

Российский государственный педагогический университет
имени А. И. Герцена

Функциональная морфология,



ЭКОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ЖИВОТНЫХ

Научные труды кафедры зоологии

ТОМ 13

№ 2

*Юбилейный выпуск,
посвященный 110-летию кафедры*

**Санкт-Петербург
2013**

О НЕКОТОРЫХ АСПЕКТАХ РАССМОТРЕНИЯ ЭКОСИСТЕМ И ПОПУЛЯЦИЙ С ДЕМОЦЕНТРИЧЕСКИХ И С ЦЕНОЦЕНТРИЧЕСКИХ ПОЗИЦИЙ

П. В. Озерский

Ключевые слова: станция; ценокомплекс; ценопопуляция.

Введение. Экология, будучи сравнительно молодой наукой, отличается разнообразием систем терминов и понятийных аппаратов, принятых среди представителей разных научных школ. Одним из следствий этого обстоятельства является недостаточная строгость распространенных определений и формулировок многих экологических терминов и понятий, в том числе справедливо считающихся базовыми. Помимо всего прочего, это обстоятельство, на взгляд автора, существенно усложняет освоение курсов экологии студентами-биологами и затрудняет формирование целостной и стройной системы представлений. По-видимому, данная ситуация выходит далеко за рамки собственно проблем методики преподавания экологии и может быть разрешена только путем ревизии и упорядочивания понятийного и терминологического аппарата теоретической экологии. Исходя из этих соображений, автор предпринял две попытки подобной ревизии в отношении ряда базовых экологических понятий и терминов (Озерский, 2009, 2011). Настоящая работа продолжает данную серию публикаций и посвящена некоторым аспектам понятийного аппарата, используемого для описания взаимоотношений популяций с экосистемами.

Демоцентрическая и ценоцентрическая системы отсчета в экологии.

Одно из распространенных в наше время определений экологии, восходящее к статье Н. П. Наумова (1973), полагает предметом изучения этой науки биологические системы надорганизменных уровней организации. Разные авторы выделяют разное количество таких уровней, при этом самостоятельность по меньшей мере двух из них — популяционного и экосистемного — обычно не вызывает сомнений. В то же время, полагать, что между этими уровнями имеется простая иерархическая соподчиненность (популяции входят в состав биоценозов и экосистем на правах элементов), было бы существенным упрощением картины, имеющей место в реальности. На то, что соотношения между популяциями и экосистемами значительно более сложны, неоднократно указывалось в различных научных публикациях (например, Арнольди, Арнольди, 1963; Зубков, 1996). Нами (Озерский, 2009) для удобства описания взаимодействий между надорганизменными системами разных уровней было предложено распределить экологические понятия по двум системам отсчета: демоцентрической и ценоцентрической. При использовании демоцентрической системы отсчета за пространственные и временные границы объекта исследования принимаются границы популяции или ее естественного подразделения, при использовании ценоцентрической — границы экосистемы или

биоценоза¹. Соответственно этому, в случае использования демоцентрической системы отсчета популяция рассматривается целиком, а экосистема (или экосистемы) — той частью (или частями), где присутствует эта популяция. Наоборот, в рамках ценоцентрической системы центральным объектом исследования оказывается сообщество или экосистема, а от вовлеченных в него популяций рассматриваются лишь те особи и группировки особей, которые входят в его состав или непосредственно взаимодействуют с ним.

Как можно заметить, большая часть понятий современной экологии может быть поставлена в однозначное соответствие либо демоцентрической, либо ценоцентрической системе отсчета. Так, например, понятие экологической ниши демоцентрично, а понятие биоценоза ценоцентрично. В свою очередь, несоответствие понятия ни той, ни другой системе отсчета может считаться признаком того, что это понятие не является собственно экологическим, а принадлежит одной из смежных наук (физиологии, биогеографии и т. п.).

Следует подчеркнуть, что уровень организации и система отсчета — не тождественные понятия. Если уровень организации биологической системы (в том числе и надорганизменной) определяется тем, из каких элементов она состоит и каким образом эти элементы между собой взаимодействуют, то система отсчета определяется тем, к какому уровню организации относится система, задающая пространственные (а во многих случаях, по-видимому, также и временные) границы объекта экологического исследования. При этом важным оказывается то, что эти границы могут формироваться как самим объектом исследования, так и внешними по отношению к нему причинами. Соответственно, если границы объекта, по своей внутренней организации относящегося к популяционному уровню, определяются границами экосистемы или сообщества, в составе которого этот объект пребывает, то в данном случае речь должна идти о применении ценоцентрической системы отсчета. Аналогичным же образом представимо рассмотрение некоторых объектов, соответствующих экосистемному уровню организации, в рамках демоцентрической системы отсчета.

В некоторых случаях соблюдение единства системы отсчета в отношении объекта экологического исследования может вызывать определенные трудности. Например, подобные трудности могут возникнуть, если уровень организации исследуемого объекта не совпадает с базовым уровнем организации, используемым

1 Автор придерживается трактовки экосистемы, восходящей ко взглядам А. Тэнсли (Tansley, 1935), согласно которой существуют экосистемы разных размеров, причем более мелкие из них входят в состав более крупных на правах элементов или подсистем. Биоценоз в настоящей работе рассматривается как совокупность всех живых организмов произвольной экосистемы, во всех их взаимодействиях друг с другом, при этом размеры и границы биоценоза определяются размерами и границами данной экосистемы. Соответственно этому, более мелкие биоценозы (соответствующие более мелким экосистемам) могут рассматриваться как элементы или подсистемы более крупных биоценозов (соответствующих более крупным экосистемам).

в применяемой к нему системе отсчета (с популяционным — для демоцентрической, с экосистемным — для ценоцентрической). В качестве ярких иллюстраций таких ситуаций можно рассмотреть два примера, в первом из которых демоцентрическая система отсчета применяется к объектам экосистемного уровня организации, а во втором — ценоцентрическая система отсчета к объектам популяционного уровня организации.

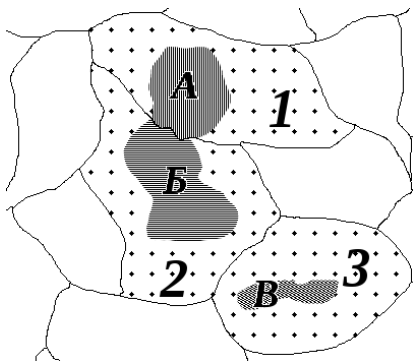


Рис. 1. Схема компактного стациального ценокомплекса (биосинэзии). Линиями обозначены границы между экосистемами. А, Б, В (заштрихованы) — части популяционного ареала. 1, 2, 3 (отмечены точками) — экосистемы, входящие в стациальный ценокомплекс популяции.

Рассмотрение экосистем с демоцентрических позиций.

Стациальный ценокомплекс.

Первый пример — исследование взаимодействий популяции с ее стацией. Под стацией мы понимаем всю совокупность условий, воздействующих на популяцию, следуя в этом отношении, с одной стороны, М. А. Мензбину (1882), с другой — К. В. Беклемишеву (1969)². Стация включает в себя и абиотические условия, и совокупность живых организмов, напоминая в этом отношении экосистему. Следует, однако, иметь в виду, что механическое применение к станции подходов, предназначенных для описания поведения экосистемы, является не вполне

корректным. Как уже указывалось выше, понятие станции демоцентрично. Кроме того, стация, в общем случае, может не являться целостной системой. В состав станции могут входить несколько экосистем, часть какой-либо экосистемы или даже несколько частей разных экосистем, слабо взаимодействующих между собой.

В большей или меньшей мере популяция и ее стация взаимно воздействуют друг на друга. Элементы станции — это не что иное, как экологические факторы (освещенность, температура, доступная пища, угнетающее действие конкурентов и т. д.), они влияют на выживаемость, физиологическое состояние и (применительно к животным) поведение особей — членов популяции, обуславливая, тем самым, определенные характеристики популяции в целом, как статические (структуру, обилие), так и динамические (продукцию, колебания численности). Члены популяции, в свою очередь, в большей или в меньшей мере, но всегда трансформируют в ходе своей жизнедеятельности среду своего обитания, то есть стацию.

2 Термин «стация» является более определенным, чем широко использующийся термин «местообитание», который имеет, по меньшей мере, два разных значения: 1) то же самое, что и стация; 2) неживая часть экосистемы (соответствует «экотопу» и «биотопу» других авторов).

Например, наземные растения благодаря создаваемой ими тени уменьшают освещенность почвы и растительности более низких ярусов, в ходе поглощения воды и транспирации осушают почву и увеличивают влажность воздуха; микроорганизмы и животные — сапротрофы, перерабатывая мертвые органические остатки (а биотрофы — поедая живые части других организмов и пополняя, в результате неполного усвоения пищи, запасы этих остатков), участвуют в формировании и поддержании определенных физических и химических свойств почвы. При этом, воздействуя на стацию, популяция, тем самым, воздействует на представленные в ее составе экосистемы. Даже если экосистема пространственно представлена в станции лишь какой-то своей частью, реагировать на воздействие со стороны популяции она будет вся целиком (прежде всего — за счет прямых и косвенных взаимодействий данной популяции с живыми организмами, входящими в состав данной экосистемы и вовлеченными в идущие в ней процессы перемещения и трансформации энергии, вещества и информации). Правомочным будет и обратное утверждение: экосистемы могут воздействовать на популяцию не иначе как через те свои части, которые контактируют с ней и которые, следовательно, образуют ее стацию. Таким образом, взаимодействуя со стацией, популяция фактически взаимодействует с экосистемой или группой экосистем, которая пространственно может включать в себя также и части, непосредственно не контактирующие с особями данной популяции (рис. 1). При этом следует заметить, что на рис. 1 представлен лишь самый наглядный, но не единственно возможный вариант пространственного соотношения между стациями и экосистемами. Помимо горизонтальной мозаики, представленной на рисунке, возможна, например, вертикальная, связанная с приуроченностью членов популяции или ее части к определенному ярусу растительности (как, например, к древесному у эпифитных растений и животных-тамнобионтов), к почве и т. п. В горах, в условиях высотной поясности, популяция может закономерным образом взаимодействовать с экосистемами разных поясов: например, воробьиная птица большая чечевица (*Carpodacus rubicilla* (Güld.)) в Байкальском регионе гнездится на альпийских субнивальных лугах на высотах 2500—2800 м н. ур. м., однако в период выкармливания птенцов собирает для них семена одуванчиков существенно ниже (1950—2100 м н. ур. м.), уже в зоне леса, совершая при этом длительные вертикальные перелеты (Дурнев, Сони́на, 2009). Существуют также и более сложные варианты пространственной дифференциации стаций (например, для насекомых-фитофагов — приуроченность к определенным частям растений). Во всех этих случаях популяция, обмениваясь с экосистемами энергией, веществом и информацией, оказывается связующим звеном (единственным или одним из многих), превращающим группу экосистем во в той или иной мере интегрированную систему.

Для этой системы, состоящей из разных экосистем и объединенной в единое целое благодаря распределенности в них одной и той же, общей для них популяции, в настоящей работе предлагается использовать термин **«стациональный ценокомплекс»**. Этот термин основывается на термине «ценокомплекс», введенном

в науку М. Е. Пименовой (1971). В своем исходном значении под ценокомплексом вида понималась «совокупность современных растительных группировок, к которым приурочены популяции данного растения», при этом «пространственное размещение этих ценозов» обозначалось как ареал ценокомплекса (Пименова, 1971, с. 6). Близкая к приведенной трактовка термина «ценокомплекс» встречается весьма часто также и в относительно недавних отечественных геоботанических работах. Так, Н. А. Некратова и Н. Ф. Некратов (2002, с. 184) понимают под ценокомплексом «совокупность растительных ассоциаций с популяциями данного вида», А. М. Зарубин и И. Г. Ляхова (2001) используют этот термин для обозначения «растительных сообществ с приуроченными к ним популяциями редких видов» (с. 52), в таком же значении он используется в диссертации Г. Дж. Садыкуловой (2003). О ценокомплексах видов растений в значении «совокупность ассоциаций, где представлен данный вид» упоминается также, например, в «Атласе ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР» (1983) и в работе А. А. Жамбаловой (2008)³. Таким образом, предлагаемое в настоящей работе понятие стациального ценокомплекса представляется логическим развитием указанных представлений о видовых ценокомплексах: стациальный ценокомплекс является подмножеством видового ценокомплекса. Название «стациальный» обусловлено тем, что части экосистем стациального ценокомплекса, непосредственно заселенные или посещаемые особями популяции, вместе образуют ее стацию.

Экосистемы стациального ценокомплекса могут непосредственно граничить друг с другом в пространстве, образуя пространственно единое образование (биосинэцию, по терминологии Г. Эндерляйна (Enderlein, 1908)), но могут быть и разделены большими расстояниями (как, например, места нереста и места нагула у проходных рыб). Стациальный ценокомплекс формально должен считаться понятием, соответствующим децентрализованной системе отсчета, поскольку его пространственные границы, в конечном итоге, зависят от ареала популяции (хотя и не обязательно совпадают с ним). В то же время, в отличие от станции, стациальный ценокомплекс имеет определенные черты ценоцентричности, состоящие в том, что общая его площадь и пространственное расположение определяются границами экосистем, а не популяции. Образно он может быть охарактеризован как «ценоцентрическое мясо на децентрализованном скелете»⁴.

3 Данное значение слова «ценокомплекс» не единственное. Так, этим же термином называют совокупности растительных сообществ, выделяемые не по объединяющему их виду, а по другим критериям (как, например «темнохвойно-таежный» и «боровый» «ценокомплексы» — Трегуб, 2007), и даже составные части консорций; в последнем случае название «ценокомплекса» дается по виду-эдификатору (Арефьев, 2006: «*Betula*-ценокомплекс» как совокупность видов древоразрушающих грибов, связанных с березой).

4 Так как границы экосистем не всегда отчетливы и не всегда определены однозначно, границы стациального ценокомплекса могут быть также нечетки и условны. Нечеткость границ стациальных ценокомплексов связана также и с иерархичностью структуры экосистем, состоящей в том, что меньшие экосистемы входят в состав более крупных.

Именно стациальный ценокомплекс, сам будучи системой (степень целостности которой, однако, может быть весьма различной) и включая в себя в той или иной мере саморегулирующиеся составляющие (экосистемы), а не стация сама по себе, обеспечивает устойчивость среды, окружающей популяцию, к воздействиям со стороны последней. Поэтому представляется, что использование понятия стациального ценокомплекса будет полезно не только для приведения экологического исследования к единой системе отсчета, но и для других целей. Одной из возможных сфер его применения нам видится математическое моделирование надорганизменных биосистем, в том числе в целях изучения их устойчивости к внешним воздействиям.

Таким образом, вполне оправданная кругом решаемых задач попытка строгого применения децентрализованной системы отсчета к объектам экосистемного уровня организации столкнулась с определенными сложностями и, в конечном итоге, привела нас к необходимости введения особого понятия стациального ценокомплекса.

Рассмотрение популяций с ценоцентрических позиций. Ценопопуляция. Не меньшие трудности способно породить также и строгое применение ценоцентрической системы отсчета к объектам популяционного уровня организации. Однако, в отличие от рассмотренного выше примера, возникающая при этом коллизия давно известна, по меньшей мере, геоботаникам отечественной школы.

Первоначально, в середине XX века, советские геоботаники пытались разрешить данную коллизию, рассматривая в качестве границ популяции границы фитоценоза, в котором представлен данный вид растения (Работнов, 1950, с. 466: «Под популяцией следует понимать совокупность особей вида, произрастающих в определенном ценозе»). Такая трактовка популяции, однако, входила в противоречие с представлениями о ней, бытовавшими уже в середине XX века (например, в работах зоологов), поэтому Б. А. Быков (1953) оговаривал, что популяция в трактовке Т. А. Работнова — это «популяция в геоботаническом смысле этого слова» (с. 128), или «популяция геоботаническая» (с. 454), подчеркивая тем самым неуниверсальность данной трактовки. Впоследствии для обозначения таких совокупностей стали использоваться особые термины. В статье В. В. Петровского (1961) был введен термин «ценотическая популяция». А. А. Корчагин (1964) использовал в этом же значении термины «ценозная популяция» и «ценопопуляция»; последний термин получил впоследствии широкое распространение в отечественных геоботанических работах. В настоящее время, согласно Б. М. Миркину и Г. С. Розенбергу (1983, с. 122) под ценопопуляцией в экологии растений понимается «совокупность особей одного вида в пределах фитоценоза». Ю. А. Злобин (1989), определявший ценотическую популяцию как «совокупность особей вида, находящуюся в пределах контура определенного фитоценоза» (с. 6), совершенно справедливо отмечал следующее: «В рамках такого определения ценотическая популяция не совпадает с локальной, отличаясь от нее приуроченностью к конкретному фитоценозу. Иногда к этому добавляют указание на разнородность возрастного и жизненного состояния особей этой совокупности» (с. 6).

Таким образом, в лице ценопопуляции мы имеем дело с объектом экологических исследований, который, с одной стороны, безусловно, относится к популяционно-уровню организации живого, с другой же стороны, соответствует ценоцентрической системе отсчета. Концепция ценопопуляции потенциально может иметь большое значение при описании структуры биоценозов и экосистем, так как именно ценопопуляциями представлены в них биологические виды. Однако в настоящее время подобные подходы используются практически исключительно при изучении ботанических объектов. Такая область применения подходов этой группы представляется неоправданно узкой, поскольку аналогичные растительным ценопопуляциям подразделения могут быть выделены также и в популяциях представителей прочих царств живого, в том числе и животных. В последнем случае ценоцентрическая природа понятия ценопопуляции проявляется особенно отчетливо. Если у растений, как у форм, в целом мало способных к переселению, ценопопуляции еще могут проявлять свойства более или менее целостных, в том числе и в экологическом, и в генетическом отношении, внутривидовых группировок (Куркин, Матвеев, 1981; Юрцев, 1987; обзор: Яблоков, 1987), — и то, эта целостность имеет сильную обратную зависимость от выраженности у этих растений эксплерентных⁵ свойств — то у подвижных животных границы между экосистемами и популяциями (или даже обособленными внутривидовыми группировками) могут не совпадать совершенно. В то же время, ценопопуляция таких подвижных животных, не будучи реально обособленной частью популяции и не обладая достаточными свойствами целостной системы, выступает как полноценный компонент биоценоза и экосистемы, как со структурной, так и с функциональной точки зрения. Что же касается растений, то хотя их неспособность к активным миграциям может являться предпосылкой для формирования внутри растительной ценопопуляции более тесных генетических взаимодействий, чем в целом внутри популяции, возможности переноса генов из одних ценопопуляций в другие у них не следует недооценивать. Например, в целом ряде случаев достаточно эффективным способом обмена генов между растительными ценопопуляциями оказывается перенос пыльцы ветром. Конечно, дальность распространения пыльцы зависит от многих факторов, в том числе от видовой принадлежности растений и от характера растительного покрова. Так, перенос пыльцы затрудняется при наличии лесных массивов. Известно, что основная часть пыльцы широколиственных пород не способна переноситься на большие расстояния и остается под пологом леса, в котором она выпадает, причем количество пыльцы, покидающей лесной массив, составляет не более 8% (обзор: Чепурная, 2009). В то же время, пыльца произрастающей на открытых пространствах амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L.) может в значительных количествах переноситься на расстояние до

5 Речь идет о степени выраженности у растений черт ценобиотического типа эксплерентов (Раменский, 1938), известного также как стратегия рудералов (Grime, 1977) и характеризующегося высокой способностью осваивать новые территории и легко уступать их конкурентам.

3,5 км (Габрук и др., 2004). Для сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) установлено, что на равнинной местности значительный, по-видимому, вполне достаточный для межпопуляционных скрещиваний уровень концентрации пыльцы поддерживается на расстоянии до 1 км от опушки леса, а в горах между соседствующими разновысотными ценопопуляциями во множестве поколений происходит непрерывная «эстафетная» передача генов (Петрова, 2002). Помимо пыльцевых зерен, у растений на большие расстояния способны распространяться также плоды и семена. Так, по данным И. В. Петровой (2002), в условиях Карпат семена сосны обыкновенной и ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) распространяются по течению горных рек и формируют жизненный самосев на расстоянии 17—20 км от материнских растений. Всё это свидетельствует о существенной генетической незамкнутости растительных ценопопуляций и об отсутствии качественных различий в этом отношении между ними и аналогичными им фрагментами популяций животных, занимающими территории определенных экосистем и вовлеченными в структуру последних. Независимо от того, о каком царстве живой природы идет речь, ценопопуляция выступает как своеобразное «представительство», «делегация» популяции в экосистеме, образуя в последней специфический мероценоз (по терминологии Х. Гамса (Gams, 1918), синузию 1-го порядка) и одновременно участвуя в эволюционно-генетических процессах, затрагивающих всю популяцию. Поэтому представляется целесообразным считать ценопопуляцию важным общеприродным понятием, крайне полезным при описании структурных взаимоотношений между популяцией и экосистемой.

Завершая разговор о понятии ценопопуляции, невозможно обойти вниманием одну тонкость. Как уже отмечалось выше, в формулировках этого понятия, предлагавшихся геоботаниками, многократно подчеркивались генетическая неоднородность ценопопуляций и несовпадение их границ с границами популяций как генетических систем. Например, согласно Петровскому (1961), «ценогическая популяция вида включает в себя все особи данного вида в пределах ценоза, независимо от их экотипических и генотипических особенностей» (с. 1619). Следует, однако, заметить, что подобный подход порождает проблему интерпретации количества и состава ценопопуляций в тех случаях, когда в одном и том же сообществе представлены фрагменты более, чем одной генетически относительно автономной популяции одного и того же вида. Вместе с тем, такие случаи не представляют собой чего-либо исключительного. Прежде всего, с ними неизбежно приходится сталкиваться, когда речь идет о крупномасштабных экосистемах, таких, как биомы. Встречаются они также и в экосистемах «средних» масштабов, в том числе соответствующих биогеоценозам В. Н. Сукачева. Например, в одном и том же сообществе могут произрастать особи дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) «летней» (var. *praecox* Czern.) и «зимней» (var. *tardiflora* Czern.) форм, в значительной мере изолированных друг от друга репродуктивно из-за несовпадения сроков цветения (Wesołowski, Rowiński, 2008). Из зоологических примеров можно упомянуть совместное обитание в морских водоемах особой горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*

(Walb.) из популяций, связанных с разными нерестовыми реками, а также из популяций, нерестящихся в одних и тех же реках поочередно (в четные и в нечетные годы) (Берг, 1948; Семко, 1939, цит. по: Антонов, Балуева, 2000), совместные зимовки перелетных птиц, гнездящихся в разных географических точках, и т. п. В отношении всех этих примеров закономерно может возникнуть вопрос: следует ли считать подобную сборную группировку, состоящую из особей одной и той же видовой, но разной популяционной принадлежности, единой ценопопуляцией? Из позиции, например, Петровского должен следовать положительный ответ на этот вопрос. В то же время, соглашаться с таким ответом едва ли было бы целесообразно по следующим причинам. Особи разной популяционной принадлежности, при условии выраженной генетической изоляции друг от друга (а в противном случае говорить, что они принадлежат к разным «генетическим» популяциям, нет оснований), с точки зрения пространственного распределения, динамики обилия, взаимодействий друг с другом и т. д. ведут себя друг по отношению к другу примерно так же, как особи разных, хотя и близкородственных, видов. При этом в таких процессах, как иммиграция, эмиграция, обмен генами, особи проявляют себя как члены определенных «генетических» популяций. Наконец, из-за несовпадения генотипических и фенотипических особенностей члены разных популяций могут проявлять себя в одном и том же сообществе по-разному с экологической точки зрения (занимать разные экологические ниши). Всё это не позволяет считать такие «сборные» ценопопуляции биосистемами популяционного уровня организации, по сути же дела они представляют собой разновидность таксоценов, то есть совокупностей членов сообщества, формально выделяемых при описании последнего на основании таксономического родства друг с другом, но не обязательно целостных с экологической точки зрения (Chodorowski, 1959). В то же время, в сообществах и экосистемах представлены не только фрагменты видовых ареалов, но и «делегации», составленные членами «истинных» популяций (самостоятельных генетических систем). Каждая такая «делегация» может поддерживать случайный или закономерный обмен особями или гаметам с другими частями своей популяции и, безусловно, является неотъемлемой частью последней. Специфика условий в конкретном ценозе определяет направление естественного отбора в пределах «делегации», что, в конечном итоге, отражается на генетической и фенотипической структуре популяции в целом. В свою очередь, приток иммигрантов (особей или гамет) в «делегацию» (а в определенной мере — также и отток эмигрантов из данной экосистемы в другие части популяционного ареала) снижает эффективность отбора. Очевидно, что с точки зрения популяционной биологии изучение такой «делегации» представляет значительно больший интерес, чем изучение «сборной ценопопуляции», не представляющей собой ни самостоятельной генетической системы, ни даже ее части, не имеющей общих входящих и исходящих потоков мигрантов и т. д. В то же время, существенная часть публикаций, посвященных ценопопуляциям (в том числе и статьи Работнова — 1950, 1969, 1975), уделяет значительное, если не основное, внимание именно вопросам популяционной биологии.

Поэтому представляется целесообразным использовать давно уже существующий термин «ценопопуляция» именно в отношении такой «делегации». Исходя из этих соображений, под ценопопуляцией предлагается понимать часть популяции (а не вида вообще), пространственно расположенную в пределах одной экосистемы, то есть выделенную по ценоцентрическому принципу. При этом следует заметить, что традиционные «геоботанические» ценопопуляции в большинстве случаев составлены особями одной и той же популяции (что соответствует предлагаемому определению). Что же касается «сборных ценопопуляций» (составленных особями разной популяционной принадлежности), то характер взаимоотношений между их членами, принадлежащими разным «генетическим» популяциям, в общем случае сводится к участию в сходных по своему составу консорциях (в частности, к наличию общих естественных врагов) и к конкуренции за какие-либо ресурсы — то есть он, как уже отмечалось выше, примерно такой же, как между обитающими в одном и том же ценозе представителями близкородственных, однако разных симпатрических видов. При этом две популяции, проявляющие себя в зоне перекрывания их ареалов как генетически изолированные друг от друга биосистемы, по меньшей мере в пределах этой зоны должны рассматриваться как популяции разной видовой принадлежности, не связанные друг с другом в отношении внутренней структуры, включая подразделение на ценопопуляции.

Заключение. Предлагаемые в настоящей статье изменения в терминологическом и понятийном аппарате экологии (введение понятия и термина «стационный ценокомплекс», уточнение определения ценопопуляции), несмотря на кажущуюся некоторую «схоластичность», могут иметь большое значение для формирования непротиворечивой научной картины мира. Кроме того, упорядочивание знаний об организации объектов исследования экологии — популяций и экосистем — способно существенно упростить преподавание экологии студентам высших учебных заведений и обеспечить формирование более систематизированных знаний.

ЛИТЕРАТУРА

Антонов Н. П., Балуева Е. С. Идентификация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) из смешанных морских уловов по структуре чешуи // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: Сб. научных трудов. Вып. 5. Петропавловск-Камчатский, 2000. С. 51—55.

Арефьев С. П. Системный анализ биоты дереворазрушающих грибов. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тюмень, 2006. 47 с.

Арнольди К. В., Арнольди Л. В. О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме // Зоол. журн. 1963. Т. 42. № 2. С. 161—183.

Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. Под ред. П. С. Чикова. М., 1983. 340 с.

Беклемишев К. В. Экология и биогеография пелагиали. М., 1969. 289 с.

Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. Издание 4-е, испр. и доп. М.—Л., 1948. 466 с.

Быков Б. А. Геоботаника. Алма-Ата, 1953. 458 с.

Габрук Н. Г., Дейнека Л. А., Лабунская Н. А. Оценка риска от пыльцевых аллергенов на население Белгородской области // Фундаментальные исследования. 2004. № 3. С. 101—102.

Дурнев Ю. А., Сониная М. В. Чечевицы (*Carpodacus Kaup*, 1829) национального парка «Тункинский» (Байкальский регион) // Орнитология Центральной Азии. Матер. IV Междунар. орнитол. конф. Тез. докл. (Улан-Удэ, 26-30 сент. 2009 г.). Улан-Удэ, 2009. с. 84—85.

Жамбалова А. А. Особенности экологии *Pedicularis resupinata* L. долины реки Амалат Витимского плоскогорья (Северное Забайкалье) // Актуальні проблеми ботаніки та екології. Матеріали міжнародної конференції молодих учених. 13—16 серпня 2008 року, Кам'янець-Подільський. Київ, 2008. С. 150—151.

Зарубин А. М., Ляхова И. Г. Ценокомплекс *Cotoneaster lucidus* в Прибайкальском природном национальном парке // Дендрологические исследования в Байкальской Сибири. Иркутск, 2001. С. 51—52.

Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений. Учебно-методическое пособие. Казань, 1989. 146 с.

Зубков А. Ф. Биогеоценоотические объект-элементы и подходы к их изучению // Экология. 1996. № 2. С. 89—95.

Корчагин А. А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. М.—Л., 1964. Т. 3. С. 63—131.

Куркин К. А., Матвеев А. Р. Ценопопуляции как системы особей и как элементы фитоценозов (системно-иерархический подход) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86. № 4. С. 54—74.

Мензбир М. А. Орнитологическая география Европейской России // Учен. зап. Императорского Московского университета. Отдел естественно-исторический. 1882. Вып. 2—3. С. 1—524.

Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Толковый словарь современной фитоценологии. М., 1983. 136 с.

Наумов Н. П. Теоретические основы и принципы экологии // Современные проблемы экологии (доклады). М., 1973. С. 3—20.

Некратова Н. А., Некратов Н. Ф. Вопросы рационального использования природных ресурсов лекарственных растений в Алтае-Саянской горной и в Томской областях // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: материалы Первой Междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 26-28 нояб. 2002 г.). Барнаул, 2002. С. 183—190.

Озерский П. В. О структуре теоретической экологии и месте в ней для аутоэкологии // В кн. : Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Научные труды кафедры зоологии. Вып. 9. СПб, 2009. С. 11—21.

Озерский П. В. О термине «станция», используемом в отечественной эколого-фаунистической литературе // Экология. 2011. № 6. С. 417—421.

Петрова И. В. Изоляция, дифференциация и хронологическая структура популяций сосны обыкновенной (на примере Северной Евразии). Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2002. 48 с.

Петровский В. В. Синузии как формы совместного существования растений // Бот. журнал. 1961. Т. 46. № 11. С. 1615—1626.

Пименова М. Е. Ресурсоведческое изучение *Cimicifuga dahurica* (Turcz.) Maxim. Автореф. дис. канд. биол. наук. М., 1971. 28 с.

Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. Вып. 1. М.—Л., 1950. С. 465—483.

Работнов Т. А. О консорциях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. № 4. С. 109—116.

Работнов Т. А. Изучение ценотических популяций растений в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 2. С. 5—17.

Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., 1938. 620 с.

Сазыкулова Г. Дж. Ресурсная характеристика некоторых сырьевых растений (*Aconitum leucostomum* Worosch., *Glycyrrhiza uralensis* Fisch.) Иссык-Кульской котловины и их рациональное использование. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Бишкек, 2003. 23 с.

Трегуб Т. Ф. Особенности хронологической последовательности неоплейстоценовых флор юго-восточного склона Среднерусской возвышенности и Среднего Дона // Фундаментальные проблемы квартера: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Мат. 5 Всеросс. совещ. по изуч. четвертичного периода. М., 2007. С. 417—420.

Чепурная А. А. Особенности миграции широколиственных пород по территории Восточно-Европейской равнины в микулинское межледниковье // Известия РАН. Серия географическая. 2009. № 4. С. 69—77.

Юрцев Б. А. Популяции растений как объект геоботаники, флористики, ботанической географии // Ботанический журнал. 1987. Т. 72. № 5. С. 581—588.

Яблоков А. В. Популяционная биология. М., 1987. 303 с.

Chodorowski A. Ecological differentiation of turbellarians in Harsz-Lake // Polskie Archiwum Hydrobiologii. 1959. Vol. 6 (19). № 3. P. 33—73.

Enderlein G. Biologisch-faunistische Moor- und Dünen-Studien. Ein Beitrag zur Kenntnis biosynödischer Regionen in Westpreußen // 30. Bericht des Westpreußischen Botanisch-Zoologischen Vereins. Danzig, 1908. S. 54—238.

Gams H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie // Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich. 1918. Bd. 63. S. 293—493.

Grime J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // Am. Nat. 1977. Vol. 111. № 977. P. 1169—1194.

Tansley A. G. The use and abuse of vegetational concepts and terms // Ecology. 1935. Vol. 16. № 3. P. 284—307.

Wesołowski T., Rowiński P. Late leaf development in pedunculate oak (*Quercus robur*): An antiherbivore defence? // Scandinavian Journal of Forest Research. 2008. Vol. 23. P. 386—394.

ON SOME ASPECTS OF INVESTIGATION OF ECOSYSTEMS AND POPULATIONS FROM DEMOCENTRIC AND CENOCENTRIC POSITIONS

P. V. Ozerski

Keywords: station; coenocomplex; coenopopulation.

A new term, «statal coenocomplex» is proposed. It means a totality of ecosystems within which is settled the distribution area of the given population. The relation of the statal coenocomplex concept to the democentric and to the cenocentric frame of reference is discussed. The definition of the term «coenopopulation» is specified in view of a possibility of the existence of different sympatric populations of the same species.