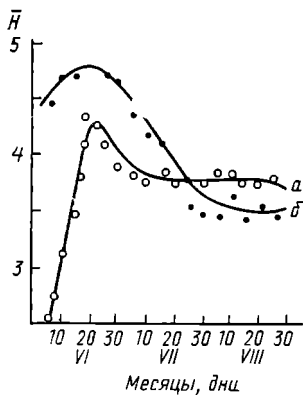


Рис. 49. Изменение видового разнообразия (H) в ходе колонизации (а) и сезонной сукцессии (б). H — индекс Шеннона (бит/ед. веса)

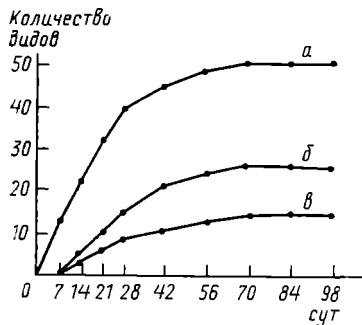


Рис. 50. Изменение количества видов в ходе колонизации. а — в — группы организмов: а — простейшие, б — диатомовые водоросли и фитомасстигии, в — многоклеточные (мейо- и макробентос)

Разные локусы экспериментального поля заселяются организмами с разной интенсивностью. Чем ближе локус расположен к источнику инвазии, тем выше скорость колонизации (Бурковский, 1990). В центре площадки плотность и видовое богатство организмов всегда ниже, чем на периферии, через которую идет заселение. Видовое насыщение (выход на плато) достигается в разных частях площадки одновременно, но при разном уровне общей плотности и количества видов, что в целом отражает зависимость организмов от факторов колонизации (физико-химические, пища), имеющих в это время неравномерное распределение на экспериментальном поле. Особенно это заметно на макробентосе. На очень маленьких площадках (30 см^2) колонизация начинается раньше, идет интенсивнее и равномернее (Azovsky, 1988).

В начале эксперимента процесс колонизации организмами макробентоса определяется главным образом характером изменяющейся среды и количеством доступной пищи, на заключительных стадиях, с ростом видового богатства и общей плотности организмов, возрастает роль взаимодействий между видами. С увеличением средней плотности и разнообразия одноклеточных организмов в колонии усложняется пространственная структура формирующегося сообщества (Бурковский, 1990). Скопления, принадлежащие разным видам, сменяют друг друга, сочетаясь в самых различных комбинациях. Однако устойчивые комплексы формируются только при условии существенного расхождения видов по трофическим нишам. На заключительных стадиях колонизации высокой плотно-

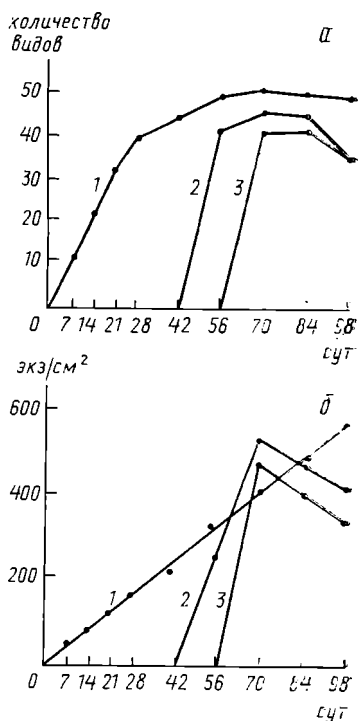
сти достигают только виды, пищевые потребности которых сильно различаются (перекрывание трофических спектров не превышает 0,15). В это время трофическая структура колониального сообщества тождественна таковой в природе.

Особый интерес представляет сопоставление видовой структуры (сложности, связанности и др.) двух трофических уровней микробентоса в колониальном и природном сообществах. Кластерный анализ показывает, что уровень интеграции их неодинаков (Бурковский, 1990). В целом элементы в колониальном сообществе связаны сильнее, чем в сообществе-доноре. В природном сообществе более интегрирован уровень консументов, в колонии — уровень продуцентов. Вероятно, это стоит в связи с разным давлением конкуренции на соответствующих трофических уровнях. Как было показано выше, инфузории внедряются в новый биотоп прежде водорослей, закрепление и рост плотности популяций идет при остром дефиците пищи, что увеличивает вероятность конкуренции и не способствует объединению видов в комплексы. Напротив, для развития продуцентов в колонии возникают дополнительные благоприятные условия: за счет более рыхлой упаковки внесенного грунта увеличивается мощность фотической зоны (с 2,5 до 3 мм), что приводит к снижению пространственной конкуренции между водорослями и создает возможность для одновременного развития большего количества видов. В результате продуценты представлены в колонии фактически единым комплексом видов на всем протяжении эксперимента (минимальный коэффициент корреляции между видами комплекса равен 0,62). Консументы (при том же уровне подобию) образуют 4 группы видов, из которых самая крупная, включающая 5 видов, формируется на заключительных стадиях колонизации.

Другой аспект изучения колонизации связан с ее возможной зависимостью от состояния природного сообщества; применительно к микробентосу, прежде всего от стадии сезонной сукцессии. На рис. 51 показано изменение количества видов и общей плотности инфузорий в экспериментах по колонизации, поставленных на разных стадиях сезонной сукцессии природного сообщества (22.VI, 4.VII и 18.VII 1986 г.). Хорошо видно, что скорость колонизации, оцениваемая этими параметрами, заметно возрастает со зрелостью сообщества донора. В раннем эксперименте видовая насыщенность (выход на плато) достигается к концу 10-й недели, в следующем — к концу 4-й, а в последнем — к концу 2-й недели. Максимум плотности инфузорий в первом эксперименте приходится на последние сутки наблюдений (14-я неделя), во втором — на 4-ю, в третьем — на 2-ю неделю. Вместе с тем в первом эксперименте в ходе колонизации формируется более разнообразное (51 вид) и количественно богатое (до 570 экз/см²) сообщество, чем во втором (46 видов, до 530 экз/см²) и тем более в третьем эксперименте (41 вид, 470 экз/см²), что отчасти связано с продолжительностью самих опытов. Видовой состав в колониях в каждый момент времени был близок таковому в сообществе-доноре. Соотношение видов (струк-

тура) на первых стадиях колонизации в экспериментах существенно отличался от природы. Оно было тем значительнее и продолжительнее, чем больше площадь колонизируемого участка и, следовательно, его автономность. Однако на заключительных стадиях колонизации во всех экспериментах структура вновь сформированного сообщества весьма близка (практически идентична) таковой в сообществе-доноре. Оценивая сходство колоний с иннокулятом в конце опыта симметричным индексом перекрывания распределений Пианки, получим следующие значения: 0,97; 0,92 и 0,85 для

Рис. 51. Скорость колонизации у инфузорий на разных стадиях сезонной сукцессии. а — изменение видового богатства, б — изменение плотности. 1 — эксперимент, поставленный 22 мая; 2 — 4 июля, 3 — 18 июля



экспериментов, поставленных в мае, в начале и середине июля соответственно. На заключительных стадиях колонизации основу сообщества во всех экспериментах составляют одни и те же виды — *Tracheloraphis incaudatus*, *Remanella margaritifera*, *Histiobalanium majus*, *Mesodinium pulex*, *Coleps tessellatus*, характерные для этой фазы сезонной сукцессии природного сообщества. Таким образом, в идентичных условиях из одного и того же источника инвазии формируется единственный вариант, соответствующий структуре самого сообщества-донора.

Сравнение наших данных с результатами аналогичных экспериментов, выполненных другими авторами, показывает, что наряду с общими закономерностями колонизации в каждом случае немало специфического. Общими чертами являются рост количества видов в колонии со временем (Cairns et al., 1976; Pratt, Cairns, 1985; Maguire, 1963; и др.), прямая связь скорости внедрения и включения новых видов с их подвижностью и эврибионтностью (Maguire, 1963; и др.), финальная моновариантность структуры колониального сообщества, образующегося из одного источника инвазии и в идентичных условиях (Cairns et al., 1976a; Dickenson, Robinson, 1985; и др.).

Многие другие процессы в морском бентосе имеют свои особенности, обусловленные характером среды, составом и организацией литорального сообщества. В нашем случае не подтвердился тезис

ю более высокой скорости колонизации на ранних стадиях сезонной сукцессии природного сообщества, оправдавший себя применительно к пресноводному планктонному сообществу (Cairns et al., 1983). Напротив, во всех экспериментах скорость колонизации в море была выше именно на заключительных стадиях сукцессии (см. рис 51). Дж. Кейрнс с коллегами объясняет свои результаты тем, что в молодых сообществах содержится больше «пионерных» видов, наиболее способных к инвазии. В морском псаммофильном сообществе на ранних стадиях сезонной сукцессии также доминируют эврибионтные виды. Однако нами был получен прямо противоположный результат, который мы связываем с действием других факторов, не имевших место в экспериментах вышеуказанных авторов. Это — низкая плотность инфузорий и значительная вариабельность среды (колебания рН, Eh, солёности, химического состава грунтовой воды) ранней весной, при постановке первого эксперимента, не способствовавшие быстрому проникновению и закреплению видов в колонии.

Несколько дольше, чем в экспериментах других авторов (Maguire, 1963; Cairns et al., 1983; Piekarczyk, MacArdle, 1985), в наших опытах формировалось композиционное равновесие сообщества. Отчасти это объясняется большими различиями в условиях среды: в природе и в эксперименте, но главная причина, на наш взгляд, заключается в существенно более сложной организации морского псаммофильного сообщества по сравнению с пресноводным планктоном, требующего больше времени на воспроизводство в эксперименте. Первые стадии колонизации морского песка находятся под контролем изменчивой среды, последующие — в большей мере контролируются биотическими факторами: пищей и конкуренцией. С ростом плотности и количества видов возрастает упорядоченность их пространственно-временных связей (Бурковский, 1990). Развитие колониального сообщества заканчивается формированием комплементарной структуры, исключающей сильную конкуренцию между сосуществующими видами, подобно тому как это происходит на завершающих стадиях сезонной сукцессии.

Сформировавшееся сообщество с относительно устойчивым балансом видов способно противостоять внедрению вселенцев. В ряде работ, выполненных на пресноводном планктоне, показано, что инвазия может увеличивать количество видов в сообществе до известного предела, зависящего от степени его насыщения (Yongue, Cairns, 1971; Cairns, Yongue, 1973). Включение дополнительного количества видов в насыщенное сообщество возможно только за счет вытеснения уже имеющихся. Причем, сопротивляемость хорошо сбалансированного сообщества определяется не столько количеством видов, сколько их взаимной притертойностью (Maguire, 1963). Устойчивое состояние может быть достигнуто при разном уровне его сложности (Robinson, Dickenson, 1984).

Мы изучали возможность внедрения черноморского вида *Euplotes* sp. в изоляты беломорского сообщества, находящегося на разных стадиях сезонной сукцессии или восстановления после дей-

твия какого-либо угнетающего фактора. В лабораторных условиях культуру черноморского вида поддерживали на дрожжевой меси. Наблюдения показали, что данный вид весьма эврибионтен, имеет высокую скорость роста (два деления в сутки) и хорошо отличается по внешнему облику от близких ему беломорских видов.

Принудительное вселение эуплотеса в сообщество летом, на разных стадиях сукцессии, приводило к довольно быстрому исключению этих инфузорий. Только в опытах, поставленных осенью, наблюдали сохранение некоторого количества эуплотесов (1—2%) в течение двух-трех недель. Таким образом, на протяжении большей части вегетационного сезона псаммофильное сообщество весьма устойчиво к внедрению новых видов, что свидетельствует о его предельной насыщенности в конкретных условиях.

Нарушение естественного баланса видов в сообществе может привести к снижению его сопротивляемости. Это можно наблюдать осенью, при резком изменении ряда параметров среды, но в еще большей мере зимой, в условиях отрицательной температуры, предельно низкой освещенности и дефицита кислорода и пищи. На рис. 52 приведены результаты опытов по внедрению эуплотеса в изоляты псаммофильного сообщества, предварительно извлеченные из-под льда и доставленные в лабораторию (температура около 13°). В это время в поверхностном слое грунта на литорали

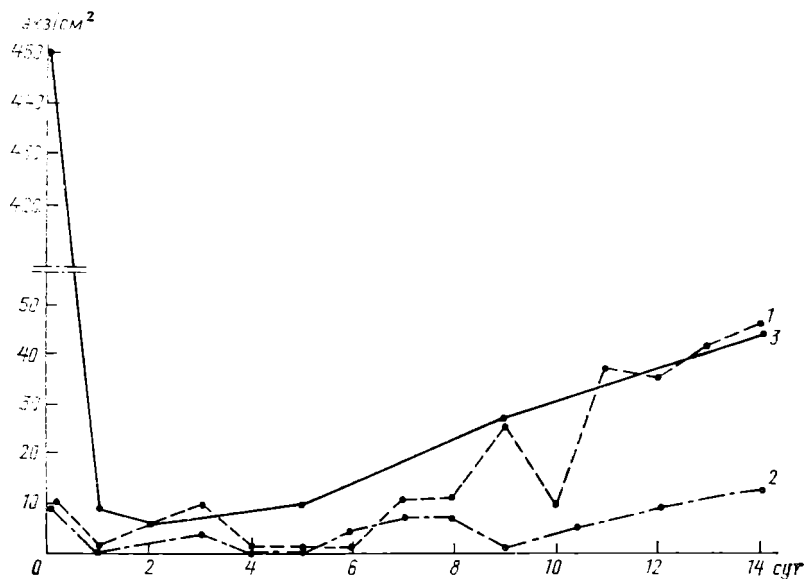


Рис. 52. Внедрение черноморского вида *Euplotes* sp. в изоляты беломорского сообщества.

1 — зимой, при искусственном освещении, 2 — летом, в темноте, 3 — летом, после удаления светозащитного экрана

были обнаружены 58 видов инфузорий, несколько видов зоофлоры и диатомовых водорослей. Общая плотность инфузорий до 100 экз/см². Изучение содержимого пищевых вакуолей инфузорий показало, что большая часть видов питается бактериями, ритмом или мелкими простейшими.

Добавление в изоляты некоторого количества особей черного вида (10% от общей плотности инфузорий) приводило к короткому периоду адаптации к включению эуплотеса в белое сообщество. Оно шло быстрее в эксперименте, в котором держивали условия сумеречной освещенности (около 50% от ней), и медленнее — в полной темноте (соответствующей освещенности под слоем льда и снега). Внедрение эуплотеса в изоляты ломовского сообщества не приводило к достоверному снижению плотности других, в том числе близких видов. Было отмечено, черноморский вид, как и большинство других, потребляет бактерий и детрит, но при этом постоянно занимает самый верхний 2-миллиметровый слой грунта, не погружаясь глубже, где находилась основная масса инфузорий. Таким образом, черноморский вид осваивал практически никем не занятую в это время пространственную нишу.

Ближние результаты были получены при внедрении эуплотеса в искусственно дестабилизированное сообщество. Нарушение естественного баланса видов достигалось полным исключением света, благодаря установке специального экрана. По истечении нескольких недель экран снимали и вносили культуру эуплотеса (плотность инкулята около 450 экз/см², что втрое превышает общую плотность инфузорий в изоляте). Значительная часть инфузорий погибала, однако оставшиеся особи после короткого периода адаптации приступали к делению (см. рис. 52). В дальнейшем, по мере восстановления структуры экспериментального сообщества, плотность черноморского вида постепенно снижалась до нуля.

Полученные данные свидетельствуют о достаточно высокой противляемости сложившегося сообщества внедрению нового вида. Ему удается закрепиться только при пониженной общей плотности других видов, независимо от причин, вызвавших такое понижение. Наши данные согласуются с утверждением некоторых исследователей (Herbold, Moyle, 1986; и др.) о том, что большинство успешных интродукций новых видов относятся к нарушенным местонахождениям.

V.4

РЕАКЦИЯ СООБЩЕСТВА НА НАРУШЕНИЕ СТРУКТУРЫ УРОВНЯ ПРОДУЦЕНТОВ

Необходимое условие функционирования прибрежных сообществ — световой поток. Свет нужен прежде всего для нормального развития фотосинтезирующих организмов; на гетеротрофный уровень он оказывает опосредованное действие через трофические

топические и метаболические связи. Как отмечалось (гл. III, 2.1), особенность псаммофильных водорослей состоит в том, что активный фотосинтез может протекать у них при весьма низкой освещенности — до 1% интенсивности прямого солнечного света (Taylor, 1964). Даже в абсолютной темноте они способны длительное время сохранять жизнеспособность (Toasen, Hoister, 1981; Gargas, Gargas, 1982). Полная темнота в течение суток не оказывает заметного влияния на поведение и распределение псаммобионтов (Бурковский и др., 1983). Выраженную реакцию можно ожидать только при длительном исключении света.

Такой эксперимент ставит сама природа зимой на литорали арктических морей. Под мощным слоем льда и снега псаммофильное сообщество заметно преобразуется за счет снижения доли фототрофных организмов и питающихся ими простейших (Бурковский, 1979, 1984). Однако в этом случае наступление темноты сопровождается другими негативными факторами — отрицательной температурой и низкой концентрацией кислорода, которые, по мнению ряда авторов (Gargas, Gargas, 1982; и др.), сами по себе лимитируют микрофитобентос. В чистом виде влияние темноты на псаммобионтов можно изучать только в специальном эксперименте. Подобный опыт был поставлен Т. Фенхелом (Fenchel, 1969) в морском аквариуме на сообществе, представленном в основном бактериями, питающимися ими простейшими и несколькими видами водорослей. Длительное исключение света привело к почти полному исчезновению немногочисленных здесь диатомовых водорослей и фитомастигин, но не отразилось на плотности бактериотрофных простейших и на физико-химических параметрах среды.

Нами был проведен аналогичный эксперимент на природном псаммофильном сообществе, в котором одноклеточные водоросли играют заведомо большую роль в питании простейших и в формировании среды (Зубков, Бурковский, 1987; Бурковский и др., 1989). Для затемнения площадки использовали шестигранную пластмассовую раму со стороной 15 см, высотой 10 см и общей площадью около 600 см², на которую натягивали соответствующий экран. Раму вдавливали в грунт на глубину 7—8 см, превышающую глубину проникновения псаммобионтов. В верхней части рамы (над грунтом) имелись отверстия для облегчения водо- и газообмена и исключения парникового эффекта (температура под экраном соответствовала контролю). Экраном в экспериментах с полным исключением света служил черный плотный полиэтилен, с частичным затемнением — калька определенной толщины, запаянная в прозрачной полиэтилен. Пространство между рамами служило контролем. Продолжительность экспериментов с полным затемнением — около 70 сут, с частичным (до 35 и 70%) — 100 суток.

В экспериментах с частичным затемнением площадки были обнаружены принципиальные различия в ответах фото- и гетеротрофных организмов. Ослабление света стимулирует рост популяций псаммофильных водорослей, но тормозит размножение простей-

ших. Максимального развития водоросли достигали при освещенности 70% от нормы, минимальной — при нормальной освещенности. Напротив, простейшие наивысшей плотности достигали при нормальной освещенности, наименьшей — при 35% от нормы. Полученный для водорослей эффект хорошо согласуется с данными других авторов (Taylor, 1964; Одум, 1975; и др.) о способности псаммофильных водорослей достигать максимального фотосинтеза при очень низкой освещенности. В нашем случае эффект стимуляции связан не только со снижением общей освещенности, но и с исключением ультрафиолетовой части спектра. Устранение этого негативного фактора и снижение общего уровня освещенности привело к быстрому росту популяций всех видов диатомовых водорослей и фитомастигин и достижению ими такого количественного уровня, при котором обострилась конкурентная борьба за общие экологические ресурсы. Вследствие этого биомасса водорослей в эксперименте растет более неравномерно; причем пики диатомовых и перидиниевых еще отчетливее расходятся во времени (в среднем — на неделю), чем в природе (Бурковский и др., 1989).

В этой ситуации сложнее объяснить падение биомассы инфузорий. Казалось бы, с ростом количества водорослей должна была расти и биомасса потребителей. Однако последовательное снижение освещенности приводит к закономерному падению биомассы простейших. Сравнительный анализ видовой структуры уровня продуцентов в эксперименте и в контроле показал, что она остается практически неизменной. Таким образом, падение биомассы инфузорий нельзя отнести за счет недостатка в эксперименте каких-либо пищевых объектов, присутствующих в природе. Остается предположить, что наблюдаемый эффект обусловлен ростом концентрации метаболитов, выделяемых водорослями и угнетающих простейших. Действительно, максимумы биомассы диатомовых и фитомастигин приходятся как раз на минимумы биомассы инфузорий. Расчеты показывают, что вклад взаимодействий пища — потребитель в наблюдаемую отрицательную связь невелик (выведание составляет до 20% продукции водорослей). Определенно можно сказать, что частичное снижение светового потока и исключение ультрафиолета приводят к нарушению естественного баланса между трофическими уровнями в псаммофильном сообществе. Видимый свет выступает, таким образом, регулятором этого баланса в природе.

Наиболее глубокие структурные изменения в сообществе псаммобионтов происходят при полном исключении света (рис. 53). Первыми реагируют фитомастигины, плотность которых в течение первых двух недель эксперимента падает с 3—5 тыс. экз/см² до нескольких сотен, а через 50—60 сут — до отдельных экземпляров в пробе, обычно лишенных хроматофоров. Обесцвечивание водорослей служило нам сигналом к прекращению теневой части эксперимента, которая продолжалась таким образом 60 сут. Сняв экран, наблюдали за восстановлением сообщества (световая часть эксперимента), которое включало два независимых процесса — размно-

Рис. 53. Реакция псаммофильного сообщества на полное затемнение и на последующее восстановление освещенности. Плотность профилирующих групп организмов и отдельных видов выражена в процентах к контролю (100%)

- 1 — Перидиниевые водоросли
- 2 — Диатомовые водоросли
- 3 — Зоомастигии
- 4 — Раковинные амёбы
- 5 — Инфузории
- 6 — Виды инфузорий:
- 7 — *Strombidium* spp.
- 8 — *Diophrys scutum*
- 9 — *Pleuronema marina*
- 10 — *Histiobalanthium marinum*
- 11 — *Pleuronema coronata*
- 12 — *Cardiostomatella vermiformis*
- 13 — *Coleps tessellatus*
- 14 — *Uronema marina*
- 15 — *Remanella margaritifera*
- 16 — *Tracheloraphis incaudatus*
- 17 — *Tracheloraphis striatus*
- 18 — *Trachelonema oligostriata*
- 19 — *Tracheloraphis phoenicopteris*
- 20 — *Histiobalanthium majus*



жение сохранившихся под экраном особей и проникновение организмов из окружающего пространства (колонизацию).

По сравнению с фитомастигинами диатомовые водоросли проявили большую устойчивость к продолжительному затемнению. Здесь обозначились две группы видов. В первую вошли преимущественно крупные водоросли (50—100 мкм: *Gyrosigma recta*, *Navicula humerosa*, *N. abrupta*, *N. amorphyla* и др.), плотность которых плавно снижалась в эксперименте и через 50—60 сут была близка к нулю. Вторая группа включала мелкие организмы (3—20 мкм: *Amphora marina*, *A. coffeaformis*, *Achnanthes delicotyla*, *Navicula salinarum* и др.), плотность которых в эксперименте была даже выше, чем в природе. В конце теневой части эксперимента встречались только самые мелкие (менее 7 мкм) диатомовые водоросли со слабо окрашенными или бесцветными хроматофорами.

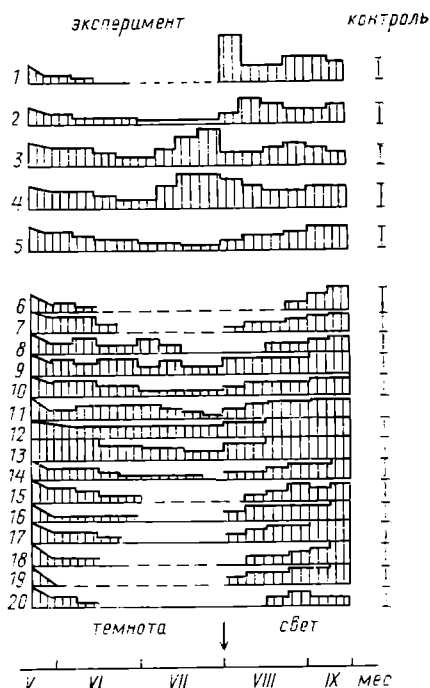
Плотность бактерий в эксперименте была на уровне контроля.

Плотность зоомастигии падала в первой половине теневой части эксперимента и возрастала (превышая контроль) во второй, причем падение плотности происходило за счет сравнительно крупных видов (более 10 мкм), рост — за счет мелких форм. Анализ содержимого цитоплазмы инфузорий показал, что чаще становятся их жертвами крупные зоомастигии, особенно в первой половине эксперимента.

Плотность раковинных амёб в эксперименте изменялась так же, как и зоомастигин: падала в первой половине теневой фазы и воз-

Рис. 53. Реакция псаммофильного сообщества на полное затемнение и на последующее восстановление освещенности. Плотность профилирующих групп организмов и отдельных видов выражена в процентах к контролю (100%)

- 1 — Перидиниевые водоросли
- 2 — Диатомовые водоросли
- 3 — Зоомастигины
- 4 — Раковинные амёбы
- 5 — Инфузории
- 6 — Виды инфузорий:
- 7 — *Strombidium* spp.
- 8 — *Diophrys scutum*
- 9 — *Pleuronema marina*
- 10 — *Histiobalanthium marinum*
- 11 — *Pleuronema coronata*
- 12 — *Cardiostomatella vermiformis*
- 13 — *Coleps tessellatus*
- 14 — *Uronema marina*
- 15 — *Remanella margaritifera*
- 16 — *Tracheloraphis incaudatus*
- 17 — *Tracheloraphis striatus*
- 18 — *Trachelonema oligostriata*
- 19 — *Tracheloraphis phoenicopteris*
- 20 — *Histiobalanthium majus*



жение сохранившихся под экраном особей и проникновение организмов из окружающего пространства (колонизацию).

По сравнению с фитомастигинами диатомовые водоросли проявили большую устойчивость к продолжительному затемнению. Здесь обозначились две группы видов. В первую вошли преимущественно крупные водоросли (50—100 мкм: *Gyrosigma recta*, *Navicula humerosa*, *N. abrupta*, *N. amorphyla* и др.), плотность которых плавно снижалась в эксперименте и через 50—60 сут была близка к нулю. Вторая группа включала мелкие организмы (3—20 мкм: *Amphora marina*, *A. coffeiformis*, *Achnanthes delicotyla*, *Navicula salinarum* и др.), плотность которых в эксперименте была даже выше, чем в природе. В конце теневой части эксперимента встречались только самые мелкие (менее 7 мкм) диатомовые водоросли со слабо окрашенными или бесцветными хроматофорами.

Плотность бактерий в эксперименте была на уровне контроля.

Плотность зоомастигин падала в первой половине теневой части эксперимента и возрастала (превышая контроль) во второй, причем падение плотности происходило за счет сравнительно крупных видов (более 10 мкм), рост — за счет мелких форм. Анализ содержимого цитоплазмы инфузорий показал, что чаще становятся их жертвами крупные зоомастигины, особенно в первой половине эксперимента.

Плотность раковинных амёб в эксперименте изменялась так же, как и зоомастигин: падала в первой половине теневой фазы и воз-

растала — во второй. Тестациды, как и зоомастигины, потребляют растворенное органическое вещество, бактерий и мелких водорослей.

Инфузории, больше чем другие простейшие, связаны с фотосинтезирующими организмами. Общая плотность их в ходе эксперимента снижается в пять раз. Можно выделить несколько групп инфузорий по характеру питания, которые различаются также поведением в эксперименте. Первыми реагируют на темноту виды, питающиеся преимущественно перидиниевыми и крупными диатомовыми водорослями — их численность резко падает в начале эксперимента (*Strombidium sulcatum*, *S. viride*, *Diophrys scutum*, *Tracheloraphis incaudatus*, *Tr. phoenicopterus* — рис. 52). Вслед за ними снижается численность видов, питающихся широким ассортиментом диатомовых водорослей (*Tracheloraphis striatus*, *Trachelonema oligostriata*, *Remanella margaritifera*, *R. rugosa*). Затем идут виды, имеющие наиболее широкий пищевой спектр, включающий наряду с водорослями бактерий и простейших в основном зоомастигии (*Cardiostomatella vermiforme*, *Histiobalantium marinum*). В течение первых 40 сут эксперимента численность популяций этих видов держалась на довольно высоком уровне; заметное снижение плотности наблюдалось на заключительных этапах. Наконец, самыми устойчивыми в изменяющемся пищевом потоке были бактериотрофный вид *Uronema marina* и гистофаг *Coleps tessellatus*, в рационе которых водоросли играют ничтожно малую роль (менее 5%). Плотность последнего вида была близка к контролю на протяжении всего эксперимента.

Таким образом, по отношению к полному и продолжительному затемнению в псаммофильном сообществе могут быть выделены две основные группы организмов. Первую составляют водоросли и питающиеся ими инфузории, вторую — бактерии, зоомастигины, тестациды и некоторые инфузории, питающиеся бактериями, детритом и растворенным органическим веществом. В ходе эксперимента постепенно снижается доля первой и возрастает доля второй группы. Общая устойчивость системы к полному исключению света определяется соотношением этих групп в сообществе, которое изменяется в ходе сезонной сукцессии (см. гл. III, 2, 4), и продолжительностью действия фактора.

Отмеченные изменения, по-видимому, обратимы, но этот процесс требует длительного времени. Полученное на 30—40-е сутки восстановление структуры сообщества (рис. 53) обязано прежде всего колонизации. В экспериментах, где при переходе к световой стадии темный экран был заменен прозрачным, предотвращающим проникновение видов из окружающего пространства, восстановление протекало медленно, затягиваясь на месяцы. Это указывает на весьма серьезные нарушения в сообществе, более существенные, чем те, которые происходят в природе зимой, под слоем льда и снега, в условиях минимальной освещенности (около 1% падающего света), отрицательной температуры и при низком общем метаболизме организмов, после которых сообщество весной в те-

чение нескольких недель восстанавливает активно функционирующую структуру. Вероятно, именно снижение метаболизма зимой оказывается необходимым условием последующего возвращения системы к этому состоянию. Так или иначе, свет — фактор, с помощью которого можно направленно изменять структуру псаммофильного сообщества.

Реакция инфузорий на полное затемнение, в отличие от частичного, отражает преимущественно трофические связи этих организмов с фитомастигинами и диатомовыми водорослями. Виды «выходят» из сообщества вслед за своими жертвами. Исключение составляют немногие инфузории, способные менять жертву, и, таким образом, дольше других удерживаться в эксперименте. В табл. 27 приведены данные, показывающие основную тенденцию изменения потреблений пищи в эксперименте по сравнению с природой.

Сопоставление данных эксперимента и контроля на 30-е сут свидетельствует об их принципиальном сходстве. Падение плотности водорослей на этом этапе (см. рис. 53) влечет за собой снижение количества питающихся ими инфузорий, но не приводит к изменению пищевого спектра последних. Достоверное изменение пищевого спектра, выразившееся в использовании более широкого ассортимента организмов, обнаружено только у *Histobalanium marinum*, *Tracheloraphis incaudatus* и *Cardiostomatella vermiforme*.

Совокупный пищевой спектр инфузорий в эксперименте на 60—65-е сут также существенно не изменился. По сравнению с более ранним этапом наблюдается некоторое увеличение доли бактерий и инфузорий. Однако по сравнению с контролем, в котором к этому времени значительно уменьшилась роль гетеротрофных организмов (с 41 до 12%) и существенно возросла роль фототрофов (с 59 до 88%), это увеличение еще более заметно. Таким образом,

Таблица 27

Питание инфузорий в эксперименте при полном
исключении света и в контроле

Показатели	Время от начала эксперимента, сутки					
	в эксперименте			в контроле		
	30	60	90	30	60	90
Количество изученных особей	289	208	107	271	376	113
Процент питающихся особей	62	28	79	57	57	56
Среднее количество пищеварительных вакуолей на питающуюся особь	3,4	3,3	3,2	3,2	2,0	1,6
Пищевой спектр сообщества инфузорий (%):						
фитомастигины	41,5	39,0	67,1	46,4	68,4	48,2
диатомовые водоросли	11,9	11,5	25,3	12,7	19,7	39,6
зоомастигины	44,5	38,4	7,1	38,1	10,6	9,6
бактерии	1,4	7,4	0,5	1,8	1,0	1,2
инфузории	0,7	3,7	0	1,0	0,3	2,6
Количество присутствующих в пробе видов	15	15	25	15	23	25

в конце теневой части эксперимента совокупные пищевые спектры инфузорий, развивающихся в опыте и контроле, очень различаются. Причем, эти различия связаны не с изменением характера питания отдельных видов (пищевые спектры большинства видов не изменились), а в основном с разнонаправленными изменениями видовой структуры сообщества в эксперименте и в природе. В первом случае постоянно росла доля видов, потребляющих зоомастигин, бактерий, инфузорий и мертвые ткани и клетки, во втором — доля фитофагов.

В эксперименте с уменьшением биомассы водорослей снижается количество питающихся инфузорий (с 62 до 28%). Оно никогда не равно 100% и, по-видимому, отражает существование физиологических (связанных с длительным перевариванием и усвоением пищи), световых и приливо-отливных ритмов питания у инфузорий. Однако двухкратное снижение количества инфузорий с пищевыми вакуолями может быть только результатом ухудшения условий питания. Наибольший процент голодных особей имеют узкоспециализированные фитофаги (85%), наименьший — гистофаги (8%), что стоит в связи с количеством их пищи в среде. В среднем пищевых вакуолей на питающуюся особь было больше в эксперименте, чем в природе, причем в эксперименте это количество сохранялось на одном уровне, а в природе — уменьшалось.

Объяснить этот факт можно наличием у инфузорий световых ритмов питания. Известно, что деление многих простейших протекает интенсивнее в темное время суток. Этому предшествует активное питание. Возможно, что темнота в эксперименте служит постоянным сигналом, стимулирующим потребление пищи. Питание впрямь позволяет инфузориям некоторое время поддерживать популяцию при остром дефиците пищи. В конце темновой части эксперимента крупные виды (*Tracheloraphis incaudatus*, *Tr. phoeicopterus*, *Cardiostomatella vermiforme*), питающиеся в основном крупными диатомовыми водорослями и фитомастигинами, встречаются в двух размерных вариантах: нормальные и мелкие особи. Крупные особи, как правило, лишены пищевых вакуолей и малоподвижны. Возможно, они живут за счет РОВ и запасенных ранее питательных веществ (цитоплазма сильно гранулирована). Цист не обнаружено. Мелкие формы более активны, с мелкими диатомовыми водорослями, зоомастигинами и бактериями в пищевых вакуолях. На 60—65-е сутки эксперимента сохраняются только мелкие формы крупных видов.

Размножение, после того как пищевые ресурсы полностью исчерпаны, известно у инфузорий, культивируемых в лабораторных условиях (Cameron, 1973; Taylor, Berger, 1976; Salt, 1975). При этом, как и в нашем случае, наблюдается резкое уменьшение средних размеров особей. По мнению Тейлора и Бергера, размножение за счет уменьшения размеров особей является стратегией популяции, которая дает возможность дожить до обнаружения нового источника пищи. Такая стратегия выгоднее, чем если бы в популяции осталось меньшее количество более крупных особей. Кроме

того, мелким особям проще удовлетворить пищевые потребности за счет растворенных в воде органических веществ (в отсутствие оформленной пищи).

Первыми на свет (удаление экрана) реагируют фитомастигины, количество которых в течение нескольких суток резко возрастает, вдвое превышая контроль (см. рис. 53). Затем увеличивается плотность диатомовых водорослей. Через 25—30 сут (т. е. на 85—90-е сут эксперимента) восстанавливается видовой состав и структура уровня гетеротрофов. В это время пищевой рацион сообщества инфузорий в эксперименте и природе близок (см. табл. 27). Таким образом, псаммофильное сообщество, благодаря указанным выше процессам, восстанавливает естественный баланс в течение одного месяца после удаления экрана.

Результаты экспериментов по исключению света, поставленных на разных стадиях сезонной сукцессии, принципиально совпадают. Всюду с уменьшением численности фотосинтезирующих организмов снижается доля питающихся ими простейших и возрастает относительная роль мелких бактериотрофных, хищных и гистотрофных видов. Псаммофильное сообщество наиболее устойчиво к полному затемнению на ранних стадиях сезонной сукцессии (в начале лета), когда преобладают мелкие эврибионтные виды, потребляющие бактерий и мелких водорослей. Во второй половине лета при массовом развитии относительно крупных и менее эврибионтных (интерстициальных) видов исключение света вызывает более резкие изменения общей плотности и структуры псаммофильного сообщества. Наконец, в осенних экспериментах на завершающих стадиях сезонной сукцессии устойчивость сообщества минимальна. Восстановления структуры в двух последних экспериментах не наблюдали.

Описанные эксперименты были поставлены также в другой модификации. В качестве ингибитора фотосинтеза использовали атразинпроизводное симм-триазина, применяющегося в сельском хозяйстве как гербицид при обработке посевов хлопчатника, плантаций винограда и цитрусовых, а также в исследованиях фотосинтеза в биохимии и биофизике. Как и широко распространенный ингибитор фотосинтеза — диурон, атразин блокирует реакцию Хилла путем ингибирования нециклического транспорта электронов по ВТЦ хлоропластов и синтез АТФ, непосредственно связанный с этим процессом. Преимущество атразина перед диуроном в его растворимости в воде и меньшей токсичности для животных (Брагинский и др., 1987). Предварительные исследования на популяциях разных видов одноклеточных организмов (бактерии, фитомастигины, диатомовые, инфузории) показали отсутствие неспецифического ингибирования при концентрациях атразина от 1 до 100 мг/мл (в экспериментах, продолжительностью до 7 сут).

Использование концентраций 1 и 10 мг/мл в полевых экспериментах не дали заметного эффекта в течение 14 сут. Были применены более высокие концентрации атразина (100 мг/мл), в результате чего получили выраженную реакцию сообщества. Как и в

экспериментах с исключением света, наибольшую чувствительность к изучаемому веществу проявили крупные фитомастигины, которые полностью исчезли на экспериментальных площадках на 18-е сут. Несколько меньшей чувствительностью характеризовались мелкие фитомастигины, затем — крупные диатомовые водоросли. Под влиянием атразина проходили все уже описанные выше процессы исключения гетеротрофных организмов вслед за своими жертвами, однако скорость «выхода» всех компонентов сообщества была ниже, чем в экспериментах с исключением света. Наиболее устойчивыми, как и прежде, были виды, менее зависимые от фотосинтезирующих организмов.

Итак, устойчивость трофического уровня консументов в изменяющемся пищевом потоке определяется, прежде всего, сложившимся разнообразием и возобновляемостью пищевых ресурсов. При ингибировании продуцентов она выше на начальных стадиях сезонной сукцессии псаммофильного сообщества и ниже на заключительных этапах, когда формируется комплекс специализированных видов, многие из которых являются преимущественными потребителями фототрофных организмов. На любое изменение пищевого потока виды реагируют избирательно (индивидуально), в соответствии со своими пищевыми потребностями.

V.5 УСТОЙЧИВОСТЬ СООБЩЕСТВА К НЕКОТОРЫМ АБИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ

В полевых и лабораторных экспериментах изучали устойчивость видовой структуры псаммофильного сообщества (микробентоса) к некоторым факторам среды. Для этого изоляты (бруски грунта вместе с организмами) помещали в иную среду с другими значениями абиотических факторов.

Предварительное изучение цилиатофауны эстуария показало, что она формируется за счет морских эвригаллинных, солоноватоводных и некоторых пресноводных видов (Бурковский, 1976). Снижением солености от 22 до 0‰ происходит постепенная смена одних видов другими. Наиболее чувствительные к опреснению морские интерстициальные инфузории, большинство которых не выдерживает понижения солености до 16‰. Соленость 3—10‰ служит препятствием на пути распространения как морских эвригаллинных, так и пресноводных инфузорий. Эта специфическая зона (Хлебович, 1974) населена преимущественно солоноватоводными видами. Опресненные губы и эстуарии представляют собой по существу природный эксперимент по влиянию солености и некоторых других факторов (рН, Eh, сапробность) на организмы. Она дает наглядное представление о реализации естественной (физиологической) резистентности организмов к этим факторам в конкретных биоценологических условиях.

Нами была поставлена серия экспериментов по трансплантации морского грунта вместе с его населением (бруски $25 \times 25 \times 5$ см) из губы Грязной в более опресняемые участки эстуария (Бурковский, 1986).

На рис. 54 приведены данные эксперимента по трансплантации морских инфузорий в эстуарий с весьма низкой и переменной соленостью (4—12‰), повышенным содержанием органического вещества (5—6% от веса осадка), низким окислительно-восстановительным потенциалом (E_h ниже 160 мВ на поверхности грунта) и практически не заселенный инфузориями (встречаются единичные экземпляры солоноватоводных видов). Анализ динамики видового состава инфузорий в эксперименте показал, что все массовые виды сохраняются до конца опыта. При этом выделяются две группы организмов, различающиеся реакцией на новые условия. Виды первой группы (*Coleps tessellatus*, *Pleuronema coronata*, *Prorodon limanei*, *Histiobalantium marinum*, *H. majus*) — неспецифические псаммофильные инфузории, в течение эксперимента снижают плотность популяций. Реакция этих видов складывается из отношения к двум факторам: низкой солености и восстановительной среде. На морской литорали эти виды развиваются при значительно более высокой солености (20—25‰) и преимущественно в самом поверхностном слое песка, характеризующимся окислительными или слабо восстановительными условиями (E_h более 180 мВ). При благоприятном кислородном режиме эти виды встречаются в супралиторальных ваннах (Бурковский, 1971) и опресненных губах (Бурковский, 1976) при солености не ниже 10‰.

Вторая группа представлена в целом менее эвригалинными, но и менее оксифильными видами, населяющими в морском песке подповерхностный восстановительный слой ($E_h = 100—160$ мВ). Все они из морских родов и даже семейств: *Tracheloraphis incaudatus*, *Tr. phoenicopterus*, *Tr. striatus*, *Trachelonema oligostriata*, *Remanella margaritifera* (специфические псаммофильные инфузории). После продолжительного периода адаптации (около 40 сут) они восстанавливают исходную плотность. Реакция этих видов обусловлена отношением к одному негативному фактору — низкой солености. Очевидно, что устойчивость инфузорий в этом случае объяснена прежде всего физиологическому механизму адаптации, действующему на уровне отдельных особей и целой популяции. Вместе с тем реакция морских инфузорий на изменение солености оказалась не видоспецифичной, как можно было ожидать из данных по толерантности этих видов в изолированных лабораторных популяциях (Ах, Ах, 1960; Виск, 1964, 1967; наши данные), а групповой. Виды, относящиеся к одной и второй группам, характеризуются синхронной реакцией на изменяющийся фактор (см. Бурковский, 1986), что позволило представить их на рис. 54 и 55 всего двумя соответствующими кривыми. В лабораторном эксперименте, где устойчивость морских инфузорий к опреснению оценивалась по LD—50, нами были получены данные, в целом сходные с литературными. Они свидетельствуют о неполном совпадении потенци-

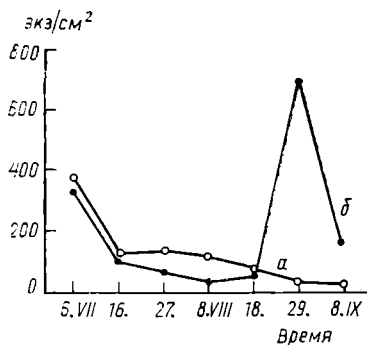


Рис. 54. Реакция морских инфузорий на понижение солености (до 4‰) и окисленности среды в отсутствие инородного биоценотического окружения.

а — первая группа, б — вторая группа (пояснения в тексте)

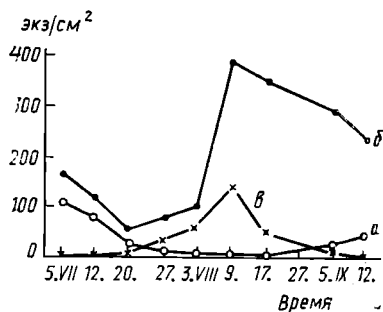


Рис. 55. Реакция морских инфузорий на понижение солености (до 8‰) и окисленности среды в условиях инородного биоценотического окружения.

а — первая группа, б — вторая группа, в — третья группа (пояснения в тексте)

альных солевых ниш у видов, образующих одно сообщество. Большинство морских инфузорий не выдерживали понижения солености до 8‰. Вместе они дают непрерывный (!) ряд солевой устойчивости от 16 до 4‰ (LD—50: 16 — *Tr. phoenicopterus*, 14 — *Tr. incaudatus*, *Tr. striatus*, 12 — *Tr. oligostriata*, *R. margaritifera*, 10 — *C. tessellatus*, *H. majus*, 8 — *H. marinum*, 6 — *P. coronata*, 4‰ — *U. marina*). Тот факт, что в полевом эксперименте разные виды ведут себя одинаково, может быть объяснен взаимодействием между элементами системы, синхронизирующими их реакцию.

В ряде работ было показано, что между видами в сообществах простейших существуют разного рода (в основном метаболической природы) синэргические связи, которые могут синхронизировать реакцию экологически близких видов и приводить к образованию внутри ассоциаций относительно устойчивых комплексов (Гаузе, 1936; Walker, 1975; Vandermeer, 1969; Hairston et al., 1968; Langlois, 1977).

Важно отметить, что сообщество трансплантанта (изолят), изолированное и помещенное в иные условия, тем не менее, продолжает развиваться аналогично донору. На заключительных стадиях эксперимента видовая структура обоих сообществ была практически одинаковой ($a_{ij}=0,96$).

На рис. 55 приведены результаты другого эксперимента, усложненного введением биоценотического фактора. Трансплантант поместили на участок, имеющий в целом более благоприятный гидрохимический режим (соленость — 8—16‰, $C_{орг}=2,3\%$, Eh на поверхности — 180 мВ), но занятый хорошо развитым солоноватоводным псаммофильным сообществом. Основу его составляли морские эвригалинные (общие с трансплантантом) и солоноватоводные (специфические эстуарные) виды.

Присутствие солоноватоводных инфузорий (третья группа) заметно повлияло на реакцию некоторых видов на новые условия и на видовую структуру сообщества трансплантанта. Как и прежде, сообщество разделилось на две группы, но несколько иного состава. В первую группу вошли виды, отсутствующие в песке эстуария из-за неудовлетворительного кислородного режима (*C. tessellatus*, *P. coronata*) или низкой солености (*Tr. incaudatus*, *Tr. phoenicopterus*). Примечательно, что в отсутствие инородного биоценотического окружения (в первом эксперименте) трахелорафисы выдерживали значительно большее опреснение, а колепс и плеуронема — более низкое содержание кислорода. Это указывает на важную роль биоценотического фактора в реализации физиологической устойчивости инфузорий и хорошо согласуется с данными, полученными ранее Г. Ф. Гаузе (1936) при изучении влияния pH среды на устойчивость пресноводного сообщества.

Во вторую группу вошли виды, общие для трансплантанта и эстуария (*R. margaritifera*, *Tr. striatus*, *Tn. oligostriata*, *H. marinum*, *H. majus*, *P. limanei*). Собственно эстуарные виды не оказывают отрицательного влияния на них. Период адаптации к новым условиям у них втрое короче, чем в первом эксперименте.

Эстуарное сообщество оказывает влияние на трансплантант, изменяя его в своем направлении. Особенно велико оно в первой половине эксперимента, в период адаптации трансплантанта к новым условиям, когда в него проникают эстуарные виды. Однако во второй половине опыта сообщество трансплантанта возвращается в исходное состояние. При постановке опыта сходство видовой структуры экспериментального и эстуарного сообществ оценивалось $a_{ij}=0,37$, через месяц $a_{ij}=0,92$, в конце — $a_{ij}=0,45$. В то же время сходство трансплантанта с сообществом донора на заключительных стадиях восстановления его структуры соответствовало $a_{ij}=0,66$. Трансформация морского псаммофильного сообщества в солоноватоводное (и обратно) осуществляется в результате замены специфических морских инфузорий специфическими солоноватоводными инфузориями (и наоборот) при сохранении качественного и количественного состава видов, общих для обоих сообществ.

Важно знать, является ли в этом процессе сообщество изолята активной стороной (по меньшей мере — после адаптации к новым условиям) или его изменение обусловлено активным внедрением в него солоноватоводных видов, которые чисто механически модифицируют его. Сопоставление роста плотности специфических эстуарных видов в трансплантанте и в самом эстуарии показывает, что он протекает в обоих случаях одинаково (время достижения и величина пиков плотности солоноватоводных видов в обоих сообществах полностью совпадают (Бурковский, 1986), т. е. сообщество трансплантанта в этих условиях не оказывает сопротивления внедрению эстуарных видов.

Суммируя результаты экспериментов по трансплантации изолята морского псаммофильного сообщества в эстуарий, следует

подчеркнуть, что устойчивость организмов к солености и окисленности среды находится под контролем биоценологических факторов — синэргических или конкурентных взаимодействий, соответственно синхронизирующих или обостряющих индивидуальные реакции видов. В отличие от реакции организмов на изменение пищевого потока или концентрации лидирующего вида, имеющей выраженную видоспецифичность, отклик на резкое изменение абиотических факторов носит отчетливый групповой характер, отражающий наличие в сообществе соответствующих комплексов видов со сходными предпочтениями. В конкретном случае — это эвриоксибионтные стеногалинные и стенооксибионтные эвригалинные виды.

В другой серии экспериментов изучали устойчивость псаммофильного сообщества, находящегося на заключительной стадии сезонной сукцессии, к действию комплекса плавно изменяющихся факторов среды (Бурковский, Азовский, 1985). Для этого изolat объемом 60 см³ переносили в лабораторию, где содержали в специальных кюветах соответствующего размера при относительно постоянной температуре. Водобмен в сосудах осуществляли добавлением морской фильтрованной воды; их устройство обеспечивало дренирование всей толщи песка и поддержание постоянного уровня влажности. Регулярный долив свежей морской воды в кюветы приводил к плавному изменению физико-химических свойств интерстициальной воды, приближая их к таковым в свободной воде (рН с 6,5 до 7,5), Eh (с 160—180 до 220—260 мв — на поверхности), общая соленость снижалась в среднем на 3—4‰. Освещенность в эксперименте была в 2—3 раза ниже, чем на литорали.

Плавное изменение указанных параметров не отразилось на видовом составе сообщества — все виды сохранились до конца эксперимента. Однако существенно изменилась его структура. На протяжении 52 сут наблюдали значительное снижение биомассы и трофического разнообразия сообщества, но вместе с тем — увеличение скорости сукцессии и видового разнообразия (рис. 56). Снижение общей биомассы, как выяснилось, связано не с падением численности организмов, а с изменениями размерной структуры сообщества. В ходе эксперимента происходила смена массовых видов. Вначале доминировали крупные интерстициальные (стеногалинные и эвриоксибионтные) инфузории, характерные для среды с относительно низкими значениями рН и Eh и морской соленостью, питающиеся преимущественно диатомовыми водорослями и фитомастигнами (*Tracheloraphis incaudatus*, *Tr. phoenicopterus*, *Tr. striatus* и др.). Затем их сменили более эвригалинные интерстициальные виды средних размеров, в рационе которых преобладали мелкие диатомовые водоросли и бактерии (*Remanella margaritifera*, *Oxytricha discifera*, *Trachelostyla caudata*). На завершающем этапе в сообществе преобладали мелкие стенооксибионтные (оксифильные) эвригалинные виды, характерные для среды с относительно высокими значениями рН и Eh и переменной соленостью; они потребляют в основном мелких диатомовых, зоомастигин и бактерий (*Pleuronema coronata*, *Uronema marina* и др.).

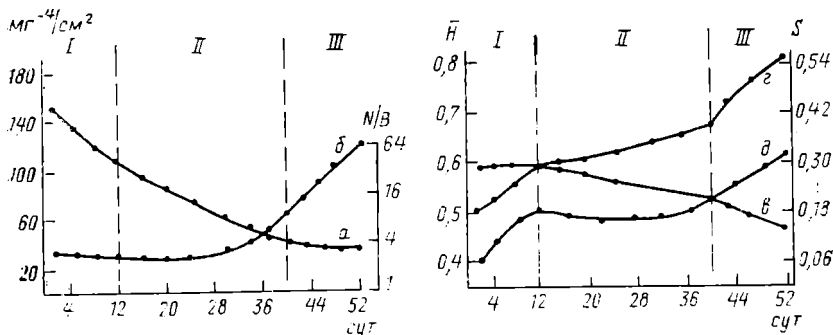


Рис. 56. Изменение некоторых структурных характеристик сообщества инфузорий в лабораторном эксперименте.

а — общая биомасса инфузорий, $\text{мг}^{-4}/\text{см}^2$, б — отношение численности к биомассе (N/B), в — трофическое разнообразие ($\bar{H}$, в долях от максимально возможного), г — видовое разнообразие (то же), д — скорость сукцессии (S , безразмерная величина).

I—III комплексы видов (пояснение в тексте)

Смена комплексов доминирующих видов, как показано на рис. 56, совпадает с достаточно резкими (в некоторых случаях — скачкообразными) изменениями структурных параметров сообщества. Таким образом, как и в экспериментах Г. Ф. Гаузе (1936), плавное изменение факторов среды вызывает скачкообразную реакцию в зрелом псаммофильном сообществе. В данном случае наблюдается своеобразный «обратный» сезонному ход развития изолята — от вполне зрелого состояния с выраженным доминированием крупных интерстициальных видов к более раннему «весеннему», с преобладанием мелких эврибионтных видов. Так как количество переменных параметров в этом опыте было несколько больше, а сами изменения меньше, чем в экспериментах по трансплантации изолятов в эстуарий, то реакция сообщества оказалась более сглаженной. Общими для всех экспериментов являются высокая пластичность псаммофильного сообщества, его способность сохранять в изменяющейся среде первоначальный набор видов, обусловленные соответствующей высокой физиологической резистентностью организмов. Вместе с тем при сохранении видового состава в сообществе происходят существенные изменения видовой структуры. Конечная устойчивость сообщества в каждом случае достигается не за счет изменения его сложности, а благодаря соответствию его состава конкретным условиям, т. е. естественному отбору видов в регламентирующих условиях среды.

V.6 УСТОЙЧИВОСТЬ СООБЩЕСТВА К НЕКОТОРЫМ АНТРОПОГЕННЫМ ФАКТОРАМ

До сих пор рассматривалось влияние естественных факторов среды на устойчивость прибрежного сообщества. Особый интерес

представляют данные об устойчивости сообщества к антропогенным факторам. Нами изучалось действие различных нефтепродуктов, минеральных удобрений, некоторых тяжелых металлов и гербицида — атразина — самых распространенных загрязнителей в морской прибрежной зоне — на сообщество литорали.

Влияние нефтяных углеводородов (бензина, соляра, машинного масла АС-10) на сообщество изучали в сериях экспериментов. В одной из них использовали смесь машинного масла с дизельным топливом в соотношении 1:5 (Молибога и др., 1982; Ткаченко, Бурковский, 1986). Машинное масло предварительно окисляли небольшим количеством азотной кислоты с последующей ее нейтрализацией углекислым натрием. Такая смесь, в отличие от раздельного применения нефтепродуктов, дает устойчивую эмульсию в морской воде, качественно имитирующую антропогенное загрязнение среды и исключаящую неравномерность распределения вещества в грунте. Результаты химических анализов показали, что большая часть нефтепродуктов удаляется из верхнего 5-сантиметрового слоя грунта в первые три дня эксперимента. При начальной концентрации нефтепродуктов $0,5 \pm 0,3$ г/кг грунта через три суток она составляла $0,02 \pm 0,02$ г/кг и оставалась неизменной в течение трех первых месяцев эксперимента. Эта величина соответствует фоновой концентрации для некоторых районов Северной Атлантики ($0,01$ — $0,10$ г/кг; Edward, 1981), но не типична для все еще сохраняющего чистоту Белого моря.

Эксперименты по влиянию смеси нефтепродуктов проводили на изолятах литорального сообщества. Для этого пластмассовыми рамами высотой 25 см и сечением 625 см^2 отсекали соответствующий объем грунта, в который вносили токсикант (концентрации: 0,3; 0,6; 1,2; 2,5; 5; 10; 50 г/кг). Сверху рамы закрывали нейлоновым ситом, предотвращающим иммиграцию и эмиграцию организмов макробентоса. Продолжительность опытов от 3 мес до 2 лет.

Эксперименты показали, что даже самые низкие используемые концентрации нефтепродуктов (от 0,5 — в первые дни — до $0,02$ г/кг грунта — в последующие дни), близкие к фоновым для некоторых загрязненных районов Мирового океана, на беломорское сообщество оказывают разрушающее действие. Можно выделить две группы организмов, по-разному реагирующих на внесение токсиканта. Первая группа включает виды, резко снижающие плотность популяции уже в первые сутки эксперимента и не восстанавливающие ее до полного удаления токсиканта из грунта (на что требуется не менее года). Это — гетеротрофные организмы всех размерных групп: от микро- до макробентоса. Среди них наименее устойчивы — полихеты и раки, которые погибают в первые сутки эксперимента, затем брюхоногие и двусторчатые моллюски (погибают в течение первой недели), наиболее устойчивы — простейшие, некоторые из которых сохраняются до конца эксперимента. Вторая группа включает виды, не только не снижающие, но во многих случаях повышающие плотность в эксперименте. Это — диатомовые водоросли и фитомастигины.

Показатели	Время (продолжительность эксперимента, сутки)									
	1	2	7	17	47	63	80	90	420	780
Общее количество видов										
Эксперимент	28	22	17	14	10	8	5	5	30	29
Контроль	28	29	27	28	27	30	28	23	32	30
Общая плотность инфузорий, экз/см ²										
Эксперимент	361	86	63	58	54	57	34	27	578	606
Контроль	327	379	393	364	657	518	523	361	720	630
Плотность видов, сохранившихся до конца эксперимента, экз/см ²										
Uronema maripala эксперимент	76	15	6	8	15	13	17	15	89	71
Uronema maripala контроль	70	93	118	121	88	76	124	63	96	79
Coleps tessellatus эксперимент	41	7	1	6	6	15	6	3	27	39
Coleps tessellatus контроль	37	38	44	21	87	58	51	54	32	61
Pleuronema coronata эксперимент	27	9	15	14	12	6	7	3	26	43
Pleuronema coronata контроль	19	30	70	68	109	63	57	43	21	38
Aspidisca steini эксперимент	40	10	1	1	1	3	2	3	20	26
Aspidisca steini контроль	48	51	57	40	37	30	47	40	17	27
Remanella marginatiferla эксперимент	28	2	1	1	3	3	2	3	111	128
Remanella marginatiferla контроль	32	30	38	44	108	217	123	67	176	140

Рассмотрим более подробно влияние смеси нефтепродуктов на микробентос, который в целом проявляет большую устойчивость к действию токсиканта, чем мейо- и макробентос. В табл. 28 приведены соответствующие данные по гетеротрофному компоненту псаммофильного сообщества. Реакция всех видов инфузорий на нефтяное загрязнение отрицательная. Из присутствующих в начале эксперимента 28 видов — 14 погибли через две недели, только 5 сохранились до конца летнего сезона. Первыми погибли специфические интерстициальные инфузории, характеризующиеся в целом более высокой чувствительностью к любым изменениям физико-химических свойств среды. Из них только *Remanella margaritifera* сохранился до конца лета. Неспецифические интерстициальные инфузории, более стойкие к колебаниям факторов среды, продержались в эксперименте более двух месяцев, а четыре из них — до конца лета.

На 40—50-е сут отмечался незначительный рост плотности устойчивых к нефтепродуктам видов; он может быть связан как с привыканием части инфузорий к ослабляющему фактору (вследствие вымывания нефти из грунта), так и проникновением особей из окружающего пространства. Заметное восстановление псаммофильного сообщества начинается только на следующий год, в основном за счет колонизации грунта, после полного его освобождения от загрязнителя. Однако и через 2 года плотность некоторых специфических интерстициальных видов остается ниже контроля

(табл. 28). Макробентос восстанавливается только спустя 3—4 года.

Совершенно иная реакция на загрязнение наблюдалась у диатомовых водорослей (Ткаченко, Бурковский, 1986). Общая плотность организмов резко возрастала в первые дни эксперимента в среднем в 20 раз по сравнению с контролем (рис. 57). Таких всплесков численности мы не отмечали в природе ни разу. Особенно сильно возросла плотность тех видов, которые служили пищей самым массовым видам инфузорий. Так, плотность *Navicula salinarium* — основного пищевого объекта *Remanella margaritifera* и некоторых других инфузорий — в некоторые моменты превышала контроль в 50 раз. Плотность реманеллы в это время была ниже контроля в 30—90 раз. Приведенные данные свидетельствуют о том, что даже довольно низкие концентрации смеси нефтяных углеводородов приводят к скорой гибели консументов и, как следствие, к быстрому росту популяции их жертв, для которых эти же вещества оказываются, вероятно, менее токсичными. Следует обратить внимание на то, что большинство сохранившихся до конца эксперимента видов (табл. 28) не являются облигатными фитофагами, но способны длительное время существовать за счет других источников пищи (мертвых тканей и клеток, бактерий, РОВ). Это позволяет предполагать, что гибель консументов связана не только с непосредственным действием токсиканта, но и с потреблением загрязненной пищи. Можно предположить также, что нефтепродукты нарушают поисковую способность или хеморецепторную чувствительность инфузорий (и других консументов), лишая их возможности нормально питаться.

Чувствительность отдельных видов диатомовых водорослей к данному виду загрязнения различна. Максимальный стимулирующий эффект проявился у 5 видов: *Navicula salinarium*, *Nitzschia closterium*, *Achnanta delicatula* и *Navicula* sp. У 10 видов плотность оставалась на уровне контроля, а у 5 других видов она была в 1,5—2 раза ниже, чем в контроле (*Amphora coffeaformis*, *Amphora commutata*, *Coloneis* sp., *Navicula humerosa*, *Navicula abrupta*). К концу эксперимента у всех видов наблюдали заметную тенденцию к снижению плотности популяций.

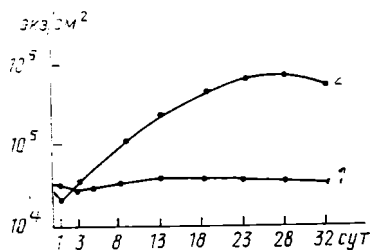


Рис. 57. Влияние нефтяных углеводородов на общую плотность диатомовых водорослей.

Концентрация 0,5 г/кг грунта:
1 — контроль, 2 — эксперимент

Однако в эксперименте она еще долгое время (до конца вегетационного сезона) существенно превышала контрольную.

Полученные нами данные об устойчивости организмов микробентоса к нефтяному загрязнению свидетельствуют о том, что низкие концентрации углеводородов могут оказывать на него самое разнообразное действие — от ингибирующего (на консументов и некоторых продуцентов) до стимулирующего

(на продуцентов). Характер отклика зависит от вида организма и, вероятно, от предшествующих условий, в которых он развивался.

Факт привыкания некоторых организмов к достаточно высоким концентрациям сырой нефти хорошо известен в литературе. Так, изучение биоты, формирующейся в местах естественного просачивания нефти, показало, что существуют целые группы видов, адаптирующихся к подобным условиям (Montagna, Spies, 1985). Эти своеобразные нефtezависимые биоценозы включают мощные поселения цианобактерий, образующих сплошные маты, удерживающие нефть, микроводоросли, хемосинтезирующие бактерии, живущие за счет нефти и сероводорода, и питающиеся ими организмы микро- и мейобентоса, дающие довольно высокую биомассу. Вопрос об адаптации бентосных организмов к различным продуктам нефтепереработки остается нерешенным.

В другой серии экспериментов мы изучали устойчивость сообщества литорали к действию различных концентраций бензина и соляра. В отличие от предыдущих опытов использовали нефтепродукты без специальной химической обработки, связывающей токсикант с грунтом и препятствующей его быстрому вымыванию. Одноразовое внесение нефтепродуктов в количестве 0,1; 0,25; 0,5 и 1 г/кг грунта не приводило к достоверному снижению плотности организмов. Заметное отрицательное действие соляра наблюдали при концентрации выше 1 г/кг, бензина — при 2 г/кг грунта. Указанные концентрации веществ приводили к снижению плотности всех изученных организмов микро-, мейо- и макробентоса (на 20% от контроля). Восстановление численности микро- и мейобентоса происходило по истечении 10 сут и более в результате пассивной миграции организмов из окружающего пространства.

Периодическое (ежесуточное) внесение нефтепродуктов в количестве 0,5 г/кг грунта приводило к гибели большей части (до 80% от контроля) организмов микро-, мейо- и макробентоса. Восстановление плотности популяций (также за счет миграции из окружающего пространства) наблюдали по истечении многих недель с момента последнего внесения нефтепродуктов. И в этом случае соляр, как вязкое и связывающееся с грунтом вещество, оказывал более сильное и длительное действие на организмы, чем бензин. Адаптация организмов к нефтепродуктам не наблюдалась.

В других экспериментах изучали устойчивость микробентоса к применяемым в сельском хозяйстве концентрациям минеральных удобрений. Была использована имеющаяся в розничной продаже смесь фосфатов, нитратов, калия (в соотношении 14:14:17) и различных микроэлементов (фоскаmid). Минеральные удобрения растворяли в морской воде и затем во время отлива ровным слоем наносили на поверхность грунта, ограниченную пластмассовой рамкой (25×25 см). Раствор успевал впитаться в песок до прихода приливной волны. Удобрения вносили регулярно (раз в 3—5 дней) на протяжении всего эксперимента (80 сут).

Приведенные в табл. 29 данные показывают, что внесение в насыщенную биогенами интерстициальную воду дополнительного их

Реакция микробентоса на внесение удобрений (10 г/м²)

Группы организмов	Время, продолжительность эксперимента, сутки					Средняя плотность организмов за время опыта, экз/см ²
	0	15	45	65	80	
Фитомасстигины, экз/см ²						
Эксперимент	312	280	487	289	71	281,75
Контроль	343	626	673	285	203	532,25
Зоомасстигины, экз/см ²						
Эксперимент	76	48	175	176	244	160,75
Контроль	92	84	181	203	270	184,50
* Диатомовые водоросли, экз/см ²						
Эксперимент	17	49	193	64	19	81,25
Контроль	23	88	64	54	1	51,75
Инфузории, экз/см ²						
Эксперимент	183	200	125	1083	357	441,25
Контроль	167	202	303	1523	645	675,75

* Учитывали только крупные виды (более 70 мкм).

количества приводит к снижению плотности большинства организмов микробентоса в среднем на 25%. Только крупные диатомовые водоросли показывают прирост численности в этих условиях. В целом стоки с сельскохозяйственных полей могут оказывать заметное угнетающее действие на микробентос эстуарных районов морского побережья.

Одним из распространенных видов загрязнения морской среды являются тяжелые металлы (Бойкова, 1989; и др.). В полевом эксперименте мы изучали влияние сульфата меди (10, 25 и 50 мг/л) на сообщество псаммофильных инфузорий. Опыты проводили в микрокосмах, для этого пластиковые цилиндры сечением 4 см² вдавливали в грунт на глубину до 3 см, вносили токсикант, после чего их закрывали крышкой. Учитывали 20 наиболее массовых видов. Продолжительность экспериментов — 5 сут.

Как показано на рис. 58, в первые сутки эксперимента наблюдается падение общей плотности инфузорий при всех изучаемых концентрациях меди. На вторые сутки численность инфузорий остается на прежнем уровне, а затем, в течение двух последующих дней, происходит заметный рост общей плотности, тем больший, чем ниже концентрация меди. При концентрации меди 10 мг/л численность инфузорий приближается к контролю, а при двух других — составляет от 35 до 50% от контроля. В последующие сутки численность инфузорий вновь падает, особенно резко при высоких концентрациях меди. Таков ход плотности в экспериментах.

В целом реакция инфузорий на медь соответствует описанию О. Ф. Филенко (1988) реакции живых организмов на любой ток-

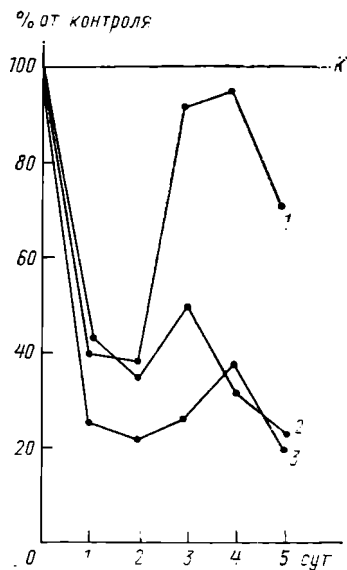


Рис. 58. Влияние меди на общую численность инфузорий.
Концентрации: 1 — 10 мг/л, 2 — 25 мг/л, 3 — 50 мг/л. К — контроль

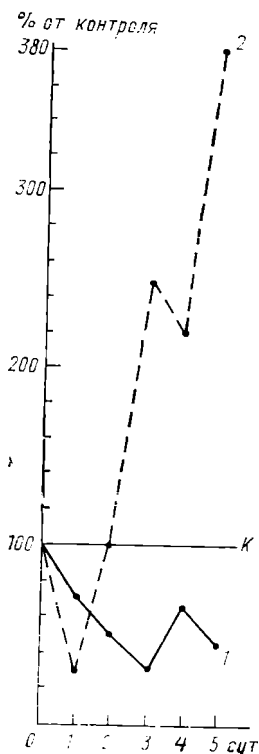


Рис. 59. Реакция *Tracheolophis incaudatus* (1) и *Tr. phoenicopterus* (2) на внесение меди (10 мг/л). К — контроль

сикант, включающий три фазы. Первая фаза, характеризующаяся резким падением численности, указывает на физиологическую устойчивость организмов к данному фактору. Вторая фаза, отмеченная подъемом численности, соответствует периоду накопления токсического вещества в организме и стимуляции его метаболических процессов, имеющих, вероятно, мобилизующую защитную функцию. Наконец, третья фаза наступает при отравлении организма токсическими веществами, которое заканчивается его гибелью. Продолжительность и выраженность фаз у разных видов организмов может быть весьма различной.

Особый интерес представляет эффект низких концентраций токсических веществ, при которых виды могут сохраняться в среде длительное время. Мы изучали влияние 10 мкг/л — концентрации меди на устойчивость структуры сообщества простейших. Реакция разных видов на введение токсиканта была неодинаковой — уровень падения численности разных видов на первой фазе и после-

дующего увеличения численности на второй варьировал в очень широких пределах (от 10 до 60% и от 40 до 400% от контроля соответственно). Как показал анализ данных, различия в реакции видов в основном связаны не с их разной физиологической резистентностью к действующему фактору, а с их разным пространственным положением относительно вносимого вещества. Виды, занимающие поверхностное положение в грунте, в нашем эксперименте испытывали более сильное и продолжительное действие меди, нежели виды глубоких слоев, где концентрация проникающего с поверхности токсиканта была ниже.

Вместе с тем некоторые виды, населяющие один и тот же слой песка, проявили существенные различия в реакции на внесенный токсикант. Так, близкие виды *Tracheloraphis incaudatus* и *Tr. phoenicopterus* показали принципиально разное поведение при низких концентрациях меди (рис. 59). Плотность первого вида снижалась медленно в течение первых трех суток; на фазе стимуляции достигла около 60% от контроля. Напротив, второй вид реагировал острее, его плотность резко падала в первые сутки и довольно быстро возвращалась к контрольной, а затем значительно превысила последнюю. Различия в токсикорезистентности трахелографисов таким образом могут отражаться на их конкурентоспособности в природных условиях, где соли меди в отдельных случаях достигают экспериментальных или близких к ним величин (см. гл. I, 2). В целом эксперименты показывают, что при низких концентрациях меди в среде возможно не только угнетение, но и стимуляция роста некоторых видов инфузорий; в результате эти процессы могут привести к существенным изменениям в структуре (соотношении видов) сообщества.

Индекс Левинса
$$a_i = [(\sum_{k=1}^n P_{ik}^2)^{-1} - 1] / (n - 1)$$

Индекс Шеннона — Винера
$$\overline{H}_i = - \sum_{k=1}^n P_{ik} \cdot \log_2 P_{ik}$$

Индекс выравненности Пиалу
$$\varepsilon = \frac{\overline{H}_i}{\log_2 S}$$

Индекс доминирования Симпсона
$$C = \sum P_{ik}^2$$

Индекс перекрытия Пианки

$$a_{ij} = \frac{\sum_{k=1}^n P_{ik} \cdot P_{jk}}{\sqrt{\sum_{k=1}^n P_{ik}^2 \cdot \sum_{k=1}^n P_{jk}^2}},$$

где P_{ik} — доля k -й категории ресурса (пищи, пространства, времени) или вида из n таких категорий, используемых $i(j)$ -м видом.

Коэффициент дисперсии

$$K_{\sigma} = \frac{\sigma^2}{\overline{m}}$$

Индекс агрегированности Смурова
$$K_A = 1 - \frac{\overline{m}}{m^*}$$

Среднее количество скоплений
$$\alpha = K \cdot \ln \frac{\sigma^2}{\overline{m}}$$

Среднее количество особей в скоплении
$$\lambda_s = \frac{\overline{m}}{d},$$

где σ^2 — дисперсия, $\overline{m}$ — средняя плотность, m^* — плотность в скоплении, K (переходный коэффициент);

$$K = \frac{\overline{m}^2}{\sigma^2 - \overline{m}}.$$

Скорость сукцессии вычисляли как интенсивность структурных перестроек в период между сборами проб по формуле

$$S_{i,j} + 1 = 1 - \sum_{\min} (P_{ij}, P_{i,j+1}),$$

где P_{ij} ; $P_{i,j+1}$ — доля i -го вида (по биомассе) в j и $j+1$ -й пробах, а $\min(P_{ij}, P_{i,j+1})$ — меньшая из них.

- Абросов Н. С., Ковров Б. Г. Роль трофического фактора в формировании биоценозов одноклеточных организмов (математическая модель)//Экология, 1973. Т. 1. С. 5—11.
- Абросов Н. С., Ковров Б. Г. Анализ видовой структуры трофического уровня одноклеточных. Новосибирск, 1977.
- Абросов Н. С., Ковров Б. Г., Черепанов О. А. Экологические механизмы сосуществования и видовой регуляции. Новосибирск, 1982.
- Агарова И. Я., Воронова М. Н., Гальцова В. В. и др. Распределение и экология донной фауны на литоральной отмели Дальнего Пляжа//Экологические исследования песчаной литорали. Апатиты, 1976. С. 95—186.
- Азаров В. В. Питание рыб на литорали островов Рязжова и Лодейного в Белом море (Кандалакшский залив)//Труды Кандалакшского гос. заповедника. 1963. Т. 2. Вып. 4. С. 35—53.
- Азовский А. И. О компонентах трофической ниши у морских псаммофильных инфузорий//Журн. общ. биол. 1987. Т. 48, № 5, С. 658—667.
- Азовский А. И. Нишевая структура сообщества морских псаммофильных инфузорий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988.
- Азовский А. И. Нишевая структура морских псаммофильных инфузорий. I. Расположение ниш в пространстве ресурсов//Журн. общ. биол. 1989. Т. 50, № 3. С. 329—341.
- Азовский А. И. Нишевая структура сообщества морских псаммофильных инфузорий. II. Параметры экологической ниши вида и его количественное развитие//Журн. общ. биол. 1989.
- Алексеев В. В. Приливно-отливные и волновые воздействия на отложения литоральной отмели Дальнего Пляжа//Экологические исследов. песчаной литорали. Апатиты, 1976. С. 26—29.
- Алимов А. Ф. Исследования биотических балансов экосистем пресноводных водоемов СССР//Гидробиол. журн. 1987. Т. 23, № 6. С. 3—9.
- Алимов А. Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л., 1989.
- Бек Т. А. Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск, 1985. С. 81—82.
- Бек Т. А. Прибрежная зона приливного моря как объект для исследования детритной трофической структуры//ДАН СССР. 1988. Т. 299, № 3. С. 762—765.
- Бек Т. А., Потапова Л. И. Разложение макрофитов в литоральной зоне Белого моря//Экология, 1986. № 1. С. 79—82.
- Бескупская Т. Н. Питание некоторых массовых литоральных беспозвоночных Белого моря//Тр. Кандалакшского гос. заповедника. 1963. Т. 2. Вып. 4. С. 135—158.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции и сообщества. М., 1989.
- Бирштейн Я. А. Реликты в пресных и солоноватых водах СССР: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М., 1947.
- Бойкова Э. Б. Простейшие — биоманиторы морской среды. Рига, 1989.
- Брагинский Л. П., Величко И. М., Щербань Э. П. Пресноводный планктон в токсической среде. Киев, 1987.
- Броцкая В. А., Семенова Н. Л., Жданова Н. Н. Донная фауна Великой Салмы и прилежащих районов Белого моря//Тр. Кандалакшского гос. заповедника. 1963. Вып. 4. С. 159—182.

Бубнова Н. П. Питание *Macoma balthica* и *Portlandia arctica* и их роль в преобразовании органического вещества осадков: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1973.

Бурковский И. В. Экология псаммофильных инфузорий Белого моря// Зоол. журн. 1971. Т. 50, № 9. С. 1285—1302.

Бурковский И. В. Инфузории опресненных участков Белого моря// Зоол. журн. 1976. Т. 55, № 2. С. 287—289.

Бурковский И. В. Структура, динамика и продукция сообщества морских псаммофильных инфузорий// Зоол. журн. 1978. Т. 57, № 3. С. 325—337.

Бурковский И. В. Сезонная и первичная сукцессия у морских инфузорий// Зоол. журн. 1979. Т. 58, № 4. С. 469—476.

Бурковский И. В. Экология свободноживущих инфузорий. М., 1984.

Бурковский И. В. Эксперименты по трансплантации морских псаммофильных инфузорий в эстуарий// Зоол. журн. 1986. Т. 65, № 8. С. 1125—1132.

Бурковский И. В. Разделение экологических ресурсов и взаимоотношения видов в сообществе морских псаммофильных инфузорий// Зоол. журн. 1987. Т. 66, № 5. С. 645—654.

Бурковский И. В. Условия сосуществования потенциальных конкурентов в сообществе морских псаммофильных инфузорий/ Экология простейших. Л., Наука, 1990. Вып. 13. С. 26—86.

Бурковский И. В., Азовский А. И. Обратный ход сукцессии в сообществе морских псаммофильных инфузорий в лабораторном эксперименте// Зоол. журн. 1985. Т. 64, № 4. С. 615—618.

Бурковский И. В., Азовский А. И., Молибога Н. И. Суточные вертикальные миграции беломорских псаммофильных инфузорий// Зоол. журн. 1983. Т. 62, № 6. С. 944—947.

Бурковский И. В., Зубков М. В., Кольцова Т. И. Реакция морского псаммона на снижение освещенности// Экология. 1989. № 1. С. 35—42.

Бурковский И. В., Мокриевский В. О., Азовский А. И. О пространственно-временных масштабах структуры донных биоценозов// III Всесоюз. конф. по морской биологии. Севастополь, 1988. Ч. I. С. 207—209.

Бурковский И. В., Эпштейн В. С. Дополнительные данные о пищевой специализации и трофической структуре сообщества морских псаммофильных инфузорий// Зоол. журн. 1982. Т. 61, № 1. С. 129—133.

Бурковский И. В., Эпштейн В. С., Молибога Н. Н. Пищевая специализация и трофическая структура сообщества морских псаммофильных инфузорий// Зоол. журн. 1980. Т. 59, № 3. С. 325—334.

Винберг Г. Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных// Усп. совр. биол. 1966. Т. 61, № 2. С. 274—293.

Винберг Г. Г. Соотношение между продукцией морских животных и «ростовой» и «поддерживающей» продукциями// Океанология. 1976. Т. 16, № 5. С. 854—867.

Винберг Г. Г. и др. Продуктивность и рациональное использование озер Еровно-Харгинской системы. Исследование взаимосвязи кормовой базы и рыбопродуктивности на примере озер Забайкалья. Л., 1986. С. 212—219.

Виноградов А. П. Химический элементарный состав организмов моря. Ч. 2// Тр. биохим. лабор. АН СССР. 1972. Т. 4. С. 5—226.

Виноградов М. Е. Характер пищевых связей некоторых видов птиц с литоралем Белого моря// Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, 1950. Т. 2.

Гаузе Г. Ф. Математический подход к проблемам борьбы за существование// Зоол. журн. 1933. Т. 12, № 3. С. 3—16.

Гаузе Г. Ф. О некоторых основных проблемах биоценологии// Зоол. журн., 1936. Т. 15. С. 363—384.

Гаузе Г. Ф. О процессах уничтожения одного вида другим в популяциях инфузорий// Зоол. журн. 1934. Т. 13, № 1. С. 18—26.

Гаузе Г. Ф. Исследования борьбы за существование в смешанных культурах// Зоол. журн. 1935. Т. 14, № 2. С. 243—270.

Герасимова О. В. Пищевое поведение *Macoma balthica* и его зависимость от некоторых факторов внешней среды. М., 1988. С. 149—154.

Гурвич Г. С. Распределение животных на литорали и сублиторали Белого моря/ Иссл. морей СССР. Л., 1934. Вып. 20.

Гуревич В. И., Яковлева Т. В. К изучению геохимических параметров биогеоценозов илисто-песчаной литорали Дальнего Пляжа//Экологич. исслед. песчаной литорали. Апатиты, 1976. С. 40—54.

Гуревич В. И., Хасанкаев В. Б. Литологические параметры биогеоценозов литоральной отмели Дальнего Пляжа//Экологич. исслед. песчаной литорали. Апатиты, 1976. С. 3—25.

Джиллер П. Структура сообщества и экологическая ниша. М., 1988.

Ерохин В. Е. Использование растворенных в морской воде органических веществ беспозвоночными//Экология моря. 1980. № 2. С. 3—15.

Заика В. Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев, 1972.

Заика В. Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов. Киев, 1983.

Зубков М. В., Бурковский И. В. Влияние светового потока на сообщества морских псаммофильных инфузорий//3-й съезд советских океанологов. Л., 1987. С. 31—32.

Иваницкий В. В. Социальная организация смешанных популяций близких видов животных//Итоги науки и техники. Сер. зоол. позн. 1986. Т. 14. С. 127—188.

Ильяш Л. В., Федоров В. Д. Динамика численности трех видов черноморских динофлагеллят в смешанных культурах//Биол. науки. 1985. № 11. С. 67—74.

Карельская А. Г. Некоторые гидролого-гидрохимические особенности литоральной отмели Дальнего Пляжа//Экологич. исследов. песчаной литорали. Апатиты, 1976. С. 59—65.

Киселева М. И., Витюк Д. М. Питание полихетов *Arenicola grubii* в Черном море//Зоол. журн. 1970. Т. 49, № 2. С. 219—223.

Киселева М. И. Пищевые спектры некоторых беспозвоночных Черного моря//Зоол. журн. 1975. Т. 44, № 11. С. 1595—1601.

Кузнецов А. П. Материалы по изучению Ермоленской губы (Кандалакшский залив, Белое море) как экосистемы//Тр. Ин-та океанологии. 1970. Т. 88. С. 661—668.

Кузнецов А. П. Экология донных сообществ шельфовых зон Мирового океана. Трофическая структура морской донной фауны. М., 1980.

Кузнецов А. П. Трофическая структура как система и символика ее классификации//Океанология. 1978. Т. 18, № 4. С. 729—736.

Кюннен Ф. Экспериментальные исследования суспензионных потоков и глинистых суспензий//Геология и геофизика морского дна. М., 1969. С. 59—88.

Луканин В. В., Наумов А. Д., Федюков В. В. Временные структурные и функциональные изменения в колонии моллюсков в эстуарии Белого моря//Журн. общей биологии. 1989. Т. 50. Вып. 3. С. 366—371.

Мишустина И. Е. Сравнительная характеристика микрофлоры прибрежных почв, донных осадков литорали и воды Баренцева моря//Экологич. исслед. песчаной литорали. Апатиты, 1976. С. 80—94.

Мокиевский В. О. Пространственная структура сообщества нематод на литорали Белого моря//Структурно-функцион. исследов. морского бентоса. М., 1988. С. 20—38.

Молибога Н. Н., Ткаченко В. Н., Бурковский И. В. Экспериментальные исследования влияния загрязненного грунта на бентосное сообщество литорали Белого моря//Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Л., 1982. С. 64—65.

Нейман А. А. Количественное распределение и трофическая структура бентоса на шельфах разных географических зон Мирового океана. М., 1985.

Одесский И. А., Яблоков К. В. Основы литологии морских отложений и геологии морских россыпей. Л., 1974.

Одум Ю. Основы экологии. М., 1975.

Павлова Л. Г. Физико-химические параметры и их динамика в осадках литоральной отмели//Экологические исследования песчаной литорали. Апатиты, 1976. С. 30—39.

Поликарпов И. Г., Сабурова М. А. Использование грунтовой воды из восстановительной зоны литоральных осадков в качестве среды для культивирования бентосных микроводорослей//Тез. докл. 3-й Всес. конф. по морской биологии. Киев, 1988. Т. 2. С. 214.

Поликарпов И. Г., Сабурова М. А. Рост бентосных микроводорослей на воде из восстановительной зоны литоральных осадков//ДАН СССР. 1990.

Райков И. Б. Электронномикроскопическое исследование взаимоотношений морской инфузории *Kentrophoros fasciolatum* и ее эктосимбиотических серобактерий//Цитология. 1971. Т. 13, № 12. С. 1514—1617.

Роговин К. А. Морфологическая дивергенция и структура сообществ наземных позвоночных//Итоги науки и техники. Сер. зоол. позвон. 1986. Т. 14. С. 71—126.

Сажевнич А. И., Осипов Л. Ф., Царенко В. М. Суточные изменения содержания внеклеточных органических веществ в культуре сине-зеленых водорослей и в природной воде при цветении//Гидробиол. журн. 1980. Т. 16, № 2. С. 83—88.

Сакр Ф. А. А. Микрораспределение массовых видов зообентоса литорали Белого моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1981.

Свешников В. А. Популяционные связи и условия существования некоторых кормовых беспозвоночных инфауны литорали Кандалакшского залива Белого моря//Тр. Кандалакшского гос. заповедника. 1963. Вып. 4. С. 114—134.

Смит Дж. М. Модели в экологии. М., 1976. С. 1—184.

Смуров А. В. Новый тип статистического пространственного распределения и его применение в экологических исследованиях//Зоол. журн. 1975. Т. 44, № 2. С. 283—289.

Смуров А. В. Пространственное размещение организмов и его анализ с применением статистических распределений и индексов агрегированности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1976.

Смуров А. В., Романовский Ю. Э. Методика исследования пространственного распределения организмов//Журн. общей биологии. 1975. Т. 36, № 2. С. 227—236.

Смуров А. В., Романовский Ю. Э. Новое трехпараметрическое статистическое распределение и более общее выражение индекса агрегированности, имеющего экологический смысл//Журн. общей биологии. 1976. Т. 37, № 1. С. 141—150.

Соколова М. Н. Условия существования и биоценотические связи массовых видов беспозвоночных эпифауны литорали Кандалакшского залива Белого моря//Тр. Кандалакшского гос. заповедника. 1963. Т. 2. Вып. 4. С. 54—68.

Соколова М. Н. Питание и трофическая структура глубоководного макробентоса. М., 1986.

Стрельцов В. Е., Агарова И. Я. О зональности распределения фауны на литоральных отряхах Мурмана//Экологич. исследования песчаной литорали. Апатиты, 1974. С. 59—67.

Стрельцов В. Е., Агарова И. Я. Потоки биогенных веществ в зоне развития литоральных донных сообществ с преобладанием детритофагов (Баренцево море)//Океанология, 1978. Т. 18, № 5. С. 918—925.

Стрельцов В. Е. и др. Экологическая структура песчаной литорали в одной из бухт Восточного Мурмана//Донные отложения и биогеоценозы Баренцева и Белого морей. Апатиты, 1974. С. 142—158.

Ткаченко В. Н., Бурковский И. В. Влияние нефтяных углеводородов на микробентос литорали Белого моря//Экология. 1986. № 5. С. 9—15.

Турпаева Е. П. Значение пищевых взаимоотношений в структуре морских донных сообществ//ДАН СССР. 1949. Т. 65, № 1.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980. 327 с.

Федоров В. Д., Гильманов Т. Г. Экология. М., 1980.

Федоров В. Л., Кафар-заде Л. Экспериментальное исследование физиологической активности метаболитов планктонных водорослей как регуляторов их численности в смешанных культурах//Человек и биосфера. М., 1976. С. 175—195.

Федоров В. Д., Соколова С. А. Об устойчивости планктонного сообщества и некоторых характеристик внешней среды//Океанология. 1972. Т. 12. Вып. 6. С. 1057—1065.

Филенко О. Ф. Водная токсикология. М., 1988.

Хайлов К. М. Экологический метаболизм в море. Киев, 1971.

Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. Л., 1974.

Хлебович В. В. Биоценозы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. Л., 1985.

Чепурнов В. А. Бентосные диатомовые водоросли и гарпактициды черноморского мелководья района Карадага и их пищевые отношения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь, 1988.

Чернавская Е. Н. Биогенные элементы в грунтовых растворах литорали Восточного Мурмана//ДАН СССР. 1955. Т. 105, № 4. С. 828—831.

Чернов Г. А. Некоторые стороны внешнего метаболизма черноморской водоросли *Phylorhiza pervosa*/Гидробиол. журн. 1972. Т. 8, № 5. С. 100—103.

Шенброт Г. И. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных//Итоги науки и техники. Сер. зоол. позн., 1986. Т. 14. С. 5—70.

Эпштейн В. С. Роль инфузорий в структуре и функционировании морских донных сообществ (на примере литорали Белого моря): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984.

Abrams P. Arguments in favor of higher order interactions//Amer. Nature. 1983. Vol. 121, N 6. P. 887—891.

Admiraal W., Riaux-Gobin C., Laane R. W. Interactions of ammonium, nitrate, and D- and L-amino acids in the nitrogen assimilation of two species of estuarine benthic diatoms//Mar. Ecol. Prog. Ser. 1987. Vol. 40, N 3. P. 267—273.

Alongi D. M., Tenore K. R. Effect of detritus supply on trophic relationships within experimental benthic food//J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1985. Vol. 88. P. 153—166.

Ambrose W. G. Role of predatory infauna in structuring marine soft-bottom communities//Mar. Ecol. Prog. Ser. 1984. Vol. 17. P. 109—115.

Ambrose W. G. Estimate of removal rate of *Nereis verens* from an intertidal mudflat by gulls//Mar. Biol. 1986. Vol. 90. P. 243—247.

Ankar S., Elmgren R. The benthic macro- and meiofauna of the Askö-Landsort area (Northern Baltic Proper)//Contributions from the Askö laboratory University of Stockholm. Sweden, 1976. N 11.

Arlt G. Vertical and horizontal microdistribution of the meiofauna in the Greifswalder Bodden//Oikos Supplementum. 1973. N 15. P. 105—111.

Asmus H. Freilanduntersuchungen zur sekundärproduktion und respiration Gemeinschaften im Waltenmeer der Nordsee. Biol. Anstalt Helgoland//Litoralstation. 1984. N 122.

Ax P., Ax R. Experimentelle Untersuchungen über die Salzgehaltstoleranz von Ciliaten aus dem Brackwasser und Süßwasser//Biol. Zbl. 1960. Bd. 79, N 1. S. 7—31.

Ayal Y., Safriel U. N. Role of competition and predation in determining habitat occupancy of Cerithiidae on the rocky, intertidal, Red Sea Coasts of Sinai//Mar. Biol. 1982. Vol. 70. P. 305—316.

Azovsky A. I. Colonization of sand «islands» by psammophilous ciliates: the effect of microhabitat size and stage of succession//Oikos. 1988. Vol. 51. P. 48—56.

Bamforth S. S. Protist biogeography//J. Protozool. 1981. Vol. 1. P. 2—9.

Barna I., Weis D. S. The utilization of bacteria as food for *Paramecium bursaria*//Trans. Amer. Microsc. Soc. 1973. Vol. 92, N 3. P. 434—440.

Bell S. S., Coull B. C. Experimental evidence for a model of juvenile macrofauna-meiofauna interactions//Marine benthic dynamics university of South Carolina Press. Columbia, 1980. P. 179—192.

Bell S. S., Watzin M. C., Coull B. C. Biogenic structure and its effect on the spatial heterogeneity of meiofauna in a salt marsh//J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1978. Vol. 35. P. 99—107.

Benke A. Interactions among coexisting predators — a field experiment with dragonfly larvae//J. Anim. Ecol. 1978. Vol. 47. P. 335—350.

Berger J. Feeding behaviour of *Didinium nasutum* on *Paramecium bursaria* with normal or apochlorotic zoochlorellae//J. Gen. Microbiol. 1980. Vol. 118, N 2. P. 397—404.

Beukema J. J. Biomass and species richness of macrobenthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea//Neth. J. Sea Res. 1976. Vol. 10, N 2. P. 236—261.

Beukema J. J., Essink H. Common patterns in the fluctuation of macrozoobenthic species living at different places of tidal flats in the Wadden Sea//Hydrobiologia. 1986. Vol. 142. P. 199—207.

Bick H. Die populationsdynamik von Süßwasserciliaten//Verh. Internat. Verein. Limnol. 1964. Vol. 15. P. 847—852.

Bick H. Vergleichende Untersuchung der Ciliatensukzession beim//Hydrobiologia. 1967. Vol. 16, N 3. P. 183—204.

Bick H. Autökologische und saprobiologische Untersuchungen an Süßwasserciliaten//Hydrobiologia. 1968. Vol. 31, N 1. P. 17—36.

Briand F. Environmental control of food web structure//Ecology. 1983. Vol. 64. P. 253—263.

Brenchley G. A. Mechanisms of spatial competition in marine soft-bottom communities//J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1982. Vol. 60. P. 17—33.

Brinkhus B. H., Tempel N. R., Jones R. F. Photosynthesis and respiration of exposed salt-marsh fucoids//Mar. Biol. Prog. Ser. 1976. Vol. 34, N 3. P. 349—359.

Buchanan J. B., Moore J. J. Long-term studies at a benthic station off the coast of Northumberland//Hydrobiologia. 1986. Vol. 142. P. 121—127.

Burbank W. D., Williams D. B. The coexistence of *Colpidium colpidium* and *Paramecium aurelia* under monoxenic conditions//Progr. Protozool. Prague. 1963. P. 304—307.

Cairns J., Jr. et al. The relationship of freshwater protozoan communities to the MacArthur — Wilson equilibrium model//Amer. Nat. 1969. N 103. P. 439—454.

Cairns J., Jr. The protozoa of the Potomac river from Point of rocks to white ferry//Nohelae Naturae. 1966. N 387. P. 1—11.

Cairns J., Jr. Factors affecting the number of species in freshwater protozoan communities//Amer. Microscop. Soc., Sympos. on the structure and function of fresh-water microbial communities Virginia Polytechnic Inst. and State Univ. Press. 1971. P. 219—247.

Cairns J., Jr. et al. Early colonization patterns of diatoms and Protozoa in fourteen fresh-water lakes//J. Protozool. 1983. Vol. 30, N 1. P. 47—51.

Cairns J., Jr. et al. The influence of natural perturbation on protozoan communities inhabiting artificial substrates//Trans. Amer. Microsc. Soc. 1976. Vol. 95. P. 646—653.

Cairns J., Jr., Ruthven J. A. Artificial microhabitat size and the number of colonizing Protozoan species//Trans. Amer. Microsc. Soc. 1970. Vol. 89. P. 100—109.

Cairns J., Jr., Yongue W. H. The effects of an influx of new species on the diversity of Protozoan communities//Rev. Biol. 1973. Vol. 9, N 1—4. P. 187—206.

Cairns J., Jr., Yongue W. H. Protozoan colonization rates on artificial substrates suspended at different depths//Trans. Amer. Microsc. Soc. 1974. Vol. 93. P. 206—210.

Cairns J., Jr., Yongue W. H., Kaesler R. L. Qualitative differences in protozoan colonization of artificial substrates//Hydrobiologia. 1976. Vol. 51. P. 233—237.

Cameron I. L. Growth characteristics of *Tetrahymena* — In: Biology of *Tetrahymena*, Stroudsburg, Pennsylvania, 1973. P. 199—226.

Cargas M., Cargas E. Growth physiological conditions of marine microalgae in the topmost 10 cm of the sediment//Vatten. 1982. Vol. 38, N 2. P. 189—200.

Chandler G. T., Fleeger J. W. Meiofaunal colonization of azoic estuarine sediment in Louisiana: mechanisms of dispersal//J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1983. Vol. 9. P. 175—188.

Commito J. A., Shrader P. B. Benthic community response to experimental additions of the polychaete *Nereis virens*//Mar. Biol. 1985. Vol. 86. P. 101—107.

Connell J. H. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments//*Amer. Natur.* 1983. Vol. 122, N 5. P. 661—696.

Crowder L. B., Cooper W. E. Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey//*Ecology*. 1982. Vol. 68. Y. 1802—1813.

Daiber F. C. Animals of the tidal marsh//Van Nostrand Reinhold Co. N.Y., 1982.

Dale N. G. Bacteria in intertidal sediment: factors related to their distribution//*Limnol. Oceanogr.* 1974. Vol. 19, N 3. P. 509—518.

Dayton P. K. Competition, disturbance and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community//*Ecol. Monogr.* 1971. Vol. 41. P. 351—389.

De Angelis D. L. Stability and connectance in food web models. P. 238—243.

De Jong L., Admiraal W. Competition between three estuarine benthic diatom species in mixed cultures//*Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1984. Vol. 18, N 3. P. 269—275.

Dickerson J. E., Robinson J. V. Microcosms as Islands: a test of the MacArthur — Wilson equilibrium theory//*Ecology*. 1985. Vol. 66, N 3. P. 966—980.

Dörjes J. Marine macrobenthic communities of the Sapelo Island, Georgia region//*Ecology of Marine Benthos*. University of South Carolina Press, Columbia, 1977. P. 399—421.

Eckman J. E. Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment//*Limnol. Oceanogr.* 1983. Vol. 28. P. 241—257.

Edward A. L. Aquatic pollution. N.Y., 1981.

Edwards D. G., Conover D. O., Sutter F. Mobile predators and the structure of marine intertidal communities//*Ecology*. 1982. Vol. 63, N 4. P. 1175—1189.

Elmgren R. Ecological studies of two shallow, brackish water ecosystems//*Contrib. Askö Laboratory University of Stockholm*. Sweden, 1974, N 6.

Elmgren R. Baltic benthos communities and the role of the meiofauna//*Contrib. Askö Laboratory University of Stockholm*, Sweden, 1976. N 14.

Elmgren R. Structure and dynamics of Baltic benthos communities, with particular reference to the relationship between macro- and meiofauna//*Kieler Meeresforschungen*. 1978. N 4. S. 1—22.

Es F. B. Van. Community metabolism of intertidal flats in the Ems-Dollard estuary//*Mar. Biol.* 1982. Vol. 66. P. 95—108.

Essink K., Beukema J. J. Long-term changes in intertidal flat macrozoobenthos as an indicator of stress by organic pollution//*Hydrobiologia*. 1986. Vol. 142. P. 209—215.

Evans F. R. Competition for food between two carnivorous ciliates//*Trans. Amer. Microscop. Soc.* 1958. Vol. 77, N 4. P. 390—395.

Fenchel T. The ecology of marine microbenthos. III//*Ophelia*. 1978b. Vol. 5. P. 123—136.

Fenchel T. The ecology of marine microbenthos. II//*Ophelia*. 1968a. Vol. 5. P. 73—127.

Fenchel T. The ecology of marine microbenthos. IV. Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated Protozoa//*Ophelia*. 1969. Vol. 6. P. 1—182.

Fenchel T. Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size//*Ecologia*. 1974. Vol. 14. P. 317—326.

Fenchel T. Aspects of the decomposer food chains in marine benthos//*Sond. Verh. Deutsch. Zool. Ges.*, 1975. Bd 65. S. 14—22.

Fenchel T., Kofoed L. H., Lappalainen A. Particle size-selection of two deposit feeders: the amphipod *Corophium volutator* and the prosobranch *Hydrobia ulvae*//*Mar. Biol.* 1975. Vol. 30, N 1. P. 119—128.

Fenchel T., Riedl R. J. The sulfide system: a new biotic community under neath the oxidized layer of marine sand bottoms *Mar. Biol.* 1970. Vol. 7, N 3. P. 255—268.

Flint R. W. Coastal ecosystem dynamics: relevance of benthic processes//Mar. Chemistry. 1985. Vol. 16. P. 351—367.

Gammen L. M. Effect of particle size on organic content and microbial abundance within four marine sediments//Mar. Ecol. Progr. Ser. 1982. Vol. 9, N 3. P. 273—280.

Goshima S. Population dynamics of the soft clam, *Mya arenaria*, with special reference to its life history pattern//Publs Amakusa Mar. Biol. Lab. Kyushu Univ. 1982. Vol. 6. P. 119—165.

Goulder R. The seasonal and spatial distribution of some benthic ciliated Protozoa in Estwaite water//Freshwat. biol. 1974. Vol. 4. P. 129—147.

Halbach U. Die ökologische nische//Prax. Naturwiss. Biol. 1983. Vol. 32, N 4. P. 101—108.

Hansen M. D. Nahrung und Fraßverhalten bei Sedimentfressern dargestellt am Beispiel von Sipunculiden und Holothurien//Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. 1978. Bd 31, N 1—2. S. 191—221.

Hanski I. Coexistence of competitors in patchy environment. — Ecology. 1983. Vol. 64, N 3. P. 493—500.

Hargave B. T. Aerobic decomposition of sediment and detritus as a function of particle surface area and organic content//Limnol. Oceanogr. 1972. Vol. 17, N 4. P. 583—596.

Harper J. L. Plant demography and ecological theory//Oikos. 1980. Vol. 35. P. 244—253.

Harrison P. G., Mann K. H. Detritus formative effects of fragmentation, leaching, and decay. — Limnol. and Oceanogr. 1975. Vol. 20, N 6. P. 924—934.

Hairston N. G., Allan J. D., Colwell R. K. et al. The relationship between species diversity and stability: an experimental approach with protozoa and bacteria//Ecology. 1968. Vol. 49. P. 1091—1101.

Henebry M. S., Cairns J., Jr. The effect of source pool maturity on the process of island colonization: an experimental approach with protozoan communities//Oikos. 1980. Vol. 35, N 1. P. 107—114.

Herbert R. A. Development of mass blooms of photosynthetic bacteria on sheltered beaches in Scapa Flow//Proc. Royal Soc. Edinburg. 1985. Vol. 87B. P. 15—25.

Herbold B., Moyle P. Introduced species and vacant niches//Amcr. Natur. 1986. Vol. 128, N 5. P. 751—760.

Hodda M., Nicholas W. L. Temporal changes in littoral meiofauna from the Hunter river estuary//Aust. J. Mar. Freshw. Res. 1985. Vol. 87. P. 19—32.

Hopkinson C. S., Jr. Shallow-water benthic and pelagic metabolism//Mar. Biol. 1985. Vol. 87. P. 19—32.

Hutchinson G. E. The niche: an abstractly inhibited hypervolume//The ecological theatre and the colutionary play. New Haven, 1965. P. 26—78.

Hylleberg J., Gallucci V. F. Selectivity in feeding by the deposit-feeding bivalve *Macoma nasuta*//Mar. Biol. 1975. Vol. 32, N 2. P. 167—178.

Jansson B.-O., Wulff F. Ecosystem analysis of a shallow sound in the Northern Baltic a joint study by the Askö group//Contributions from the Askö laboratory university of Stockholm. Sweden, 1977. N 18.

Jensen K., Siedismund H. R. The importance of diatom and bacteria in the diet of *Hydrobia* — species Proceedings of the 6 th Symposium of the Baltic marine biologists//*Ophelia*. Suppl. 1980. N 1. P. 193—199.

Jones R. Ch., Cairns J., Yongue W. H. Vertical gradients in artificial substrate-associated protozoan community structure in a stratified freshwater lake//J. E. Mitchel sci. soc. 1976. Vol. 92, N 1. P. 1—8.

Jumars P. A., Self R. F. L., Nowell A. R. M. Mechanics of particle selection by tentaculate deposit-feeders//J. Exp. Biol. and Ecol. 1982. Vol. 64, N 1. P. 47—70.

Kanwisher J. W. Photosynthesis and respiration in some seaweeds//Some contemporary studies in marine science. London, 1966. P. 407—420.

Kjørboe T., Møhlenberg F. Particle selections in suspension-feeding bivalves//Mar. Ecol. Prog. Ser. 1981. Vol. 5. P. 291—296.

King A. W., Pimm S. L. Complexity, diversity, and stability: a reconciliation of theoretical and empirical results//*Amer. Natur.* 1983. Vol. 122, N 2. P. 229—239.

Kneib R. T. Habitat preference, predation, and the intertidal distribution of gammaridean amphipods in a North Carolina salt marsh//*J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1982. Vol. 59. P. 219—230.

Kneib R. T. Patterns of invertebrate distribution and abundance in the intertidal salt marsh: causes and questions//*Estuaries.* 1984. Vol. 7, N 4A. P. 392—412.

Kneib R. T., Stiven A. E. Benthic invertebrate responses to size and density manipulations of the common mummichog, *Fundulus heteroclitus*, in an intertidal salt marsh//*Ecology.* 1982. Vol. 63, N 5. P. 1518—1532.

Knüpling J. Ökologische Untersuchungen an Aufwuchsciliaten im Brackwasserbereich des Elbe- Ästuars//*Arch. Hydrobiol. (Suppl.).* 1979. Bd. 43, N 2—3. S. 274—288.

Kofoed L. H. The feeding biology of *Hydrobia ventrosa*//*J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1975. Vol. 19. P. 243—256.

Kudenov J. D. Rates of seasonal sediment reworking in *Axiostella rubrocincta* (Polychaeta)//*Mar. Biol.* 1982. Vol. 70. P. 181—186.

Langlois G. A. Population interactions among Protozoa in benthic communities. — Abs. 198; Fifth. International. Congress of Protozoology. N.Y., 1977.

Lavelle P. Les systemes d'interaction ressources-populations-environnement//*Bull. ecol.* 1985. Vol. 16, N 1. P. 1—8.

Lawlor L. R. A comment on randomly constructed ecosystem models//*Amer. Naturalist.* 1978. Vol. 112. P. 445—447.

Leps J., Osbornová-Kosinová J., Rejmánek M. Community stability, complexity and species life history strategies//*Vegetatio.* 1982. Vol. 50, N 1. P. 53—63.

Levin L. A. Dispersion, feeding behavior and competition in two spionid polychaetes//*J. Mar. Res.* 1981. Vol. 39. P. 99—117.

Levin L. A. Interference interactions among tube-dwelling polychaetes in dense infaunal assemblage//*J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1982. Vol. 65. P. 107—119.

Levingston R. J. Scaling factors in estuarine systems — a thirteen-year perspective//*Estuaries.* 1985. Vol. 8, N 2B. P. 85.

Levinton J. S. Depositfeeders, their resources, and the study of resource limitation//*Ecology. Proc. Coastal and Mar. Syst. Proc. Conf. Ecol. Tallahassee,* 1978. N.Y.; London, 1979. P. 117—141.

Levinton J. S., Bianchi T. S. Nutrition and food limitation of deposit-feeders. I. Role of microbes in the growth of mud snails (*Hydrobiidae*)//*J. Mar. Research.* 1981. Vol. 39, N 3. P. 531—545.

Levieux J. Spropos de la Niche ecologique//*Ann. Univ. Abidjan.* 1975. Vol. E 8. P. 7—13.

Lewin R. Santa Rosalia was a goot//*Science.* 1983. Vol. 221, N 4611. P. 636—639.

Luckinbill L. S. Coexistence in laboratory population of *Paramecium aurelia* and its predator *Didinium nasutum*//*Ecology.* 1973. Vol. 54, N 6. P. 1320—1327.

Luckinbill L. S. Regulation stability, and diversity in a model experimental microcosm//*Ecology.* 1979. Vol. 60, N 6. P. 1098—1102.

Luckinbill L. S., Fenton M. M. Regulation and environmental variability in experimental populations of Protozoa//*Ecology.* 1978. Vol. 59, N 6. P. 1271—1276.

MacArthur R. H. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability//*Ecology.* 1955. Vol. 36. P. 533—536.

MacArthur R., Levins R. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment//*Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.* 1964. Vol. 51. P. 1207—1210.

MacArthur R. H., Wilson E. O. Theory of island biogeography//*Princeton.* 1967.

MacLachlan A., MacGwynne L. Do sandy beaches accumulate nitrogen?//*Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1986. Vol. 34, N 1—2. P. 191—195.

Maguire B., Jr. The exclusion of Colpoda from superficially favorable habitats//Ecology. 1963. Vol. 44, N 4. P. 781—784.

Mann K. H. Kelp, sea urchins and predators: a review of strong systems of eastern Canada, 1970—1980//Netherlands Joun of Sea Research. 1982. Vol. 16. P. 414—423.

Mare M. F. A study of a marine benthic community with special reference to the microorganisms//J. Mar. Biol. Ass. U.K. 1942. Vol. 25. P. 517—554.

Martens C. S., Berner R. A., Rosenfield J. K. Interstitial water chemistry of anoxic Long Island sound sediment//Limnol. Oceanogr. 1978. Vol. 23, N 4. P. 605—617.

May R. M. Stability in modele ecosystems//Proc. Ecol. Soc. Aust. 1971a. Vol. 6. P. 18—56.

May R. M. Stability in multispecies community models//Bull. Math. Biophys. 1971b. Vol. 12. P. 59—79.

May R. M. Will a large complex system be stable?//Nature (London). 1972. Vol. 233. P. 414—415.

May R. M. Patterns in multispecies communities. — In: Theoretical Ecology: principles and applications, 2 nd edn. Oxford, 1981.

McIntyre A. D. Ecology of marine meiobenthos//Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 1969. Vol. 44, N 2. P. 245—290.

McNaughton S. J. Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology//Amer. Natur. 1977. Vol. 111. P. 515—525.

Montaga P. A., Spies R. B. Meiofauna and chlorophyll associated with Beggiatoa mats of a natural submarine petroleum seep//Mar. Environm. Research. 1985. Vol. 16. P. 231—242.

Mučibabić S. The groth of mixed populations of *Chilomonas paramecium* and *Tetrahymena pyriformis*//J. Gen. Microbiol. 1957. Vol. 16, N 3. P. 561.

Müller W. A., Lee J. J. Biological interactions and the realized niche of *Euplotes vannus* salt marsh aufwuchs//J. Protozool. 1977. Vol. 24, N 4. P. 523—527.

Nilsson P. Demography of *Mesochra lilljebergi* and *Amonardia normani* reared on two diatom diets//Mar. Ecol. Prog. Ser. 1987. Vol. 39, N 3. P. 267—279.

Odum W. E. The ecological significance of fine particle selection by striped mullet, *Mugil cephalus*//Limnol. Oceanogr. 1968. Vol. 13. P. 92—98.

Pamatmat M. M. Benthic community metabolism: a review and assessment of present status and outlook. Ecology of marine benthos. Carolina, 1977.

Pätsch B. Die Aufwuchsciliaten des Naturlehrparks Haus Wildenrath//Dissert. Math. — Naturwissenschaftl. Fakultät der Universit. Bonn, 1974.

Patten B. C. Energy cycling in the ecosystem//Ecological Modelling. 1985. Vol. 28. P. 1—71.

Peterson C. H. Predation, competitive exclusion, and diversity in the soft-sediment benthic communities of estuarine and lagoons. Ecological process in coastal and marine systems. Plenum Publishing Corp. N. Y., 1979. P. 233—264.

Peterson C. H., Andre S. V. An experimental analysis of interspecific competition among marine filter feeders in a soft-sediment environment//Ecology. 1980. Vol. 61. P. 129—139.

Peterson G. H. Energy flow in comparable aquatic ecosystems from different climatic zones//Rapp. et Proc. verb. zeun. Cons. Int. Explor. Mer. 1984. Vol. 183. P. 119—125.

Pianka E. P. Niche overlap and diffuse competition//Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1974. Vol. 71. P. 2141—2145.

Piekarczyk R., MacArdle E. Pioneer colonization and interaction of photosynthetic and heterotrophic microorganisms on an artificial substrate of polyurethane foam in E. J. Beck lake, Illinois//Trans. III. State Acad. Sci. 1985. Vol. 78, N 1—2. P. 81—86.

Pimm S. L. Complexity and stability: another look at MacArthur's original hypothesis//Oikos. 1979. Vol. 33. P. 351—357.

Pimm S. L. Bounds on food web connectance//Nature (London). 1980. Vol. 284. P. 591.

Pielou E. C. The measurement of diversity in different types of biological colection//J. Theoret. Biol. 1966. Vol. 13. P. 131—144.

- Plante R., Plante-Cuny M. R., Reys J.-P. Photosynthetic pigments of sandy sediment on the North Mediterranean coast: their spatial distribution and its effect on sampling strategies.//Mar. Biol. Prog. Ser. 1986. Vol. 34, N 1. P. 133—141.
- Pratt J. R., Cairns J., Jr. Long-term patterns of Protozoan colonization in Douglas lake, Michigan//J. Protozool. 1985a. Vol. 32, N 1. P. 95—99.
- Pratt J. R., Cairns J., Jr. Export of species to islands from sources of differing maturity//Hydrobiologia. 1985b. Vol. 121. P. 103—109.
- Rietsma C. S., Valiela I. A., Sylvester-Serianni A. Food preferences of dominant salt marsh herbivores and detritivores.//Mar. Ecol. 1982. Vol. 3, N 2. P. 179—189.
- Rejmanek M., Satory P. Connectance in real biotic communities and critical values for stability in model ecosystems//Nature (London). 1979. Vol. 280. P. 311—313.
- Reise K. High abundance of small zoobenthos around biogenic structures in tidal sediments of the Wadden Sea//Helgoländer Wiss. Meeresunters. 1981. Vol. 34. P. 413—425.
- Riisgard H. U., Randløv A. Oxygen consumption and clearance as a function of size in *Mytilus edulis*/Ophelia. 1981. Vol. 20, N 2. P. 179—183.
- Rizzo W. M., Wetzel R. L. Intertidal and shoal benthic community metabolism in a temperate estuary: studies of spatial and temporal scales of variability//Estuaries. 1985. Vol. 8, N 4. P. 342—351.
- Robinson J. V., Dickerson J. E. Testing the invulnerability of laboratory islands communities to invasion//Oecologia. 1984. Vol. 61, N 2. P. 169—174.
- Rougharden J. Competition and theory in community ecology//Amer. Natur. 1983. Vol. 122, N 5. P. 583—601.
- Salt G. W. Predator and prey densities as controls of the rate of capture by the predator *Didinium nasutum*//Ecology. 1975. Vol. 55, N 2. P. 434—439.
- Schoener T. W. Field experiments on interspecific competition//Amer. Natur. 1983. Vol. 122, N 2. P. 240—285.
- Schoener Th. W. Mechanistic approaches to community ecology: a new reductionism? — Amer. Zool., 1986. Vol. 26, N 1. P. 81—106.
- Schwinghamer P. Characteristic size distribution of integral benthic communities//Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1981. Vol. 38. P. 1235—1263.
- Shaffer G. P., Onuf C. P. An analysis of factors influencing the primary production of the benthic microflora in a southern California lagoon//Neth. J. Sea Res. 1983. Vol. 17, N 1. P. 126—144.
- Sibuet M. Les invertébrés détritivores dans l'écosystème abyssal//Oceanis. 1984. Vol. 10, N 6. P. 623—639.
- Siebers D. Bacterial-invertebrate interaction in uptake of dissolved organic matter//Amer. Zool. 1982. Vol. 22, N 3. P. 323—333.
- Simpson E. H. Measurement of diversity//Nature. 1949.
- Skjoldal H. R. Vertical and small-scale horizontal distribution of chlorophyll «a» and ATP in subtropical beach sand//Sarsia. 1982. Vol. 67. P. 79—83.
- Soldo A. C., Godoy G. A., Brickson S. Infections particles in a marine ciliate//Nature. 1974. N 249. P. 284—286.
- Sournia Q. Primary production of sands in the lagoon of an atoll and role of foraminiferan symbionts//Mar. Biol. 1976. Vol. 37, N 1. P. 29—32.
- Stephens G. C. Recent progress in the study of «Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer»//Amer. Zool. 1982. Vol. 22, N 3. P. 611—619.
- Stuart V. Absorbed ration, respiratory costs and resultant scope for growth in the mussel *Aulacomya ater* (Molina) fed on a diet of kelp detritus of different ages//Mar. Biol. Lett. 1982. Vol. 3, N 4—5. P. 289—306.
- Suchanek T. H. et al. Utilization of shallow-water seagrass detritus by Caribbean deep-sea macrofauna: C¹³ evidence//Deep Sea Res. 1985. Vol. A32, N 2. P. 201—214.
- Swinbanks D. D. Sediment reworking and biogenic formation of clay laminae by *Abarenicola pacifica*//J. Sediment. Petrol. 1981. Vol. 51, N 4. P. 1137—1146.

- Taasen J. P., Hoister T. The shallow water soft-bottom benthos in Lindaspallene, Western Norway. IV//Sarsia. 1981. Vol. 66, N 4. P. 292—316.
- Taylor W. R. Light and photosynthesis in intertidal benthic diatoms//Helgol. Wiss. Meeresunt. 1964. Vol. 10, N 1. P. 29—37.
- Taylor W. D., Berger J. Growth responses of cohabiting ciliate protozoa to various prey bacteria//Can. J. Zool. 1976. Vol. 54, N 7. P. 1111—1114.
- Tenore K. R. Utilization of aged detritus derived from different sources by the polychaete *Capitella capitata*//Mar. Biol. 1977. Vol. 44. P. 51—55.
- Tenore K. R. Organic nitrogen and caloric content of detritus. III. Effect on growth of the polychaete//Estuarine Coastal Shelf Sci. 1984. Vol. 17. P. 733—742.
- Thistle D. Harpacticoid dispersion patterns: implications for deep-sea diversity maintenance//J. Mar. Res. 1978. Vol. 36. P. 377—397.
- Tsuchiya M. Catching of organic matter by the mussel *Mytilus edulis*. on rocky shores//Bull. Mar. Biol. Stat. Asamushi Tohoku Univ. 1982. Vol. 17, N 2. P. 99—107.
- Valiela I. Marine ecological processes. N.Y., 1984.
- Vandermeer J. H. The competitive structure of communities: an experimental approach with protozoa//Ecology. 1969. Vol. 50, N 3. P. 361—371.
- Vandermeer J. H. The community matrix and the number of species in a community//Amer. Natur. 1970. Vol. 104. P. 73—83.
- Vinstein R. W., Curran M. S. Colonization of artificial seagrass versus time and distance from source//Mar. Ecol. Progr. Ser. 1986. Vol. 29. P. 279—288.
- Walker I. Density-dependent control of fission rates in the marine ciliate *Keropsis rubra*//J. Anim. Ecol. 1975. Vol. 44, N 3. P. 707—717.
- Warwick R. M. Species size distributions in marine benthic communities//Oecologia (Berlin). 1984. Vol. 61. P. 32—41.
- Webb M. G. An ecological study of brackish water ciliates//J. Anim. Ecol. 1956. Vol. 25, N 1. P. 148—175.
- Weis D. S. Sparing effect of light on bacterial consumption of *Paramecium bursaria*//Trans. Amer. Microscop. Soc. 1974. Vol. 93, N 1. P. 135—140.
- Wetzel R. L. An experimental study of detrital carbon utilization in a Georgia salt marsh//Ph. D. Thesis. Univ. Georgia, Athens. 1975.
- Wetzel R. L. Carbon resources of a benthic salt marsh invertebrate, *Nassarius obsoletus* Say//Estuarine Processes. N.Y., 1976. Vol. 2. P. 293—308.
- Whittatch R. B. Patterns of resource utilization and coexistence in marine intertidal deposit-feeding communities//J. Mar. Res. 1980. Vol. 38, N 4. P. 744—765.
- Whittaker R. H. Communities and Ecosystems, 2nd edn. N.Y., 1975.
- Whittaker R. H., Margulis L. Protist classification and the kingdoms of organisms//Biosystems. 1978. Vol. 10. P. 3—18.
- Wilde P. A. Dynamics and metabolism of the benthos of the Wadden Sea//Hydrobiol. Bull. 1980. Vol. 14. P. 216—218.
- Wildish D. J., Peer D. L., Greenberg D. A. Benthic macrofaunal production in the Bay of Fundy and possible effects of a tidal power barrage at Economy Point — Cape Tenny//Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1986. Vol. 43. P. 2410—2417.
- Wilson W. H. Non-overlapping distributions of spionid polychaetes: the relative importance of habitat and competition//J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1984. Vol. 75. P. 119—127.
- Wilson W. H. Importance of predatory infauna in marine soft-sediment communities//Mar. Ecol. Progr. Ser. 1986. Vol. 32. P. 35—40.
- Yongue W. H., Cairns J., Jr. Colonization and succession of freshwater protozoans in polyurethane foam suspended in a small pond in North Carolina. Not. Nat. 1971. Vol. 443. P. 1—13.
- Yongue W. H., Cairns J., Jr. The role of Flagellates in pioneer protozoan colonization of artificial substrates//Polsk. Arch. Hydrobiol. 1978. Vol. 25, N 4. P. 787—801.

<i>Предисловие</i>	3
Глава I. Общая характеристика экосистемы и структура биотопа	5
I.1. Характеристика экосистемы	5
I.2. Структура биотопа, взаимодействие факторов	10
Глава II. Состав и общая организация сообщества	25
II.1. Сообщество: понятия и определения	25
II.2. Организация и структура сообщества	26
II.3. Качественный состав сообщества	30
II.4. Количественный состав сообщества	34
II.5. Структурная интеграция видов в сообществе	36
II.6. Пространственная сопряженность микро-, мейо- и макробентоса	39
II.7. Пространственно-временные масштабы сообщества	42
II.8. Функциональная интеграция видов в сообществе	51
Глава III. Уровень макробентоса	59
III.1. Продуценты	59
III.1.1. Роль биотических факторов в определении структуры ассоциаций (сообществ)	60
III.1.2. Пространственно-временная структура микрофитобентоса	62
III.2. Гетеротрофы	71
III.2.1. Видовая и размерная структура	71
III.2.2. Трофическая структура	73
III.2.3. Пространственная структура	83
III.2.4. Изменение структуры сообщества во времени	95
III.2.5. Разделение экологических ресурсов в сообществе	101
III.2.6. Взаимоотношения видов в сообществе	104
Глава IV. Уровень макробентоса	124
IV.1. Состав, видовая и размерная структуры	124
IV.2. Питание и трофическая структура	126
IV.3. Пространственная структура	132
IV.3.1. Макропространственная структура	133
IV.3.2. Микропространственная структура	142
IV.3.3. Распределение макробентоса в толще грунта	148
IV.4. Многолетние и сезонные изменения структуры макробентоса	149
IV.5. Разделение ресурсов в сообществе макробентоса	152
IV.6. Распределение макробентоса по градиенту факторов	154
Глава V. Устойчивость сообщества	159
V.1. Определения, общие понятия и положения	159
V.2. Наблюдаемая устойчивость сообщества	164
V.3. Способность сообщества к экспорту и импорту видов	165
V.4. Реакция сообщества на нарушение структуры уровня продуцентов	174
V.5. Устойчивость сообщества к некоторым абиотическим факторам	182
V.6. Устойчивость сообщества к некоторым антропогенным факторам	187
Индексы и формулы, использованные в работе	195
Литература	196