

## О СТЕНОБИОНТНОСТИ И ЭВРИБИОНТНОСТИ

© 2012 А.С. Комаров, Е.В. Зубкова

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения Российской академии наук, г. Пущино

Поступила 15.03.2012

Рассмотрены теоретические взгляды на стенобионтность (виды специалисты) и эврибионтность (виды генералисты), а также некоторые практические результаты, полученные при анализе динамики растений стенобионтов по двум факторам (увлажнения почв и богатства почв азотом по шкалам Д.Н. Цыганова) на временных пробных площадях.

**Ключевые слова:** математические модели, специалисты и генералисты, стенобионты, эврибионты, экологические шкалы растений, экологические факторы, лесные сукцессии.

В последнее десятилетие в экологии возникли новые задачи, связанные с количественным прогнозом, использующие математические модели. К таким задачам следует отнести оценку пригодности местообитаний (*habitat suitability*) для видов растений и животных [1]. Эта задача решается вычислением с помощью моделей диапазонов факторов среды, в которых вид может существовать, с последующей визуализацией таких местообитаний на карте средствами геоинформационных систем (ГИС). Оценка комплекса условий абиотических факторов конкретной территории сейчас легко осуществить по дистанционным измерениям с использованием ГИС, изменения факторов определяются математическими моделями, такими как модели изменений климата, рассчитанными полями загрязнений, либо рассчитанными изменениями гидрологического режима территорий.

Однако реакцию видов на изменение факторов в общем случае описать не так просто. Обычно все рассуждения о пригодности местообитаний происходят с привлечением понятия экологической ниши [2]. Г.Хатчинсон рассматривал каждую физическую, химическую, биотическую компоненты среды как некий градиент, вдоль которого у каждого организма есть свое значение оптимума и пессимума, таким образом, ниша может быть представлена как *n*-мерный гиперобъем, охватывающий диапазон условий, при котором организм может успешно воспроизводить себя. Варьирование состава растительности вдоль градиента среды является результатом различий требований видов к местообитаниям. Однако нахождение экологической ниши в конкретном количественном выражении, необходимом для построения карт пригодности местообитаний, всегда является непростой задачей, при решении которой проявляется большая изобретательность. Часто такие оценки построены на сложных теоретических понятиях, компенсирующих отсутствие прямых наблюдений.

Так, рассматривается взаимная роль процессов

регионального уровня, определяемых способностью расселения организмов, и локальных условий среды, позволяющих организмам выживать в конкретных условиях. Эти взаимоотношения весьма интенсивно анализируются с помощью различных математических моделей и составляют предмет исследования теории метапопуляций [3, 4]. Выделяется четыре класса моделей, основанных на различных предпочтениях о важности того или иного из упомянутых процессов и некоторых дополнительных предположениях [5, 6]. 1. В моделях сортировки видов [7] предполагается приоритет локальных факторов среды, при этом среда гетерогенна и формирует некоторый градиент условия. При свободном распространении зачатков виды в состоянии располагаться вдоль градиента среды таким образом, что каждый из них может найти себе место [8, 9]. 2. Модель, учитывающая соотношение биомасс видов [10], также предполагает неоднородность среды, но при этом интенсивность заноса зачатков или возможность самоподдержания популяции должна быть такой, чтобы обеспечить наблюдаемое обилие видов. 3. Нейтральные модели [11] предполагают, что среда однородна и виды имеют одинаковую возможность прижиться, а распространение зачатков ограничено. Эти процессы приводят к случайному вымиранию [12]. 4. Модели формирования патчей (пятен) описывают два возможных типа локальных сообществ, для которых важным является распространение зачатков. Первый, когда предполагается однородность среды, но в противоположность нейтральным моделям анализируется соотношение разноса зачатков и конкурентной гибели, при этом смертность имеет случайную и детерминированную компоненты. Во втором типе также предполагается однородность среды, но при этом порядок заселения зависит от разницы в скоростях распространения зачатков, что может приводить к разным устойчивым сообществам [13].

Этим моделям посвящено довольно много теоретических исследований, однако они недостаточно проверены экспериментально. Более того, они почти не рассматривают различия видов по отношению к среде. Так, известны представления о ви-

Комаров Александр Сергеевич, д.б.н., проф., зав. лаб., e-mail: as\_komarov@rambler.ru; Зубкова Елена Владимировна, с.н.с., e-mail: elenazubkova@rambler.ru

дах-генералистах (менее специализированных видов с широкими пределами толерантности по факторам) и специалистах (более специализированных видов с узкими экологическими нишами) [14, 15]. В отечественных исследованиях к этим явлениям применяются термины стенобионты - виды с узкими диапазонами условий жизни по конкретному фактору среды и эврибионты – виды с относительно широкими диапазонами условий жизни по рассматриваемому фактору среды обитания. В дальнейшем мы будем пользоваться этими терминами. Необходимо отметить, что Л.А.Жуковой [16, 17] была предложена и применена на большом фактическом материале методика более детального разделения видов на категории стено-эврибионтности с последующим анализом биологической составляющей этого явления. Ранее было показано, что эти две группы видов имеют разную динамику. Так, например, стенобионты имеют большую вариабельность плотности популяции, чем эврибионты [18]. Стенобионты, как правило, используют более маленькие участки местообитания, чем эврибионты, будучи расположены внутри больших размерных участков, занятых эврибионтами [19]. В работе [6] для сообщества птиц показано, что виды-стенобионты в первую очередь зависят от локальных условий среды, в то время как виды-эврибионты больше зависят от пространственных факторов, таких как возможности нового заселения.

Интересно сопоставить эти теоретические выводы с экспериментальными данными. Для этого мы обработали большие массивы геоботанических описаний (ГБО), выполненные разными авторами в Печоро-Ильчском заповеднике [23], в Костромской области [24], в Неруссо-Деснянском полесье Брянской области (заповедник «Брянский лес»). Анализировались ГБО лесных сообществ, представляющих собой последовательные стадии сукцессии. Для отнесения видов растений к стено- или эврибионтам были использованы диапазонные экологические шкалы [20]. Ранее [21, 22] рассмотрены особенности применения этих шкал для этой задачи.

По ширине диапазона виды растений были разделены на две группы. Так как шкала увлажнения почв (Nd) описывает изменение фактора 23 баллами, то было принято к стенобионтным отнести виды с шириной диапазона менее или равно 7 баллам. Диапазон шкалы богатства почв азотом (Nt) - 11 баллов, поэтому стенобионтными считались виды с шириной диапазона от 1 до 5. Предложенное деление условно, но оно, как показала работа, позволяет выявить и количественно показать некоторые закономерности в изменении видового состава изученных сообществ в ходе сукцессии. В работе с большими массивами данных была использована программа EcoScaleWin [26, 27], позволившая существенно ускорить составление списков видов с балловыми характеристиками и получить

сводную информацию об экологических условиях изучаемого участка.

В результате анализа экспериментальных данных было найдено, что влажность почв, оцененная с использованием экологических шкал для всех местообитаний, оказывается постоянной и по шкалам Д.Н.Цыганова [20] и по шкалам Г.Элленберга [28]. При этом доля стенобионтов, оцененная для каждого геоботанического описания, монотонно возрастает, увеличиваясь от первой к последней стадии сукцессии в несколько раз. Интересно определить, как располагаются в полном диапазоне фактора появляющиеся новые виды<sup>1</sup>. Это можно сделать следующим образом: у каждого из видов, которых мы относим к стенобионтам, есть минимальная (левая) и максимальная (правая) граница его балльного диапазона. Оценка по экологическим шкалам показала, что в ходе сукцессии увлажнение почв не меняется, или незначительно увеличивается, что позволяет использовать левую границу диапазона толерантности каждого вида как наиболее показательную. Так как, согласно закону Либиха, выживание вида определяет фактор, находящийся в минимуме, виды, стенобионтные по определённому фактору (с узкими границами толерантности) будут наиболее отзывчиво реагировать на изменение этого фактора. Стабильность среднего по левой границе стенобионтных видов дополнительно свидетельствует о стабильности этого фактора, а её смещение показывает изменение состава видов-стенобионтов по этому фактору. Вместе с тем, изменение по стадиям средней левой границы может быть интерпретировано и относительно двух совместных процессов: выпадение существующих в сообществе видов и направленности выбора условий вновь появляющимися видами. Если среднее значение левой границы смещается вправо (балл увеличивается), то это является совокупным проявлением смертности видов стенобионтов в левой части шкалы и появлением вновь заселившихся видов стенобионтов в правой части шкалы (в местообитаниях с увеличившимся значением фактора); если левая граница не меняется, то это показывает, что виды заселяются и отмирают равномерно по всему диапазону условий. В случае фактора увлажнения почв левая граница остается практически постоянной для всех изученных стадий сукцессии во всех районах, где проводились исследования.

Поскольку увлажнения почв по стадиям сукцессии остается постоянной, а число стенобионтов растет можно сделать предположение об увеличении количества экологических ниш от начальной стадии сукцессии к конечной, например, вследст-

---

<sup>1</sup> В дальнейшем «вид» понимается как «ценопопуляция вида», то есть совокупность особей одного вида в пределах одного ценоза (сообщества).

вие возрастания мозаичности местообитания; при этом, в нашем случае, от фактора влажности почв вероятность заселения территории новыми видами не зависит.

От начальной к конечной стадии сукцессии богатство почвы постепенно возрастает, однако число стенобионтов на разных стадиях статистически не отличается. Вместе с тем, в сукцессионном ряду происходит смещение средних значений левой границы балльных диапазонов стенобионтных видов в сторону более богатых почв. Это показывает, что картина соотношения стенобионтов и эврибионтов совершенно другая – стенобионты относительно более бедных местообитаний при развитии почвы и обогащении ее элементами питания уступают место другим видам, предъявляющим более высокие требования к обеспеченности почвы азотом.

Как же можно объяснить такую динамику параметров? По нашему мнению, увеличение доли стенобионтов по фактору увлажнения почв от первой к последней из изученных стадий сукцессии происходит вследствие двух взаимосвязанных процессов: 1) выпадения из сообществ эврибионтных (по фактору увлажнения почв) видов, способных произрастать на бедных азотом почвах (такие виды имеют невысокую конкурентоспособность по сравнению с быстрорастущими видами более богатых местообитаний) и 2) появление новых стенобионтных (по фактору увлажнения почв) видов, более требовательных к обеспеченности почв азотом. Появление стенобионтных (по фактору увлажнения почв) видов на поздних стадиях сукцессии связано с формированием древесного полога с преобладанием лиственных пород, а также развитого слоя подстилки и гумусового горизонта, обеспечивающих вместе более стабильные условия увлажнения, по сравнению начальными стадиями сукцессии на бедных почвах при отсутствии сомкнутого многоярусного полога. Таким образом, процесс внедрения новых видов нелинейно зависит от факторов. Наблюдаемые тенденции биологически объяснимы и не противоречат общим теоретическим предположениям, в том числе и результатам, полученным в работе [6], то есть возрастание видов-стенобионтов связано с увеличением мозаичности местообитания от более ранних к более поздним стадиям лесной сукцессии. Эти результаты показывают большие возможности применения экологических шкал для оценки пригодности местообитания и анализа закономерностей изменения видового состава растительных сообществ.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Guisan H. A., Zimmermann, N.E.* Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135. 2000. P. 147-186.
2. *Hutchinson G.E.* Circular causal systems in ecology. *Ann. N.Y.Acad.Sci.* 1948. 50. P. 211-246.
3. *Hanski I.* *Metapopulation Ecology.* N.Y., Oxford Univ. Press, 1999.
4. *Хански И.* Ускользящий мир: Экологические последствия утраты местообитаний. М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. 340 с.
5. *Cottenie K.* Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*. 2005. 8:1175–1182.
6. *Pandit S.N., Kolasa J., Cottenie K.* Contrasts between habitat generalists and specialists: An empirical extension to the basic metacommunity framework. *Ecology*, V. 90, Iss.8, 2009, 2253-2262.
7. *Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau, and A. Gonzalez.* 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7:601–613.
8. *Chase, J. M., M. A. Leibold.* Spatial scale dictates the productivity–biodiversity relationship. 2002. *Nature* 416:427–430.
9. *Chesson, P.* General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theoretical Population Biology*. 2000.58:211–237.
10. *Mouquet, N., M. Loreau.* Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypothesis. *American Naturalist* 2002. 159:420–426.
11. *Chave, J.* Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*. 2004.7:241–253.
12. *Amarasekare, P.* Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters* 2003. 6: 1109–1122.
13. *Shurin, J. B., P. Amarasekare, J. M. Chase, R. D. Holt, M. F. Hoopes, and M. A. Leibold.* Alternative stable states and regional community structure. *Journal of Theoretical Biology*. 2004. 227:359–368.
14. *Kassen, R.,* The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity. 2002. *J. Evol. Biol.* 15, 173–190.
15. *Richmond C.E., Breitburg D.L., Rose K.A.* The role of environmental generalist species in ecosystem function. *Ecological Modelling* 188. 2005. 279–295.
16. *Жукова Л.А.* Методология и методика определения экологической валентности, стено-эврибионтности видов растений // Методы популяционной биологии: сборник материалов VII Всероссийского популяционного семинара. Сыктывкар, 2004. Ч. 1. С. 75-76.
17. *Жукова Л.А., Дорогова Ю.А., Турмухаметова Н.В., Гаврилова М.Н., Полянская Т.А.* Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. Йошкар-Ола, 2010. 368 с.
18. *Kolasa, J., B.L. Li.* Removing the confounding effect of habitat specialization reveals the stabilizing contribution of diversity to species variability. *Proceedings of the Royal Society B* 2003. 270:S198–S201.
19. *Kolasa, J., S.T.A. Pickett.* 1989. Ecological systems and the concept of biological organization. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 86:8837–8841.
20. *Цыганов Д.Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.
21. *Зубкова Е.В.* Изменения соотношения реализованных экологических ниш растений в сообществах при сукцессии // Известия Самарского научного центра РАН, Т. 11, № 7(11), 2009. С. 1634-1639.
22. *Зубкова Е.В.* О некоторых особенностях диапазонных экологических шкал растений Д.Н.Цыганова // Известия Самарского научного центра РАН, Т. 13, № 5, 2011. С. 48-53.
23. *Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э.* Биоразнообразие и сукцессионный статус темнохвойных лесов Шежимопечорского и Большепорожного ботанико-географических районов Печоро-Ильчского заповедника

// Труды Печоро-Ильчского заповедника. Вып. 15. Сыктывкар, 2007. С. 28-47.

24. *Луговая Д.Л.* Роль экологических и антропогенных факторов в формировании видового и структурного разнообразия южнотаежных лесов (восток Костромской области). Автореф. на соиск.уч.ст.канд.биол.наук. М. 2008. 26 с.

25. *Евстигнеев О.И.* Сукцессионные процессы в растительном покрове задровых местностей (на примере заповедника «Брянский лес» и окружающих территорий) // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 2. / Ред. О. В. Смирнова. М.: Наука, 2004. С. 245-260.

26. *Грохлина Т.И., Ханина Л.Г.* Автоматизация обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам //

Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы II Всероссийской научной конференции / Мар. гос. ун-т, Йошкар-Ола, 2006. С. 87-89.

27. *Зубкова Е.В., Ханина Л.Г., Грохлина Т.И., Дорогова Ю.А.* Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoScaleWin: Учебное пособие. Мар.гос.ун-т, Пушинский гос. ун-т. Йошкар-Ола: МарГУ, 2008. 96 с.

28. *Ellenberg, H.* Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa [Indicator values of plants in Central Europe] / H. Ellenberg, H.E. Weber, R. Dull, V/ Wirth, W. Werner, D. Paulisen // Scripta Geobotanica/ V.18. Verlag Erich Goltze KG, Göttingen, 1991. 248 s.

## ABOUT STENOBIANTS AND EVRIBIANTS

© 2012 A.S. Komarov, E.V. Zubkova

Institute of physicochemical and biological problems in soil science of the Russian Academy of Sciences

Theoretical approaches in describing of stenobionts (specialists) and evribionts (generalists) and some applications obtained by analysis of stenobionts' dynamics along succession are discussed. Two factors (soil moisture and soil richness) are analysed using Tsyganov's ecological indicators values applied to a great number of geobotanical descriptions on temporary sample plots.

**Key words:** ecological indicator values of plants, ecological factors, forest succession.