

ЛИТЕРАТУРА

- Абатуров Б. Д. Важнейшие особенности взаимодействия животных-фитофагов и растительности в наземных экосистемах. — В кн.: Растительноядные животные в биогеоценозах суши. — М.: Наука, 1986, с. 7—12.
- Беклемишев В. Н. О классификации биоценотических (симфизиологических) связей. — Бюлл. МОИП, 1951, 55, вып. 5, с. 3—30.
- Гиляров М. С., Перель Т. С., Бызова Ю. Б. Изучение беспозвоночных животных как компонента биогеоценоза. — В кн.: Программа и методика биогеоценологических исследований. — М.: Наука, 1974, с. 132—146.
- Динесман Л. Г., Ходашова К. С. Изучение позвоночных животных как компонента биогеоценоза. — В кн.: Программа и методика биогеоценологических исследований. — М.: Наука, 1974, с. 132—146.
- Жиляев Г. Г. Ценопопуляции травянистых многолетников в первичных и вторичных биогеоценозах Черногоры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Диепропетровск, 1981. — 26 с.
- Жиляев Г. Г. Роль позвоночных животных в семенном размножении растений. — В кн.: Растительноядные животные в биогеоценозах суши. — М.: Наука, 1986, с. 131—134.
- Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. — М.: Наука, 1984. — 424 с.
- Корчагин А. А. Строение растительных сообществ. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 5. — Л.: Наука, 1976, с. 118—217.
- Климишин А. С. Мышевидные грызуны как фактор ускорения циклического развития ценопопуляции ожника лесной. — В кн.: Растительноядные животные в биогеоценозах суши. — М.: Наука, 1986, с. 142—144.
- Мазинг В. В. Проблемы изучения консорций. — В кн.: Значение консортивных связей в организации биогеоценозов. — Уч. зап. Пермского пединститута, 1976, т. 150, с. 18—27.
- Материалы Всесоюзного совещания (Валдай, 3—6 июня 1984 г.). Под ред. Абатурова Б. Д., Тишкова А. А. — М.: Наука, 1986. — 183 с.
- Рудышин М. П., Царик И. В. Структура возрастных консорций щавеля альпийского. — Экология, 1982, № 5, с. 15—22.
- Фегри К., Пэйл Л. Основы экологии опыления. — М.: Мир. — 377 с.
- Царик И. В. Структура популяций *Rumex alpinus* L. в фитоценозах Черногоры. — Укр. бот. журнал, 1983, 38, № 3, с. 51—55.
- Аггуо М. Т. К., Римас R., Агместо J. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. — Amer. J. Bot., 1982, 69, N 1, p. 82—97.
- Zimmermann M. Optime foraging, plant density and the marginal value theorem. — Oecologia, 1981, 49, N 2, p. 148—153.

УДК 574.58

**ДЕТЕРМИНИРУЮЩАЯ РОЛЬ ЦЕНТРАЛЬНОГО ВИДА
КОНСОРЦИИ
(НА ПРИМЕРЕ КОНСОРЦИИ МАННИКА БОЛЬШОГО)**

В. И. Мальцев

Показана детерминирующая роль побегов манника в заселении их личинками хирономид, что позволяет говорить об определенным образом организованной системе биоценотической подчиненности — консорции манника большого. Биоценотическому уровню изучения живого покрова отвечает только популяционная консорция, связанная с ценопопуляцией детерминанта.

Теории выделения консорций и их организаций посвящена обширная литература (Беклемишев, 1951; Раменский, 1952; Работнов, 1969; 1973; Селиванов, 1976; Воронов, 1974; Мазинг, 1976). Противоречивость в трактовке даже основополагающих принципов объясняется тем, что их разработкой занимались представители разных направлений в экологии, рассматривающие проблемы консортивности в связи со спецификой объекта исследования.

Вслед за теоретическими появились работы, в которых вопросы структуры консорций и внутриконсортивных отношений являются пред-

метом практического исследования (Емельянов, 1965). Однако за пределами внимания, как правило, остается вопрос, отражает ли данное сочетание организмов специфический характер отношений между ними на основе детерминирования структуры и функционирования со стороны центрального вида (детерминанта) и стоит ли вообще говорить о консорции как специфическом природном образовании, имеющем экологический статус.

Для решения этих вопросов на двух водоемах озерного типа зоны подтопления Киевского водохранилища (Мальцев, 1985) было изучено хирономидное население сообщества воздушно-водной растительности с абсолютным доминированием манника большого (*Glyceria maxima*).

Пробы отбирали в июне 1983 г. Побеги манника извлекали по одному со всеми листьями (в том числе отмершими) и помещали в полиэтиленовые пакеты (каждый в отдельный пакет). Затем с каждого побега тщательно смывали и собирали всех животных в отдельную баночку и фиксировали 4%-ным формалином. Каждый побег манника взвешивали. При камеральной обработке подсчитывали численность и определяли (взвешиванием на торзионных весах) массу каждого встреченного в пробе вида животных. Кроме того, с точностью до 0,5 мм измеряли длину массовых видов хирономид (каждой особи). Всего таким образом отобрано 16 проб. Данные обработаны статистически.

Индивидуальные массы побегов манника отличались незначительно и составляли 80—100 г. Для фитоценозов манника водоемов зоны подтопления Киевского водохранилища обнаружен 21 вид личинок хирономид (Diptera, Chironomidae), из которых доминируют *Pentapedilum sordens* и *Glyptotendipes glaucus*, причем численности упомянутых хирономид, населяющих побег манника, различаются на два порядка (см. таблицу).

Точки, соответствующие пробам в системе координат «численность *P. sordens*» (x) и «численность *G. glaucus*» (y), аппроксимируется прямой линией с коэффициентом корреляции $r=0,72$ при $P=0,99$ с $K=0,40$. Прямой линией аппроксимируются также точки, соответствующие пробам в системах координат «численность *P. sordens*» (x) — «количество видов прочих хирономид» (y) ($r=0,57$, $P=0,95$, $K=0,013$) и «численность *P. sordens*» (x) — «общая численность прочих хирономид» (y) ($r=0,49$, $P=0,95$, $K=0,045$).

Для выделения однородных групп был применен кластерный анализ по методу Чекановского (Макаревич, 1971). В качестве показателя сходства исходных данных выбран индекс Орлоци (Василевич, 1972), который рассчитывается в два этапа — сначала нормирующий вектор по формуле:

$$V_{j,h} = (\sum X_{ej,h}^2)^{1/2},$$

затем — нормированное расстояние:

$$D_{j,h} = \left[\sum_{e=1}^p \left(\frac{X_{ej}}{V_j} - \frac{X_{eh}}{V_h} \right)^2 \right]^{1/2},$$

где p — число признаков (видов), X_{ej} (X_{eh}) — обилие e -го вида в j -й (h -й) пробе. В качестве исходных данных для кластерного анализа брали численности хирономид, населяющих каждый побег манника. На основании индекса Орлоци выделили пять кластеров (рис. 1).

Первый и второй кластеры отражают чрезвычайно малую заселенность очень слабообводненных побегов (глубина 10 см), характерных для узкой прибрежной полосы зарослей с неудовлетворительными для обитания водных животных экологическими условиями. Эти кластеры практически не обнаруживают сходства между собой и другими. Слабая заселенность и недостаточное количество проб не позволяют гово-

рить о доминировании среди хирономид (оно характерно для последующих кластеров).

Третий кластер характеризует умеренную заселенность побегов хирономидами в благоприятных экологических условиях (глубина 40 см). Здесь хорошо выражено доминирование двух видов хирономид — *P. sordens* (6—24 экз.) и *G. glaucus* (20—56 экз.) с преобладанием последнего в 2—2,5 раза. Этот кластер обнаруживает слабое сходство с 4-м и 5-м, которые характеризуют сильную заселенность с очень ярко выраженным доминированием *P. sordens* (74—161 и 98—374 экз.) и *G. glaucus*.

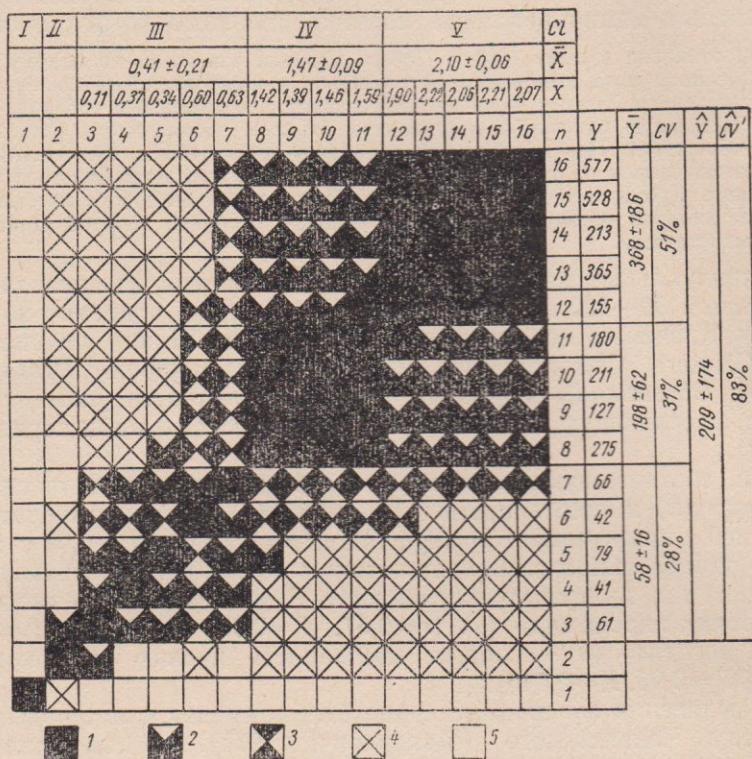


Рис. 1. Выделение групп по методу Чекановского на основании индекса Орлоци:

Значения индекса Орлоци: 1 — 0,1—1,0; 2 — 1,1—3,0; 3 — 3,1—6,0; 4 — 6,1—10,0; 5 — >10,0; n — номера побегов; Cl — номера кластеров; X — отношения общих численностей *P. sordens* и *G. glaucus* на отдельных побегах; \bar{X} — средние значения X для кластеров; Y — общие численности хирономид на отдельных побегах; \bar{Y} — средние значения Y для кластеров; \bar{Y} — средние значения Y для III, IV и V кластеров; CV — коэффициент вариации значений Y для отдельных кластеров; \bar{CV} — то же для совокупности III, IV и V кластеров.

cus (51—104 и 51—181 экз. соответственно), причем с преобладанием *P. sordens* (в 1,5 раза для 4-го кластера и в 2 раза для 5-го). Последние в высокой степени сходны между собой.

На рис. 2 показано распределение доминирующих видов хирономид по размерным классам в пробах, принадлежащих 3, 4 и 5-му кластерам. Видно, что распределение имеет сходный характер во всех случаях и отличается одним максимумом для *P. sordens* (размерные классы 3,0—6,0 мм) и двумя для *G. glaucus* (4,0—6,0 и 10,0—12,0 мм).

Приведенные выше данные свидетельствуют о том, что фитофильный комплекс беспозвоночных, населяющих побеги манника, представляет собой качественно достаточно однородную ценотическую совокупность с ярко выраженным доминированием (по численности) двух видов хи-

Численность разных видов хирономид, населяющих один побег манника

Вид	Номер побега															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Pentapedium sordens</i>	2	3	6	10	12	16	24	74	98	105	124	137	161	236	354	374
<i>Glyptotendipes glaucus</i>	1	53	30	20	56	38	51	51	66	85	62	104	106	160	181	1
<i>Polypedilum convictum</i>	12	2		2	5	2			1	1	1		1			
<i>Parachironomus parostratus</i>			1		1							1	3	1	2	8
<i>Paratanitarsis lauterborni</i>			1						1		1	1	1	1	6	3
<i>Cricotonus silvestris</i>						1	1		1		8	1	2	5	7	1
<i>Endochironomus tendens</i>											1	1	1	2	1	1
<i>Endochironomus albipennis</i>												1				
<i>Pentapedium exectum</i>						5	1									
<i>Endochironomus impar</i>																
<i>Polytendipes nubeculosum</i>																
<i>Chironomus plumosus</i>															1	
<i>Limnochironomus tritomus</i>														11		
Прочие												1	3	3	3	2

рономид: *P. sordens* и *G. glaucus*. Вместе с тем налицо значительная количественная неоднородность полученного материала (см. таблицу).

Выделенные кластеры (см. рис. 1) можно объединить в две группы по разнице экологических условий: первую составляют кластеры 1 и 2 — слабообводненные побеги прибрежной части, вторую — кластеры 3, 4 и 5 — нормально обводненные побеги. Ввиду минимального количества проб, попавших в кластеры первой группы, мы их не анализируем.

Объяснить разную количественную организацию внутри второй

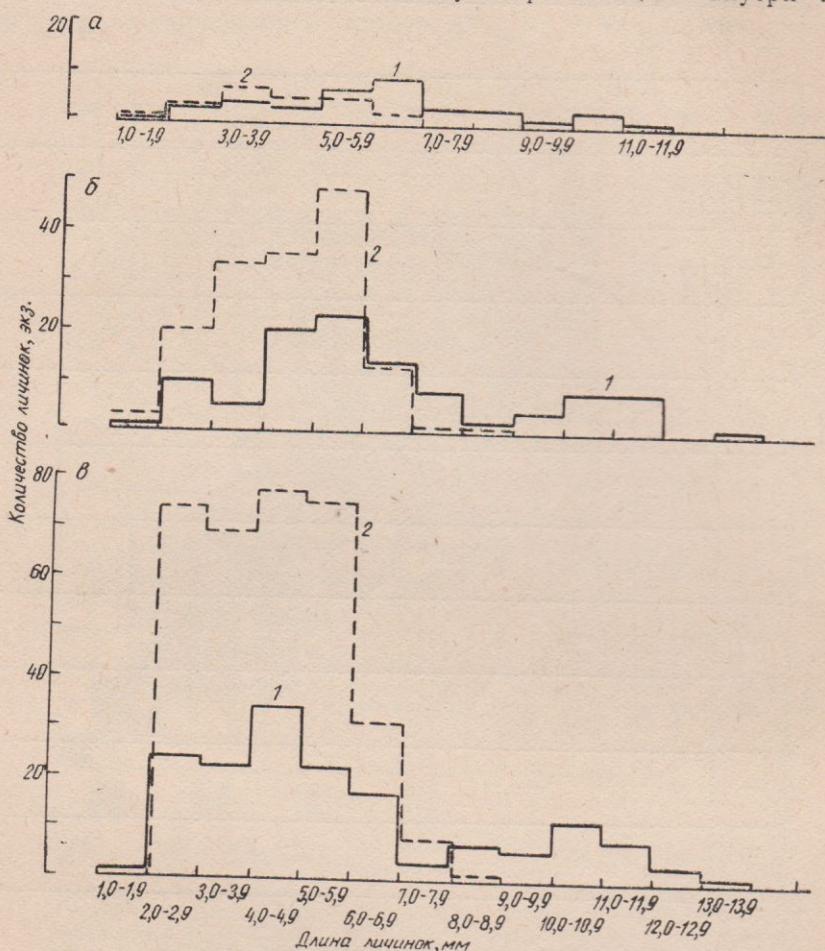


Рис. 2. Распределение доминирующих видов хирономид по размерным классам:

а — III кластер, побег 7; б — IV кластер, побег 8; в — V кластер, побег 15; 1 — *Glyptotendipes glaucus*, 2 — *Pentapedilum sordens*.

группы кластеров градиентом внешних, абиотических условий нельзя — его практически нет. Следовательно, причиной может быть лишь разное состояние самих побегов манника, служащих субстратом, на котором развивается сообщество фитофильных организмов. За вегетационный период у манника отрастает несколько поколений побегов (Экзерцева, 1975). К моменту заселения хирономидами фитоценоз манника был представлен побегами, находящимися в разном возрастном, физиологическом состоянии, с разной долей отмерших частей, что создало условия для их неравномерного при первом рассмотрении, но достаточно закономерного заселения.

Избирательность (в отношении видовой принадлежности растений) личинок, минирующих молодые части макрофитов, проявляющаяся в

начале лета при вселении в еще не цветущие экземпляры (Калугина, 1963), видимо, простирается и на возрастное состояние. Таким образом, есть все основания считать, что разновозрастные побеги заселяются с разной интенсивностью, определяемой состоянием и размерами самих побегов, а дальнейшей миграции личинок с побега на побег практически не происходит из-за малой их подвижности. Этим объясняется, почему в момент сбора материала практически одинаковые по размерам побеги манника, находящиеся в одних и тех же экологических условиях, тем не менее отличаются структурой своего населения, причем различия детерминируются самими побегами. Детерминированность обуславливает достаточно высокую однородность структурных характеристик внутри кластеров (см. рис. 1), что подтверждается небольшими уровнями изменчивости по обилию *Cv* хирономид (Зимбалевская, 1981).

Таким образом, можно утверждать, что мы имеем дело с определенным образом организованной системой биоценотической подчиненности, структура (а следовательно, и функционирование) которой детерминируется побегами манника — консорцией манника большого.

Из всех типов консорций, охарактеризованных на разных уровнях организации биологических систем (Мазинг, 1976), биоценотическому уровню изучения живого покрова отвечает популяционная консорция, связанная с ценопопуляцией детерминанта. С этой точки зрения нецелесообразно говорить об индивидуальной консорции: она — составная часть популяционной, т. е. структура более низкого ранга.

Институт гидробиологии
АН УССР

Поступила в редакцию
19 мая 1987 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В. Н. О классификации биоценотических (симфизиологических) связей. — Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1951, 56, вып. 5, с. 3—31.
- Василевич В. И. Количественные методы изучения структуры растительности. — Итоги науки и техники. Сер. Ботаника, 1972, т. 1, с. 7—83.
- Воронов А. Г. К понятию о консорциях. — Журнал общ. биол., 1974, 35, № 2, с. 236—242.
- Емельянов А. Ф. О существенных различиях консорций доминантов и ассеаторов, проявляющихся в распределении цикадок — олигофагов по растениям. — Бот. журнал, 1965, 50, № 2, с. 221—223.
- Зимбалевская Л. Н. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ. — Киев: Наукова думка, 1981. — 215 с.
- Калугина Н. С. Места обитания личинок и смена поколений у семи видов *Glyptotendipes* Kieff., *Endochironomus* Kieff. (Diptera, Chironomidae) из Учинского водохранилища. — В кн.: Учинское и Можайское водохранилища. — М.: Изд-во МГУ, 1963, с. 173—213.
- Мазинг В. В. Проблема изучения консорций. — Уч. зап. Пермского пед. ин-та, 1976, вып. 150, с. 18—27.
- Макаревич В. Н. Применение метода Чекановского при первичной обработке геоботанических описаний. — В кн.: Методы выделения растительных ассоциаций. — Л.: Наука, 1971, с. 125—140.
- Мальцев В. И. Растительность водоемов зоны подтопления Днепровских водохранилищ. — М.: Рукопись деп. в ВИНИТИ 31.07.1985, № 5651—85. Деп., 10 с.
- Работнов Т. А. О консорциях. — Бюлл. МОИП, нов. серия, отд. биол., 1969, 74, вып. 4, с. 109—116.
- Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения консорций. — Журнал общ. биол., 1973, 34, № 3, с. 407—416.
- Раменский Л. Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники. — Бот. журнал, 1952, 37, № 2, с. 181—201.
- Селиванов А. И. Консорции в системе биотических взаимоотношений в биогеоценозах. — Уч. зап. Пермского пед. ин-та, 1976, вып. 150, с. 11—17.
- Экзерцева В. А. Большой манник: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1975.—21 с.