



УДК 574.58:001.829

А. А. Протасов, докт. биол. наук, зав. лабораторией

Институт гидробиологии Национальной академии наук Украины, Киев, Украина

КОНЦЕПЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ СТРАТЕГИЙ: К ВОПРОСУ О ЗНАЧИМОСТИ ВИДОВ В СООБЩЕСТВАХ

Рассмотрены положения концепции жизненных стратегий и разнообразие последних в различных сообществах. Предложено, в дополнение к существующей системе жизненных стратегий Раменского-Грайма, ввести новую стратегию экстремалов.

Ключевые слова: жизненная стратегия, виоленты, пациенты, эксплеренты, экстремалы.

Как известно, одно из основных положений дарвиновской теории эволюции – это положение о заложенной в каждой популяции способности к неограниченному росту и постоянно действующих механизмах ограничения этого роста [7]. В то же время Ч. Дарвин указывал, что характер приспособления тех или иных видов в их достижении максимальной численности различны: «буревестник несёт всего одно яйцо, и, однако, полагают, что это самая многочисленная птица на земле» [7, с. 109]. Многие же виды имеют исключительно большую плодовитость, но обилие их популяций может быть невелико.

Понятийный и терминологический аппарат экологии и экологических разделов гидробиологии существенно обогатился за счёт разработанных в фитоценологии подходов. Именно из фитоценологии пришли такие термины и понятия как «ценопопуляция», «вид-эдификатор», «ценотип» [11, 13, 18, 23]. Для понимания структуры биосферы исключительный интерес представляют исследования эпигейных фитоценозов, хотя современная наука о растительности [13] не охватывает полностью биосферы, поскольку растительность гидросферы рассматривает лишь частично.

К понятиям, получившим достаточно широкое распространение, принадлежит «жизненная стратегия». И хотя отмечается, [13], что собственно термин «стратегия» первоначально возник в экологии животных в 1950-е годы, сама концепция сложилась гораздо раньше (см. ниже). Как указывал Т. А. Работнов [18], ещё в XIX в. исследователи растительных сообществ отмечали не только различную количественную представленность видов, но и их различную способность к изменению среды. Безусловно, это относится не только к растительным сообществам. В изучении структуры сообществ широкое распространение получила концепция доминирования [2]. Она важна не только в плане выделения собственно доминанта или констатации его отсутствия, но и в том, что указывает на некоторую характерную для каждого сообщества последовательность значимости видов и требует постановки вопроса: каким же образом формируется данная структура?

Одним из первых попытался дифференцировать организмы по самым общим признакам их участия в жизни сообществ Дж. Макклиод (MacLeod, 1884, цит. по [13]), разделивший растения на «капиталистов» и «пролетариев». Социально-экономические аналогии

представляются здесь уместными, также как уместно пользоваться одним термином «конкуренция» и в экономике, и в экологии. Организмы с «капиталистической» жизненной стратегией основную часть энергии тратят на соматическую продукцию, что обеспечивает им накопление запасов питательных веществ, относительно продолжительный жизненный цикл, биоценотический «успех» за счёт стабильного существования. При всей энергии и способности воздействовать на среду они мало устойчивы к сильным внешним воздействиям. Напротив, жизненная стратегия «пролетариев» строится на высокой скорости размножения и способности быстро заполнять свободное пространство. Популяции сравнительно легко восстанавливаются после значительных внешних воздействий.

Заметим, что любая классификация значимости видов не определяет того, что какая-то стратегия лучше, нет всеобщего понятия «успеха»! Как «успех» популяции может рассматриваться её выживание и продуцирование новых генераций.

В начале 1930-х годов Л. Г. Раменским была предложена триангулярная классификация ценобиотических типов, в которой были выделены виоленты, эксплеренты и пациенты. Необходимость выделения ценобиотических состояла в том, что «от проблемы к чему и в какой мере приспособлены организмы и ценозы (на этот вопрос, по Раменскому, отвечает экология; – А.П.) следует отличать вопрос о том, *как и какими способами* (выделено нами, А.П.) они приспособлены» ([20], с. 37). Предлагая фитоценотическую классификацию, Л. Г. Раменский, тем не менее, воспользовался сравнениями из животного мира. Виолентов (от лат. *violentia* – склонность к насилию) он сравнивал с львами, эксплерентов (*explere* – наполнять, заполнять) – с шакалами, пациентов (*patientia* – терпеливость) – с верблюдами. Эти сравнения сразу делают понятным характер стратегии. Виоленты, «силовики» по Раменскому, завоё-

вывают себе место в ценозе за счёт жизненной силы, высокой конкурентоспособности. Пациенты, напротив, поддерживают существование популяций в условиях со скудными ресурсами, либо в условиях сильного воздействия виолентов за счёт различных адаптаций, позволяющих им переживать неблагоприятные условия (многими исследованиями показано, что они не «любители» скудных условий, а способные терпеть такие условия [18]). Эксплеренты, в силу способности интенсивно размножаться, могут быстро захватывать освобождающиеся пространства, осваивать ресурсы. Таким образом, была предложена система жизненных стратегий, общего характера приспособлений к условиям обитания. Подчеркнём, что Л. Г. Раменский выделяет ценобиотические типы «среди растений одного ценоза» (с. 37). Заведомо полагая, что сообщество представляет собой ассоциацию популяций с разными стратегиями, он писал: «растения (и другие организмы) с различными требованиями к среде произрастают вместе в некоторых средних условиях как бы в порядке компромисса» (с. 37).

Вслед за Т. А. Работновым [18] важно подчеркнуть, что цено типы или жизненные стратегии имеют динамическое содержание. Одни и те же виды в разных условиях, в разных сообществах могут «придерживаться» разной стратегии и здесь может теряться их видовая индивидуальность. При этом та или иная стратегия требует различных адаптаций, которые могут проявляться, скорее, на экоморфном уровне или уровне жизненных форм, а не быть строго видоспецифичными. Например, виолентность разных видов деревьев определяется именно тем, что все они принадлежат к древесной экоморфе. В то же время для каждого вида характерна широта потенциальных возможностей использования элементов разных стратегий. Очевидно, что поле факторов и отношений, в котором живет ценопопуляция, уже, чем вида, то есть всех популяций вида. Таким образом, Л. Г. Раменский ввёл

понятие ценобиотипов (или жизненных стратегий, как мы их определяем), в первую очередь, исходя из биоценотических отношений, ставя во главу угла вопрос «как» происходит компромисс сосуществования, но не «почему». Трудно не согласиться с положением Л. Г. Раменского, что «населяя новую, первоначально свободную территорию, растения с самого начала вступают во взаимодействие друг с другом и другими организмами» ([20], с. 38). Тем не менее, внешние, неценотические факторы оказывают своё, и очень существенное, влияние. Спустя около 40 лет после работ Л. Г. Раменского, не зная о них, по сути, те же три стратегии описал Дж. Грайм [29, 30]. Организмы с разными типами стратегий были названы конкурентами, стресс-толерантами и рудералами (последнее – от латинского *gu-deralis* – сорный). Под стрессом понимались нехватка ресурсов или действие сил, ограничивающих возможность получения ресурсов, воздействие неоптимальных физических условий, под нарушениями – неселективное выедание, физические нарушения за счёт биотических или абиотических факторов. Выделение трёх жизненных стратегий определяет сочетание условий: слабого стресса (т.е. большого количества ресурсов) и слабых нарушений благоприятно для «конкурентноуспешных» (Competitors), такого же количества ресурсов и сильных нарушений приемлемо для рудералов (Ruderals), сильного стресса (мало ресурсов) и слабых нарушений – для толерантных к стрессу (Stress-tolerants).

Такая «конвергенция» экологической мысли двух исследователей растительности [Л. Г. Раменский в скобках отметил: «растения (и другие организмы)»] достаточно закономерна в свете основной экологической парадигмы: биотические системы соответствуют среде существования, поэтому происходит отбор таких стратегий, которые соответствуют условиям обитания, как абиотическим, так и биотическим факторам. Это следует подчеркнуть, ибо

формирование стратегии – это не «целенаправленное» развитие биотических систем, направленное на «успех» в ценозе, а процесс жизнедеятельности с постоянными прямыми и обратными связями в системе ценопопуляция.

Именно на процесс отбора в формировании жизненных стратегий обратили внимание Р. Макартур и Е. Уилсон [32]. Любая популяция при достаточном количестве ресурса может расти экспоненциально, её численность будет стремительно возрастать до тех пор, пока не появится некоторая преграда этому всё возрастающему росту. Далее возможны варианты: исчерпав ресурс, популяция либо резко снижает обилие (характер численности такой популяции может быть описан пилообразной кривой), либо останавливает рост, придя в равновесное состояние с ресурсами. Для описания такого S-образного роста популяции может быть использовано так называемое логистическое уравнение, впервые предложенное как модель роста народонаселения в 1838 г. бельгийским математиком П.-Ф. Ферхюльстом (Verhulst 1838, цит. по [5]):

$$\frac{dN}{dt} = r_{\max} N \left(\frac{K - N}{K} \right)$$

где: N – численность популяции, r – константа экспоненциального роста, K – предельная для данных условий среды численность.

Таким образом, если N = K, то r = 0: при достижении численности, предельной для данных условий среды, рост прекращается. Эти параметры логистического уравнения и стали символами двух стратегий, вернее, двух полюсов условного градиента стратегий. K-стратегия связана с отбором, направленным на повышение выживаемости, активном, но сбалансированном потреблении ресурсов в условиях уже стабилизировавшейся численности, при сильном воздействии конкуренции; r-стратегия определяется отбором, направленным, прежде всего, на повышение скорости роста популяции в начальный период увеличения её численности. Сформировались представления, что

r-отбор – это отбор, направленный на высокую плодовитость, быстрое достижение половозрелости, относительно малые размеры особей, короткий жизненный цикл, способность быстро распространиться в новые местообитания и пережить неблагоприятный период в криптическом состоянии, тогда как *K*-отбор нацелен на конкурентоспособность, повышение защищённости от биотических факторов, повышение вероятности выживания каждого потомка, на развитие более совершенных внутривидовых механизмов регуляции численности [5]. *K-r*-градиент сравнивают с «капиталистами» и «пролетариями» Макклиода [13].

Таким образом, все три концепции, при определённых оговорках, совпали: *K*-стратегии, конкуренты Грайма, капиталисты Макклиода, виоленты Раменского, *r*-стратегии, рудералы, пролетарии, эксплеренты, стресс-толеранты, пациенты составили три группы – *C/K*, *R/r* и *S*-стратегий, соответственно.

Отбор представляет собой сложный процесс. Он определяется плодовитостью, выживаемостью и смертностью в популяции, которая либо продолжает существовать достаточно долго («успешно проходит отбор»), либо более или менее быстро снижает свою численность, т. е. «не проходит». Поэтому выделяется две формы отбора: в первом случае селективное преимущество получают более адаптированные к некоторой критической ситуации в среде (отбор «по Дарвину»), во втором – определённые популяции «декларируют» своё преимущество тем, что оставляют больше потомков, имея большую плодовитость [6]. Однако сложно согласиться с тем, что сама по себе высокая плодовитость может определять конечный «успех» популяции и вида. Выживание как многочисленных, так и малочисленных потомков определяется и факторами абиотической среды, и биотическими взаимодействиями, как механизмами адаптации, так и наличием ресурсов для дальнейшего развития. Поэтому жизненная стратегия вряд ли может базиро-

ваться на одной, хотя и важной характеристике – скорости размножения – высокой у *r*-стратегов и низкой у *K*-стратегов [14]. Потенциал выживаемости популяции, куда входит способность противостоять конкуренции, способность переживать стрессы и нарушения, успешно восстанавливаться после нарушений [10] может обеспечиваться более сложным набором элементов стратегий.

Само понятие стратегии (от греческого *στρατηγία* – буквально – наука об искусном, ведущем к успеху ведении войны) предполагает многоплановость и значительное разнообразие адаптационных механизмов и возможностей. Стратегии могут быть охарактеризованы по достаточно большому количеству параметров и признаков (табл. 1).

Важно подчеркнуть, что «выигрывая» в одном, популяция «проигрывает» в другом. Увеличение виолентных свойств неизбежно приводит к снижению пациентности и наоборот. Жизненная стратегия – это некоторая совокупность биологических возможностей, проявляющихся в определённых условиях и «тестируемая» условиями среды. Как ни разнообразны были бы признаки и характеристики разных стратегий, все они связаны с возможностями адаптироваться к определённым абиотическим и биотическим условиям среды. Поэтому необходимо обратиться к обобщённым характеристикам среды: богатству или бедности ресурсов и степени нарушений (см. табл. 1).

Обилие ресурсов может рассматриваться в различных аспектах. Это не только интенсивность потоков энергии, количество доступного питательного вещества, его разнообразие, но и используемая для поселений поверхность, объём занимаемого пространства, пространственная сложность биотопа, то есть наличие разнообразных микробиотопов, которые могут быть использованы, например, как убежища. Нарушения также могут рассматриваться в различных аспектах. Это могут быть изменения физических или химических свойств

Табл. 1 Сравнительная характеристика жизненных стратегий (по [5, 13, 26] с дополнениями. Об экстремалах (E) см. ниже

Table 1 Comparative characteristics of life strategy ([5, 13, 26] with additions). About extreme strategists (E) see below

Характеристика, признак	C/K	S	R/r	E
Общая характеристика ресурсов среды обитания популяций	богатые	бедные	богатые	бедные
Общая характеристика степени нарушений среды обитания популяций	низкая	низкая	высокая	очень высокая
Плодовитость	низкая	высокая/низкая	высокая	низкая
Достижение половозрелости	позднее	позднее	раннее	раннее
Скорость индивидуального роста	малая	малая	высокая	малая
Жизненные циклы	длинные	длинные	короткие	короткие
Размеры (относительно других членов сообщества)	крупные	средние, мелкие	мелкие	мелкие
Сопrotивляемость стрессам, нарушениям среды	слабая	сильная	слабая	сильная
Тип реагирования на стресс, внешнее воздействие	морфологический	физиолого-биохимический	морфологический, физиологический	физиологический, поведенческий
Переход в криптические состояния	нет	нет	есть	есть
Подвижность	отсутствует/слабо выражена	слабо выражена	выражена	выражена
Образование конгрегаций	редко на суше, часто в гидросреде	редко на суше, часто в гидросреде	часто	редко
Эврибионтность	низкая	высокая	высокая	высокая
Вероятность занятия в сообществе места и роли эдификатора	очень высокая	средняя / низкая	низкая	равна 0

элементов среды, сокращение обитаемого пространства, ухудшение условий доступности ресурсов, абиотические факторы и биотические влияния. Частота, периодичность, предсказуемость нарушений также имеет значение.

Таким образом, мы можем рассмотреть жизненные стратегии в двух основных координатах среды: градиенте доступного ресурса и градиенте степени нарушений среды обитания (рис. 1, а), в каждом из которых можно выделить минимум по две области (по принципу «много – мало»). Всего таких областей образуется четыре (рис. 1, б). В области α значительны нарушения и скудны ресурсы. В качестве

примера таких местообитаний могут быть открытые пляжи морских побережий или крупных озер, граничащая с океаном зона флота коралловых рифов, морская нейсталь. Сильные и малопредсказуемые по периодичности нарушения здесь вызывают гидродинамические процессы, которые определяют и отсутствие аккумуляции органических веществ, то есть общую бедность ресурсов. В целом условия можно рассматривать как экстремальные. В области β нарушения также значительны, однако количество ресурсов велико. В некоторых случаях именно нарушения и определяют появление новых ресурсов.

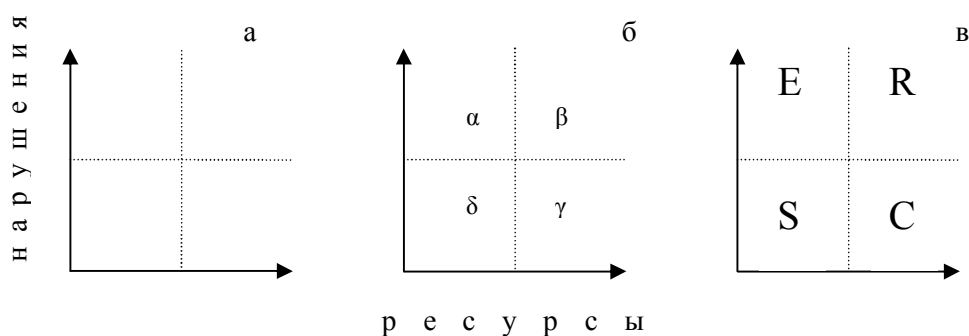


Рис. 1 Связь жизненных стратегий и условий среды. Объяснения в тексте.

Fig. 1 Relation of life strategy with environment conditions.

Примером таких условий могут быть твёрдые ювенильные поверхности в эвтрофных водоёмах. Незанятый субстрат представляет собой очень важный ресурс для организмов, формирующих обрастание в море или пресных водоёмах. Однако такой чистый субстрат появляется как следствие каких-либо малопредсказуемых процессов, например, воздействие льда на литорали; субстрат может иметь антропогенный характер, быть временно внесённым в воду.

В области γ низкий уровень нарушений и богатые ресурсы. Можно сразу предположить, что эти условия привлекательны для многих, поэтому здесь могут возникнуть напряжённые конкурентные отношения. Такие условия могут складываться в закрытой от волнового воздействия литорали, в мезотрофных зонах глубоководной морской бентали. Следует, однако, отметить, что и в этой области должен существовать некоторый баланс «богатства» и «нарушений», поскольку без определённой динамичности среды гипернакопление вещества может привести к снижению «благоприятности» условий. И, наконец, область δ , в которой нарушения слабы и ресурсы скудны. Это – условия в бентали олиготрофных участков океана, в пелагиали гипоплимниона озёр.

В целом создать некоторый «обобщённый образ» условий среды сложно, в силу относительности требований к различным ресурсам тех или иных популяций, различий реакций на изменения условий среды. Тем не менее, указанные комплексы условий будут способствовать отбору определённых жизненных

стратегий (рис. 1, в). Эксплеренты (R, r-стратегии) занимают область условий β . Так, новые субстраты в воде заселяются многочисленными мелкими быстро размножающимися организмами перифитона. Часто именно эксплеренты своей жизнедеятельностью подготавливают условия для существования виолентов. В стабильных и богатых ресурсами условиях (область γ) виоленты (K-стратегии), благодаря своей конкурентоспособности, получают преимущество. «Богатство» ресурсов создаётся не только условиями среды, но и поддерживается как самим виолентом, так и всем сообществом, сложными биотическими связями, такими, как трофосимбиоз коралловых полипов и водорослей, [22], сложным механизмом биотического круговорота вещества в дождевом тропическом лесу [28]. Поэтому стратегия виолента зачастую сочетается с эдифицирующей ролью его популяции, вид существенно изменяет среду для сопутствующих видов [16], становится «экосистемным инженером» [31].

Область условий δ принадлежит пациентам (S). Стратегия пациентности отнюдь не предполагает отказа от возможности воспользоваться случайным возрастанием обилия ресурсов. Так, останки животных, попадающих на дно океана, подвергаются быстрой деструкции. В эксперименте 50 кг рыбы на дне Тихого океана было «скелетезировано» менее чем за 3 недели [33]. При этом в течение считанных часов или же суток образуются огромные скопления донных животных. Например, численность офиур *Ophiophthalmus normani*

может достигать 700 экз. м⁻². Также происходит скопление кумовых раков, полихет, миксин, рыб, крабов из семейства литодид.

Если в сообществе организмов, обитающих в области условий γ , возможно сосуществование ценопопуляций с разными стратегиями: рядом с виолентом, захватывающим основную часть ресурса могут жить пациенты, то в области δ , скорее всего, сообщества однообразные – пациентные.

Область условий α по существующей триангулярной классификации жизненных стратегий не имеет своего «хозяина». Ресурсы здесь скудны, поэтому эту область могли бы занять пациенты, однако она для них слишком неустойчива. Частые и непредсказуемые нарушения могли бы быть использованы рудералами, однако здесь слишком бедны ресурсы. Представляется целесообразным ввести новую категорию – стратегию типа E, обозначив её как стратегию экстремалов. Как видно из табл. 1, по некоторым характеристикам экстремалы ближе всего к пациентам, что и понятно в силу обитания в бедных ресурсами условиях. С другой стороны, имеется сходство с эксплерентами, поскольку действует отбор нестабильной среды. Существует точка зрения, что сочетание сильных стресса и нарушений, то есть минимальных ресурсов и слишком существенных нарушений, несовместимо с выживанием любой популяции [9]. Однако если рассматривать два фактора – ресурс и нарушение в определённом градиенте (рис. 1, а, б), диапазон ресурсов для экстремалов таков же, как и для пациентов, а диапазон нарушений – как для эксплерентов. Таким образом, дело не в уровне нарушений или количестве ресурсов, а в специфическом их сочетании.

Для популяций, которые флуктуируют около уровня численности, критического для её существования, но которые могут давать вспышки численности при наступлении благоприятных условий, предлагалось выделить особый тип – L-стратегию [23]. Можно рас-

сматривать этот тип стратегии как некий комбинированный из E и R-стратегий: при неблагоприятных условиях они поддерживают численность на очень низком уровне, преодолевая все невзгоды экстремальной среды, а при улучшении условий быстро увеличивают численность.

Здесь важно подчеркнуть, что не существует популяций и видов, которым бы на всех этапах жизни была бы присуща только одна стратегия. Сочетание стратегий характерно для ценопопуляций, популяций, видов и является одним из важных элементов биоразнообразия. Экологические ниши разделяются не только по характеру потребляемого ресурса, но и по способам его получения.

Определение реального сочетания стратегий той или иной ценопопуляции, а тем более вида, очень сложная задача, поскольку должно быть учтено много характеристик и факторов. Каждый вид должен обладать в определенной степени той или иной жизненной стратегией. Это характеристика в большей мере ценогическая, поскольку в разных условиях у одного вида может доминировать та или иная стратегия¹. На примере нескольких видов беломорского обрастания была сделана попытка [26] оценить количественно соотношение разных типов стратегий. Такая оценка трёх стратегий по 5-балльной шкале и 9 признакам показала, что мидии (*Mytilus edulis*) имели следующий «портрет»: C₅S₃R₃, тогда как асцидии *Styela rustica* – C₉S₁R₁, из чего можно сделать заключение, что второй вид обладает гораздо большими свойствами виолента.

¹ При обсуждении материалов данной статьи проф. А. М. Гиляров отметил в переписке следующее: «Все стратегии Грайма (и Раменского) ПОСТРОЕНЫ НА ТРЕЙДОФФЕ! Что-то одно достигается ЗА СЧЕТ другого!: Нельзя быть салатом и кактусом одновременно!». В этом, безусловно, верном положении, на наш взгляд, важно, однако, подчеркнуть – «одновременно» в разные периоды жизни могут быть использованы разные стратегии.

На первый взгляд, это выглядит достаточно неожиданным, поскольку имеется много данных о том, что именно мидии являются наиболее вероятным ценозообразователем в сообществах прибрежного морского макроперифитона [3, 8, 15, 19]. Оказалось, что в условиях Белого моря мидия остаётся доминантом в сообществе только в условиях достаточно нестабильных (например, при периодическом распреснении), а при постоянной солёности и достаточной стабильности других факторов доминирует асцидия [25, 26], то есть последняя достигает «успеха» в сообществе именно в условиях, характерных для виолентов.

Виолентность рассматривается часто как прямой перевод термина, причём с негативным оттенком [13]. Однако виолентные виды не только «захватывают», «вытесняют», создают условия, пригодные для жизни совместно с ними только пациентов, или даже экстремалов, но своим присутствием создают и дополнительные местообитания для многих других организмов. Они часто становятся центрами богатых консорциев, и не только индивидуальных, но формируют сообщества консорцивного типа [16].

Исследования сообществ перифитона [17, 21] показали, что существуют значительные различия в сообществах в зонах естественных температур и в зонах, подверженных влиянию подогретых сбросов тепловых и атомных электростанций. В первом случае условия, хотя и зависят во многом от различных факторов, однако гораздо более стабильные и ближе к естественным, чем в районе сброса подогретых циркуляционных вод. В первой группе биотопов доминантом и эдификатором сообществ выступала дрейссена (*Dreissena polymorpha*), во второй – мшанки из рода *Plumatella*. Подвижные формы были представлены личинками хирономид и других насекомых, олигохетами, нематодами, ракообразными.

Дрейссена обладает хорошо выраженными виолентными свойствами; этот относи-

тельно крупный долгоживущий моллюск создает мощные конгрегации в виде щеток, друз, однако имеет и эксплерентные свойства - высокую плодовитость, пелагическую личинку, позволяющую занимать различные субстраты вдали от родительских поселений. Пациентные, а тем более экстремальные свойства выражены довольно слабо, хотя, закрыв раковину, моллюски могут долго переносить неблагоприятные условия, например, снижение содержания кислорода, кратковременное обсыхание. Мшанки также обладают определенной виолентностью, они создают на субстрате довольно значительные, толщиной в несколько сантиметров колонии, которые могут служить микробиотопом для подвижных форм, обладают достаточно эффективным седиментационным аппаратом. Эксплерентная стратегия определяется продуцированием большого количества вегетативных плавающих почек - статобластов, у которых выражена и экстремальная стратегия, поскольку их оболочка позволяет им переносить самые неблагоприятные условия. Относительно быстрый рост колоний мшанок также определяется эксплерентной стратегией, причем в данном случае - в экстремальных условиях (высокая скорость течения, аномально высокие температуры - до 38° С).

Оценка жизненных стратегий доминантов исследованных сообществ перифитона представлена графически, оценка по трёхбалльной шкале проведена экспертным путем: для дрейссены – $C_3R_2S_1E_0$, для мшанки – $C_2R_2S_2E_1$ и позволяет видеть, что увеличение роли одной стратегии происходит за счёт снижения роли других.

В целом жизненные стратегии гидробионтов более сложны, нежели у наземных организмов. Гидробионты получают дополнительные возможности разнообразить жизненные стратегии за счёт гетеротопии. С другой стороны, саму гетеротопию можно рассматривать как один из вариантов жизненной стратегии.

Целые экотопические группировки (перифитон, в первую очередь) в формировании сообществ зависят от поступления пелагических личинок, спор, молодых активно перемещающихся особей на твёрдый субстрат. Около 70% видов морских организмов, обитающих в бентали и перифитали, имеют пелагические стадии онтогенеза [35]. Одним из важнейших факторов широкой инвазии моллюсков рода *Dreissena* в континентальных водах стала именно пелагическая личинка, свойственная морским двустворчатым моллюскам [34].

Сообщества водных седентарных организмов (организмов эфаптона по [1]), даже если они состоят преимущественно или только из животных, имеют много хорологически сходных черт с растительными ценозами: те же показатели покрытия субстрата, ярусность, стратификация. Однако, следует отметить, что здесь в определённой мере преобладает эффект морфологических параллелей. В сообществах планктона существует своя специфика межвидовых отношений. В эксперименте [24] было показано, что микроводоросль *Glenodinium foliaceum*, выделяя при высоких концентрациях метаболиты, подавляющие рост других популяций водорослей, проявляла ярко выраженную виолентность. Популяция же водоросли *Procentrum micans* была устойчивой к токсичным метаболитам и медленно увеличивала свою плотность – хорошо выраженная стратегия пациента. И, наконец, популяция водоросли *Exuviella cordata* проявляла эксплерентные свойства: когда, исчерпав ресурсы, виолентный вид отмирал, *E. cordata* быстро увеличивала свою численность. При этом она проявляла, очевидно, и свойства экстремала, когда переходила на фотоорганотрофный тип питания в начальный период минимального количества питательных веществ перед интенсивным развитием. Авторы работы подчёркивали, что ни у одного из видов не был выражен исключительно один тип жизненной стратегии. Виолентные

свойства водорослей определялись не только способностью подавлять конкурентов за счет токсических метаболитов, но и посредством «опережения», то есть высокой скорости роста, что обеспечивает конкурентное преимущество.

Понятие жизненных стратегий имеет отношение к определённым элементам сообществ – видовым популяциям, гильдиям, экоморфным и ценоэкоморфным группам. Можно, вероятно, говорить о жизненной стратегии отдельных особей или их групп. Чаще всего мы можем в большей или меньшей мере достоверно определить, с помощью какой стратегии та или иная группировка заняла своё место в сообществе. Однако сложно спрогнозировать, какая стратегия будет «применена» данной группой организмов, поскольку меняются как условия обитания, так и взаимоотношения между организмами. Эффективность той или иной стратегии может рассматриваться в разных аспектах, однако, первый уровень оценки «эффективности» – это само присутствие популяции в сообществе. Поэтому вряд ли можно согласиться с тем, что «виды, никогда не достигающие высокого обилия – это неудачники в борьбе за существование, у которых нет чётко выраженных признаков ни одной из стратегий» ([4], с. 373). Какое бы место ни занимала та или иная популяция в сообществе, в ней заложен потенциал значительного роста, только «препоны» развития различны. Присутствие популяции в сообществе – это «успех» её стратегий. Вместе с тем, нельзя не согласиться с В. И. Василевичем [4], что для понимания строения сообществ важна не столько классификация, отнесение видов к тем или иным группам, сколько знания об их свойствах, что именно даёт преимущество тому или иному виду. Весь «арсенал» стратегий всех популяций и групп организмов в данном сообществе накладывает свой отпечаток на его облик. Очевидно, каждому типу сообществ соответствует своя комбинация жизненных стратегий их

видовых популяций, экоморфных групп. Говоря о «виолентных» сообществах, мы предполагаем структуру с хорошо выраженным доминантом или сообщество консортивного типа, М-типа [16, 17]. Это – мидиевая или устричная банка, заросшая высшими водными растениями литораль, лесное сообщество. Сообщества «пациентные» обладают невысокими в целом показателями обилия; если формально доминант и имеется, то не играет эдифицирующей роли. В качестве примера отметим сообщества глубоководного бентоса. Популяции рудералов могут носить черты виолентности, в их сообществе могут быть хорошо выраженные доминанты, однако, их отличительная черта – высокая динамичность: они быстро формируются и быстро деградируют. Примером могут служить сукцессионные стадии перифитона на незанятых субстратах, начальные стадии формирования бентоса в водохранилищах. Сообщества экстремалов имеют низкое разнообразие и очень малые показатели обилия.

Каждое из этих типов сообществ приурочено к одной из зон условий среды (см. рис. 1, б). Совершенно ясно, что существует более чем две оси, по которым могут быть описаны изменения условий среды, а чёткое выделение полей более, чем условно. Одномерный биоценотический градиент («Möbius-Petersen» или МР-градиент [17]) также очень упрощает картину сложной характеристики сообществ. Тем более упрощённой выглядит модель исключительной континуальности сообществ [12, 13]. Виолентные сообщества могут быть вполне обособленными, достаточно замкнутыми, гибель популяции – центра консортивного сообщества – приводит к гибели всего сообщества (аналогично организму). Это подразумевает существование определённых элементов «организмического» [11] подхода к структуре сообществ.

Нельзя обойти вопрос о жизненных стратегиях и при рассмотрении сукцессионных процессов. Если выстроить ряд от азойного

пространства до сформировавшегося сообщества, то на стадиях процесса сукцессии можно проследить последовательную смену основных жизненных стратегий. Первыми поселенцами могут быть только экстремалы, далее вероятнее всего поселение и развитие эксплерентов, которых сменяют виоленты, либо пациенты, в зависимости от обилия ресурсов. Эта упрощённая модель подтверждается в основных чертах натурными наблюдениями [8, 19, 25].

Особого внимания заслуживает вопрос о разнообразии стратегий. Если считать, что каждая популяция обладает своей собственной стратегией, одним из вариантов сочетаний их четырёх типов, то α -разнообразие стратегий (их богатство) должно быть равно количеству популяций. Полагать так «заставляет» нас концепция экологической ниши, поскольку значительная часть характеристики ниши – это и есть характеристика жизненной стратегии. Индивидуальность ниши определяется оригинальностью в данных условиях конкретной стратегии. В виолентных сообществах богатство стратегий может быть и большим и малым, выравненность же всегда низка или очень низка. В пациентных – богатство невелико и выравненность невысокая. В эксплерентных – богатство может быть и большим и малым, выравненность мала, поскольку преобладает одна стратегия. В экстремальных сообществах разнообразие стратегий вообще должно быть равно нулю. В поле условий среды (см. рис. 1, а, б) вызывает интерес средняя часть, где пересекаются условные границы полей. Можно высказать гипотезу, что в этой средней точке оно максимально.

Заключение. Вопрос о жизненных стратегиях можно рассматривать в различных аспектах: аут- и демэкологический аспекты связаны с изучением различных адаптаций видов и конкретных популяций, ценотический аспект связан с выяснением не только значимости популяции или экоморфной группы в сообществе, но и даёт возможность установить,

каким образом та или иная популяция «завоевывает свое место под солнцем». С определёнными оговорками проблему жизненных стратегий можно рассматривать как вопрос о механизмах распределения и занятия экологических ниш. В целом жизненные стратегии – понятие экологическое и не относится к какому-то типу сообществ, но на специфику жизненных стратегий определённый отпечаток накладывают условия двух сред – водной и воздушной. Свои

особенности существуют в сообществах различных экологических группировок – бентоса, перифитона, планктона. В целом, значимость видов в сообществе определяется адекватностью жизненных стратегий условиям обитания.

Благодарности. Автор выражает свою глубокую признательность А. М. Гилярову и Л. В. Ильяш за критические замечания в процессе подготовки статьи.

1. *Алеев Ю. Г.* Экоморфология. – Киев: Наук. думка. – 1986. – 423 с.
2. *Баканов А. И.* Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии гидробиологии (Сб. науч. трудов, посвященный памяти А. И. Баканова) / Отв. ред. Розенберг Г.С. –Тольятти: Самарский центр РАН. – 2005. – С. 37–67.
3. *Брайко В. Д., Долгопольская М. А.* Основные черты формирования ценоза обрастания // Гидробиол. журн. – 1974. – **10**, № 1. – С. 11 – 18.
4. *Василевич В. И.* Типы стратегий растений и фитоценоотипы // Журн. общ. биол. – 1987. – **48**, № 3. – С. 368 – 375.
5. *Гиляров А. М.* Популяционная экология: Учеб. пособие. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 191 с.
6. *Грант В.* Эволюция организмов. – М.: Мир, 1980. – 407 с.
7. *Дарвин Ч.* Происхождение видов // Иллюстрированное собрание сочинений. Т.1. М.: Издание Ю. Лепковского, 1907. – С. 65 – 435.
8. *Звягинцев А. Ю.* Морское обрастание в северо-западной части Тихого океана. – Владивосток: Дальнаука, 2005. – 432 с.
9. *Ильяш Л. В., Житина Л. С., Федоров В. Д.* Фитопланктон Белого моря. - М.: Издательство «Янус-К», 2003. - 168 с.
10. *Миркин Б. М.* О типах эколого-ценотических стратегий у растений // Журн. общ. биол. – 1983. – № 5. – С. 603 – 613.
11. *Миркин Б. М.* Что такое растительные сообщества. – М.: Наука, 1986. – 164 с.
12. *Миркин Б. М., Наумова Л. Г.* Концепция фитоценоза: история дискуссии и современное состояние // Журн. общ. биол. – 1997. – **58**, № 2. – С.106 – 117.
13. *Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломец А. И.* Современная наука о растительности. Учебник. – М.: Логос, 2001. – 264 с.
14. *Одум. Ю.* Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 350 с.
15. *Ошурков В. В.* Динамика и структура некоторых сообществ обрастания и бентоса в Белом море // Экология обрастания в Белом море. – Л.: ЗИН АН СССР, 1985. – С. 44 – 59.
16. *Протасов А. А.* О топических отношениях и консортивных связях в сообществах // Сибирский экол. журн. – 2006. – **13**, № 1. – С. 97–103.
17. *Протасов А. А.* Пресноводный перифитон. – Киев: Наук. думка, 1994. – 307 с.
18. *Работнов Т. А.* Фитоценология. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. – 384 с.
19. *Раилкин А. И.* Процессы колонизации и защита от биообрастания. – СПб.: Изд-во С.-Петербургск. гос. ун-та, 1998. – 272 с.
20. *Раменский Л. Г.* О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Советская ботаника. – 1935. – №.4. – С. 25–42.
21. *Скальская И. А.* Зооперифитон водоемов бассейна Верхней Волги. – Рыбинск, 2002. – 256 с.
22. *Сорокин Ю. И.* Экосистемы коралловых рифов. – М.: Наука, 1990. – 503 с.
23. *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 327 с.
24. *Федоров В. Д., Ильяш Л. В.* Роль адаптационных механизмов микроводорослей в осуществлении различных типов жизненных стратегий // Гидробиол. журн. – 1991. – **32**, № 5. – С. 3 – 10.
25. *Халаман В. В.* Долговременные изменения в мелководных сообществах обрастания Белого моря // Биология моря. – 2005. – **31**, № 6. – С. 406 – 413.

26. Халаман В. В. Жизненные стратегии беломорских организмов-обрастателей // Перифитон и обрастание: теория и практика. – Мат. междунар. научно-практ. конф., С.-Петербург, 22 – 25 окт. 2008 г. – СПб., 2008. – С. 44 – 46.
27. Cairns J., Dahlberg M., Dicson K. The relationship of freshwater protozoan communities to the MacArthur-Wilson equilibrium model // Amer. Natur. – 1969. – **103**. – P. 439 – 445.
28. Connel J. Diversity in tropical rainforests and coral reefs // Science. – 1978. – **199**. – P. 1302 – 1310
29. Grime J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plant and its relevance to ecological and evolutionary theory // Am. Nat. – 1974. – **111**. – P. 1169 – 1194.
30. Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. – Chichester: J. Willey Publ., 1979. – 222 p.
31. Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // Oikos. – 1994. – **69**. – P. 373–386/
32. MacArthur R., Wilson E. The theory of island biogeography. – Princeton: Princeton Univ. Press, 1967. – 203 p.
33. Smith C. R., Demopoulos F. W. J. The Deep Pacific ocean floor // Ecosystems of the World. – V. 28. Ecosystems of the Deep Ocean. – Amsterdam: Elsevier, 2003. – P. 179 – 218.
34. Strayer D. L. Effects of alien species on freshwater mollusks in North America // J. N. Am. Benthol. Soc. - 1999. – **18**, 1. – P. 74–98.
35. Thorson G. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates // Biol. Rev. – 1950. – **25**. – P. 1 – 45.

Поступила 06 февраля 2009 г.

Концепція життєвих стратегій: до питання щодо значимості видів в угрупованнях. О. О. Протасов. Розглянуто положення концепції життєвих стратегій. Запропоновано в доповнення до існуючої системи Раменського-Грайма ввести ще одну стратегію – екстремалів (E). Розглянуто різноманіття життєвих стратегій в угрупованнях.

Ключові слова: життєва стратегія, віоленти, пацієнти, експлеренти, екстремали.

The concept of life strategy: to the question on the importance of species in communities. A. Protasov. The concept of life strategy are considered. It is offered in addition to Ramensky-Grime existing system of life strategy to enter new strategy extremals (E). The diversity of life strategies in various communities is considered.

Keywords: life strategy, competitors-violents, stress tolerants-patients, ruderals-explereants, extremals.