

31. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980.
32. Харпер Дж. Некоторые подходы к изучению конкуренции у растений. — В сб.: Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964, с. 11—54.
33. Вонарате Е. Е., Бравн Р. И. The effect of intraspecific competition on the phenotypic plasticity of morphological and agronomic characters of four maize hybrids. — Ann. Bot., 1975, v. 39, p. 863—869.
34. Grime J. P. Plant Strategies and Vegetation Processes. Chichester, 1979.
35. Hara T. A stochastic model and the moment dynamics of the growth and size distribution in plant populations. — Journ. Theor. Biol., 1984, v. 109, p. 173—190.
36. Hara T. Effects of density and extinction coefficient on size variability in plant populations. — Ann. Bot., 1986, v. 57, p. 885—892.
37. Нагрег J. L. Population Biology of Plants. London, 1977.
38. Weiner J. Size hierarchies in experimental populations of annual plants. — Ecology, 1985, v. 66, p. 743—752.
39. Weiner J., Solbrig O. T. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. — Oecologia, 1984, v. 61, p. 334—336.
40. White J. The plant as a metapopulation. — Ann. Rev. Ecol. Syst., 1979, v. 10, p. 109—145.
41. White J. The allometric interpretation of the self-thinning rule. — Journ. Theor. Biol., 1981, v. 89, p. 475—500.
42. White J., Нагрег J. L. Correlated changes in plant size and number in plant population. — Journ. Ecol., 1970, v. 58, p. 467—485.

Рекомендована кафедрой ботаники Казанского государственного университета им. В. И. Ульянова-Ленина. Поступила 16 февраля 1987 г.

УДК 574.58

К 70-ЛЕТИЮ ВЕЛИКОГО ОКТЯБРЯ

МЕСТО КОНСОРТИВНОСТИ В СИСТЕМЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ

В. И. Мальцев

Показано, что детерминантами консорций могут быть как авто-, так и гетеротрофные организмы, обладающие достаточно большими размерами и способные кондиционировать среду. Консорцию как структурную единицу биогеоценоза следует связывать с популяцией детерминанта. По роли в консорции кроме детерминанта предлагается выделять собственно консорты, связанные с индивидуумом детерминанта, и супраконсорты, связанные с его популяцией. «Посетители» — неконсортивный элемент — объединяют консорции различных детерминантов в структуру более высокого ранга — биоценоз. Первичное, приоритетное значение имеют топические связи консорбентов с детерминантом. Формирование трофических, фабрических и прочих консортивных связей — следующий этап организации консорций. Поликонцентровая организация характерна для наиболее высокоорганизованных консорций.

It has been shown that both autotrophic and heterotrophic organisms having rather large sizes and able to condition medium may be determinants of consorts. The consortium as a structural unit of biogeocenosis should connect with the determinant population. According to the role of consortium it is suggested to distinguish besides determinant consorts connected with the determinant individual and supraconsorts connected with its population. «Visitors» — unconsortive element — unite the consorts of different determinants in a structure with higher order — biocenosis. Topical connections of the consortium members with the determinant have a primary meaning. The next step in the consortium organization is the formation of trophical, fabrical and other consortive connections. The most highorganized consorts are characterized by the polyconcentrical organization.

Первые представления о консорциях были сформулированы в начале 50-х годов независимо друг от друга В. Н. Беклемишевым [1] и Л. Г. Раменским [11]. Данные ими определения иллюстрируют различающиеся в некоторых деталях подходы зоолога и ботаника к одному и тому же явлению, рассмотренному на примере консорций древесных

лесных пород, хотя В. Н. Беклемишев не ограничивал консорцию приуроченностью только к растительному объекту.

Определение В. Н. Беклемишева отражает его «индивидуалистический» подход к выделению консорций. В противовес этому представлению сложился так называемый популяционный подход, который в дальнейшем стал господствующим.

Для обозначения центрального вида консорции В. Н. Беклемишев [1] пользуется термином «эдификатор». Т. А. Работнов [8—10] пользуется термином «детерминант», который, на наш взгляд, лучше отражает роль центрального вида в консорции.

В 60-е и 70-е годы появилось большое количество публикаций, посвященных теории консорций и практическим работам с ними. Состоялось два всесоюзных совещания. Большинство дискуссий сводилось к решению трех принципиальных вопросов: 1) может ли быть детерминантом любой (автотрофный или гетеротрофный) организм или консорция связана лишь с автотрофным неэпифитным растением; 2) связана ли консорция с индивидуумом детерминанта или с его популяцией (ценопопуляцией); 3) какого характера связи следует относить к консортивным, в частности следует ли придерживаться представлений о поликонцентровой природе консорций В. В. Мазинга [5] и Т. А. Работнова [8—10], согласно которым консорции представляют собой как бы концентрические круги вокруг центрального вида, автотрофного растения, порядок которых отражает порядок того или иного организма в пищевой цепи.

На наш взгляд, первый вопрос решается довольно просто: важен не способ производства органического вещества, а размеры организма и способность кондиционировать среду. В этом смысле роль автотрофов неизмеримо выше (за исключением отдельных случаев), чем гетеротрофов, — фитоценоз является одним из важнейших элементов биогеоценоза, определяющим наряду с рельефом его физиономические особенности, кондиционирующими среду.

На основании материалов, полученных автором при стационарных исследованиях сообществ водной растительности с доминированием манника водного [*Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb.] и телореза алоэвидного (*Stratiotes aloides* L.) на водоемах зоны подтопления Киевского водохранилища [7] (каждый побег со всеми листьями и всем его населением помещали в отдельный пакет, затем в лаборатории содержимое пакетов учитывали по общепринятым методикам), а также на основании анализа литературы можно утверждать, что консорцию как структурную единицу биогеоценоза следует связывать именно с ценопопуляцией детерминанта (популяционная консорция, по В. В. Мазингу). По своей роли в консорции кроме детерминанта предлагается выделять собственно консорты, связанные с индивидуумом детерминанта, и супраконсорты, связанные с его ценопопуляцией. Целесообразно выделять еще одну группу организмов, непосредственно в состав консорции не входящих, — группу «посетителей», которые объединяют консорции различных детерминантов в структуру более высокого ранга — биоценоз (рис. 1).

При выделении консортов и супраконсортов основным критерием, видимо, должна быть подвижность, определяющая приурочен-

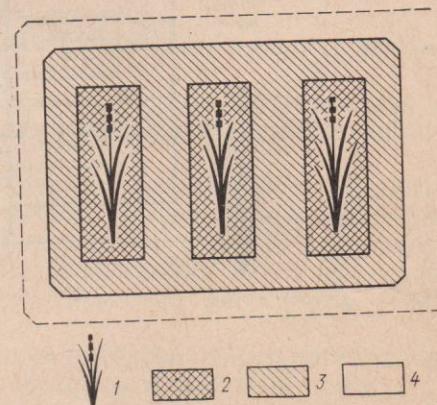


Рис. 1. Организация консорции:
1 — детерминант консорции, 2 — консорты, 3 — супраконсорты, 4 — «посетители» (неконсортивный элемент)

ность организма к ценопопуляции детерминанта (супраконсорты) либо к индивидууму (консорты). В случае с консорциями манника и телореза детерминантами являются побеги высшей водной растительности, консортами — личинки хирономид [массовые виды *Glyptotendipes glaucus* (Meigen) и *Pentapedilum sordens* (Van der Wulp) на маннике и *Glyptotendipes gripekoveni* Kieffer и *Glyptotendipes viridis* (Macquart) на телорезе], супраконсортами — хищные пиявки рода *Ergobdella*, брюхоногие моллюски *Lymnea stagnalis* (L.), *Planorbarius cognatus* (L.) (массовые виды), «посетителями» — представители некоторых (рыбы).

Биомассы консортов и супраконсортов в консорции манника, как правило, соизмеримы между собой и вместе дают величины порядка нескольких граммов (реже нескольких десятков граммов) на 1 м², при том что сырья фитомасса исчисляется килограммами на 1 м².

Консорты более специализированы, чем супраконсортами, в топическом и трофическом отношениях. В группу консортов попадают относительно высокоспециализированные фитофильные и менее специализированные донно-фитофильные вторичноводные организмы: личинки двухкрылых и бабочек, этапы эволюции которых совпадают с этапами эволюции покрытосеменных, в том числе и сравнительно поздним завоеванием водной среды в кайнозое [14]. У двухкрылых проникновение в состав консорций шло по принципу топической специализации, которая, по-видимому, реализовалась более благоприятно, чем трофическая специализация [3]. Так, большинство консортов — фитофильных и донно-фитофильных хирономид — фильтраторы, значительно меньше собирателей и совсем немного хищников. Для консорции чистых зарослей в цифровом выражении это соответственно 80—90, 5—10 и 0—2 %. В фитоценозах с развитой синузией свободноплавающих растений несколько возрастает роль собирателей и более или менее заметную роль начинают играть фитофаги (*Acentropus niveus* Oliv.).

Группу супраконсортов составляют почти исключительно прибрежно-фитофильные виды, хищники (до 90 %), собиратели с очень широким спектром питания (лимнеиды). В большинстве своем они менее специализированы, чем фитофильные хирономиды-консорты.

Из приведенной блоковой схемы трофических связей в консорции манника (рис. 2) видно, что первичное, приоритетное значение имеют топические, а не трофические связи консортов с детерминантом. Формирование трофических, фабрических и прочих консортивных связей — следующий этап организации консорций, если так можно выразиться,

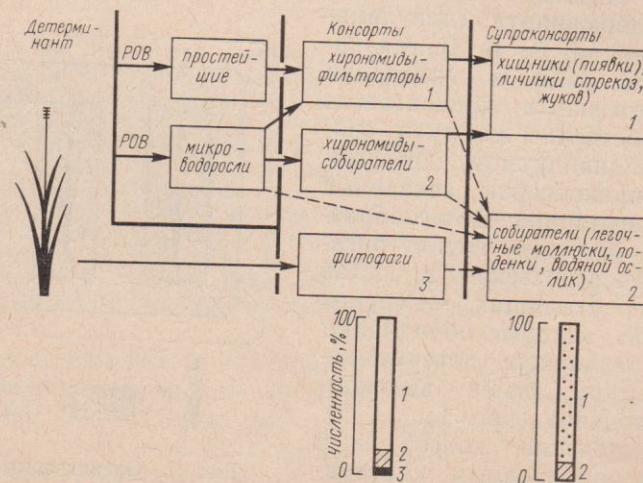


Рис. 2. Трофические отношения в консорции манника большого. РОВ — растворенное органическое вещество

консортивной сукцессии, прохождение которого обусловлено топической совместимостью членов консорции (фитофильность фитофилов, оксифильность донно-фитофильных видов, приуроченность к прибрежным участкам прибрежно-фитофильных видов). Поликонцентровая организация характерна для наиболее высокоорганизованных консорций, где физиологические особенности детерминанта создают благоприятные условия для его трофической эксплуатации, а сопряженная его эволюция с консортами привела к их узкой трофической специализации. Таковы консорции древесных пород и луговых трав [2, 6, 10].

Консорты эксплуатируют отдельные особи детерминанта, их обилие определяется возрастным, физиологическим состоянием детерминанты, т. е. наиболее подвержено его детерминирующему воздействию. Супраконсорты эксплуатируют ценопопуляцию детерминанта и менее подвержены его детерминирующему влиянию. Таким образом, консортивная сукцессия должна идти от преобладания топических связей над трофическими и супраконсортами над консортами в сторону увеличения доли трофических отношений и возрастания относительной численности собственно консортов. Сказанное подтверждается тем, что зоофитос Кременчугского и Киевского водохранилищ в первые годы их существования характеризовался высоким относительным обилием прибрежно-фитофильных видов (в подавляющем большинстве супраконсорты) и низким — фитофильных (в подавляющем большинстве консортов). По мере становления гидробиологического режима этих водохранилищ наблюдалось уменьшение относительного обилия первых и возрастание относительного обилия вторых [4].

Консортивность как особый тип экологических отношений возникла на определенном этапе размерной дифференциации организмов в результате эксплуатации (топической, трофической и т. д.) популяций крупных особей с низкими значениями удельной продукции популяциями мелких организмов с относительно высокой удельной продукцией. Детерминанты и консорты с синхронизированными фазами жизненного цикла — результат их сопряженной эволюции [12], обеспечившей возможность эксплуатации детерминанта консортами и супраконсортами при минимальном ущербе для первого. Это достигается разрывом в размерах между детерминантами и их консортами на несколько порядков, что позволяет не наносить ощутимого вреда детерминанту при использовании его в качестве механической опоры (топические взаимоотношения) или при питании за его счет (тrophicеские взаимоотношения). При этом нормальными следует признать такие трофические взаимоотношения, при которых потребляемая биомасса детерминанта соизмерима с естественно отмирающей и не превышает продукцию.

Представляется вполне реальной такая последовательность основных этапов эволюции консортивных отношений.

1. Квазиконсорции — население каменных высыпок (естественных и искусственных), представленное эпифионтами и обитателями интерстициали.

2. Протоконсорции — сообщества крупных колониальных организмов, в которых физиологические особенности особей детерминанта не позволяют сформироваться развитому комплексу собственно консортов. Фактически все члены консорции (кроме центрального вида) являются супраконсортами. Пример — консорция *Dreissena polymorpha* (Pallas) [13].

3. Эуконсорции — сообщества крупных неколониальных организмов с развитыми комплексами собственно консортов и супраконсортов.

Таким образом, роль консорций в системе экологических отношений такова, что они являются естественными концентраторами жизни в наиболее активных участках пространства (используемого с максимальной для данных условий эффективностью), определяющими направленность производственных процессов и процессов потребления орга-

нического вещества. Высокие концентрации организмов, в том числе кормовых объектов для неконсортивных элементов биоценоза, создают условия для эксплуатации этих объектов. Отсюда вытекают задачи управления процессами, протекающими в консорциях, на основе ландшафтной мелиорации с целью создания наиболее оптимальных режимов эксплуатации «посетителями кормовых» возможностей консорций.

Литература

1. Беклемишев В. Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей. — Бюл. МОИП, Отд. биол., 1951, с. 56, вып. 5, с. 3—31.
2. Емельянов А. Ф. О существенных различиях консорций доминантов и ассоциаторов, проявляющихся в распределении цикадок-олигофагов по растениям. — Ботан. журн., 1965, т. 50, № 2, с. 221—223.
3. Зимбалевская Л. Н. Экологические группировки фауны зарослей Днепра. — Гидробиол. журн., 1966, т. 2, № 5, с. 34—41.
4. Зимбалевская Л. Н. Зоофитос, его сезонная динамика и продуктивность. — В кн.: Киевское водохранилище. Киев, 1972, с. 388—401.
5. Мазинг В. В. Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов. — Тр. МОИП, 1966, т. 27, с. 117—127.
6. Мазинг В. В. Проблемы изучения консорций. — Уч. зап. Пермск. пед. ин-та, 1976, с. 150, с. 11—17.
7. Мальцев В. И. Растительность водоемов зоны подтопления Днепровских водохранилищ. — М.: ВИНИТИ, № 5651-85 Деп.
8. Работнов Т. А. О консорциях. — Бюл. МОИП. Нов. сер. Отд. биол., 1969, т. 74, вып. 4, с. 109—116.
9. Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения консорций. — Журн. общ. биологии, 1973, т. 34, № 3, с. 407—416.
10. Работнов Т. А. Консорция как структурная единица биогеоценоза. — Природа, 1974, № 2, с. 26—35.
11. Раменский Л. Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники. — Ботан. журн., 1952, т. 37, № 2, с. 181—201.
12. Селиванов А. И. Консорция в системе биотических взаимоотношений в биогеоценозах. — Уч. зап. Пермск. пед. ин-та, 1976, т. 150, с. 11—17.
13. Харченко Т. А., Протасов А. А. О консорциях в водных экосистемах. — Гидробиол. журн., 1981, т. 17, № 4, с. 15—20.
14. Хизорян С. М. О некоторых вопросах филогенеза насекомых. — Изв. АН АрмССР, т. 3, № 1, с. 203—206.

Рекомендована Институтом гидробиологии АН УССР. Поступила 3 сентября 1986 г.

УДК 582.282.232:57.086.3

К 70-ЛЕТИЮ ВЕЛИКОГО ОКТЯБРЯ

ДЕЙСТВИЕ ДЕГИДРАТАЦИИ НА МИКРООРГАНИЗМЫ

Н. С. Демина, С. В. Лысенко

Представлены литературные и собственные данные о действии дегидратации на микроорганизмы. Рассматриваются факторы, определяющие чувствительность к обезвоживанию микроорганизмов различных систематических групп. Обсуждается зависимость устойчивости микроорганизмов к высушиванию от состава питательной среды и стадии их развития, а также от состава клеточных белков и липидов. Описаны различные нарушения морфологического, физиологического, биохимического и генетического характера при обезвоживании клетки и способность клетки к регенерации. Обсуждается значение свойства микроорганизмов переходить в анаэробическое состояние.

The literary and own data on dehydration effect on microorganisms are presented. The factors determining sensitivity of microorganisms belonging to different taxonomic groups towards dehydration are considered. The dependence of microorganism resistance to drying upon the composition of growth medium and upon the stage of their development as well upon the composition of cellular proteins and lipids is discussed. Various morphological, physiological, biochemical and genetical defects caused by cell dehydration and the cell capacity for regeneration are discussed. The characteristics of microorganisms to transfer to anabiotic state is discussed.