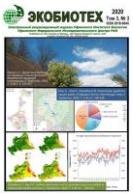
ЭКОБИОТЕХ
ISSN 2618-964X http://ecobiotech-journal.ru



ЕЩЕ РАЗ О БИОТИЧЕСКОМ СООБЩЕСТВЕ

Розенберг Г.С.
Институт экологии Волжского бассейна РАН,
Тольятти, (Россия)
E-mail: ievbras2005@mail.ru

Экология сообществ изучает закономерности изменения биоразнообразия, видовой структуры и численности отдельных популяций в пространственном и временном аспекте. В статье обсуждаются некоторые современные теории экологии сообществ (нейтральная теория, патч-динамика, представления М. Велленда о четырех основных процессах в сообществах, сходных с процессами популяционной генетики [отбор, дрейф, рассеяние, видообразование], и др.).

Ключевые слова: биотическое сообщество, нейтральная теория, модели популяционной динамики, процессы высокого и низкого уровня

ONCE AGAIN ABOUT THE BIOTIC COMMUNITY

Rozenberg G.S.
Institute of Ecology of the Volga River Basin,
Russian Academy of Sciences, Togliatti (Russia)
E-mail: ievbras2005@mail.ru

Community ecology studies the patterns of changes in biodiversity, species structure, and the number of individual populations in a spatial and temporal aspect. The article discusses some modern theories of community ecology (neutral theory, patch dynamics, M. Vellend's ideas about four basic processes in communities similar to processes of population genetics [selection, drift, dispersal, selection], etc.).

Keywords: biotic community, neutral theory, models of population dynamics, high- and low-level processes

Поступила в редакцию: 14.05.2020

DOI: 10.31163/2618-964X-2020-3-3-472-477

Заниматься наукой – значит искать повторяющиеся закономерности, а не просто собирать факты. –
To do science is to search for repeated patterns, not simply to accumulate facts.
Роберт Мак-Артур [MacArthur, 1972, p. 1].

Экология сообществ – один из самых трудных и малоизученных разделов современной экологии. Очевидно, что здесь зачастую крайне сложно предложить однозначный прогноз или тест для проверки гипотезы; все это потребует большой изобретательности от будущего поколения экологов.
М. Бигон и др. [1989, с. 386].

В «Journal of Ecology» в 2013 г., отмечая 100-летний юбилей со дня образования в Великобритании первого в мире (а потому, – старейшего) Британского экологического общества (British Ecological Society), была опубликована очень интересная статья британских (в основном) экологов, в которой были сформулированы 100 основных вопросов, на которые должна дать ответы экология XXI века [Sutherland et al., 2013; Розенберг, Гелашвили, 2013]. В этом же 2013 г. вышла последняя статья крупного отечественного эколога, Заслуженного профессора МГУ А.М. Гилярова [2013, с. 244], в которой он, анализируя «жизненный путь» экологии, подчеркивал, что «старая экология» была ориентирована «прежде всего, на описание множества разных объектов живой природы…», тогда как «новая экология» нацелена «на выявление неких базовых принципов устройства и функционирования живой

природы». Другими словами, первая ищет разнообразие, или уникальность, тогда как вторая – однообразие, или универсальность.

В статье про «100 основных вопросов», 35 из них британские экологи напрямую посвятили проблемам экологии сообществ (разделы «Сообщества и разнообразие» [вопросы 38-57] и «Экосистемы и функционирование» [вопросы 58-72]); этих же проблем касались и некоторые вопросы из других разделов. Таким образом, экологии сообществ было посвящено более 40% из выбранных вопросов. Это свидетельствует о важности и актуальности создания некоторой единой научной концепции, позволяющей на строгой методической основе проводить экспериментальные изыскания, строить модели, проверять выдвигаемые гипотезы и интерпретировать полученные результаты при изучении закономерностей изменения биоразнообразия, видовой структуры и численности отдельных популяций в пространственном и временном аспекте.

Исследование видовой структуры биотических сообществ является актуальным направлением современной теоретической экологии и постоянно находится в сфере пристального внимания и оживлённых дискуссий среди экологов [Левич, 1980; Одум, 1986; Гелашвили и др., 2004; 2008, 2013; Розенберг, 2007, 2018; McGill et al., 2007; Гиляров, 2010; Iudin et al., 2010; Loreau, 2010; Vellend, 2016].

В то же время, термин «сообщество» в отечественной и зарубежной научной литературе интерпретируется неоднозначно. Так, Ю.А. Песенко [1982], и, вслед за ним, А.М. Гиляров [2010] рассматривают «сообщества как совокупность видов одного трофического уровня (данной таксономической группы), или *таксоценоза»* [Песенко, 1982, с. 83]. Напротив, М. Бигон с соавторами [1989, Т. 2, с. 113] считают, что «…обычно под сообществом имеют в виду некую единицу живой природы, которую можно охарактеризовать в соответствии с признаками, представляющими для нас интерес. Иными словами, при решении вопроса о том, что считать сообществом, неизбежен антропоцентрический подход». По Ю. Одуму [1986, т. 1, с. 181]: «Биотическое сообщество – это любая совокупность популяций, населяющих определенную территорию или биотоп», тогда как Р. Уиттекер [1980, с. 9] под сообществом понимает «…систему организмов, живущих совместно и объединенных взаимными отношениями друг с другом и со средой обитания. Сообщество и его среда, рассматриваемые как функциональная система.., называется экосистемой». Определение Р. Уиттекера является, по мнению П. Джиллера [1988], самым точным.

Не претендуя на оригинальность, мы предложили следующее, скорее всего компилятивное, определение [Гелашвили и др., 2012, с. 330]: «Биотическое сообщество это совокупность *взаимодействующих* разновидовых популяций, населяющих определенную территорию и объединенных *общей судьбой*». Межпопуляционные *взаимодействия* являются материальной основой связей, собственно и образующих структуру сообщества, тогда как «*общность судьбы*» характеризует пространственно-временные параметры исторического сосуществования популяций, составляющих сообщество как сложную систему.

Таким образом, понятие «сообщество» является емким, но довольно произвольным. Часто этот термин используется как синоним термина «биоценоз», т. е. биотическая составляющая экосистемы. Однако, бытуют представления, например, о планктонном сообществе, сообществе зоопланктона, сообществе мезозоопланктона и т. п. То есть термин «сообщество» употребляется по отношению, как ко всей биотической части экосистемы, так и по отношению к любому из биотических её компонентов, и даже для обозначения более мелких подсистем этих компонентов [McGill et al., 2007]. Можно допустить, что сведение «сообщества» к «таксоценозу» не

только упрощает структуру изучаемого объекта, но и делает его нереалистичным, поскольку выхолащивает такую важнейшую структурную характеристику, как трофическую.

Общепринято, что сообщество обладает некоторыми *особыми (эмерджентными) свойствами, не сводимыми к сумме свойств слагающих его компонентов – особей и популяций*. Сообщества *обладают функциональным единством* с характерной структурой трофических связей и энергетического обмена, а также *композиционным единством,* обеспечивающим возможность сосуществования определенных видов. Для каждой системы, в том числе и биосистемы, основными считаются следующие признаки:

- состав элементов;
- совокупность связей между ними (внутренние системообразующие связи);
- состав элементов окружающей среды;
- совокупность прямых и обратных связей (или воздействий) между элементами системы и элементами окружающей среды.

Рассмотрение организации биотических систем с позиций системной экологии предполагает в качестве основных критериев «структуру» и «функционирование», при этом функции системы неразрывно связаны с ее структурой. Следствием эмерджентности сообщества является его важное имманентное качество – структурная гетерогенность, выражающаяся, в частности, в неравной представленности видов, составляющих сообщество. Природное сообщество, состоящее из равнопредставленных видов – нонсенс, и это впервые показал Ю. Одум [Odum, 1975].

В контексте данной статьи, несомненный интерес представляет, сравнительно новая, книга профессора биологического факультета Шербрукского университета (Université de Sherbrooke; провинция Квебек, Канада) Марка Велленда [Vellend, 2016].

В первой же главе «Как экологи изучают сообщества», Велланд рассуждает о том, что хорошо было бы в качестве теоретического идеала «рассматривать полный набор организмов, принадлежащих ко всем видам (вирусам, микробам, растениям, животным), обитающим в определенном месте и времени, как экологическое сообщество *sensu lato*» [Vellend, 2016, p. 10]. Однако на практике этот теоретический идеал почти не встречается, и приходиться чем-то пренебрегать и выделять только группы организмов, представляющих несколько видов, живущих в определенном месте и времени. Вслед за М. Лоро [Loreau, 2010], он использует представления о «горизонтальных сообществах» (схожих с «гильдией», «ассамблеей», «экологически сходной группой видов», мозаичностью в растительности) с их экологически открытой системой, определяемой отношениями конкуренции, независимости, содружества, аменсализма между организмами различных видов, что обеспечивает им устойчивое сосуществование на определенном пространственно-временном интервале, противопоставляя их «вертикальным сообществам» (выраженная трофическая структура, ярусность в растительности)[1].

Нельзя переоценить огромное влияние на экологию сообществ методов моделирования динамики популяций, в частности моделей взаимодействия видов в стиле

[1] В социальной сфере подразделение на «горизонтальные» и «вертикальные сообщества» представляются более наглядными. Вертикальные системы встречаются в официальных организациях, основаны на авторитетном и линейном управлении и имеют четкие структуры. Это те виды отношений, которые мы, вероятно, испытываем на работе. Горизонтальные системы встречаются в группах друзей и других неформальных сетях. Эти отношения основаны на личных связях, являются неформальными и основаны на взаимном интересе. Эти типы отношений не являются взаимоисключающими. Например, горизонтальные отношения со сверстниками играют важную роль в формальных, иерархических организациях, а также в сообществах.

Лотки – Вольтерра[2]. Именно такие модели (ориентированные на анализ одиночных и замкнутых сообществ, когда окружающая среда однородна в пространстве и времени) до сих пор несут объяснительную функцию экологической теории. И только к началу XXI в. были разработаны модели, которые учитывают взаимодействие нескольких локальных сообществ, существующих в неоднородных условиях; то, что сейчас мы называем «экологией метасообществ – metacommunity concept» (Holyoak et al., 2005).

Что касается крупномасштабных моделей сообществ, то, фактически, Велленд противопоставляет аналитические модели типа Лотки – Вольтерра (функция объяснения) имитационным моделям крупных территорий (функция прогнозирования). И в этом контексте особую роль играет *нейтральная теория Г. Белла – С. Хаббела* (Hubbell, 2001; Gilyarov, 2011; Розенберг, 2017), которая с XXI в. находится в центре внимания при изучении экологии сообществ. Здесь же он обсуждает и такие теоретические конструкции, как использование *нуль-моделей* для явной оценки вероятности возникновения определенных закономерностей в отсутствии конкуренции (Gotelli, Graves 1996), акцент на отклонения от равновесия и «*патч-динамика – patch dynamics*» через возмущение (Pickett, White 1985)[3] и использование полевых наблюдений для тестирования механизмов, лежащие в основе закономерностей развития сообществ. Скорее всего, именно сравнение нейтральной теории Белла – Хаббела с генетически нейтральной теорией Кимуры («экологический дрейф» может действовать в естественных сообществах видов) и натолкнуло Велленда на расширительное толкование генетических представлений.

В основу этих теоретических построений Велленд положил четыре процесса близких по аналогии «большой четверке» в популяционной генетике (четыре силы «высокого уровня»[4]): отбор (для обозначения активных взаимодействий особей разных видов), дрейф (для сообществ – демографическая стохастичность), мутация (концепция метасообществ) и поток генов (формировании региональных пулов видов при изучении сообществ любого масштаба). Термин **«отбор»** использовался в экологии лишь эпизодически для обозначения активных взаимодействий особей разных видов. Но отбор всегда был неявно в центре внимания экологии сообществ, поскольку все детерминированные результаты экологических моделей, оценивающих различия между видами (начиная с моделей Лотки – Вольтерра и до наших дней), по существу, являются моделями отбора. Потенциальное влияние **дрейфа** сообщества, выражаемое через демографическую стохастичность, признано уже давно, но потребовалась нейтральная теория Хаббелла [Hubbell, 2001], чтобы этот феномен нашел свое место. Точно так же **рассеяние** фигурирует в известных экологических моделях на протяжении многих десятилетий, но развитие концепции метасообщества [Leibold et al.,

---

[2] Эти исследования получили значительный импульс благодаря работам Р. Мак-Артура (Robert Helmer MacArthur; 1930-1972) и его коллег в 1960-х годах (Р. Левонтин [Richard Charles Lewontin; г. р. 1929], Э. Уилсон [Edward Osborne Wilson; г. р. 1929] и Ричард Левинс [Richard "Dick" Levins; 1930-2016]; эта группа была названа «Кругом Мальборо» по имени маленького городка Мальборо (штат Вермонт, США), где они встретились для обсуждения в доме у Мак-Артура для обсуждения этих проблем (Odenbaugh, 2013).

[3] Идея о том, что ландшафты являются пятнистыми с частыми локальными вымираниями и колонизациями, стала центром исследования под рубрикой «патч-динамика». Но эта, одна из наиболее спорных теорий, продвинула вперед нейтральную теорию Хаббелла [Hubbell, 2001] – главный центр внимания последних 20 лет. Однако предпринимаются неоднократные попытки примирить успех нейтральной теории в предсказании с утверждением, что один из главных её постулатов (демографическая эквивалентность особей разных видов) является ложным.

[4] Можно сказать, системное рассмотрение сообщества, в отличие от сил (процессов, механизмов) «низкого уровня», подразумевающих детализацию отдельных составляющих общей системы. В частности, в рамках принципов усложняющегося поведения сложных систем [Флейшман, 1982], преадаптация популяций и сообществ [Кулагин, 1974] вполне соответствует процессам высокого уровня.

2004] напомнило о его центральном месте как отдельного процесса. Наконец, важность рассмотрения вопроса о формировании региональных видовых пулов при изучении сообществ любого масштаба [Ricklefs, Schluter 1993] добавило **видообразование** к смеси этих различных процессов, которые оказывают ключевое влияние на экологию сообществ.

Итак, все процессы высокого уровня могут быть важными детерминантами структуры и динамики сообщества. Этот простой, и кажущийся очевидным вывод имеет несколько важных следствий. *Во-первых*, при отсутствии априорных знаний о конкретном сообществе нельзя исключать возможность того, что отбор (в любой из его форм), дрейф, расселение или видообразование оказывают существенное влияние на его структуру или динамику. *Во-вторых*, когда экологи говорят, что они «проверяют теорию или гипотезу», это почти всегда относится к некой конкретной экосистеме (механизм низкого уровня). Крайне редко мы вообще отвергаем какую-либо теорию или гипотезу, поскольку нет никакой возможности проверить наши выводы, кроме как изучить другие сообщества. Это делает критерий фальсифицируемости в науки [Поппер, 1983] весьма ограниченным применительно к экологии. *Наконец*, как и в случае с другими биологическими науками, экология сообщества часто связана с вопросом об относительной важности различных процессов (например, какова важность отбора в сравнении с дрейфом, при определении траектории и конечного состояния динамики локального сообщества?).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции, сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.
2. Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н., Солнцев Л.А. Основы мультифрактального анализа видовой структуры сообщества // Успехи совр. биол. 2008. Т. 128, вып. 1. С. 21-34.
3. Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н., Шурганова Г.В. Степенной закон и принцип самоподобия в описании видовой структуры сообществ // Поволжск. экол. журн. 2004. № 3. С. 227-245.
4. Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Якимов В.Н., Солнцев Л.А., Розенберг Г.С., Шурганова Г.В., Охапкин А.Г., Старцева Н.А., Пухнаревич Д.А., Снегирёва М.С. Мультифрактальный анализ видовой структуры пресноводных гидробиоценозов // Изв. РАН, сер. биол. 2012. № 3. С. 327-335.
5. Гелашвили Д.Б., Розенберг Г.С., Иудин Д.И., Якимов В.Н., Солнцев Л.А. Фрактальные аспекты структурной устойчивости биотических сообществ // Биосфера. 2013. Т. 5, № 2. С. 143-159.
6. Гиляров А.М. В поисках универсальных закономерностей организации сообществ: прогресс на пути нейтрализма // Журн. общ. биол. 2010. Т. 71, № 5. С. 386-401.
7. Гиляров А.М. Современная экология под грузом естественной истории // Журн. общ. биол. 2013. Т. 74, № 4. С. 243-252.
8. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
9. Кулагин Ю.З. Преадаптации и экологический прогноз // Журн. общ. биол. 1974. Т. 35, № 2. С. 223-227.
10. Левич А.П. Структура экологических сообществ. М.: Изд. Моск. ун-та, 1980. 161 с.
11. Одум Ю. Экология: в 2-х т. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с.; Т. 2. 376 с.
12. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.

13. Поппер К. Логика и рост научного знания. М.: Прогресс, 1983. 606 с.
14. Розенберг Г.С. Экология сообществ (синэкология) // Общая и прикладная ценология. 2007. № 1. С. 22-27.
15. Розенберг Г.С. О нейтральной теории биоразнообразия (заметки переводчика) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2017. Т. 26, № 3. С. 27-33.
16. Розенберг Г.С. Устойчивость биотических сообществ и элементы фрактальной геометрии // Жизнь Земли. 2018. Т. 40, № 2. С. 174-182.
17. Розенберг Г.С., Гелашвили Д.Б. 100 основных экологических проблем: взгляд из Великобритании // Биосфера. 2013. Т. 5, № 4. С. 375-384.
18. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.
19. Флейшман Б.С. Основы системологии. М.: Радио и связь, 1982. 368 с.
20. Iudin D.I., Gelashvili D.B., Rozenberg G.S., Solntcev L.A., Yakimov V.N. Bases of the multifractal analysis of species structure of community // Types of Strategy and Not Only… (Materials of the Fourth Russian-Polish School of Young Ecologists; Togliatti, September, 6-12th, 2010). Togliatti: Cassandra, 2010. P. 17-19.
21. Gilyarov A.M. In search for universal patterns in the organization of communities: the concept of neutrality has paved the way to a new approach // Biol. Bull. Rev. 2011. V. 1, No. 1. P. 13-25.
22. Gotelli N.J., Graves G. R. Null Models in Ecology. Washington (DC): Smithsonian Inst. Press, 1996. 368 p.
23. Holyoak M., Leibold M.A., Holt R.D. (Eds.). Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities. Chicago: Univ. Chicago Press, 2005. 513 p.
24. Hubbell S.P. The Unified Neutral Theory of Biogeography and Biodiversity. Princeton (NJ): Princeton Univ. Press, 2001. 448 p.
25. Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J., Hoopes M., Holt R. et al. The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology // Ecology Letters. 2004. V. 7. P. 601-613.
26. Loreau M. From Populations to Ecosystems: Theoretical Foundations for a New Ecological Synthesis. Princeton (NJ): Princeton Univ. Press, 2010. 320 p.
27. MacArthur R.H. Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species. Princeton (NJ): Princeton Univ. Press, 1972. P. 1.
28. McGill B.J., Etienne R.S., Gray J.S. et al. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework // Ecology Letters. 2007. V. 10. P. 995-1015.
29. Odum E.P. Diversity as a function of energy flow // Unifying Concepts in Ecology. The Hague: Dr. W. Junk, 1975. P. 11-14.
30. Pickett S.T.A., White P. S. 1985. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. San Diego: Academic Press, 1985. 472 p.
31. Ricklefs R.E., Schluter D. (Eds.). Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographic Perspectives. Chicago: Univ. Chicago Press, 1993. 414 p.
32. Sutherland W.J., Freckleton R.P., Godfray H.Ch.J. et al. Identification of 100 fundamental ecological questions // J. Ecol. 2013. V. 101, No. 1. P. 58-67.
33. Vellend M. The Theory of Ecological Communities. Princeton; Oxford: Princeton Univ. Press. 2016. 224 p.