

УДК 574.5

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ДОННЫХ СООБЩЕСТВ. ПРЕДИСЛОВИЕ СОСТАВИТЕЛЕЙ

© 2020 г. В. О. Мокиевский^{a, *}, А. Б. Цетлин^b

^aИнститут океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва 117997, Россия

^bБиологический факультет Московского государственного университета
им. М.В. Ломоносова, Москва 119234, Россия

*e-mail: vadim@ocean.ru

Поступила в редакцию 02.11.2019 г.

После доработки 13.01.2020 г.

Принята к публикации 01.03.2020 г.

Краткий обзор современных исследований многолетней динамики донных сообществ, основных концепций и моделей динамики бентоса предваряет специальный выпуск журнала, содержащий результаты работ по изучению бентосных сообществ в различных масштабах пространства и времени.

Ключевые слова: динамика, бентос, многолетние изменения, сукцессия

DOI: 10.31857/S0044513420070089

Анализ динамики сообществ — одна из центральных задач теоретической экологии. Описание природной динамики в разных масштабах времени занимает важное место в исследовании разных таксономических и экологических групп организмов. Понимание механизмов, определяющих порядок смены видов в сообществах, необходимо как для выявления общих закономерностей динамики сообществ, так и для прогноза изменения конкретных экосистем. В современных условиях знание естественной динамики природных сообществ важно для различения естественных и антропогенно-индуцированных изменений. Задача выделения естественной составляющей в наблюдаемых сменах имеет как теоретический, так и практический интерес, в том числе как основа для прогноза дальнейших изменений экосистем под влиянием природных и антропогенных факторов. Разделение природной и антропогенной компонент этого процесса представляет собой достаточно сложную задачу в условиях слабой изученности вариантов естественной динамики.

Настоящий выпуск зоологического журнала, предлагаемый читателю “Зоологического журнала”, посвящен этой проблеме. Материалом для этого номера послужили доклады, сделанные на конференции “Морские исследования и образование — 2017” в рамках специального симпозиума “Долговременная динамика сообществ” (Морские исследования..., 2017). Доклады, представленные на симпозиуме, были посвящены различным аспектам изучения динамики донных

сообществ на временных рядах различной протяженности. Специальный интерес вызывали проблемы методологии изучения динамики бентоса. Проблемы, возникающие при анализе длительных временных рядов, при сопоставлении многолетних данных, полученных разными исследователями, были подробно разобраны в докладе А.И. Азовского и опубликованы в виде отдельной статьи (Азовский, 2018).

В море донное население, бентос, является наиболее консервативной частью природных экосистем. Стабильные в пространстве сообщества макробентоса, составленные из долгоживущих видов, менее подвержены кратковременным флуктуациям, чем другие компоненты морской экосистемы (Clark, Frid, 2001). Поэтому именно сообщества макробентоса часто предлагается использовать как основной объект мониторинга морских экосистем (Vorja et al., 2009). В то же время, процессы долговременной динамики донных сообществ изучены в очень малой степени. Только к концу 20 века накопились ряды данных достаточной продолжительности для выявления многолетних трендов. Пик интереса к теме и, соответственно, наибольшее число публикаций, в которых приводятся результаты анализа многолетних (более 10 лет) рядов данных о видовом составе и структуре бентосных сообществ, приходится на 1980-е годы. К этому времени были накоплены первые достаточно продолжительные ряды наблюдений для литорали и сублиторали, преимущественно, умеренной зоны северного полушария (Rachor, 1980; Beukema, Essink, 1986;

Pearson, Barnett, 1987; Southward et al., 1995). Обычно продолжительность опубликованных рядов составляет от 10 до 20 лет, в единичных случаях больше (Reid, Edwards, 2001). Самые длинные из продолжающихся сейчас рядов непрерывных наблюдений имеют суммарную длительность от 30 до 40–50 лет (Савченко, Наумов, 2020; Clare et al., 2015; Shojaei et al., 2016). В конце 20–начале 21 веков количество исследований на малых глубинах сократилось, но заметно расширилась география исследований, в том числе появились достаточные для анализа ряды данных из глубоководных зон океана (Soltwedel et al., 2005).

Наблюдения за изменениями сообществ во времени проводятся на всех типах субстратов: подробно исследованы динамика обрастания скал и твердых субстратов, а также процессы, происходящие в сообществах илистых и песчаных отложений. Наиболее детально изучены процессы развития обрастания искусственных субстратов на малых глубинах – в пределах первых 10–20 м. Интерес к этому был продиктован практически соображениями контроля обрастания технических сооружений и корпусов судов (Зевина, 1994). Расширение технической экспансии в глубоководную зону и в высокие широты приводит к необходимости изучать процессы развития эпибентосных сообществ на больших глубинах, но такие работы пока единичны; закономерности динамики и продолжительность стадий развития глубоководного обрастания пока не ясны (Чава, Мокиевский, 2018).

При анализе и интерпретации динамики обрастаний широко применяются концепции геоботаники – представления о сукцессиях и климаксе. Наблюдаемые изменения в сообществах обрастаний описываются в терминах сукцессионных смен, приводящих в итоге к климаксу – устойчивому состоянию сообщества для данной широтной зоны и глубины. В результате экспериментальных и натуральных исследований составлены достаточно подробные схемы сукцессионных рядов и оценена продолжительность основных стадий (Aleem, 1957). Показано увеличение продолжительности стадий по мере развития сообществ обрастания – от часов и дней на первых этапах колонизации субстрата до десятков лет на заключительных стадиях первичной сукцессии (Зевина, 1994). Биотическим взаимодействиям отводится главенствующая роль в управлении сменой стадий и динамикой сообществ. Концепции и подходы к интерпретации данных, сформулированные при экспериментальном изучении сукцессий обрастаний, распространяются и на природные сообщества твердых субстратов. Смены сообществ или доминирующих комплексов скальных и каменистых биотопов интерпретируются в терминах циклических сукцессий, управляемых как биотическими взаимодействиями,

так и физическими факторами (Пропп, 1971; Ошурков, 2000). Продолжительность циклических сукцессий для верхних отделов шельфа умеренных широт оценивается в первые десятки лет.

При описании динамики донных сообществ илистых и песчаных осадков наблюдения редко проводятся совместно для разных размерных групп организмов (Петухов, Максимов, 2011). Сезонные и многолетние смены в сообществах микро-, мейо- и макробентоса исследуются отдельно, а частота пробоотбора в явном или неявном виде нормируется на продолжительность жизненных циклов в разных размерных классах (Burkovski et al., 1994; Азовский, 2018). Сезонная динамика макробентоса описывается в терминах сукцессионных смен, а многолетние изменения – как флуктуации сукцессионных циклов, направленные или ненаправленные (Бурковский, Мазей, 2008; Burkovsky, Mazej, 2010). В мейобентосе сезонные изменения могут быть описаны как смена сезонных аспектов сообществ или интерпретированы в терминах сезонной сукцессии (Мокиевский, 2009).

Для изучения многолетней динамики макробентоса используется несколько методов. При изучении динамики сообществ твердых субстратов часто используется экспериментальный подход – изучение обрастаний пластин и других искусственных субстратов на разных глубинах и с различным временем экспозиции. При этом практикуется нерегулярный отбор проб – на первых стадиях пробы берутся с большей частотой, со временем частота отбора проб уменьшается. К изучению бентоса мягких субстратов существуют два основных подхода – повторные съемки через нерегулярные длительные интервалы (10–60–100 лет) или многолетние наблюдения на постоянных станциях (или разрезах) через равные промежутки времени (ежегодно, реже – каждый сезон). Первый метод позволяет выявлять крупные структурные перестройки в сообществах, появление или исчезновение видов, или изменение пространственной конфигурации сообществ (при повторном картографировании ключевых участков). Регулярные наблюдения позволяют точнее описывать траектории изменений в сообществах, связанные с изменениями видового состава или структуры доминирования.

Анализ результатов исследований многолетних рядов данных для разных сообществ выявляет существенную разницу в подходах к описанию долговременной динамики бентоса в зависимости от типа субстрата. При описании динамики сообществ обрастаний твердых субстратов часто используется геоботаническая терминология, связанная с понятиями сукцессии и климакса. Изменения в составе и структуре сообществ интерпретируются как эндогенные направленные

или циклические сукцессии; предполагается существование климакса как финальной стадии развития таких сообществ. Динамика макроинфауны редко описывается в терминах сукцессионных смен (Rhoads, Germano, 1986). Накопленные многолетние ряды данных в этих биотопах не выявляют направленных изменений — аналога автогенетических сукцессий, на протяжении длительных отрезков времени наблюдается стабильное состояние сообществ, нарушаемое флуктуациями численности отдельных видов (Dorjes et al., 1986; Frid, 2011 и мн. др.). Такой тип динамики может быть описан как динамическое равновесие слабо интегрированных популяций — динамический климакс. Выход из равновесия для таких сообществ может происходить по катастрофическому сценарию, под влиянием внешнего фактора. Это могут быть климатические или гидрологические изменения (Kroncke et al., 2001; Rousi et al., 2013; Weigel et al., 2015), интродукция новых видов (Thomsen et al., 2009) или механическое изменение субстрата (Schumacher et al., 2014).

К понятиям сукцессии и климакса для сообществ мягких грунтов прибегают только в случае появления выраженного эдификатора, меняющего условия обитания и состав окружающего населения. В этом случае предполагаются изменения в консорциях эдификатора, включающих все сообщество или какую-то его часть. Так, выраженные сукцессионные изменения, приводящие через десятилетия к климаксу, наблюдаются при развитии маршей (Craft, Sacco, 2003), где эдификатором выступает высшая растительность.

Возможно, наблюдаемые различия в соотношении биотического и абиотического регулирования структуры сообществ могут быть объяснены относительной редкостью твердых субстратов в океане и, отсюда, более высокой конкуренцией за ресурс пространства между видами сесильной эпифауны. Другое объяснение может заключаться в слабой изученности роли инфауны в трансформации донных осадков и взаимодействиях, основанных на такой трансформации (Jumars, Nowell, 1984). Биоинженерная роль донных организмов служит предметом интенсивных исследований, но не ясно, в какой мере эта роль может приводить к закономерным сукцессионным сменам в бентосе.

Собранные в данном томе статьи демонстрируют основные подходы к выявлению изменений сообществ во времени: непрерывные наблюдения на постоянных станциях и полигонах (Савченко, Наумов, 2020; Колючкина и др., 2020; Звонарева и др., 2020) или повторные наблюдения через большие промежутки времени (Чикина и др., 2020; Манушин и др., 2020). Очень редко в морских исследованиях используется метод пространственно-временных реконструкций — изу-

чение серий объектов, иллюстрирующих последовательные стадии процесса динамики. Этот подход реализован в работе Мардашовой с соавторами, описывающей процесс трансформации морских лагун в пресные озера (Мардашова и др., 2020).

Пространственное разрешение исследований, представленных в выпуске, различно. Непрерывные наблюдения на постоянных станциях или полигонах неизбежно ограничены небольшим числом точек, на которых ведутся наблюдения. Полигоны для повторных нерегулярных исследований зависят от набора исходных данных (публикаций или архивов предыдущих исследований) и могут охватывать участки различной площади отдельных заливов (Чикина и др., 2020) до моря в целом (Манушин и др., 2020).

Накопленные на сегодняшний день наблюдения за долговременными изменениями в донных сообществах различных биотопов можно группировать в несколько обобщенных моделей динамики бентоса. Первую группу составляют циклические и квазициклические колебания: автогенетические сукцессионные смены с терминальной стадией (бентос обрастаний искусственных субстратов) и, как вариант этой схемы для природных твердых субстратов, циклическая сукцессия с характерным временем в несколько десятилетий; сукцессионные смены, индуцированные видом-эдификатором (мидиевые банки, мангровые заросли, луга морских трав и пр.); автоколебательные процессы с периодом от нескольких лет до десяти лет и более; циклические смены, индуцированные климатическими изменениями с периодом в несколько десятилетий. Вторая группа включает изменения, вызванные внешним воздействием, например, трансформацией донных отложений или интродукцией новых видов. Эти воздействия могут приводить к переходу сообществ в новое состояние с необратимой сменой видового состава или структуры, либо могут иметь циклический характер, с возвращением в состояние, близкое к исходному. Отдельное место занимают изменения сообществ, вызванные постепенной трансформацией среды обитания в силу однонаправленных природных процессов (например, трансгрессия берегов).

Собранные в настоящем выпуске материалы описывают многие из этих вариантов. Квазициклический тип динамики выявлен для сообществ беломорской литорали (Савченко, Наумов, 2020). Относительная стабильность структуры доминирования на длительных интервалах времени установлена для сублиторальных сообществ Онежского залива (Чикина и др., 2020). В статье Колючкиной с соавторами (2020) описаны результаты трансформации донных сообществ под влиянием комплекса факторов, запустивших кас-

кадные изменения черноморской экосистемы. Роль видов-вселенцев как фактора динамики бентоса обсуждается в статье Спиридонова с соавторами (2020). Примером сукцессии, индуцированной эдификатором, может служить опубликованное в настоящем выпуске исследование (Звонарева и др., 2020) изменений сообщества макробентоса, следующих за развитием мангрового леса, где мангровая растительность выступает в качестве сильного эдификатора, определяющего динамику сообществ. Климатические изменения рассматриваются в качестве ведущего фактора вековой динамики биомассы макробентоса Баренцева моря (Манушин и др., 2020). Хорошим примером направленных смен сообществ под действием внешнего фактора (в данном случае – трансгрессии берега) на длительных интервалах времени служат последовательные изменения в ряду беломорских губ и озер (Мардашова и др., 2020).

Исследования долговременной динамики бентоса находятся еще на стадии накопления фактических данных, но в недалеком будущем можно будет ожидать более крупных обобщений и метаанализа накопленных данных. Предлагаемый номер журнала преследует целью собрать под одной обложкой работы, иллюстрирующие различные подходы к изучению многолетней динамики сообществ бентоса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Азовский А.И., 2018. Анализ многолетних рядов биологических данных: методологические проблемы и возможные подходы // Журнал общей биологии. Т. 79. № 5. С. 329–341.
- Бурковский И.В., Мазей Ю.А., 2008. Межгодовая вариабельность хода сезонной сукцессии в сообществе псаммофильных инфузорий Белого моря // Успехи современной биологии. Т. 128. № 6. С. 562–579.
- Звонарева С.С., Кантор Ю.И., Бритаев Т.А., 2020. Разнообразии и многолетняя динамика макробентоса в мангровых посадках и естественных ассоциациях провинции Кхань Хоа, Вьетнам // Зоологический журнал. Т. 99. № 7. С. 772–783.
- Зевина Г.Б., 1994. Биология морского обрастания. М.: Изд-во Московского Университета. 134 с.
- Колочкина Г.А., Семин В.Л., Григоренко К.С., Басин А.Б., Любимов И.В., 2020. Роль абиотических факторов в вертикальном распределении макрозообентоса северо-восточного побережья Черного моря // Зоологический журнал. Т. 99. № 7. С. 784–800.
- Манушин И.Е., Стрелкова Н.А., Любин П.А., Журавлёва Н.Е., Захаров Д.В., Вязникова В.С., 2020. Многолетняя динамика биомассы макрозообентоса в восточной части Баренцева моря (за период с 1924 по 2014 г.) // Зоологический журнал. Т. 99. № 7. С. 745–756.
- Мардашова М.В., Воронов Д.А., Краснова Е.Д., 2020. Бентосные сообщества прибрежных водоемов на разных стадиях изоляции от моря в окрестностях Беломорской биостанции МГУ (Кандалакшский залив Белого моря) // Зоологический журнал. Т. 99. № 7. С. 819–837.
- Мокиевский В.О., 2009. Экология морского мейобентоса. М.: Товарищество научных изданий КМК. 286 с.
- Морские исследования и образование. Материалы конференции, 2017. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.maresedu.com/materials>. Дата обращения 15.01.2020.
- Ошурков В.В., 2000. Сукцессии и динамика эпибентосных сообществ верхней сублиторали бореальных вод. Владивосток: Дальнаука. 206 с.
- Петухов В.А., Максимов А.А., 2011. Роль макро- и мейобентоса в донных сообществах вершины Финского залива // Труды Зоологического института РАН. Т. 315. Вып. 3. С. 289–310.
- Пронн М.В., 1971. Экология прибрежных донных сообществ Мурманского побережья Баренцева моря. Л.: Наука. 128 с.
- Савченко О.Н., Наумов А.Д., 2020. Тридцатилетняя динамика биомассы некоторых видов литоральных сообществ в двух небольших губах Кандалакшского залива (Белое море) // Зоологический журнал. Т. 99. № 7. С. 728–744.
- Спиридонов В.А., Залота А.К., Переладов М.В., Деарт Ю.В., Тиунов А.В., Бритаев Т.А., 2020. Частично изолированные ковшовые губы Баренцева моря как модельные объекты изучения прибрежных сообществ, включающих интродуцированного камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) (на примере лагун Линьялампи и Сисяярви, Варангер-фьорд) // Зоологический журнал. Т. 99. № 7. С. 801–818.
- Чава А.И., Мокиевский В.О., 2018. Обрастание конструкций в море и борьба с ним // Вести газовой науки. № 4. С. 149–155.
- Чикина М.В., Спиридонов В.А., Наумов А.Д., 2020. Сообщества с доминированием *Modiolus modiolus* в Онежском заливе Белого моря: насколько они стабильны во времени и пространстве? // Зоологический журнал. Т. 99. № 7. С. 757–771.
- Aleem A.A., 1957. Succession of marine fouling organisms on test panels immersed in deep-water at la Jolla, California // Hydrobiologia. V. 11. P. 40–58.
- Beukema J., Essink K., 1986. Common patterns in the fluctuations of macrozoobenthic species living at different places on tidal flats in the Wadden Sea // Hydrobiologia. V. 207. P. 199–207.
- Borja A., Muxika I., Rodríguez J.G., 2009. Paradigmatic responses of marine benthic communities to different anthropogenic pressures, using M-AMBI, within the European Water Framework Directive // Marine Ecology. V. 30. P. 214–227.
- Burkovsky I.V., Azovsky A.I., Mokiyevesky V.O., 1994. Scaling in benthos: from microfauna to macrofauna // Archiv fur Hydrobiologie. V. 4. P. 517–535.
- Burkovsky I.V., Mazei Y., 2010. A. Long-term dynamics of marine interstitial ciliate community // Protistology. V. 6. P. 147–172.
- Clare D.S., Robinson L.A., Frid C.L.J., 2015. Community variability and ecological functioning: 40 years of

- change in the North Sea benthos // Marine environmental research. V. 107. P. 24–34.
- Clark R.A., Frid C.L.J., 2001. Long-term changes in the North Sea ecosystem // Environ. Rev. V. 9. P. 131–187.
- Craft C., Sacco J., 2003. Long-term succession of benthic infauna communities on constructed *Spartina alterniflora* marshes // Marine Ecology Progress Series. V. 257. P. 45–58.
- Dorjes J., Michaelis H., Rhode B., 1986. Long-term studies of macrozoobenthos in intertidal and shallow subtidal habitats near the island of Norderney (East Frisian coast, Germany) // Hydrobiologia. V. 142. P. 217–232.
- Frid C.L.J., 2011. Temporal variability in the benthos: Does the sea floor function differently over time? // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. V. 400. P. 99–107.
- Jumars P.A., Nowell A.R.M., 1984. Effects of benthos on sediment transport: difficulties with functional grouping // Continental Shelf Research. V. 3. P. 115–130.
- Kroncke I., Zeiss B., Rensing C., 2001. Long-term variability in macrofauna species composition off the Island of Norderney (East Frisia, Germany) in relation to changes in climatic and environmental conditions // Senckenbergiana Maritima. V. 31. P. 64–82.
- Pearson T.H., Barnett P.R.O., 1987. Long-term changes in benthic populations in some West European coastal areas // Estuaries. V. 10. P. 220–226.
- Rachor E., 1980. The inner German Bight - an ecologically sensitive area as indicated by the bottom fauna // Helgoländer Meeresunters. V. 33. P. 522–530.
- Reid P.C., Edwards M., 2001. Long-term changes in the Pelagos, Benthos and Fisheries of the North Sea long-term changes in the North Sea // Senckenbergiana Maritima. V. 31. P. 107–115.
- Rhoads D.C., Germano J.D., 1986. Interpreting long-term changes in benthic community structure: a new protocol // Hydrobiologia. V. 142. P. 291–308.
- Rousi H., Laine A.O., Peltonen H., Kangas P., Andersin A., Rissanen J., Sandberg-Kilpi E., Bonsdorff E., 2013. Baltic Sea: the role of abiotic environmental factors // ICES Journal of Marine Science. V. 70. P. 440–451.
- Schumacher J., Dolch T., Reise K., 2014. Transitions in sandflat biota since the 1930s: effects of sea-level rise, eutrophication and biological globalization in the tidal bay Königshafen, northern Wadden Sea // Helgoländer Marine Research. V. 68. P. 289–298.
- Shojaei G.M., Gutow L., Dannheim J., Rachor E., Schröder A., Brey T., 2016. Common trends in German Bight benthic macrofaunal communities: Assessing temporal variability and the relative importance of environmental variables // Journal of Sea Research. V. 107. P. 25–33.
- Soltwedel T., Bauerfeind E., Bergmann M., Budaeva N., Hoste E., Jaeckisch N., Juterzenka K. v., Matthießen J., Mokievsky V., Nöthig E.M., Quéric N., Sablotny B., Sauter E., Schewe I., Urban-Malinga B., Wegner J., Włodarska-Kowalczyk M., Quéric N., 2005. HAUSGARTEN: multidisciplinary investigations at a deep-sea, long-term observatory in the Arctic Ocean // Oceanography. V. 18. № 3. P. 46–61.
- Southward A.J., Hawkins S.J., Burrows M.T., 1995. Seventy years' observations of changes in distribution and abundance of zooplankton and intertidal organisms in the western English Channel in relation to rising sea temperature // Journal of Thermal Biology. V. 20. P. 127–155.
- Thomsen M.S., Wernberg T., Stæhr P.A., Silliman B.R., Josefson A.B., Risgaard-Petersen D., Krause-Jensen N., 2008. Annual changes in abundance of non-indigenous marine benthos on a very large spatial scale // Aquatic Invasions. V. 3. P. 133–140.
- Weigel B., Andersson H.C., Meier H.E.M., Blenckner T., Snickars M., Bonsdorff E., 2015. Long-term progression and drivers of coastal zoobenthos in a changing system // Marine Ecology Progress Series. V. 528. P. 141–159.

LONG-TERM DYNAMICS OF BENTHIC COMMUNITIES. EDITORS' NOTE

V. O. Mokievsky^{1,*}, A. B. Tzetlin²

¹*Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow 117997, Russia*

²*Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow 119234, Russia*

*e-mail: vadim@ocean.ru

A brief review of the recent state of research on the dynamics of sea-bottom communities is given together with a revision of the basic concepts and models. It precedes a special issue of the periodical devoted to the results of particular studies on benthic communities on different spatial and temporal scales.

Keywords: dynamics, benthos, long-term change, succession