

РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ имени А.И.ГЕРЦЕНА

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ,
ЭКОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ
ЖИВОТНЫХ

Научные труды кафедры зоологии

Выпуск 10

Санкт-Петербург
2010

ОПЫТ КЛАССИФИКАЦИИ СРЕД ЖИЗНИ КАК ОСНОВЫ СТАЦИЙ И АДАПТИВНЫХ ЗОН

Настоящая работа представляет собой попытку заложить некоторую терминологическую и понятийную базу, пригодную для использования в описании, анализе и классификации станций, экологических ниш и жизненных форм. Понимая под станцией совокупность всех экологических факторов, взаимодействующих с популяцией¹, автор полагает, что станции и совокупности сходных станций – по терминологии Дж. Г. Симпсона (Simpson, 1944), адаптивные зоны – могут рассматриваться как сочетания различных сред жизни. В связи с этим им предполагается, что формализованное описание станций невозможно без строгого определения понятия среды жизни и без формализованной классификации этих сред. В то же время, существующие в настоящее время трактовки термина «среда» («среда жизни», «среда обитания» и т. п.), как представляется, являются недостаточно строгими, а классификации сред – недостаточно подробными. Можно полагать, что причина этой недостаточности состоит в том, что основополагающие работы, посвященные средам обитания, были написаны очень давно – в XIX – начале XX вв. С этого времени наши знания о неживой и живой природе значительно расширились, однако учитывающих это обстоятельство попыток пересмотра представлений об основных средах жизни предпринималось очень мало.

Термин «среда», укоренившийся в русской литературе, по своему значению в той или иной мере эквивалентен термину «Medium» работ на немецком (напр., Friederichs, 1930) и английском (Clements, Shelford, 1939) языках, а также французскому слову «milieu» (напр., Candolle, 1832) и чрезвычайно широко распространенному в современной англоязычной литературе термину

¹ Такая трактовка станции восходит, с одной стороны, к работам О. Декандоля (Candolle, 1813), К.Ф. Рулье (цит. по: Райков, 1955) и М.А. Мензбира (1882), определявших ее как совокупность внешних условий, действующих на растения или животных, с другой же стороны – к работе К.В. Беклемишева (1969, с. 7), понимавшего под станцией «часть среды обитания, населенную популяцией данного вида».

«environment». Появление в русской биолого-экологической терминологии термина «среда», по-видимому, следует связывать с лекциями К.Ф. Рулье, читавшимися им в Московском университете в середине XIX века. Во 2-й тетради «Зообиологии» Рулье (цит. по: Райков, 1955, с. 499) Рулье писал о водной и воздушной оболочках Земли следующее: «В отношении же к самому животному они составляют то ближайшее вещество, посреди которого [животные] живут, и поэтому прилично называются средою». Всего он насчитывал три среды, заселенные животными. На той же странице «Зообиологии» в следующем абзаце можно прочесть: «Итак, животные живут в 3-х различных средах – в воде, в воздухе, в земле». Любопытно, что под водной средой Рулье понимал не только среду водоемов, но и внутреннюю среду живых организмов – воду «внутри других животных» (2-я тетрадь «Зообиологии», цит. по: Райков, 1955, с. 509). Соответственно, «внутренностные животные или глисты» (2-я тетрадь «Зообиологии», цит. по: Райков, 1955, с. 512) рассматривались Рулье в составе «типа водяных животных», поставленного им в соответствие водной среде. Легко заметить, что три первоначально выделявшиеся среды обитания животных, в целом, соответствовали трем агрегатным состояниям веществ: водная – жидкому, воздушная – газообразному, «земляная» – твердому (следует также заметить, что Рулье в «Зообиологии» уделил большое внимание особенностям передвижения животных, приуроченных к разным средам, связав эти особенности с различиями в физических свойствах сред).

По мере накопления знаний в области химии, физики, биологии, представления о средах обитания живых организмов претерпевали определенную трансформацию. Значительно скорректировались представления о разнообразии сред и об их природе. В частности, существенно расширились знания и развились представления о почвенной среде. Работы конца XIX и первой половины XX века, прежде всего – отечественных авторов, заложивших основы научного почвоведения, позволили четко разграничить понятия горной породы и почвы. Утвердив в науке представление о том, что «все растительно-наземные почвы – не суть какие-то особые самостоятельные породы, а только верхние горизонты коренных пластов, более или менее сильно измененные (частью под влиянием растительных процессов, а частью благодаря деятельности различных атмосферных агентов)», В.В. Докучаев (1883, цит. по:

Докучаев, 1936, с. 449) тем самым создал предпосылку для рассмотрения биосистем как агентов, преобразующих свойства геологических сред и формирующих на их основе другие среды с другими свойствами. Под таким углом зрения – как особая, отличная от горных пород и при этом сформированная при существенном участии живых организмов среда – почва рассматривалась учеником Докучаева В.И. Вернадским: почва – одна из частей биокосного вещества, «которое создается одновременно живыми организмами и косными процессами, представляя динамические равновесные системы тех и других» (Вернадский, 1965, цит. по: Вернадский, 1987, с. 51); согласно Вернадскому, «мы можем говорить о пространстве почв как отличном от пространства горной породы или минерала или живого организма», «физико-химическое пространство почвы совсем иное, чем физико-химическое пространство минерала или горной породы или водного раствора» (Вернадский, 1965, цит. по: Вернадский, 1987, с. 155). Общей характеристике почвы как особой среды обитания со специфическими физическими и химическими свойствами посвящена отдельная глава в монографии М. С. Гилярова (1949) «Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых». В этой монографии также подчеркивалась огромная роль живых организмов в формировании почв.

В начале XX века список известных основных сред обитания пополнился еще одной – организменной. Отечественные паразитологи совершенно заслуженно обратили внимание на значительную специфику условия существования паразитических организмов, обитающих на теле или, тем более, в теле своих хозяев. В статье Е.Н. Павловского (1934), опубликованной в журнале «Природа», была в полной мере сформулирована концепция особой организменной среды обитания, заселяемой паразитами. Этой же концепции Павловский придерживался и в дальнейшем, распространяя ее не только на паразитизм, но также и на другие формы симбиотических отношений. В своей работе 1937 г. (Павловский, 1937, с. 1390) он писал: «Нам уже приходилось выдвигать положение (Павловский, 1933, 1934), что на земле существуют три великих среды обитания: вода – колыбель жизни (гидросфера), суша и воздух как арена последующего распространения жизни (аэросфера), и организм как совокупность всего живого на земле (биосфера). Говоря об организме как среде обитания, мы имеем в виду факт чрезвычайно широкого, почти

универсального распространения симбиотических форм жизни, понимая под таковыми индифферентный симбиоз, мутуалистические формы существования, крайние адаптации симбионтов, фактически превращающихся часто в органы тела своих хозяев, недавно открытые явления аллобиофории и, наконец, паразитизм». Из более поздних работ, разделявших такой подход, необходимо упомянуть статью С.С. Шульмана и А.А. Добровольского (1977), а также монографию В.А. Ройтмана и С.А. Беэра (2008).

Как можно заметить, и принятое в настоящее время отграничение почвенной среды от геологической, и выделение особой организменной среды в значительной мере обусловлены тем, что для объяснения различий в населении разных сред исследователи перестали ограничиваться анализом только их механических свойств. Стало общепризнанным, что, помимо этих свойств, принципиально важным для живых организмов (а значит, и для включающих их в себя надорганизменных биосистем) является химический состав сред, в которых они пребывают, в том числе, например, количество доступных воды, кислорода, углекислого газа, минеральных солей и т. п., причем в этом отношении условия могут сильно различаться даже в одной и той же физической среде (из чего следует необходимость отдельного рассмотрения разных вариантов основных сред и, следовательно, более дробной классификации адаптивных зон). Физические свойства сред, важные для их обитателей, также не исчерпываются механическими: поля и излучения различной природы, температура, испаряемость влаги – всё это чрезвычайно важные для живых систем экологические факторы, значения которых могут быть весьма различны в разных средах. Эти соображения и привели, по-видимому, к появлению в относительно недавнее время гораздо более основательных и подробных общих определений среды. Так согласно определению, приведенному в классическом пособии по экологии М. Бигона, К.Р. Таунсенда и Дж.Л. Харпера (Begon et al., 2006), среда, окружающая организм, состоит из всех воздействующих на него внешних факторов и явлений, как физических и химических (абиотических), так и представляющих собой другие организмы (биотических) («The environment of an organism consists of all those factors and phenomena outside the organism that influence it, whether these are physical and chemical (abiotic) or other organisms (biotic)», с. XI). Более детально состав среды охарактеризован В.С. Ипатовым и Л.А.

Кириковой (1997), в следующем сформулированном ими определении: «Среда – это совокупность всех тел и веществ, потоков энергии, полей (имеются в виду электрическое, магнитное, гравитационное поле), окружающих живые организмы и взаимодействующих с последними прямо или косвенно, постоянно или временно» (с. 17). По-видимому, это определение можно считать почти достаточным для описания любых сред, отвечающего современному уровню естественнонаучных знаний. В то же время, представляется, что оно нуждается в некоторых уточнениях и поправках.

Первым (и как представляется, чрезвычайно важным) уточнением является решения вопроса о том, какой системе отсчета соответствует понятие среды². Следует иметь в виду, что и в раннем определении Рулье, и в относительно недавнем определении Ипатова и Кириковой под средой понимается комплекс всех внешних условий, окружающих биосистему, безотносительно того, является ли он пространственно однородным или же дифференцирован на сильно отличающиеся друг от друга части. Согласно этим определениям, например, полупогруженное в воду плавающее растение имеет единую среду обитания, сочетающую в себе свойства водной и воздушной – хотя очевидно, что физические среды, контактирующие с разными частями этого растения, представлены в числе двух. Более того, при таком подходе среда может рассматриваться только относительно определенной биосистемы, но не сама по себе. Так, среда обитания упомянутого растения оказывается совершенно другой, нежели среда обитания планктонных организмов, плавающих рядом с его погруженными частями: в первом случае она смешанная воздушно-водная, во втором – сугубо водная. При этом оказывается невозможным говорить ни о существовании еще не освоенных сред (поскольку это предполагает существование «сред самих по себе»), ни о комплексах сред, параллельно используемых одними и теми же биосистемами (поскольку каждый такой «комплекс» формально должен был бы считаться единой средой), ни, наконец, о взгляде на среды как на основу для формирования адаптивных зон (поскольку среда и адаптивная зона оказываются практически идентичными понятиями). Поэтому представляется более целесообразным четко

² О демоцентрической (строящейся вокруг популяции) и ценотрической (строящейся вокруг экосистемы) системах отсчета в экологии подробнее см. Озерский, 2009.

обозначить внесистемность (то есть непринадлежность ни демо-, ни ценоцентрической системе отсчета) понятия среды жизни. В силу своей внесистемности, среда жизни как таковая не должна считаться объектом изучения экологии, однако такими объектами могут являться комплексы, включающие в себя один или более фрагментов одной или более сред и выделяемые по демоцентрическому или по ценоцентрическому принципу. Именно такими комплексами фрагментов сред жизни оказываются, в частности, адаптивные зоны. Ставящиеся в соответствие, в конечном итоге, совокупностям экологически сходных популяций (в том числе и разной видовой принадлежности), они могут быть с полным правом отнесены к демоцентрической системе отсчета³.

Вторым уточнением является то, что в представленный в определении Ипатова и Кириковой перечень явлений должны быть добавлены также потоки информации. Это связано с тем, что информационные составляющие среды жизни (в частности, передаваемые между ее живыми компонентами сигналы различной природы) способны весьма существенным образом сказываться на характере взаимодействия ее обитателей и друг с другом, и с абиотическими факторами – см., например, концепцию «акустических ниш» Р.Д. Жантиева (1981) и данные различных авторов о влиянии внутривидовой коммуникации на паразит-хозяинные и мутуалистические межвидовые отношения (например, об использовании призывных сигналов сверчков паразитическими мухами – обзоры: Попов, 1985; Frank et al., 1995–2007).

Еще одно дополнение, в какой-то мере связанное с предыдущим, – это необходимость учета не только присутствия тех или иных физических, химических или биологических явлений, но и их соотношений и взаимодействий друг с другом – поскольку для сред жизни характерны в той или иной степени выраженные системные свойства.

Кроме того, определение среды жизни должно учитывать также и те факторы, которые не входят в состав подвергающейся их воздействию биосистемы (то есть являются «внешними» по отношению к ней с функциональной точки зрения), однако

³ В свою очередь, подобными же комплексами фрагментов сред жизни, но выделяемыми в рамках ценоцентрической системы отсчета, должны считаться экосистемы и их составные части, в том числе биотопы.

локализируются в физическом пространстве внутри этой биосистемы. Например, таковы эндосимбионты (включая внутренних паразитов), которые хотя и входят в состав надорганизменной симбиотической системы, но при этом не являются компонентами собственно организменной системы. В описываемом примере воздействие эндосимбионтов на их хозяина с экологической точки зрения должно интерпретироваться как воздействие комплекса факторов среды, причем его проявления (например, изменение уровня благополучия объекта воздействия) подчиняются во многом тем же принципам, что и проявления воздействия «топически внешних» факторов. Это одна из причин, в силу которых представляется необходимым проявлять большую осторожность в употреблении слов «внешняя», «окружающая» и т. п. в отношении сред жизни и, безусловно, избегать их в обобщающих определениях. В то же время, такое широкое понимание среды жизни могло бы привести к объявлению особой средой жизни, воздействующей на биосистему, любого контактирующего с ней физического тела. По-видимому, избежать этого можно, приняв за характеристическое свойство всякой среды жизни относительную повторяемость (а в предельном своем выражении – однородность) физико-химических свойств в разных точках занимаемого ею физического пространства (данное требование к средам обозначается в настоящей работе как критерий пространственной повторяемости свойств). Эта повторяемость обуславливает относительное единообразие характера взаимодействий среды жизни с биосистемами, мало зависящее от конкретной точки заполненного ею пространства⁴.

С учетом приведенных выше поправок, определение среды, предложенное Ипатовым и Кириковой, может быть переформулировано следующим образом: **среда жизни – это система, обладающая сходными в разных точках занимаемого ею**

⁴ Следует заметить, что с принятием критерия пространственной повторяемости свойств организм как таковой (по крайней мере, унитарный), в общем случае не может считаться средой жизни – в силу дифференцированности его структуры на неповторяющиеся элементы. Название «организменная среда» может быть сохранено как традиционное, однако организменными средами жизни должны считаться ткани, клеточная гиалоплазма и тому подобные образования, отвечающие требованиям данного критерия.

физического пространства свойствами (в том числе специфическими), состоящая из химических веществ, физических тел и полей, потоков энергии и информации, образуемых ими структур и существующих между ними взаимодействий, способная участвовать в более или менее тесных постоянных или временных контактах с биосистемами, воздействуя на них и, как правило, подвергаясь ответным воздействиям с их стороны. Именно такая трактовка понятия среды жизни и принимается в настоящей работе.

Разнообразие сред жизни. Как можно было увидеть выше, в отечественной экологической литературе традиционно различаются 4 среды жизни: водная, наземно-воздушная, почвенная и организменная. В отношении этого перечня, однако, представляется необходимым сделать несколько уточняющих замечаний. Прежде всего, по-видимому, в природе не существует единой наземно-воздушной среды жизни, а под ней подразумеваются различные комплексы, состоящие из нескольких сред, одной из которых всегда является воздушная, а кроме нее присутствует также почвенная, организменная и т. п. Кроме того, как представляется, данный перечень не может считаться исчерпывающим. В природе существует целый ряд других сред жизни, обладающих не менее специфическими особенностями, чем любая из уже перечисленных. Некоторые из них весьма экзотичны, как, например, среда нефтяных (асфальтовых) источников, заселяемая не только микроорганизмами, но даже насекомыми: именно в них развиваются личинки мухи *Helaeomyia petrolei* (Coquillett) (семейство Ephydridae), питающиеся жидкими углеводородами при помощи симбиотических бактерий (Kadavy et al., 1999). Другие же среды жизни широко представлены в природе: таковы, например, мертвая древесина, экскременты, трупы животных и т.д. Эти, другие, среды жизни сильно отличаются друг от друга и по консистенции (которая может быть твердой, полужидкой, жидкой), и по химическому составу. В то же время, общим для всех для них является высокое содержание органических веществ биогенного происхождения (то есть находящихся вне живых организмов, однако некогда входивших в их состав). Данное сходство является не только формальным: оно свидетельствует о возможности существования в такой среде большого количества гетеротрофов, питающихся мертвой органикой – консументов-сапрофагов и редуцентов. Поэтому, как представляется,

имеет смысл объединить указанные среды под общим названием «**биогенные среды жизни**». Это же название представляется удачным также и потому, что формирование (а также и самоподдержание, если таковое имеет место) таких сред жизни осуществляется благодаря средообразовательной деятельности тех или иных биосистем. К биогенным средам жизни, по-видимому, оправданно отнести и достаточно разнообразные организменные среды, поскольку они также чрезвычайно богаты органическими веществами, доступными для гетеротрофов, и формируются биосистемами – непосредственно теми организмами, которые их составляют.

В отличие от биогенных, водная и воздушная среды жизни в настоящей работе обозначаются как **абиогенные**. В качестве третьей абиогенной среды жизни из соображений формальности может быть указана также **геологическая** (литосферная, «каменная») – твердое вещество горных пород, однако живым организмам редко приходится иметь дело с горными породами как таковыми, а не со сформированными на их основе почвами суши и грунтами водоемов. Следует заметить, что предлагаемое название «абиогенные среды жизни» является, в значительной мере, условным, поскольку в действительности биогенной трансформации в той или иной мере подвергается (или хотя бы подвергалась в прошлом) всякая часть биосферы. Таким образом, живые организмы имеют дело не просто с воздушной и водной средами жизни, а с их биогенными трансформантами. В отличие от собственно биогенных сред жизни, биогенные трансформанты (биологически трансформированные, но сохранившие свои основные исходные свойства абиогенные среды жизни) не столь богаты мертвым органическим веществом, вследствие чего существующие в их пределах экосистемы обязательно включают в себя много продуцентов, пополняющих общие запасы органики за счет автотрофного питания (фото- и хемосинтеза). Поэтому среда почв, особенно – богатых гумусом, которая позволяет существовать в ней большому количеству гетеротрофов, питающихся мертвой органикой, должна скорее рассматриваться не как биогенная трансформанта геологической среды жизни⁵, а как самостоятельная среда жизни, относящаяся к числу биогенных. В то же время,

⁵ Точнее, биогенная трансформанта атмосферно-литосферного медиотона – см. ниже.

например, в малой степени обязанные своими свойствами деятельности живых организмов типичные почвы пустынь, например, песчаные и такыровидные (Бабаев и др., 1986), едва ли заслуживают рассмотрения в качестве биогенных сред жизни. Этот пример ярко иллюстрирует собой отсутствие качественных различий между биогенными средами жизни и биогенными трансформантами абиогенных сред.

Представляется также вполне корректным говорить о возможности дальнейшей биогенной трансформации биогенных сред жизни. Такие процессы широко распространены в природе и могут затрагивать биогенные среды жизни разных типов. Так, например, организменные среды хозяев могут существенно изменяться под влиянием паразитов. Яркие тому примеры дают конкурентные взаимодействия между паразитическими перепончатокрылыми, приведенные в обзорных работах (вводных частях к определительным таблицам наездников семейства Ichneumonidae) Д.Р. Каспаряна (1981, 2007) и обозначенные им как физиологическое подавление конкурентов. В одних случаях оно состоит, по-видимому, в сниженной концентрации кислорода в тканях насекомого-хозяина, в котором развивается личинка паразита более старшего возраста; при этом в силу дефицита кислорода нормальное развитие яиц и более молодых личинок паразитов в этой же особи хозяина становится невозможным (Fisher, 1971, цит. по: Каспарян, 2007). В других случаях конкурентный успех обуславливается непосредственным воздействием одного из паразитов на ткани хозяина: так, личинка первого возраста наездника *Oetophorus naevius* (Gmelin) (= *Perilissus limitaris* (Grav.)) сильно изменяет состав гемолимфы и жирового тела хозяина (личинки крыжовникового пилильщика *Nematus ribesii* (Scop.)), в результате чего личинка другого наездника, *Erromenus calcator* (Müller), в случае ее присутствия на этой же особи хозяина, погибает в силу непригодности пищи (Каспарян, 1981, 2007).

Еще более распространены в природе (или, по крайней мере, более известны) случаи биогенной трансформации неорганических биотических сред жизни. С такой точки зрения (как трансформацию посторганомных сред) можно рассматривать процессы разложения органических остатков (отмерших растений, трупов животных, экскрементов). Речь при этом идет не только о конечном результате этого разложения – гумификации, но и о его промежуточных этапах,

на которых свойства этих сред могут быть существенно различными. Эти различия могут быть проиллюстрированы существованием специфических сообществ живых организмов, приуроченных к тому или иному определенному этапу разложения. Например, в ходе разложения древесины и коры отмерших деревьев наблюдаются вполне выраженные сукцессии, которые состоят из нескольких этапов и могут быть прослежены, например, по изменению видового состава таксоценов ксилобионтных жесткокрылых насекомых (Coleoptera) (обзор: Володченко, 2009). Аналогичные сукцессии, также отслеживавшиеся по изменению населения насекомых, описаны для разложения экскрементов животных (Кашеев, 1993; Псарев, 2003, 2009).

Наконец, как биогенная трансформация биогенных сред жизни должны рассматриваться процессы почвообразования (как уже отмечалось выше, почвенная среда жизни является, безусловно, биогенной, сочетающей в себе черты пери- и посторганизменных сред). Строго говоря, в почвообразовании участвует сложный комплекс экологических факторов различной природы, однако значение в нем биотических факторов весьма велико. Конечно, о биогенной трансформации биогенной среды жизни применительно к почвообразованию наиболее корректно говорить в тех случаях, когда имеет место не формирование почвы на обнаженных материнских горных породах, а замещение одного типа почвы другим. Показательным в этом отношении является формирование торфяных почв на месте древних почв, подвергшихся заболачиванию; важной составной частью почвообразования в этом случае является превращение в торф остатков растений-торфообразователей (Инишева, 2006). В то же время, явления, при которых на месте одних почв возникают другие, встречаются далеко не только при заболачивании, а являются неотъемлемыми компонентами многих других типов экологических сукцессий (обзор: Васенев, 2008).

При обсуждении биогенной трансформации сред жизни в настоящей работе будут широко использоваться термины «**эдификатор**» и «**консорт**». Заимствованные из концепции консорции, восходящей к работам В.Н. Беклемишева (1951), Л.Г. Раменского (1952) и В.В. Мазинга (1966), они в данном случае будут использоваться для обозначения, соответственно, биосистемы, формирующей или трансформирующей особым образом окружающую

ее среду, и биосистемы, использующей особенности среды, созданной или трансформированной эдификатором. Соответственно, отношения (связи) между организмами, в которых одни из них выступают в роли эдификаторов, а другие – в роли консортов, будут далее обозначаться как **консортивные**. С использованием соответствующих этим терминам понятий представляется удобным описывать не только такие явления, как консорция и симбиоз (последний – в широком смысле, включая различные формы паразитизма), но и более широкий круг процессов и явлений, в форме которых осуществляются обратные связи между биосистемами и средами их существования.

Свойства биогенных и трансформированных биосистемами абиогенных сред жизни могут быть очень разнообразными, поскольку разнообразны и сами биосистемы. Если говорить о возможных подходах к классификации этого разнообразия, то наиболее очевидным, по-видимому, является разделение этих сред на три группы: организменные, периорганизменные и постбиотические.

Организменные среды жизни – это среды, состоящие непосредственно из тех или иных частей живого организма. К ним относятся внутриклеточные среды (содержимое живых клеток, в котором обитают внутриклеточные симбионты), тканевые среды (включая различные полостные жидкости, которые можно рассматривать как особые варианты тканей внутренней среды) и некоторые особые типы сред, которые по тем или иным причинам нельзя причислить ни к первой, ни ко второй из категорий (как то: мезогля кишечнополостных, внутренняя среда стенок тела губок, внутренняя среда плодовых тел грибов и т. п.). Организменные среды жизни обладают важной специфической особенностью – способностью к самоподдержанию, обеспечиваемому процессами, протекающими непосредственно в них. При этом эффективность такого самоподдержания в той или иной мере зависит от интенсивности воздействия на организменную среду со стороны ее обитателей. Эта зависимость может быть как прямой, так и обратной, причем ее направленность в определенной мере зависит «выгодности» или «невыгодности» этих воздействий для биосистемы-эдификатора. В случае мутуализма, особенно – облигатного для эдификаторов (как, например, для грибов в лишайниках), положительное значение консортов для поддержания постоянства среды их обитания достаточно очевидно. В то же время, активно поддерживать

постоянство среды своего обитания способны также и паразиты (по крайней мере, некоторые), однако суть этой их деятельности может состоять в противостоянии естественным для онтогенеза их хозяев процессам. Так, например, среди перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera) в нескольких семействах известны паразиты, регулирующие процесс метаморфоза своих хозяев. Например, наездник *Alysia manducator* (Panz.), принадлежащий семейству Braconidae, способен управлять онтогенезом зараженных двукрылых (личинок мух *Calliphora vicina* R.-D.) и в определенных случаях увеличивает продолжительность их личиночной стадии, приводя ее в соответствие с собственным жизненным циклом (Черногуз, 1984, 1986). Сходные особенности биологии описаны также для некоторых наездников из семейства Ichneumonidae – эндопаразитов личинок и куколок насекомых. Например, согласно обзорам Д.Р. Каспаряна (1981, 2007), личинки мух-журчалок (семейство Syrphidae), пораженные наездником *Syrphoctonus fissorius* (Grav.) (= *Homotropus fissorius*), окукливаются значительно раньше незараженных, причем сразу после этого личинка паразита проникает к головному ганглию куколки и разрушает его. Согласно этим же работам Каспаряна, сходное поведение известно для паразитирующих в куколках бабочек личинок наездников *Pimpla aquilonia* Gresson и *P. turionellae* (L.), которые после своего вылупления из яиц немедленно разрушают мозг хозяина. В результате этих действий паразитов останавливается дальнейший метаморфоз зараженных куколок, что, по мнению Каспаряна, имеет жизненно важное значение для паразитов. Очевидно, что такие паразиты способствуют поддержанию постоянства среды своего обитания не в меньшей мере, чем мутуалисты, обеспечивающие его жизнедеятельность.

Периорганизменные среды жизни возникают вне пределов тела организмов, однако контактируют с ними и поддерживаются благодаря их средообразовательной деятельности (соответственно, для поддерживающих их биосистем уместным представляется название «эдификаторы»). Подобно организменным, периорганизменные среды жизни способны к длительному поддержанию относительного постоянства своих свойств, однако это «самоподдержание» обеспечивается не процессами, происходящими в них непосредственно, а деятельностью биосистем-эдификаторов. В самом простом случае специфические свойства периорганизменной среды

жизни могут быть обусловлены ее химическим составом, обусловленным экскретатами организма-эдификатора. Например, такова среда отмершей пробковой корки на поверхности побегов древесных растений (процесс ее образования, как представляется, вполне можно интерпретировать как вариант голокриновой секреции). Эта корка может выступать и субстратом для поселения эпифитов (например, лишайников), а в ее трещинах могут находить убежище различные мелкие беспозвоночные. В качестве периорганизменной среды жизни правомочно рассматривать также и вещество раковины моллюска, пригодной для поселения не только наружных обрастателей (водорослей, мшанок, морских желудей и т. п.), но и обитателей ее толщи (например, сверлящих губок – Clionidae). Сложными периорганизменными средами жизни можно считать также среды дупел деревьев, жилых нор, гнезд и других убежищ животных и т. п. Периорганизменные среды, возникающие вокруг организмов, входящих в один биоценоз, взаимопроникая друг в друга и взаимодействуя друг с другом и с абиотическими факторами, вместе создают биогенную трансформанту исходной (обычно абиогенной, реже биогенной: например, в «классических» симбиотических системах таковой может быть даже организменная) среды жизни этих организмов. В наземных биогеоценозах такой трансформантой оказывается их «фитосреда»⁶ (Ревердатто, 1935, цит по: Быков, 1953).

Постбиотические среды жизни – это биогенные и биологически трансформированные абиогенные среды жизни, которые существуют по прекращении средообразовательной деятельности биосистемы-эдификатора. Такие среды не являются самоподдерживающимися и, как правило, существуют весьма ограниченное время. В свою очередь, постбиотические среды жизни могут быть подразделены на две подгруппы — постценотические и посторганизменные. **Постценотическими средами жизни** автор настоящей работы предлагает называть среды жизни, подвергшиеся

⁶ Под «фитосредой» в данном случае понимаются «все факторы неорганической природы, находящиеся в самом фитоценозе и измененные им [...] благодаря воздействию на них организмов (ослабленный или отраженный организмами свет в ценозе, измененный тепловой режим в нем, особый режим влажности, свой почвенный режим, особый воздушный режим, частный фитоклимат ценоза, почвенный климат)» (Быков, 1953, с. 177).

трансформации со стороны надорганизменной биосистемы, впоследствии прекратившей в данной части физического пространства свою средообразовательную деятельность (или изменившей ее характер). Как правило, постценотические среды жизни не могут рассматриваться как самостоятельные биогенные среды (и должны рассматриваться как биогенные трансформанты других сред), так как они проявляют основные черты исходных сред жизни (воздушной, водной и т. п.), обладая, однако, также и специфическими свойствами. Наиболее очевидными примерами подобных сред являются почвы суши и грунты водоемов, формирующиеся в одних экосистемах, однако впоследствии, например, в результате сукцессионных процессов, оказывающиеся в составе других экосистем. Таковы, например, торфяные грунты под лесными фитоценозами, образовавшимися на месте болот, остаточно-луговые почвы среднеазиатских пустынь, расположенные на месте бывших лугов (Бабаев и др., 1986), грунты на дне высохших водоемов, подзолы лесного типа под вырубками и пожарищами и т. п.

Посторганizationalными средами жизни в настоящей работе предлагается называть постбиотические среды, формирующиеся в результате деятельности отдельных живых организмов-эдификаторов. Таковы среды тел погибших организмов, в том числе растений и животных. Типичной посторганizationalной средой жизни может считаться мертвая древесина.

Следует также заметить, что некоторые биогенные среды жизни могут совмещать в себе черты пери- и посторганizationalных. Например, таковы среды яйцевых кладок насекомых и пауков, заселяемые различными инквилинами, в том числе насекомыми (личинками мух, жуков, перепончатокрылых) и клещами (например, краснотелковыми – Trombidiidae). Будучи созданной материнской особью, впоследствии покинувшей кладку, такая среда является посторганizationalной, поскольку месторасположение, структура, защитная оболочка и прочие существенные для формирования условий среды свойства кладки являются результатом деятельности этой особи. В то же время, промежутки между яйцами в такой кладке – типичная периорганizationalная среда жизни, подверженная воздействию (например, газообмену) со стороны развивающихся яиц.

Комплексы сред жизни. Полимедиады. Ф. Клементс и В. Шелфорд (Clements, Shelford, 1939) справедливо писали о том, что

использование живыми организмами только воздушной или только водной среды обитания – это лишь крайние варианты, в то время как для многих из них характерно промежуточное состояние⁷. В то же время, приведенные ими примеры обитателей одной (например, эпифиты как полностью «воздушные» растения) или нескольких (наземные растения как формы, имеющие «водные» корни) нуждаются в ряде уточнений и поправок.

Прежде всего, следует обратить внимание на то, что изложенное Клементсом и Шелфордом при рассмотрении с деоцентрических позиций дает основание говорить о существовании комплексов сред жизни, связанных в единые системы благодаря деятельности биосистем (например, разных эконов одной и той же популяции или даже представителей одного и того же экона, взаимодействующих с разными средами жизни). В ряде случаев такой комплекс может обладать вполне выраженными свойствами системы, в которой данная популяция выполняет функцию связующего элемента. Например, наземные растения осуществляют к ходу корневого всасывания и последующей транспирации

⁷ «Эти две крайности представлены одной средой, воздухом в случае эпифитов и водой для всех подводных организмов. В этом отношении, укореняющиеся растения являются более или менее промежуточным вариантом, их корни являются в существенной мере водными, несмотря на то, что они погружены в почву. Между этими двумя крайностями располагается ряд местообитаний с уменьшающимся воздухом и увеличивающейся водой, который иллюстрируется мезофитами, земноводными, плавающими и погруженными гидрофитами. Земноводные животные показывают нерегулярное чередование между этими двумя средами; для растений и животных приливной зоны чередование является регулярным, аналогично дело обстоит в жизненном цикле многих насекомых с водными личинками» («The two extremes are represented by a single medium, air in the case of epiphytes and water for all submerged aquatic organisms. In this respect, rooted plants are more or less intermediate, the roots being essentially aquatic, though imbedded in soil. Between the two extremes lie a series of habitats with diminishing air and increasing water, exemplified by mesophytes, amphibious, floating, and submerged hydrophytes. Amphibious animals exhibit an irregular alternation between the two media; for intertidal plants and animals the alternation is regular, as it is likewise in the life cycle of many insects with aquatic larvae», Clements, Shelford, 1939, с. 27).

крупномасштабный перенос воды из почвы в атмосферу, а в ходе фотосинтеза и последующего отмирания – также весьма масштабный перенос углерода из атмосферы в почву. Аналогичным же образом, между водной, воздушной и почвенной средами жизни в роли переносчиков вещества и энергии могут выступать амфибиотические насекомые, накапливающие биомассу в водоемах и переносящие ее в своих телах в наземные экосистемы, где это вещество включается в пищевые сети. Например, около дальневосточных лососевых рек в местах роения хирономид, поденок, ручейников и прочих амфибиотических насекомых группируются питающиеся ими птицы и летучие мыши (Астахов, 2008). Что касается роли этих насекомых в переносе биогенных элементов из водной среды жизни в воздушную и почвенную, то достаточно показательны следующие цифры: вместе с имаго хирономид от количества соответствующих элементов, накопленного на дне этих водоемов, выносятся из озер Вашингтон, Мендота, Балатон от 0,9 до 6,3% азота и от 0,6 до 12% фосфора, из Саратовского, Рыбинского, Можайского водохранилищ – от 0,7 до 15% азота и от 0,1 до 3,6% фосфора (Алимов, 2000). Роль связующих элементов между водой и сушией – переносчиков вещества и энергии могут играть также и полуводные и наземные позвоночные, как, например, питающиеся в водоемах водоплавающие птицы⁸ и охотящиеся на нерестящихся лососевых рыб медведи. В других же случаях системообразующее значение популяции выражено слабее и о комплексе сред жизни можно говорить только с точки зрения условий существования самой этой популяции. В каждом из этих случаев, однако, представители одной и той же популяции закономерным образом взаимодействуют с несколькими (двумя или более) разными средами жизни. Соответственно этому, популяция обладает приспособлениями, позволяющими ей использовать эти несколько

⁸ Согласно сводным данным, приведенным в монографии А.Ф. Алимова (2000), в исландском озере Миватн утки за год потребляют до 10 г/м² биомассы водных организмов, а в трех африканских озерах водные птицы потребляют около 0,7—0,8% от продукции зообентоса и зоопланктона. Очевидно, что часть ассимилированного водоплавающими птицами вещества быстро возвращается обратно в воду (с испражнениями и т. п.), однако не вызывает сомнения, что другая его часть, притом значительная, включается в трофические сети посещаемых этими птицами наземных экосистем.

сред. В одних случаях приспособленность к обитанию в разных средах жизни распределена между разными эконами таким образом, что каждый из них приспособлен к обитанию преимущественно в одной из сред. Например, личинки амфибиотических насекомых (стрекоз, поденок, веснянок) приспособлены к водной среде, а их же имаго – к среде воздушной (или к обитанию на границе между воздушной и почвенной средами). В других же случаях представители одного и того же экона используют несколько сред жизни.

Для обозначения биосистем, использующих в ходе своей жизни более, чем одну среду жизни, в настоящей работе предлагается название «**полимедиалы**». Соответственно, биосистемы, связанные только с одной средой жизни, могут быть названы **мономедиалами**. Полимедиалы представляют собой группу, достаточно разнородную не только по частным адаптациям, но и по общему характеру использования сред жизни. Уровни и подуровни организации живого, которым соответствуют биосистемы-полимедиалы, тоже могут быть разными. Как представляется, однако, об уровнях и подуровнях организации, более высоких, чем биоценотический подуровень, при этом говорить нецелесообразно, так как начиная с собственно экосистемного подуровня среда жизни начинает рассматриваться как составная часть самой биосистемы. Что же касается более низких уровней и подуровней организации живого, то среди соответствующих им биосистем полимедиальность распространена чрезвычайно широко. Так, биоценозы, находящиеся в составе наземных биогеоценозов, практически всегда распределяют свои компоненты между двумя средами жизни – воздушной и почвенной. Популяции уже упоминавшихся выше амфибиотических насекомых разделены на эконы (гемипопуляции), приуроченные либо к водной, либо к воздушной (включая границы между воздухом и почвой, между воздухом и растительностью) среде жизни. Типичные сосудистые растения на организменном уровне распределены между почвенной (подземные части) и воздушной (надземные части) средами жизни. Эпителиальные ткани наружных покровов свободноживущих животных взаимодействуют с одной стороны с водной или воздушной, а с другой – с организменной средой жизни. То же относится и к отдельно взятым эпителиальным клеткам верхнего ряда или слоя: если речь идет о неороговевающих эпителиях, то это граница между организменной и водной (или воздушной) средами, если же об

ороговевающих, то клетки первого сверху живого слоя в своей нижней части находятся в организменной среде, а в верхней – в посторганизменной.

Полимедиалы не являются группой, единой по количеству используемых ими сред жизни. Помимо **бимедиалов** (полимедиалов, связанных с двумя средами жизни, – именно к ним и относятся примеры из предыдущего абзаца), в природе встречаются также **тримедиалы** (формы, связанные с тремя средами жизни, как, например, певчие цикады (*Cicadidae*), яйца которых располагаются в организменной среде растительных тканей, личинки ведут почвенный образ жизни, а имаго приурочены к наземной растительности) и даже более сложные варианты полимедиалов.

Еще одним подходом к подразделению полимедиалов на группы может быть учет временной динамики использования ими разных сред жизни. Прежде всего, на основе этого подхода полимедиалы могут подразделены на параллельных и последовательных. Под **параллельными полимедиалами** в настоящей работе понимаются такие биосистемы, которые связаны с несколькими средами жизни одновременно. Применительно к организменному уровню жизни, таково, например, подавляющее большинство сосудистых растений, вегетативное тело которых распределено между почвенной и наземно-воздушной средами жизни (а у земноводных растений, таких, как тростник *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. и стрелолист *Sagittaria sagittifolia* L., оно может располагаться даже в трех средах жизни – в грунте водоема, в воде и в воздухе). По существу, параллельными полимедиалами должны считаться и такие формы, которые не находятся все время в одновременно в нескольких средах жизни, но регулярно и без существенных внутренних перестроек перемещаются из одной среды в другую (**гетеротопные⁹ полимедиалы**). Таковы, например, охотящиеся в воде чистиковые птицы (*Alcidae*), перемещающиеся между водной и воздушной средами. Сходство гетеротопных полимедиалов с типичными параллельными состоит в том, что они обеспечивают устойчивый и непрерывный обмен веществом, энергией и информацией между разными средами жизни.

В отличие от параллельных, **последовательные полимедиалы**

⁹ Термин «гетеротопный» («heterotop») заимствован у Ф. Даля (Dahl, 1908).

не используют несколько сред жизни одновременно, а закономерным образом сменяют их в ходе своей жизни. Потоки энергии, вещества и информации, поддерживающиеся между разными средами жизни благодаря деятельности последовательных полимедиалов, закономерным образом изменяют свои направления и величины с течением времени, вслед за сменой биосистемой среды своего обитания. При этом последовательные полимедиалы, относящиеся к организменному уровню организации, сменяя среды обитания, тем самым сменяют свою эконную принадлежность.

Следует также заметить, что представление о параллельных и последовательных полимедиалах в полной мере распространимо также и на биосистемы популяционного уровня организации. В то же время, варианты полимедиальности, свойственные, с одной стороны, популяции и, с другой стороны, составляющим ее особям, совпадают далеко не всегда. Так, параллельная полимедиальность типичных покрытосеменных растений (почва–атмосфера) отчетливо выражена и на организменном, и на популяционном уровнях, однако при этом следует иметь в виду, что под «растениями» в таком контексте обычно подразумеваются только спорофиты, а ведь помимо них в состав популяции входят также и гаметофиты, отношения которых со средами жизни выстраиваются совершенно иначе, нежели у спорофитов. Так, женские гаметофиты покрытосеменных, по-видимому, можно считать мономедиалами, связанными с организменной средой родительского спорофита, мужские же гаметофиты (пыльцевые зерна) хотя и являются полимедиалами, но последовательными и связанными с совершенно другими комплексами сред жизни: с организменными (с материнским спорофитом, а для насекомоопыляемых и тому подобных форм — еще и с поверхностью тела организма-переносчика) и с воздушной, без участия почвенной. При отсутствии синхронности смены поколений популяции, образованные организмами — последовательными полимедиалами, сами могут проявлять свойства полимедиалов параллельных, поскольку одновременно взаимодействуют с несколькими средами жизни за счет того, что часть эконома взаимодействует с одними средами, а часть — с другими. Например, у крупных стрекоз, таких, как коромысла (*Aeschnidae*), развитие личинок может растягиваться на 2 сезона, при этом личинки 1-го года жизни (гидробионты) летом существуют в одно и то же время с имаго

(гетеротопными воздушно-фитофильными бимедиалами с преобладанием аэриобионтных черт). Соответственно изложенному, для биосистем популяционного уровня организации можно различать два варианта параллельных полимедиалов – подтип **э-параллельные полимедиалы** (от слова «экон»), представителям которого проявление специфических черт параллельных полимедиалов свойственно только на популяционном уровне (за счет параллельного существования разных экононов), и подтип **и-параллельные полимедиалы** (от слова «индивидуум»), представители которого обладают свойствами параллельных полимедиалов также и на организменном уровне организации.

В отношении последовательной полимедиальности, проявляющейся на популяционном уровне, следует заметить, что она, в отличие от таковой у отдельных организмов, как правило, имеет в той или иной мере выраженные черты переходности к полимедиальности параллельной (точнее, к ее э-подтипу). Это объясняется тем, что, за некоторыми исключениями, в популяциях не бывает совершенно синхронной смены одних экононов другими, поэтому переселение популяции из одной среды жизни в другую включает в себя более или менее длительный переходный период, в течение которого сосуществуют «старые» и «новые» эконы. Например, для ряда видов саранчовых (Acrididae) и кузнечиковых (Tettigoniidae) имеются данные, согласно которым период вылупления их личинок из яиц, сопровождающийся покиданием почвенной или посторганизменной среды (во втором случае – отмерших стеблей трав), в условиях Среднего Поволжья может растягиваться более, чем на декаду (Кармазина, Шулаев, 2010). Что же касается резкой, практически лишенной переходного периода смены сред жизни, то она происходит, например, в случаях, когда не популяция изменяет свое расположение в физическом пространстве, а, наоборот, изменяются свойства среды при неизменности пространственного расположения популяции. Такое происходит, в частности, на пойменных лугах во время весенних половодий, на морской литорали во время приливов и отливов, на прибойной литорали пресных водоемов и. т. п. Например, растения заливных лугов в течение периода весеннего половодья находятся под водой, а после спада воды, большую часть вегетационного сезона, их надземные части оказываются в воздушной среде. В качестве адаптации к существованию в таких условиях с этим

многие растения-мезофиты обладают устойчивостью к заливанью водой. Из числа злаков таковы, например, пырей ползучий *Elytrigia repens* (L.) Gould (= *Agropyrum repens* L.), костер безостый *Bromus inermis* Leyss., бекмания обыкновенная *Beckmannia eruciformis* (L.) Host, овсяница тростниковая *Festuca arundinacea* Schreb., полевица белая *Agrostis alba* L., мятлик болотный *Poa palustris* L., лисохвосты луговой (*Alopecurus pratensis* L.) и вздутый (*A. ventricosus* Pers. = *A. ruthenicus* Weinm.) (Дмитриев, 1934, цит. по: Поплавская, 1948). Литоральные водоросли и беспозвоночные также обладают приспособлениями к длительному пребыванию в разных средах жизни. Эти приспособления могут основываться на разных принципах и иногда являются весьма необычными. Например, фукоидные бурые водоросли морской литорали в условиях Восточного Мурмана избегают высыхания за счет полога, образуемого их обрастателями – нитчатými бурыми водорослями из родов *Pylaiella* Borg и *Ectocarpus* Lyngb. (Малавенда, 2010). Чаще, однако, проблема защиты от высыхания решается гидробионтами самостоятельно, хотя и по-разному. Так, усонogie раки морские желуди – *Balanus* Da Costa, *Chthamalus* Ranzani – защищаются при помощи плотно пригнанных друг к другу и лишенных пор известковых пластинок домиков, а брюхоногие моллюски (например, представители рода *Littorina* Férussac) изолируют свое тело от воздуха, закрывая устье раковины крышечкой (обзор: Зайцев, 2006). Сходную стратегию используют также и брюхоногие моллюски – обитатели прибойной литорали пресных водоемов (однако, в отличие от обитателей приливо-отливной зоны, они скорее должны считаться гетеротопными формами, поскольку в их случае взаимная смена водной и воздушной сред жизни происходит нерегулярным образом¹⁰). Например, прудовик темный *Lymnaea atra* (Schranck), имеет небольшой диаметр устья раковины, что защищает его от высыхания. В то же время, молодь различных видов брюхоногих моллюсков, обитающая на литоральных водорослях, может использовать во время отлива для защиты от высыхания тонкую плёнку воды, покрывающую макрофиты (Нехаев, 2007, цит. по: Нехаев, 2010).

Примыкают по своим проявлениям к вызванным внешними

¹⁰ Следует, однако, заметить, что в морской прибойной литорали (псевдолиторали) часто живут те же самые виды, что и в приливо-отливной зоне.

причинами взаимным сменам водной и воздушной смен происходящие в ответ на них активные перемещения роющих обитателей морской литорали между толщей грунта и его поверхностью. Показательным примером в этом отношении могут послужить южноафриканские равноногие раки *Tylos granulatus* Krauss, время выхода из норок у которых синхронизовано с отливами (Kensley, 1972).

Медиотоны и их обитатели. Особые условия для живых организмов и образуемых ими надорганизменных биосистем, благоприятные для формирования полимедиальности, создаются на границах между средами жизни. Эти пограничные области (которые в настоящей работе предлагается называть **медиотонами**) могут обладать специфическими сочетаниями условий, не свойственными ни одной из сред жизни в отдельности. Организмы, обитающие в медиотонах, отличаются специфическими адаптивными свойствами и образуют своеобразные «пограничные» сообщества. Такие сообщества гораздо более распространены, чем это может показаться на первый взгляд. По сути дела, таковыми являются все наземные биогеоценозы, распределенные между почвенной и воздушной средами жизни (а их основной компонент, наземные растения, оккупируют обе среды одновременно также и на организменном уровне). Среди «водных» сообществ пограничными, в действительности, являются, по меньшей мере, плейстон и нейстон (соответственно, макро- и микроорганизмы – обитатели границы между водой и атмосферой), ауфвухс (обрастатели живых и неживых подводных предметов – обитатели границы между, с одной стороны, водной, и, с другой стороны, геологической или одной из биогенных сред жизни) и, отчасти, бентос, за исключением полностью погруженных в грунт организмов (прочие же его компоненты с полным правом могут рассматриваться как обитатели границы между водной и почвенной, в ее подводном варианте, средами жизни).

Популяции, свойственные медиотонам, всегда обладают выраженными чертами параллельных полимедиалов, либо за счет их эконной дифференцировки, либо за счет параллельной полимедиальности особей. Первый вариант (э-параллельность) может реализоваться в достаточно широкой или глубокой (в смысле физического пространства) зоне, захватывая не только собственно границу между средами жизни, но и прилегающие к ней части

граничащих сред (что вместе составляет **приграничную зону обитания** популяции). Возможность его реализации в таком виде во многом обуславливается отсутствием необходимости для особей одновременно контактировать с разными средами жизни: эти контакты распределены между разными эконами. Для второго же варианта (и-параллельности) ширина (или глубина) этой зоны тесно связана с линейными размерами особей и их расположением относительно плоскости контакта сред жизни. При этом в ответ на ограниченность ресурсов (пищевых, пространственных и т. д.) среди параллельных полимедиалов нередко наблюдаются эволюционные тенденции к расширению зоны их обитания, которое достигается разными способами. Для э-варианта параллельных полимедиалов таким способом нередко оказывается увеличение миграционной способности по крайней мере одного из эконов, что позволяет разнести пространственно разные меростации, не разрушая генетического единства популяции (последнее поддерживается за счет миграций). Например, взрослые амфибии и стрекозы могут, находясь в воздушной среде (или на границе между почвенной и воздушной средами), удаляться на большие расстояния от водоемов – мест развития их личинок. Так, для тритона Карелина *Triturus karelinii* (Strauch) описаны довольно дальние миграции, в результате которых эти животные удалялись до 2 км от ближайших водоемов (Писанец, 2007). В отношении стрекоз известно, что ряд их видов (например, *Leptetrum quadrimaculatum* (L.) (= *Libellula quadrimaculata* L.)) совершает массовые перелеты на большие расстояния (Corbet, 1962; Бельшев, 1963), однако и вне таких миграций имаго этих амфибиотических насекомых могут удаляться на большие расстояния от воды. Так, взрослые особи стрекозы дозорщика-повелителя *Anax imperator* Leach могут встречаться на расстоянии 3–4 км от ближайшего водоема (обзор: Харитонов, 2001). В случае и-параллельности расширение приграничной зоны обитания популяции достигается на уровне отдельных особей, либо также за счет увеличения миграционных способностей (при этом индивидуумы ведут себя как последовательные полимедиалы, однако несинхронность их перемещений между средами жизни приводит к эффекту параллельности на популяционном уровне), либо же за счет различных морфологических приспособлений. Примером достижения этого эффекта за счет несинхронности перемещений может послужить

характер взаимодействия летающих морских птиц (чистиковых – Alcidae, чайковых – Laridae, альбатросов – Diomedidae) с воздушной, водной и наземными (почвенной, геологической) средами жизни. Как примеры расширения приграничной зоны обитания за счет приспособлений, реализуемых на организменном уровне, можно упомянуть, например, различные специализированные морфологические структуры. В самом простом случае речь здесь может идти о наличии у одной и той же особи в одно и то же время структур, служащих для взаимодействия с разными средами жизни. Например, у многих насекомых наличие функционирующих крыльев – приспособлений для передвижения в воздушной среде – сочетается с приспособлениями для перемещения в толще почвы (копательные ноги медведок – Gryllotalpidae, многих пластинчатоусых жуков – Scarabaeidae и т. п.), для плавания в воде (плавательные ноги водных жуков: плавунцов и вертячек – Dytiscidae, Gyridae; водных клопов – гладышей и гребляков – Notonectidae, Corixidae и т. д.), наконец, для передвижения по твердым субстратам у форм, связанных с поверхностью почвы и растений. Помимо таких сочетаний, в живой природе встречаются также приспособления, направленные непосредственно на обеспечение контакта организма более, чем с одной средой жизни. Таковы, например, дыхательные трубки, свойственные личинкам («крыскам») некоторых мух-журчалок (роды *Eristalis* Latr., *Helophilus* Mg. и др.). Образованные последними брюшными сегментами, эти трубки в длину могут достигать нескольких сантиметров и в несколько раз превышать длину остальной части личинки. Обитая в полужидких разлагающихся веществах (иле, навозной жиже и т. п.), представляющих собой типичные биогенные (постбиотические) среды жизни, личинки этих журчалок, тем не менее, сохраняют зависимость от атмосферного кислорода и, по существу, являются параллельными бимедиалами и-типа, поддерживающими контакт с воздушной средой. При этом глубина погружения такой личинки в полужидкий субстрат определяется длиной ее дыхательной трубки. Соответственно, ею же будет определяться и глубина приграничной зоны обитания гемипопуляции этих личинок, притом она будет разной для особей различных размерных классов (соответствующих возрастным когортам личинок).

Приспособления, в определенной мере аналогичные

описанному выше, имеются у некоторых двустворчатых моллюсков. Например, у морского бентосного моллюска *Mya arenaria* L. в естественных условиях тело погружено в грунт, а связь с толщей воды осуществляется с помощью сифона, превышающего в вытянутом состоянии длину тела моллюска в несколько раз (Смолькова, 2010). Помимо дыхательной, это образование имеет также трофическую функцию, поскольку данный моллюск осуществляет через него забор воды для отцеживания из нее пищи – взвешенных органических частиц¹¹.

Помимо внешней морфологии, способность использовать разные среды обеспечивается у и-параллельных полимедиалов также особенностями внутреннего строения и физиологии. В связи с этим можно обратить внимание на вторичноводных позвоночных – млекопитающих и птиц. Поскольку все они сохранили атмосферное дыхание, то нуждаются в регулярных контактах с воздушной средой, а поэтому должны считаться частью водно-воздушными, частью водно-наземно-воздушными полимедиалами. Обеспечение этих контактов связано с необходимостью решения целого ряда физиологических проблем. Согласно К. Шмидту-Ниельсену (Schmidt-Nielsen, 1979, цит. по: Шмидт-Ниельсен, 1982), при глубоких погружениях наиболее актуальными оказываются 4 группы трудностей, 3 из которых имеют прямое отношение к контакту с атмосферным воздухом: 1) кессонная болезнь — повышение растворимости азота в жидкостях внутренней среды при высоком давлении с последующим бурным выделением пузырьков этого газа («вскипанием крови») при всплытии; 2) токсичность кислорода; 3) наркотический эффект газов (4-я трудность – прямое действие высокого давления на больших глубинах – не имеет отношения к обсуждаемому вопросу). Приспособления, направленные на преодоление этих трудностей, не могут ограничиваться морфологическими и затрагивают поведение и физиологию. Например, тюлени выдыхают воздух из легких при погружении, а у китов, кроме того, часть воздуха вытесняется при погружении из

¹¹ Следует иметь в виду, что во всех приведенных примерах речь не идет об и-параллельности в чистом виде, она является компонентом более сложных вариантов полимедиальности. Так, нелетающие птенцы указанных птиц, взрослые мухи-журчалки, пелагические личинки двустворчатых моллюсков образуют в популяциях другие экотипы, иначе выстраивающие свои отношения со средами.

легких в трахею. Указанные особенности этих водных млекопитающих снижают возможность проникновения газов в кровь при нахождении под водой. Ту же роль играет депонирование этими животными кислорода в связанном состоянии: так, у тюленя относительный объем крови почти в 2 раза превосходит таковой у человека, а кроме гемоглобина эритроцитов в мышечной ткани ластоногих и китообразных имеются большие количества миоглобина (обзор: Schmidt-Nielsen, 1979, цит. по: Шмидт-Ниельсен, 1982).

Существование полимедиалов и имеющих у них специфических приспособлений к параллельному или последовательному использованию использованию нескольких сред жизни представляется яркой иллюстрацией сложности взаимоотношений живых систем со средами их существования. Учет этих сложностей необходим для понимания организации и эволюционирования надорганизменных биосистем, в том числе и закономерностей выбора и формирования ими адаптивных зон.

Литература

- Алимов А.Ф., 2000. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука. 147 с.
- Астахов М.В., 2008. Краевой эффект лососевой реки // Проблемы изучения краевых структур биоценозов: Материалы 2-й Всерос. науч. конф. П78 с междунар. участием. Саратов: изд-во Сарат. ун-та. С. 14–18.
- Бабаев А.Г., Дроздов Н.Н., Зонн И.С., Фрейкин З.Г., 1986. Пустыни (природа мира). М.: Мысль. 318 с.
- Беклемишев В.Н., 1951. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 56. № 5. С. 3—30.
- Беклемишев К. В., 1969. Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука. 289 с.
- Бельшев Б.Ф., 1963. Определитель стрекоз Сибири по имагинальным и личиночным фазам. М. –Л.: Наука. 113 с.
- Быков Б.А., 1953. Геоботаника. Алма-Ата: изд-во АН КазССР. 458 с.
- Васенев И.И., 2008. Почвенные сукцессии. М.: ЛКИ. 400 с.
- Вернадский В.И., 1987. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. 2-е изд. М.: Наука. 339 с.
- Володченко А.Н., 2009. Формирование сукцессионных комплексов ксилобионтных жесткокрылых в лесных насаждениях Среднего Прихоперья. Автореф. дисс. канд. биол. н. Воронеж. 23 с.
- Гиляров М.С., 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в

- эволюции насекомых. М. –Л.: изд-во АН СССР. 279 с.
- Докучаев В.В., 1936. Русский чернозем. Отчет вольному экономическому обществу. М. –Л.: Огиз–Сельхозгиз. 551 с.
- Жантиев Р.Д. Биоакустика насекомых, 1981. М.: изд-во МГУ. 256 с.
- Зайцев Ю.П., 2006. Введение в экологию Черного моря. Одесса: Эвен. 224 с.
- Инишева Л.И., 2006. Торфяные почвы: их генезис и классификация // Почвоведение. С. 781–786.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А., 1997. Фитоценология: Учебник. СПб.: изд-во СПбГУ. 316 с.
- Кармазина И.О., Шулаев Н.В., 2010. Фенология и сезонные аспекты прямокрылых насекомых (Insecta: Orthoptera) ООПТ Среднего Поволжья (на примере Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника) // Энтомологические исследования в Северной Азии. Материалы VIII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока с участием зарубежных ученых. Новосибирск, 4–7 октября 2010. М.: КМК. С. 94–95.
- Каспарян Д.Р., 1981. Отряд Hymenoptera – перепончатокрылые. Семейство Ichneumonidae – ихневмониды // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 3. Перепончатокрылые, 3-я часть. Семейство Ichneumonidae. Л.: Наука. С. 1–41.
- Каспарян Д.Р., 2007. Сем. Ichneumonidae – ихневмониды. Введение // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. IV. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. Ч. 5. Владивосток: Дальнаука. С. 255–272.
- Кашцев В.А., 1993. Структурные особенности населения стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) на юго-востоке Казахстана // Зоологические исследования в Казахстане. Алматы: Гылым. С. 66–90.
- Мазинг В.В., 1966. Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов // Труды МОИП. Т. 27. С. 117–127.
- Малавенда С.В., 2010. Структура литоральных сообществ макрофитов Восточного Мурмана // Природа морской Арктики: современные вызовы и роль науки. Тезисы докладов Международной научной конференции (г. Мурманск, 10–12 марта 2010 г.). Апатиты: изд-во Кольского научного центра РАН. С. 144.
- Мензбир М.А., 1882. Орнитологическая география Европейской России // Учен. зап. Имп. Моск. ун-та. Отдел естественно-исторический. Вып. 2–3. С. 1–524.
- Нехаев И.О., 2010. Жизненные формы пресноводных брюхоногих моллюсков на севере Кольского полуострова // Вестник МГТУ. Т. 13. № 4/1. С. 661–664.

- Озерский П.В., 2009. О структуре теоретической экологии и месте в ней для аутоэкологии // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Вып. 5. СПб: Тесса. С. 11–21.
- Павловский Е.Н., 1934. Организм как среда обитания // Природа. № 1. С. 80–91.
- Павловский Е.Н., 1937. Учение о биоценозах в приложении к некоторым паразитологическим проблемам // Известия АН СССР. Сер. биол. Вып. 4. С. 1388–1422.
- Писанец Е., 2007. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий). Киев: Г. С. Горобець. 312 с.
- Поплавская Г.И., 1948. Экология растений. 2 перераб. и доп. изд. М.: Советская наука. 295 с.
- Попов А.В., 1985. Акустическое поведение и слух насекомых. Л.: Наука. 253 с.
- Псарев А.М., 2003. Структура и динамика сообществ копробионтных насекомых горных пастбищ юга Западной Сибири, востока и юго-востока Казахстана: Дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.08. Томск. 274 с.
- Райков Б.Е., 1955. Русские биологи-эволюционисты до Дарвина. Материалы к истории эволюционной идеи в России. Т. 3. М. –Л.: изд-во АН СССР. 644 с.
- Раменский Л.Г., 1952. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Бот. журн. Т. 37. № 2. С. 181–202.
- Ройтман В.А., Безр С.А., 2008. Паразитизм как форма симбиотических отношений. М.: КМК. 310 с.
- Смолькова О.В., 2010. Двустворчатый моллюск *Mya arenaria* в сообществах литорали Баренцева моря // Природа морской Арктики: современные вызовы и роль науки. Тезисы докладов Международной научной конференции (г. Мурманск, 10–12 марта 2010 г.). Апатиты: изд-во Кольского научного центра РАН. С. 206—208.
- Харитонов А.Ю., 2001. Дозорщик-император *Anax imperator* (Leach, 1815) // Красная Книга Российской Федерации (животные). М.: АСТ–Астрель. С. 103—104.
- Черногуз Д.Г., 1984. Онтогенетический аспект паразитизма наездников Alysiini (Hymenoptera, Braconidae). I. Отношения *Alysia manducator* Panz. с *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) // Энтотомол. обозрение. Т. 63. № 4. С. 658–671.
- Черногуз Д.Г., 1986. Эффект блокирования метаморфоза мух при паразитировании *Alysia manducator* Panz. (Hymenoptera, Braconidae) // Общая энтомология. Тр. Всесоюзн. Энтотомол. общ-ва. Т. 68. Л.: Наука. С. 114–119.

- Шмидт-Ниельсен К., 1982. Физиология животных. Приспособление и среда. Книга 1-я. М.: Мир. 414 с.
- Шульман С.С., Добровольский А.А., 1977. Паразитизм и смежные с ним явления // Паразитол. сборник. Т. 27. С. 230–249.
- Begon M., Townsend C.R., Harper J.L., 2006. Ecology. From individuals to ecosystems. 4th Ed. Malden–Oxford–Carlton: Blackwell Publishing. 750 p.
- Candolle A.-P. de, 1813. Théorie élémentaire de la botanique. Paris. 534 p.
- Candolle A.-P. de, 1832. Physiologie végétale, ou exposition des forces et des fonctions vitales des végétaux. T. 3. Paris: B. Jeune. 523 p.
- Clements F.E., Shelford V.E., 1939. Bio-Ecology. NY: John Wiley & Sons – London: Chapman & Hall. 434 p.
- Corbet Ph.S., 1962. A biology of dragonflies. London: H. F. & G. Witherby Ltd. 263 p.
- Dahl F., 1908. Grundsätze und Grundbegriffe der biocönotischen Forschung // Zoologischer Anzeiger. Bd 33. № 11. S. 349–353.
- Frank J.H., Fasulo T.R., Short D.E., Weed A.S., 1995–2007. Mole cricket knowledgebase and tutorials // <http://molecrickets.ifas.ufl.edu>
- Friederichs K., 1930. Die Grundlagen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwissenschaftlichen Zoologie, insbesondere Entomologie. Erster Band: Ökologischer Teil. Berlin: P. Parey. 430 S.
- Kadavy D.R., Plantz B., Shaw C.A., Myatt J., Kokjohn T.A., Nickerson K.W., 1999. Microbiology of the oil fly, *Helaeomyia petrolei* // Appl. Environ. Microbiol. Vol. 65. № 4. P. 1477–1482.
- Kensley B., 1972. Behavioural adaptations of the isopod *Tylos granulatus* Krauss // Zoologica africana. Vol. 7. № 1. P. 1–4.
- Simpson G.G., 1944. Tempo and mode in evolution. N. Y.: Columbia Univ. Press. Vol. 18. 237 p.

P.V. Ozerski

An attempt to classify life mediums as bases of stations and adaptive zones

SUMMARY

A strong definition of life medium is proposed. Main kinds of the life mediums are described. A concept of mediotone as a boundary zone between two life mediums is proposed. Different kinds and specific features of inhabitants of the different life mediums and mediotones are described.