

СОВРЕМЕННЫЕ КОНЦЕПЦИИ КОНСОРЦИОЛОГИИ

© 2000 г. В.В. Негробов, К.Ф. Хмелев

Воронежский государственный университет

Консорциология представляет собой раздел синэкологии, изучающий структурные единицы биогеоценотических систем - консорции. В качестве новых подходов к теории консорций предлагаются три концепции: критерии консорции, гетероконцентрированная организация консорции и консорсионный континуум.

Консорциология - это раздел синэкологии, занимающийся всесторонним изучением консорций. Основными направлениями данного направления стали зоолог В.Н. Беклемишев (1951) и ботаник Л.Г. Раменский (1952), которыми в начале 50-х годов в биогеоэкологии был введен термин «консорция».

Согласно сложившемуся в науке на сегодняшний день представлению, консорция является элементарной структурно-функциональной единицей биогеоэкологических систем, частью единого биоэкологического коннекса. Несмотря на многочисленные и разнообразные трактовки понятия «консорция», приводимые различными исследователями, в целом большинство ученых имеют сходные позиции в понимании этого термина. На основе данных представлений консорция рассматривается как эволюционно сложившаяся система разнородных организмов (растений, животных, грибов, бактерий), связанных между собой особыми, специфическими отношениями – консортивными связями. Консортивная связь – это взаимодействие двух организмов прямого непосредственного устойчивого характера, при котором один (детерминант) выступает как источник ресурса, а другой (консортион) – как потребитель. В консорции детерминант является ядром, центральным организмом, эдификатором данной системы. Консортионы представлены организмами, для которых детерминант служит источником разнообразных ресурсов, главным образом, топических и трофических.

Подробный анализ современного состояния теории консорций и проведенные консорсионные исследования представителей семейства Nymphaeaceae бассейна Среднего Дона позволили разработать ряд новых подходов в учении о консорциях (Негробов, Хмелев, 1999). Данные подходы можно обозначить в виде трех концепций: критериев консорции, гетероконцен-

тративного устройства консорции и консорсионного континуума.

Концепция критериев консорции. Одним из наиболее спорных моментов в исследованиях консорций до сих пор остается вопрос избрания тех принципов, на основе которых должно проводиться выделение консорции, т.е. выбор системообразующих связей и детерминанта. В.Н. Беклемишевым (1951) при рассмотрении консорции использовался топический принцип. П.М. Рафесом (1966), В.В. Мазингом (1966) в качестве такового – трофический. Ряд исследователей принимает в качестве центра или ядра консорции автотрофный организм (Мазинг, 1966; Работнов, 1969 и др.). В.В. Мазинг (1966) считает, что детерминантами являются не все высшие растения, а только крупные по размерам и сложные по архитектонике доминанты и эдификаторы, обладающие сильным средообразующим влиянием на другие организмы. Т.А. Работнов (1969), А.Г. Корчагин (1977) относят к центрам консорции не только высшие, но и любые автотрофные растения, в том числе мхи, водоросли и др. Ряд исследователей трактует консорцию более широко. Они считают, что в биоэкологии основным центральным членом (ядром) консорции может быть не только автотрофное растение (фитоконсорция), но и животный организм-гетеротроф (Беклемишев, 1951; Быков, 1970; Василевич, 1983 и др.). П.М. Рафес (1966), И.А. Селиванов (1981) полагают, что ядром консорции могут быть не только живые (автотрофные и гетеротрофные) организмы, но и мертвые. Таким образом, для ясного понимания консорции и ее выделения в биоэкологических системах необходимо наличие четких критериев, характеризующих данную систему. Консорция как упорядоченная, целостная и однокачественная структура выделяется на основе четырех критериев: 1) критерия «живого»,

2) топического, 3) вещественно-энергетического, 4) консортивного контакта, - и представляет собой эволюционно сложившееся структурно-функциональное единство (систему) детерминанта и консортов, основанное на специфических взаимодействиях – консортивных связях.

Критерий «живого» определяет включение в систему консорции только живых организмов. В первую очередь это относится к центральному члену консорции, т.е. ее детерминанту. Живой детерминант является носителем биомассы (живых и мертвых, не отчужденных от тела тканей и прижизненных выделений), на основе которой формируется структура консорции. В этой связи консорция рассматривается как исторически сложившаяся структурно-функциональная часть биогеоценоза, возникающая и развивающаяся в процессе онтогенеза детерминанта и разрушающаяся после его гибели. Мертвый детерминант служит субстратом для сапробиоса, представляя собой скопление мертвого вещества (мортмассы), которое, подвергаясь окончательному разрушению редуцентами, теряет специфичность, свойственную данному организму.

Топический критерий основан на образовании детерминантом физических и химических условий, необходимых или благоприятных для существования связанных с ним консортов. Из разнообразных топических взаимоотношений в консорции наиболее важными являются субстратные и средообразующие (микrokлиматические). Субстратом для топоконсортов могут служить: а) живое тело детерминанта; б) его прижизненные выделения; в) его мертвые части и ткани, не отчужденные от живого тела. Средообразующие связи проявляются через влияние центрального организма на различные физические (влажность, температуру, движение воды т.п.) и химические (химизм воздуха, химизм воды и т.п.) факторы среды.

Вещественно-энергетический критерий включает обеспечение детерминантом энергетических и вещественных потребностей связанных с ним организмов-консортов. В качестве источника вещества и энергии для трофоконсортов служат: а) живые органы и ткани детерминанта; б) мортмасса не отчужденных от его тела мертвых тканей и частей (например, древесина, рог, волосы, пух, и т.п.); в) прижизненные выделения на теле (например, нектар, слизь, пот и т.п.) и во внешней среде (экскременты). Вещественно-энергетические отношения между детерминантом и консортами могут носить как односторонний, так и двусторонний характер, что наблюдается, например, во взаимосвязях между бобовыми и клубеньковыми

бактериями; грибом и корнями высшего растения (микориза).

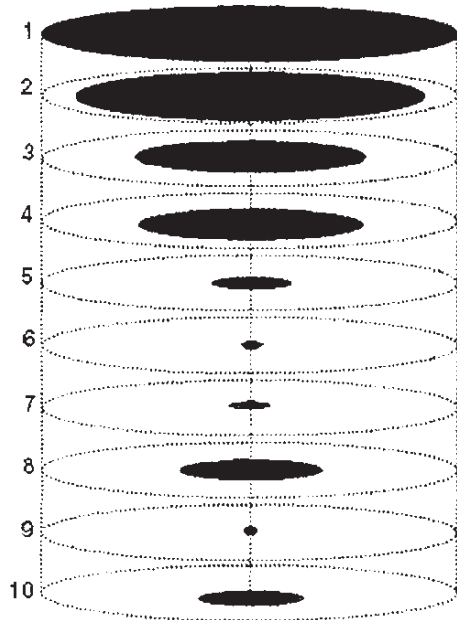
Критерий «консортивного контакта» – это включение в систему консорции организма на основе его связи (или комплекса связей) с детерминантом, имеющей свойства консортивных взаимоотношений. Взаимодействия, не отвечающие условиям консортивных, в консорцию не включаются. Являясь центральным организмом консорции, детерминант служит источником специфических ресурсов для связанных с ним консортов. Чем уникальнее предоставляемый им ресурс, тем прочнее их связь с детерминантом. Консортивные контакты каждого консорта с центральным организмом в сумме образуют систему связей консорции, которая формирует ее структуру. Таким образом, консорция – это система, структура которой определяется характером связей между ее элементами – детерминантом и консортами, т.е. на основе совокупности консортивных контактов.

Концепция гетероконцентрального устройства консорции. Сформулированное В.В. Мазингом (1966) представление об организации консорции (поликонцентровая модель), впоследствии расширенное Т.А. Работновым (1969), основано на триотрофной концепции и поликонцентровом принципе. Триотроф – это трофическая связь трех компонентов, представляющая собой систему передачи вещества и энергии от объекта питания к потребителю и далее к организму, поедающему потребителя. Совокупность трофических связей складывается в цепи питания, которые объединяются в консорции. Консорцию формирует автотрофное растение (детерминант), с которым связаны консорты (паразиты, эпифиты, симбионты и пр.) как непосредственно (первый концентр или первые звенья в цепях питания), так и опосредованно - с организмами первых концентров, т.е. последующие звенья цепей питания. Совокупность консорций и сапротрофного цикла представляет собой биогеоценоз - единство жизненного сообщества (биоценоза) и места его обитания (биотопа).

Поликонцентровая модель строения консорции имеет ряд недостатков: 1) построение модели только на основе трофических отношений организмов; 2) включение в модель как прямых, так и косвенных связей; 3) модель не учитывает наряду с трофическими другие группы связей: топические, фабрические, форические и др.; 4) модель не отражает разнообразия связей между отдельно взятым консортом и детерминантом.

Гетероконцентральный принцип заключается в том, что выделение концентров в системе консорции про-

Рис. 1. Гетероконцентрированная модель фитоконсорции *Nuphar lutea*. (1 - 10 - концентраты) 1 - субстратный; 2 - субстратно-стациальный; 3 - стациальный; 4 - биотрофный; 5 - экрисотрофный; 6 - сапротрофный; 7 - зоохорный; 8 - энтомофильный; 9 - биофабрический; 10 - фензивный.



водится на основе различных групп консортивных связей (топических, трофических, фабрических и т.д.), присутствующих в данной консорции. Гетероконцентрированная модель включает: 1) только прямые взаимоотношения организмов; 2) все группы консортивных связей (трофические, топические, фабрические и др.); 3) все разнообразие связей детерминанта с каждым отдельным консортом (Негроров, 1998; Негроров, Хмелев, 1999а). На рис. 1 изображена гетероконцентрированная модель консорции кубышки желтой (*Nuphar lutea*), включающая 10 концентров, выделенных на основе соответствующих типов консортивных связей. Размеры концентров соответствуют числу входящих в них видов консортов. Наибольший концентр в модели определяет потенциальные размеры всех остальных (окружности, изображенные пунктирной линией). Реальные размеры концентров (темные окружности) соответствуют фактическому числу входящих в них видов. В представленной модели четко видно, что доминирующими типами связей являются топические (60%) и трофические (20%) связи, что говорит об их системообразующей роли. Новая модель позволяет наиболее полно отразить картину взаимоотношений, которые складываются между центральным организмом и консортами. При этом четко видно, какие типы отношений являются ведущими в рас-

сматриваемой консорции. Кроме того, благодаря модели можно охарактеризовать и весь спектр связей любого консорта с детерминантом, специально выделив его в тех концентрах, которые отражают специфику его взаимоотношений с центральным организмом.

Концепция консорционного континуума. В качестве детерминанта консорции могут рассматриваться растения, животные и грибы, формирующие соответствующие типы консорций – автотрофнодетерминантные (фитоконсорции) и гетеротрофнодетерминантные (зоо- и микоконсорции). (Хмелев, Афанасьев, Негроров, 1999). Все обозначенные типы консорций в системе биогеоценоза находятся в тесном взаимодействии между собой, посредством входящих в их состав организмов (детерминантов и консортов). При этом детерминант консорции одного типа может одновременно выступать в роли консорта другого типа консорции. Например, ель обыкновенная, формируя самостоятельную фитоконсорцию, является ее детерминантом, в то же время в качестве консорта входит в состав микоконсорции рыжика елового. Ондатра выступает в роли трофоконсорты кубышки желтой и при этом как детерминант основывает собственную зооконсорцию. Таким образом, в биогеоценозе создается непрерывная сеть взаимодействующих консорций различного типа, которую можно определить как консорционный континуум, являющийся неотъемлемой частью единого биоценозного коннекса (Негроров, Хмелев, 1999).

Новые подходы к теории консорций позволили разработать программу популяционно-консортивного анализа природных экосистем (Программа и методические..., 1997), которая успешно используется при исследованиях консорций водных и наземных экосистем (Микрозаповедники для резервации..., 1997; Негроров, 1998; Негроров, Хмелев, 1999а).

ЛИТЕРАТУРА

1. Беклемишев В.Н. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 61. вып. 5. С. 3-30.
2. Быков Б.А. Введение в фитоценологию. Алмата: Наука. 1970. 234 с.
3. Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука. Ленинград. отд-ние. 1983. 248 с.
4. Корчагин А.А. // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л. 1977. С. 15-25.
5. Мазинг В.В. // Тр. МОИП. 1966. Т. 27. С. 117-127.

6. Методические указания по популяционно-консорцивному анализу природных экосистем для студентов 3-5 курсов всех форм обучения /К.Ф. Хмелев, А.А. Афанасьев, Ф.И. Кирик, В.В. Негробов, В.В. Онищенко. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та. 1997. 32 с.
7. В.П. Негробов, З.П. Муковнина, В.В. Негробов, Е.А. Николаев, О.П. Негробов // Проблемы интродукции и экологии Центрального Черноземья. Воронеж, 1997. С. 38-43.
8. Негробов В.В. Популяционно-консорцивный анализ представителей семейства Nymphaeaceae Salisb. бассейна Среднего Дона: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Воронеж. 1998. 24 с.
9. Негробов В.В., Хмелев К.Ф. // Геоботаника XXI века: Материалы Всероссийской научной конференции. Воронеж. 1999. С. 21-24.
10. Негробов В.В., Хмелев К.Ф. Консорционный анализ семейства кувшинковых Nymphaeaceae Salisb. бассейна Среднего Дона. Воронеж. Изд-во ВГТУ. 1999. 184 с.
11. Работнов Т.А. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. вып. 4. С. 109-116.
12. Раменский Л.Г. // Ботан. журн. 1952. Т. 37. №2. С. 181-201.
13. Рафес П.М. // Влияние животных на продуктивность лесных биогеоценозов. М. 1966. С. 5-74.
14. Селиванов И.А. Микосимбитрофизм как форма консорцивных связей в растительном покрове Советского союза. М. Наука. 1981. 230 с.
15. Хмелев К.Ф., Афанасьев А.А., Негробов В.В. // Геоботаника XXI века: Материалы Всероссийской научной конференции. Воронеж. 1999. С. 45-47.