

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РФ

Федеральное государственное бюджетное  
образовательное учреждение высшего образования  
«Астраханский государственный университет»  
(Астраханский государственный университет)

*кафедра философии*

## **РЕФЕРАТ**

**для сдачи кандидатского экзамена  
по истории и философии науки**

**на тему:  
«Современные представления о консортивных связях»**

**Выполнил:**  
Стрелков В.А.  
аспирант кафедры ботаники,  
биологии экосистем  
и земельных ресурсов

Астрахань – 2019 г.

## Содержание

Введение.....	3
Развитие понятия «консорции» .....	4
Современные концепции изучения консорций.....	9
Классификация консортивных связей.....	12
Уровни изучения консорций .....	15
Классификации консорций.....	17
Консорциогенез .....	20
Заключение .....	22
Список литературы .....	23

## Введение

В настоящее время проблема сохранения естественной среды обитания приобрела глобальное значение. Для составления полной картины состояния существующих сообществ и возникающих в них изменениях необходимы разноплановые экологические исследования, связанные как с изучением конкретных биоценозов, так и отдельных компонентов экосистем, а также разнообразия связей и взаимоотношений ценобионтов.

Одним из направлений биогеоценологии занимающимся всесторонним изучением взаимоотношений между организмами является консорциология. Консорция объединяет организмы – консорты, связанные в своей жизнедеятельности различными биоценоотическими связями (трофическими, топическими и т.д.) с видом-эдификатором – детерминантом. В отличие от цепей питания, где также выделяются трофические связи, изучение консорций является поиском ответов на вопросы: распределения созданной детерминантом биомасса; отношений между потребителями; приспособления консортов к источнику ресурсов и наоборот и т.д.

Проблема консорций к настоящему времени остается открытой, так как отсутствует единая теоретическая основа. Например, только одних определений термина «консорция» в научной литературе насчитывается свыше двух десятков. Разногласия исследователей связаны с такими ключевыми понятиями как представление о детерминанте, консортивных связях, объеме консорции и ее модели.

## Развитие понятия «консорции»

Немецкий ботаник А. Гризебах в 1872 году консорцией или «сообщением организмов» назвал лишайник, как форму совместного существования водорослей и грибов. С такой же целью данный термин использовал ещё один немецкий ботаник И. Рейнке в 1894 году. Б.М. Козо-Полянский в 1937 году отметил в качестве «организмов-консорций» лишайники и других симбионтов. «Консорция» в работах данных авторов выступает как термин обозначающий полное морфологическое и физиологическое единство гриба и водоросли в лишайнике, т.е. облигатный симбиоз уподобляется целостному растению, в котором симбионты так же взаимно связаны друг с другом, как, например, корень и листья высших растений (Окснер, 1974).

Новое значение термину «консорция» в начале 50-х годов дал зоолог В.Н. Беклемишев (1951), тем самым положив начало такому научному направлению биогеоценологии как консорциология. По В.Н. Беклемишеву: «каждый организм обычно входит в состав общего биоценоза не сам по себе, а в составе какого-либо консорция, состоящего из одной особи вида – эдификатора консорция и целого ряда особей – эпибионтов и эндобионтов, поселяющихся на теле эдификатора»<sup>1</sup>. В качестве ядра консорций автор ставит отдельный организм (особь), который может быть представлен как растением, так и животным, по мнению ученого вид-эдификатор образует в биоценозе такое число консорций, сколькими особями он представлен. Консорция рассматривается как структурная единица биоценоза, являющаяся конкретной, целостной системой. В качестве главного критерия для выделения консорции В.Н. Беклемишевым был предложен топический принцип, сопровождающийся другими типами взаимоотношений: трофическим,

---

<sup>1</sup> Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП отд. Биол. 1951. Т. 61. Вып. 5. С. 3-30.

форическим, фабрическим. Этим консортивные связи отличаются от других форм биотических взаимосвязей.

Схожей точкой зрения о понимании консорций придерживались также Л.Г. Раменский (1952), Е.М. Лавренко (1959, 1959а), Л.В. Арнольди и Е.М. Лавренко (1959), Н.В. Дылис, Ю.Л. Цельникер и В.Г. Карпов (1964). В работах данных авторов примером консорции обычно является дерево со всем населением и сложными связями организмов в нем. Такую явную консорцию следует рассматривать как конъюнктивные или контактные формы межвидовых отношений.

Л.Г. Раменский (1952) считал, что помимо синузиев и общеизвестных цепей питания в биоценозах целесообразно выделить также сочетания разнородных организмов, тесно связанных друг с другом в их жизнедеятельности (консортивные группы или консорции). Например, древесная порода (ель, берёза, липа, дуб) со свойственными ей паразитами, сапрофитами, эпифитами (лишайники, мхи), симбионтами (микориза, микробы ризосферы и др.), вредителями, переносчиками пыльцы и семян и т.д.<sup>2</sup> Л.Г. Как и В.Н. Беклемишев Л.Г. Раменский акцентирует внимание на характере связей консортов с центральным видом, отличая их от синузид и цепей питания.

Е.М. Лавренко (1959) представляет консорцию как пространственную единицу биоценоза, сочетающую популяции вида высшего растения в данном растительном сообществе (или при топологическом обобщении – растительной ассоциации) со связанными с этим растением популяциями низших растений и животных. Понятие консорции по Е.М. Лавренко ограничено той группой организмов, где центром является высшее растение, представленное популяцией. В данном случае, консорция приобретает

---

<sup>2</sup> Раменский Л.Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Ботан. журн. – 1952. – Т. 37. № 2. – С. 181-201.

значение типологической единицы (популяционной консорции) (Лавренко, 1959, 1959а).

По К.В. Арнольди и Л.В. Арнольди (1963) консорция – это особая структурная единица биоценоза, отражающая наличие прямых связей организмов в результате совместного исторического развития и приспособления друг к другу.

По мнению В.В. Мазинга (1966) консорция это совокупность всех организмов, связанных в жизнедеятельности с определенным видом из автотрофных не эпифитных высших растений. Центром консорции автор считает центральный вид автотрофного растения, образующий видовую консорцию. На основе трофического принципа (критерия) он расширяет объем консорции, включая в ее структуру центральный вид (детерминанта консорции) и различное число организмов (консортов), связанных с ним как прямыми, так и косвенными связями и образующих ряд концентров. Помимо всего консорция по В.В. Мазингу – это совокупность организмов, объединенных с целой группой близких видов растений (родовая консорция).

Е.М. Лавренко и Н.В. Дылис (1968) под видовой консорцией подразумевают совокупность видов (консортов) растений (включая, бактерии) и животных, связанных преимущественно непосредственными пищевыми, а иногда и механическими (эпифиты), а значит и общностью судьбы с тем или иным видом растений или животных.

Т.А. Работнов (1969), являясь сторонником поликонцентрального подхода В.В. Мазинга (1966) к строению консорций, даёт следующее определение данному термину: «сочетание популяций любого самостоятельно существующего в пределах определенного фитоценоза автотрофного растения и совокупности организмов, связанных с ним трофически (консументов, редуцентов) или как источник воды и элементов минерального питания

(автотрофные полупаразиты)»<sup>3</sup>. Следовательно, сапротрофы являются самостоятельными конценрами в составе консорций. В роли детерминанта, по Т.А. Работнову выступает любое автотрофное растение (в том числе водоросли и лишайники).

По Б.А. Быкову консорция – это возникшее при длительном биоценогенезе объединение организмов разных видов, связанных с наиболее продуктивным организмом или ценопопуляцией (ядром консорции) и между собой аллелогоническими и медиопативными (в частности, условиями эдасфер) отношениями<sup>4</sup>. Б.А. Быков (1970) предполагает, что консорция может быть и конкретной (индивидуальная консорция), и типологической (популяционная, синузальная консорции) единицей, а детерминанта он выделяет по доминантности и продуктивности.

Против структуры консорции предложенной В.В. Мазингом (1966) выступают А.Г. Воронов (1974, 1987) и В.И. Василевич (1983). Авторы рассматривают объем консорции только в пределах первого конценра, включающего прямые непосредственные связи видов консортов с детерминантом. Они считают, что поликонцентровое представление приводит к тому, что население биогеоценоза включается в различные консорции и степень связи организмов с детерминантами, образующими их ядра, остается не ясной. Создается путаница в представлении о трофической структуре консорции за счёт включения в нее трофических уровней, цепных связей и прочее. Авторы считают нецелесообразным также внесение в ее состав сапротрофных организмов в качестве самостоятельного конценра.

Мнения многих исследователей расходятся в вопросе о принадлежности детерминанта. Например, А.Г. Воронов (1974) считает неверным относить к детерминантам наряду с растениями и животных, а В.И. Василевич (1983) видит в данном подходе узко ботанический взгляд на проблему и, по его

---

<sup>3</sup> Работнов Т.А. О консорциях // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1969. – Т. 74. – вып. 4. – С. 109-116.

<sup>4</sup> Быков Б.А. Введение в фитоценологию. – Алма-Ата.: 1970. – 234 с.

мнению, консорция, образованная животными, сходна по структуре с таковыми у растений. И.А. Селиванов (1974) вслед за П.М. Рафесом (1966), признавая животных в качестве детерминантов, считает, что логично в качестве ядер консорции рассматривать также мертвые организмы растений и животных. Поэтому авторы дают несколько различные определения. А.Г. Воронов (1987) трактует консорцию как совокупность самостоятельно существующего (т.е. не нуждающегося в опоре и не поселяющегося на другом виде) зеленого (т.е. ассимилирующего) растения со всеми организмами, связанными с ним трофическими связями, т.е. использующими его в процессе жизнедеятельности. И.А. Селиванов (1974) определяет ее как эволюционно сложившуюся систему разнородных организмов, которые в течение всей жизни, или хотя бы на некоторых фазах жизненного цикла, находятся в тесных контактных отношениях и через эндобионтную, эпибионтную, экзобионтную или некробионтную формы жизни взаимно (или односторонне) зависят друг от друга. В понимании В.В. Василевича (1983) консорция – это совокупность организмов, живущих на какой-либо особи растения или животного, питающихся тканями этой особи или просто прикрепляющихся к ней, использующих ее в качестве убежища». Основой ее структуры он считает трофические и топические связи, имеющие непосредственный характер (связи типа паразит-хозяин и топические облигатные связи).

Вопрос о детерминанте один из дискуссионных моментов в учении о консорциях. Ряд исследователей (Арнольди, Лавренко, 1960; Работнов, 1969, 1974; Воронов, 1974 и др.) принимает в качестве центра или ядра консорции автотрофный организм. В.В. Мазинг (1966) считает, что детерминантами являются не все высшие растения, а только крупные по размерам и сложные по архитектонике доминанты и эдификаторы, обладающие сильным средообразующим влиянием на другие организмы. Т.А. Работнов (1969), А.Г. Корчагин (1977) относят к центрам консорции не только высшие, но и любые автотрофные растения, в том числе мхи, водоросли и др.



Другие исследователи считают, что в биоценозе основным центральным членом (ядром) консорции может быть не только автотрофное растение (фитоконсорция), но и животный организм-гетеротроф (зооконсорция) (Беклемишев, 1951; Быков, 1970; Дылис, 1973; Голубец, 1978; Василевич, 1983 и др.)

П.М. Рафес (1966), И.А. Селиванов (1974, 1976) считают, что ядром консорции могут быть не только живые (автотрофные и гетеротрофные) организмы, но и мертвые, что совершенно меняет понятие о консорции и противоречит ее критериям. Как заметил А.Г. Воронов (1974), суть понятия консорции – показать, какие и вокруг каких организмов фокусируются комплексы прямо связанных с ними и зависящих от них животных и растений.

Детерминант служит источником специфических ресурсов для связанных с ним консортов. Чем более уникальным является представляемый им ресурс, тем прочнее связь его с консортом. Учитывая предложенные критерии консорции, в качестве детерминантов можно рассматривать автотрофные, гетеротрофные и сапротрофные организмы, обладающие определенным запасом биомассы и имеющие более или менее сложную структуру (морфологическую, анатомическую). В этой связи выделяются: фитоконсорция – детерминант представлен автотрофным растением, зооконсорция – центром консорции является животное и микоконсорция – детерминант представлен макромицетом (Хмелев, Афанасьев, Негроров, 1999).

### **Современные концепции изучения консорций**

Проблема избрания структурных принципов для изучения консорций к настоящему времени является одной из главных задач для консорциологии. Выделение консорций, скорее всего, должно проводиться на основе комплекса критериев, касающихся как специфики ее системообразующих связей, так и природы детерминанта. В.В. Негроровым и К.Ф. Хмелевым (1999), в качестве

критериев выделения консорций предложены: критерий «живого», топического, вещественно-энергетического и консортивного контакта.

Для четкого понимания консорции и ее выделения в биогеоценозе необходимо наличие критериев, характеризующих данную систему.

По критерию «живого» в системе консортивных отношений участвуют только живые организмы. В первую очередь это относится к центральному члену консорции, т.е. ее детерминанту. Живой детерминант является носителем биомассы, на основе, которой формируется структура консорции. В рамках данного критерия консорция рассматривается как исторически сложившаяся структурно-функциональная часть биогеоценоза, возникающая и развивающаяся в процессе онтогенеза детерминанта и разрушающаяся после его гибели. После смерти центральный член консорции теряет специфичность, свойственную детерминанту и становится субстратом для сапробиоса, представляя собой, скопление мертвого вещества. Однако прижизненные выделения детерминанта и отмершие части, сохраняющие связь с его телом, и связанные с ним организмы также входят в состав консорции.

Топический критерий основан на образовании детерминантом необходимых условий для существования связанных с ним консортов. Наиболее важными топическими взаимоотношениями в консорции являются субстратные и средообразующие. В качестве субстрата для топоконсортов могут служить: живое тело детерминанта, его прижизненные выделения, а также его мертвые части и ткани, не отчужденные от живого тела. Средообразующие связи проявляются через влияние детерминанта на различные физические и химические факторы среды.

Вещественно-энергетический критерий заключается в обеспечении детерминантом энергетическими и вещественными ресурсами связанных с ним консортов. Источником вещества и энергии служат: ткани детерминанта, мортмасса не отчужденных от его тела мертвых тканей и частей, прижизненные выделения на теле и во внешней среде. Вещественно-

энергетические отношения между детерминантом и консортами могут носить как односторонний, так и двусторонний характер.

Критерий «консортивного контакта» включает в систему консортивных отношений организм в зависимости от его связи или комплекса связей с детерминантом, имеющих свойства консортивных взаимоотношений. То есть взаимодействия, не отвечающие условиям консортивных, в консорцию не включаются. Консортивные контакты каждого консорта с детерминантом в сумме образуют систему связей консорции, которая формирует ее структуру. Таким образом, консорция – это система, структура которой определяется характером связей между ее элементами детерминантом и консортами, т.е. на основе совокупности консортивных контактов.

В.В. Мазингом (1966) и Т.А. Работновым (1969) была сформулирована поликонцентрированная модель консорции, имеющая ряд недостатков: основывается только на трофических, игнорируя другие группы связей; детерминант и консорты связаны как непосредственно, так и опосредованно; данная модель не отражает разнообразия связей отдельными консортами и детерминантом.

В противовес поликонцентрированной концепции В.В. Негроров и К.Ф. Хмелев (2000) предлагают гетероконцентрированный принцип построения консорции. Гетероконцентрированная модель в отличие от поликонцентрированной, включает: все группы консортивных связей; только прямые взаимоотношения; все разнообразие связей детерминанта с отдельными консортами (Негоров, 1998; Негоров, Хмелев, 1999).

Согласно концепции консорционного континуума в качестве детерминанта могут рассматриваться растения, животные и грибы, формирующие соответствующие типы консорций – фито-, зоо- и микоконсорции (Хмелев, Афанасьев, Негоров, 1999). Представленные типы консорций находятся в тесном взаимодействии в системе биогеоценоза, при

этом детерминант консорции одного типа может выступать и в роли консорта для консорции другого типа.

Представленные подходы являются наиболее удобными в изучении консорций, а также на их основе разработана программа популяционно-консортивного анализа природных экосистем (Программа и методические..., 1997).

### **Классификация консортивных связей**

Характер связей между образующими ее элементами – детерминантом и консортами, определяет структуру консорции, поэтому представление о консортивных связях и должно вскрывать в первую очередь специфичность консорции как системы особого рода.

При рассмотрении В.Н. Беклемишевым (1951) группы симфизиологических связей, являющихся прямыми топическими связями консорция выделялась как создание одной видовой популяцией субстрата или среды обитания, необходимых или хотя бы благоприятных для жизни другой видовой популяции. Примером топической связи могут служить любые эпизойные или эпифитные организмы – мшанки, гидроиды, серпудида и др., поселяющиеся на раковине мидии, лишайники на коре сосны, одноклеточные водоросли, сувойки и сосущие инфузории на водных членистоногих и др.<sup>5</sup> Наличие прямых и косвенных связей допускают А.В. Арнольди и И.В. Борисова (1966), понимая под этим использование консортами живого растения – его органов и генеративных продуктов, использование консортами отмерших частей многолетних растений и их выделения. В.В. Мазинг (1966, 1976, 1981) и Т.А. Работнов (1969, 1970, 1974) выделяют консорцию как на

---

<sup>5</sup> Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП отд. биол. – 1951. – Т. 61. вып. 5. – С. 3-30.

основе прямых, так и косвенных трофических связей организмов с детерминантом, отмечая в ее структуре несколько концентров. А.Г. Воронов (1974) считает консортивными все связи, прямые и непосредственные, организмов с популяцией центрального вида. И.А. Селиванов (1974) утверждает, что консортивные связи ограничиваются прямыми, контактными взаимосвязями между консортами. Близкого мнения придерживается и А.А. Корчагин (1976, 1977), ограничивая консортивными связями непосредственные взаимоотношения между детерминантом и консортами. В.И. Василевич (1983) полагает, что отношения являются консортивными в том случае, когда судьба потребляющих организмов тесно связана с судьбой центрального вида. К таковым относятся связи типа паразит-хозяин и топические облигатные связи, когда один организм проводит на другом всю свою жизнь или какую-то стадию жизненного цикла.

Часть биоценотического коннекса экосистемы, заключающая в себе комплекс специфических консортивных связей, является консорцией. Связи в ней очень разнообразны, сложны и специфичны для различных групп организмов. Это отношения определенного характера, встречающиеся в различных группах биоценологических связей: трофических, топических, фабрических, форических и т.д. Таким образом, консортивные связи можно определить, как эволюционно сложившиеся прямые непосредственные закономерно устойчивые (длительные или кратковременные) взаимодействия между детерминантом и консортами (Негробов, 1998).

Единая классификация консортивных связей отсутствует, поскольку четкое представление о них в науке еще не сформировано.

В.Н. Беклемишевым было выделено 4 группы симфизиологических (взаимодействий между видами (популяциями) сообщества и между ними и средой) связей: топические воздействующие на условия обитания популяции; трофические связанные с питанием организма; фабрические возникающие при сооружении организмами своих жилищ; форические возникающие при

переносе одними организмами особей или диаспор популяции другого вида. Выдвигая в качестве ведущего критерия организации консорции топический критерий (топическая связь типа 1-а), В.Н. Беклемишев (1951), тем не менее, делал акцент на том, что топическая связь по созданию субстрата сопровождается множеством других связей – топических, трофических и форических, образующих сложнейшие системы связей.

А.В. Арнольди и И.В. Борисовой (1966) были выделены три основные группы связей (три степени): консортивные связи первой степени (монофагия) – связи, возникающие между насекомыми и кормовым растением только одного вида (в некоторых случаях, нескольких близкородственных видов); консортивные связи второй степени (узкая олигофагия) – случаи, когда насекомое на определенном уровне своего ареала связано только с одним видом кормового растения и меняет его только в других условиях в пределах группы близких видов; третья степень консортивных связей (широкая олигофагия) – отношения, возникающие у видов насекомых, имеющих широкий круг пищевых связей в пределах биоценоза и связанных этими отношениями с растениями либо в пределах одного семейства, либо одной жизненной формы.

Т.А. Работнов (1969) отмечает 3 типа связей: трофические, субстратные (топические) и средоизменяющие. Этим же автором позднее было выделено 17 форм взаимоотношений между консортами и детерминантом, где наряду с топическими, топическими и трофическими наибольшее значение, по его мнению, имеют травматические, средообразующие (эдифицирующие) и защитные (фензивные) (1994).

Б.А. Быков (1970) рассматривал консортивные связи в аллелогонических и медиопативных отношениях.

И.А. Селиванов (1974) консортивные связи разделял на трофические, медиопативные, фабрические и форические.

По А.А. Корчагину (1977) консортивные связи в растительном мире представлены четырьмя основными типами: паразитическим, симбиотическим, сапрофитным и эпифитным. В каждом из этих типов выделяется четыре группы: по характеру воздействия (прямые, косвенные); по закономерности проявления (закономерные, случайные); по значению компонентов для консорции (облигатные, факультативные); По времени (длительные, кратковременные, сезонные).

В зависимости от длительности связи консорта с детерминантом в течение его онтогенеза можно выделить два типа связей: гомоконсортивные и гемиконсортивные (Негробов, 1998). Гомоконсортивная связь – взаимоотношения, длящиеся в течение всего онтогенеза консорта, образуемые консортом только с одним детерминантом или целым рядом детерминантов. Гемиконсортивная связь – взаимоотношения, устанавливающиеся только в течение определенной стадии онтогенеза консорта, характеризующаяся: образованием связи консорта только с одним детерминантом; образованием определенного типа связи консорта с детерминантами одного рода; образованием связи консорта с детерминантами одной жизненной формы или одного семейства; образованием связи консорта с широким кругом детерминантов.

Таким образом к классификации консортивных связей могут применяться различные подходы в зависимости от особенностей структуры консорции и конкретных целей исследования.

### **Уровни изучения консорций**

В походах к исследованию консорций существуют разные уровни их изучения, позволяющие охарактеризовать их в различном объеме. В.Н. Беклемишев предлагает изучать консорцию как единицу биоценоза, состоящую из одной особи вида-эдификатора и целого ряда особей,

непосредственно связанных с ней. Е.М. Лавренко (1959) определяет консорцию как типологическую единицу, состоящую из популяции вида высшего растения. В этой связи определились два подхода: консорция как реальная, конкретная единица биогеоценоза и консорция как абстрактная, типологическая единица.

А.Ф. Емельянов (1965) определил три уровня изучения консорции: индивидуальная консорция – совокупность организмов, связанных с одной особью какого-либо вида высшего растения (Беклемишев, 1951); популяционная – совокупность организмов, связанных с определенной популяцией высшего растения (Лавренко, 1959); видовая – совокупность организмов, связанных с каким-либо видом высшего растения.

Иначе выглядят уровни консорции по Б.А. Быкову (1970) и М.А. Селиванову (1974): индивидуальная (ядро – одна особь); популяционная (ядро – популяция или вид целиком); синузальная – виды, составляющие одну экобиоморфу). Наряду с представленными уровнями В.В. Мазинг (1976) отмечает: клональную, региональную, секционную и родовую консорции.

Л.В. Арнольди и И.В. Борисова (1966) считают, что в понятие консорции следует включать только непосредственные связи центрального вида в пределах одного биоценоза или его структурных подразделений, а не на всей площади его ареала. А.А. Корчагин в качестве элементарной функциональной единицы биоценоза отмечает только индивидуальную консорцию.

Изучение консортивных связей в зависимости от специфики объекта исследования может осуществляться на различных уровнях организации консорции: индивидуальном, популяционном и видовом.

Индивидуальная консорция (холоконсорция) является конкретным понятием, а популяционная и видовая представляют собой обобщенные экологические единицы. Холоконсорция – консорция, представленная особью в качестве детерминанта и совокупностью связанных с ней консортов (Мазинг,



1966). Фактически холоконсорция является суммой мероконсорций – мероценозом (Миркин, Розенберг, Наумова, 1989).

Мероконсорция – определенный модуль детерминанта, выделяемый на основе его специфических особенностей, с совокупностью связанных с ним организмов (Мазинг, 1966). Мероконсорции отличаются между собой наличием в них специфических групп консортов. Эта особенность отмечена в работах многих исследователей (Шкабара, 1970; Симонян, Баргесян, 1971; Дылис, 1973; Каплин, 1979; Носова, Фомичева, 1979; Веслова, 1989). П.М. Рафес (1966), рассматривая вопрос о биоценотических и биогеоценотических синузиях, предложил дополнительно выделить группировки, слагающиеся внутри консорции меросинузии. Под ними он понимал различные объединения, формирующиеся внутри консорции и имеющие обособленные местообитания. На мероконсортивном уровне изучения консорции важным моментом является выделение таксономических и функциональных рядов консортов в каждой мероконсорции (Селиванов, 1974).

Популяционная консорция – система, включающая консортов отдельной популяции детерминанта (Мазинг, 1966). Обобщая консортивные спектры холоконсорций, составляется популяционный спектр консортобиоты.

Видовая консорция включает все популяционные консорции в пределах изучаемого вида детерминанта (Мазинг, 1966). Видовой спектр консортобиоты строится на основе имеющихся популяционных спектров изученных популяций путем их сравнения и анализа.

### **Классификации консорций**

Одно из наименее разработанных направлений в консорциологии – классификация консорций. Среди имеющихся подходов к классификации консорций можно выделить два направления: фитоценологическое и экологическое.

С фитоценологических позиций в зависимости от места детерминанта в сообществе и степени привязанности консорций к данному сообществу можно выделить различные типы консорций, объединяемых в несколько групп.

По степени привязанности к сообществу можно выделять: интрацентрические консорции, связанные с определенным сообществом, в котором имеется сильный эдификатор, т.е. другие виды сообщества зависят от созданного им биотопа; экстрацентрические консорции, находящиеся вне «своего» сообщества, сложенного из равноценных доминантов – в данном сообществе эти консорции существуют, но не процветают, тогда как оптимальные для них условия имеются в другом сообществе (Мазинг, 1966).

По значимости детерминанта консорций можно выделить: ведущие консорции, в которых вентральным видом является высшее автотрофное растение; второстепенные консорции, детерминантами которых выступают грибы и водоросли (Арнольди, Лавренко, 1960).

По роли консорции в сообществе можно выделить: эдификаторные консорции (Лавренко, 1959) или основные консорции (Мазинг, 1966), в которых центральный вид является эдификатором сообщества; доминантные консорции (Лавренко, 1959), центральный вид которых – доминант сообщества; производные консорции (Мазинг, 1966), в которых центральный вид является подчиненным эдификаторной, основной консорцией; зависимые консорции (Работнов, 1969) – консорции несамостоятельных автотрофных растений – центральный вид этих консорций может зависеть, даже в пределах одного и того же сообщества, от многих видов автотрофных растений и, следовательно, может быть связан с большим числом консорций.

Доминантные, эдификаторные и другие консорции можно подразделять еще дальше на подтипы в зависимости от их средообразующего влияния (сильное, слабое), сезонности воздействия, устойчивости по годам и т.д. А.Г. Корчагиным (1977) было предложено два принципа, по которым можно проводить классификацию консорций: систематический (консорция одной

популяции сообщества, консорция популяции вида, консорция популяции рода и т.д.); фитоценотической (консорция ценопопуляционная в пределах сообщества, консорция популяции вида в пределах формации и т.д.).

Экологической классификацией, в основу которой положено объединение консорций в группы разного ранга по жизненным формам неодинакового характера и объема, является классификация Б.А. Быкова (1970, 1988), который объединил все консорции в три класса на основе специфики детерминантов.

Класс консорций автотрофных видов – их ядрами являются автотрофные организмы: подкласс консорций высших растений суши; подкласс консорций макрофитных водорослей, доминирующих в растительном покрове морских шельфов.

Класс консорций гетеротрофных видов – их ядрами являются крупные, доминирующие по биомассе, численности и значению в биоценозах животные: подкласс консорций морских растительноядных и плотоядных хищников; подкласс консорций наземных животных – фитофагов и полифагов.

И.А. Селиванов (1974) предложил в пределах каждого подкласса в зависимости от структурных и функциональных взаимоотношений консортов с центральным видом выделять соответствующие формы и разновидности консорций: эндобионтные трофические (паразитические, симбиотические, сапротрофные и др.); эндобионтные топические (медиопатические); эпibiонтные трофические (паразитические, симбиотические, сапротрофные и др.); эпibiонтные топические (медиопатические).

Кроме того, И.А. Селиванов (1976) разделяет консорции на первичные (фитоконсорции), детерминант в которых представлен крупным автотрофным растением, и вторичные (зооконсорции), где детерминант – гетеротрофный организм. А.Ф. Емельянов (1965) в зависимости от облигатности трофических связей между детерминантом и консортами выделил консорции первой,

второй, третьей и четвертой степени. На основе совокупности организмов, связанных с консортами различных концентров, Т.А. Работнов (1969) различал консорции первого, второго, третьего и прочих порядков. В зависимости от количества видов выделяются богатые, средние и бедные консорции (Мазинг, 1976).

### **Консорциогенез**

Несмотря на сравнительную устойчивость, структура консорций, тем не менее, является не стабильной. Это объясняется как изменением характера развития и роли ее элементов, в первую очередь детерминанта консорций, так и самих биогеоценотических систем, структурно-функциональными единицами, которых они являются. В связи с этим возникает явление консорциогенеза или динамики исторического процесса формирования и развития консорций путем смены ее состава за счет включения и исключения консортов. Консорциогенез лежит в основе биоценогенеза (Негробов, Хмелев, 1999).

Динамика консорций включает изменения, происходящие в консорциях на протяжении суток (суточная динамика), года (сезонная динамика), разных лет (флуктуационная динамика) и более длительных промежутков времени (эволюционная динамика). Также динамические изменения в консорции могут происходить в процессе онтогенеза центрального члена консорции (онтогенетическая динамика) и в связи с сукцессиями растительных сообществ (сукцессионная динамика).

Суточная динамика выражается в изменении состава консорции за счет смены дня и ночи.

Сезонная динамика (Работнов, 1969) связана с годичным ритмом жизни всех компонентов консорций и, в первую очередь, детерминанта.

Флуктуационная динамика (Работнов, 1969) выражается в изменении состава, численности и жизненного состояния компонентов консорции в связи с неодинаковыми разногодичными погодными условиями и с мало еще изученными циклами развития отдельных консортов. При этом может ослабевать жизнедеятельность, и могут отмирать одни компоненты консорции, активизироваться и возникать другие. При резкой смене погодных условий или при массовом размножении вредителей-консортотворов может ухудшиться развитие или даже может отмереть центральный вид консорции, при этом сама консорция разрушается.

Онтогенетическая динамика (Лавренко, 1959). Ее сущность состоит в перестройке состава и структуры консорции в связи с онтогенетическим изменением самого высшего растения – центра консорции.

Сукцессионная динамика (Работнов, 1969) совершается в связи с сукцессионными сменами растительных сообществ.

Эволюционные изменения консорции (Негробов, Хмелев, 1999). Можно предполагать, что в процессе многовековой эволюции растительного покрова в непрерывно меняющихся сообществах формируются одни консортивные связи, перестраиваются другие, отмирают третьи и т.д. В настоящее время нет никаких конкретных данных о сукцессионных изменениях структуры и характера консорции, поскольку до сих пор остается неизвестным эволюционное изменение структуры самих сообществ.

## **Заключение**

Исходя из того, что большинство трактовок понятия «консорция» имеют сходные черты, консорция – это эволюционно сложившаяся система разнородных организмов, связанных между собой специфическими отношениями – консортивными связями. Консортивная связь – взаимодействие двух организмов прямого непосредственного устойчивого характера, при котором один (детерминант) выступает как источник ресурса, а другой (консорт) – как потребитель. В консорции детерминант является ядром – эдификатором данной системы, а консорты представлены организмами, для которых детерминант служит источником разнообразных ресурсов, главным образом топических и трофических.

К настоящему времени, согласно общебиологическому представлению консорция является элементарной структурно-функциональной единицей биогеоценотической системы, формирующейся как на основе автотрофных, так и гетеротрофных организмов. В консорциях зарождаются и строятся различные типы консортивных связей, а их структурно-функциональная организация лежит в основе более крупных экосистем. Следовательно, консорцию можно рассматривать и как компонент биоценотического коннекса, и как элементарную экологическую единицу, обладающую специфической структурно-функциональной организацией, материально-энергетической системой и преобразованной средой.

## Список литературы

1. Арнольди К.В., Арнольди Л.В. О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре // Зоол. журн. – 1963. – Т. 42. – вып. 2. – С. 161-183.
2. Арнольди Л.В. Зообиоценологические исследования в степях Казахстана и некоторые общие проблемы биоценологии // Журн. общей биол. – 1965. – Т. 26. – № 3. – С. 290-299.
3. Арнольди Л.В., Борисова И.В. Опыт исследования консортивных связей степных растений и животных // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1966. – Т. 71. – № 4. – С. 109-123.
4. Арнольди Л.В., Лавренко Е.М. Краткая программная записка по изучению консортивных связей животных и низших растений с доминантными видами высших растений в растительных сообществах // Программно-методические записки по биокомплексному и геоботаническому изучению степей и пустынь Центрального Казахстана. – М.: Наука. 2002. – 620 с.
5. Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП отд. биол. – 1951. – Т. 61. вып. 5. – С. 3-30.
6. Быков Б.А. Введение в фитоценологию. – Алма-Ата.: 1970. – 234 с.
7. Воронов А.Г. Формирование некоторых зональных особенностей консорций // Значение консортивных связей в организации биогеоценозов. Учен. зап. Перм. пед. ин-та. – Пермь.: 1976. – Вып. 150. – С. 28-32.
8. Дылис Н.В., Цельникер Ю.Л., Карпов В.Г. Фитоценоз как компонент лесного биогеоценоза / Основы лесной биогеоценологии. – М.: 1964. – С.91-215.
9. Козо-Полянский Б.М. Основной биогенетический закон с точки зрения ботаники / Б.М. Козо-Полянский. – Воронеж. – 1937. – 256 с.

10. Лавренко Е.М. О программе работ по изучению биоконплексов в Казахстане // Материалы первой сессии по проблеме биологических комплексов районов нового освоения, их рационального использования и обогащения. – М.: 1959. – С. 65-79.
11. Лавренко Е.М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. – М.: 1959а. – Т. 1. – С. 13-75.
12. Мазинг В.В. Консорции как элементы функциональной структуры биогеоценозов / Яр. МОИП. – 1966. – Т. 27. – С. 117-127.
13. Мазинг В.В. Проблемы изучения консорции // Значение консортивных связей в организации биогеоценозов. Учен. зап. Перм. пед. ин-та. – Пермь.: 1976. – Вып. 150. – С. 18-27.
14. Методические указания по популяционно-консортивному анализу природных экосистем для студентов 3-5 курсов всех форм обучения / К.Ф. Хмелев, А.А. Афанасьев, Ф.И. Кирик, В.В. Негроров, В.В. Онищенко. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та. 1997. – 32 с.
15. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Вклад теоретического наследия Л.Г. Раменского в современную науку о растительности (к 130-летию со дня рождения ученого) // Журнал общей биологии. – 2015. – Т. 76. – № 3. – С. 244-256.
16. Негроров В.В. Популяционно-консортивный анализ представителей семейства *Nymphaeaceae Salib.* бассейна Среднего Дона: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Воронеж, 1998. – 24 с.
17. Негроров В.В., Хмелев К.Ф. Консортивный анализ семейства кувшинковых *Nymphaeaceae Salib.* бассейна Среднего Дона. Воронеж. изд-во ВГТУ. – 1999. – 184 с.
18. Негроров В.В., Хмелев К.Ф. Современные концепции консорциологии // Вестник ВГУ. Серия химия, биология. – 2000. – С. 118-121.



19. Окснер А.Н. Определитель лишайников СССР. Вып. 2. Морфология, систематика и географическое распространение. Изд-во «Наука». Ленингр. отд. – 1974. – 284 с.
20. Работнов Т.А. О консорциях // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1969. – Т. 74. – вып. 4. – С. 109-116.
21. Работнов Т.А. О консортивных связях растений с их консортами // Бюлл. МОИП Отд. биол. – 1994. – Т. 99. – вып. 1. – С. 64-66.
22. Раменский Л.Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Ботан. журн. – 1952. – Т. 37. № 2. – С. 181-201.
23. Селиванов И.А. Некоторые вопросы учения о консорциях // Значение консортивных связей в организации биогеоценозов. – (Учен. Зап. Перм. Пед. ин-та. Вып. 133). Пермь. 1974. – С. 5-14.
24. Селиванов И.А. Консорции в системе биотических взаимоотношений в биогеоценозах // Значение консортивных связей в организации биогеоценозов (Учен. зап. Перм. пед. ин-та. вып. 150). – Пермь. 1976. – С. 11-17.
25. Хмелев К.Ф., Афанасьев А.А., Негрбов В.В. Детерминирующая роль макромицетов в микроконсорциях экосистем бассейна Среднего Дона // Геоботаника XXI века: Материалы Всероссийской научной конференции. – Воронеж. 1999. – С. 45-47.
26. Grisebach A.H.R. Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung. Ein Abriss der vergleichenden Geographie der Pflanzen. – Leipzig : Wilhelm Engelmann, 1872. – Bd 1. – xii, 603 S. ; Bd 2. – x, 635 S.
27. Reinke J. Abhandlungen i'ber Flechten, I, II. – Jahrb. Wiss. 1894. Bot., 26.