

УДК 574.58 + 556.5

СУКЦЕССИИ: РАЗЛИЧИЕ И СХОДСТВО ОБЩЕЭКОЛОГИЧЕСКИХ И ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ

© 2024 г. Г. С. Розенберг*, Т. Д. Зинченко**

Институт экологии Волжского бассейна РАН — филиал Самарского федерального
исследовательского центра РАН

ул. Комзина, 10, Тольятти, 445003 Россия

*E-mail: genarozenberg@yandex.ru

**E-mail: zinchenko.tdz@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.03.2023 г.

После доработки 21.10.2023 г.

Принята к печати 19.01.2024 г.

В статье обсуждаются особенности того, что в современной научной литературе называется “гидробиологической сукцессией проточных вод”. Эти особенности связаны с двуединым характером такого рода изменений: временная (классическая, присущая данной географической точке) и пространственная (“продольная”) сукцессии (в последнем случае точнее говорить о “клинальных” изменениях — эоклины, топоклины и пр.). Это позволяет, с одной стороны, скорректировать современные знания о проточных водах, а с другой стороны, способствует лучшему пониманию сукцессии как общеэкологической концепции.

DOI: 10.31857/S0044459624010054, EDN: wgeaqe

Небольшие различия в начальных условиях рождают огромные различия в конечном явлении. <...>

Предсказание становится невозможным. (Mais il n'en est pas toujours ainsi, il peut arriver que de petites différences dans les conditions initiales en engendrent de très grandes dans les phénomènes finaux; <...> La prédiction devient impossible...).

Анри Пуанкаре (Jules Henri Poincaré; 1854–1912), французский математик, иностранный член-корреспондент ИСПБАН (1895); (Poincaré, 1912, p. 5)

Улучшение — это изменение, поэтому быть идеальным — значит, часто меняться. (To improve is to change, so to be perfect is to have changed often).

Уинстон Черчилль (Sir Winston Leonard Spencer Churchill; 1874–1965), 25 июня 1925 г.; британский государственный и политический деятель, лауреат Нобелевской премии по литературе (1953); (Churchill, 1974, p. 3706)

Любая система характеризуется структурой и поведением (изменением системы во времени). Все многообразие динамических процессов в экосистемах с известной долей условности можно свести к следующим двум типам изменений (Уиттекер, 1980; Миркин, 1985; Миркин и др., 1989):

- обратимые (суточные, сезонные, флуктуации);
- необратимые (сукцессии, эволюция сообществ, нарушения).

Один из вариантов классификации необратимых изменений экосистем (Миркин, 1985; Наумова, 1995) приведен на рис. 1. При этом на протяжении своей истории *концепция сукцессии* была в основном геоботанической (Bazzaz, 1996; Миркин и др., 2001; Титлянова, Самбуу, 2016), и только значительно позднее стали говорить о сукцессиях почв (Чернова, 1977; Керженцев, 1992; Васенёв, 2008), болот (особый вид ландшафтов (Боч, Мазинг, 1979; Пьявченко, 1985)), культурных (Royal Botanic..., 2016) и антропогенно нарушенных ландшафтов (пирогенная сукцессия, зарастание отвалов и пр. (Комарова, 1992; Лукина и др., 2005; Софронов и др., 2008; Кулагин, 2010; Миронова, 2011; Мордкович, Любечанский, 2019)); наконец, такой пассаж палеоэколога В.А. Красиловой (1992, с. 48): “эволюцию экономической системы можно уподобить экологической сукцессии”. Поэтому не удивительно, что в 70–80-х гг. прошлого столетия стали формироваться представления о сукцессиях в водных экосистемах (например, на коралловых рифах (Victor, Richmond, 2005; Ткаченко, 2015) и в проточных водах (Hannan, Dorris, 1970; Fisher,

1977; Fisher at al., 1982; Охапкин, 1997; Зинченко, Шитиков, 2011, 2015)).

Сукцессии (от лат. *successio* — преемственность, наследование) относятся к разряду необратимых изменений экосистем. В качестве иллюстрации приведем несколько определений, которые демонстрируют это сложное природное явление.

“*Развитие экосистемы*, чаще всего называемое *экологической сукцессией* (курсив автора. — Г.Р., Т.З.), можно определить по следующим трем параметрам: 1) это упорядоченный процесс развития сообщества, связанный с изменениями во времени видовой структуры и протекающих в сообществе процессов; он определенным образом направлен и, таким образом, предсказуем; 2) сукцессия происходит в результате изменения физической среды под действием сообщества, т.е. сукцессия контролируется сообществом... 3) кульминацией развития является стабилизированная экосистема, в которой на единицу имеющегося потока энергии приходится максимальная биомасса (или высокое содержание информации) и максимальное количество симбиотических связей между организмами. Последовательность сообществ, сменяющих друг друга в данном районе, называется *сукцессией*” (Одум, 1975, с. 324).

“Последовательность изменений, происходящих в нарушенном местообитании, называется *сукцессией*, а достигаемая в конечном счете растительная формация — *климаксом* (курсив автора. — Г.Р., Т.З.)” (Риклефс, 1979, с. 355).

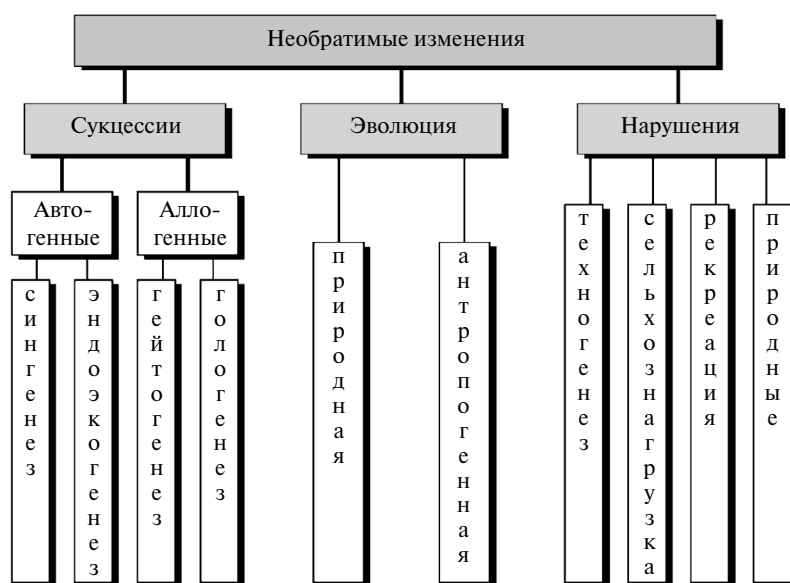


Рис. 1. Классификация необратимых изменений экосистем.

“Процесс развития сообществ называется сукцессией... Сукцессионные изменения сообществ в разной степени связаны с внешними и внутренними по отношению к сообществу факторами, многие сукцессии могут быть вызваны одновременно причинами того и другого рода в их тесном переплетении. В любом случае градиент изменения условий среды и градиент изменения видовых популяций и сообществ оказываются параллельными. *Сукцессии — это экоклин во времени* (курсив наш. — Г.Р., Т.З.)” (Уиттекер, 1980, с. 176).

“Сукцессия — постепенные необратимые... изменения состава и структуры сообщества, вызываемые внутренними (автогенная сукцессия) или внешними (аллогенная сукцессия) причинами” (Миркин и др., 1989, с. 178).

“Изменения растительности (растительных сообществ), имеющие необратимый последовательный характер, называются *сукцессиями* (курсив авторов. — Г.Р., Т.З.). Движущей силой сукцессий являются внутренние процессы (эндогенез) и внешние воздействия (экзогенез). Сукцессии идут непрерывно... В чистом виде автогенные и аллогенные сукцессии не существуют в силу того, что внутренние и внешние причины всегда сопутствуют друг другу” (Ипатов, Кирикова, 1997, с. 254).

“Закономерный направленный процесс изменения состава сообщества в результате взаимодействия живых организмов между собой и окружающей их абиотической средой называется *сукцессией* <...>. Таким образом, сукцессия — это процесс саморазвития сообществ (курсив авторов. — Г.Р., Т.З.)” (Христофорова, 1999, с. 393).

“Экологическая сукцессия — изучение того, как биологические сообщества воссоединяются после естественных или антропогенных нарушений — является главным положением экологии и теоретической базой, лежащей в основе многих аспектов этой дисциплины” (Chang, Turner, 2019, p. 503).

Эта подборка цитат почти за полвека позволяет увидеть как “общую часть” (процесс изменений, развития экосистем), так и различия в определении такого сложного понятия, как “сукцессия”. Например, Одум понимает сукцессию достаточно узко, относя к ней только автогенные процессы, Риклефс — как только вторичную сукцессию, Н.К. Христофорова — как процесс саморазвития, другие авторы рассматривают сукцессию как многомерное и непрерывное явление в пространстве различных характеристик изменений. Особенно сильно гидробиологической сукцессии проточных вод следует считать ее двуединый характер: временная (классическая, присущая данной географической точке) и пространственная (“продольная”)

сукцессии. Это позволяет, с одной стороны, скорректировать наши современные знания о проточных водах, а с другой стороны, способствует лучшему пониманию сукцессии как общеэкологической концепции (Богатов, Федоровский, 2017). Рассмотрению и сравнению этих двух аспектов сукцессионных изменений и посвящена эта статья.

СХОДСТВО ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О СУКЦЕССИЯХ

Примеров сукцессий наземных экосистем множество; это позволяет нам ограничиться лишь фрагментарными иллюстрациями. Для водных экосистем ситуация несколько иная. Первичные сукцессии (носящие локальный характер, но все-таки достаточно многочисленные) для гидрэкосистем возможны, похоже, только в случае либо обрастания антропогенных субстратов судов и гидротехнических сооружений (Marine fouling..., 1952; Зинченко, 1981; Звягинцев, 2005; Халаман, 2009), либо в районах проведения дноуглубительных работ (Сальников и др., 1983; Зинченко и др., 1984), либо в результате подводной вулканической деятельности (Авдейко и др., 1992)¹. В этих условиях сукцессионный процесс схож с сукцессиями для наземных экосистем:

- качественный состав новых местообитаний определяется составом флоры и фауны близлежащих (не нарушенных) территорий; на начальных стадиях видовое разнообразие незначительно, продуктивность и биомасса малы; по мере развития сукцессии эти показатели возрастают;

- с развитием сукцессионного процесса увеличиваются взаимосвязи между организмами (особенно возрастает количество и роль симбиотических отношений), полнее осваивается среда обитания, усложняются цепи и сети питания; уменьшается количество свободных экологических ниш, и в климаксовом сообществе они либо отсутствуют, либо находятся в минимуме;

- структура этих сообществ (в пионерной стадии) характеризуется доминированием небольшого количества видов (фактически с разными типами эколого-ценотических стратегий (ЭЦС); например, в сообществах обрастаний гидротехнических сооружений на северном побережье Азовского моря обнаружено шесть массовых видов с разным типом

¹ Американский эколог Фишер как-то заметил: “Известно несколько задокументированных случаев, когда воздействие наводнения оказывалось достаточно сильным для удаления всей биоты и начала первичной сукцессии. Наводнение подобной силы происходит редко и редко изучается экологами” (Fisher, 1983, p. 11).

питания: гидроидный полип *Perigonimus megas*, усоногий рак *Balanus improvisus*, эпибионты гидроида (сувойка *Zoothamnion* sp. и мшанка *Bowerbankia imbricata*), хищный голожаберный моллюск *Tenellia adspersa* и всеядный краб *Rhithropanopeus harrisi* (Христофорова, 1999, с. 399));

- при автогенных сукцессиях видовое богатство увеличивается, однако пик его приходится на предклимаксовое состояние, когда сообщество представляет собой экотон между серийными и климаксовыми (это “происходит потому, что с ростом фитомассы растет число экологических ниш” (Христофорова, 1999, с. 402) или “иногда вследствие усиления конкуренции и некоторых других причин видовое разнообразие, сначала возрастающее, несколько снижается” (Константинов, 1986, с. 360));

- в ходе сукцессии, примерно по одной схеме, меняется и круговорот биогенных элементов; для наземных экосистем на начальных стадиях сукцессии минеральные компоненты черпаются растениями из почвенных запасов, а далее основным источником минерального питания становится разложение мертвого органического вещества; аналогична и схема для водных экосистем — “на начальных стадиях развития экосистем круговорот минеральных веществ открыт, роль детрита в регенерации биогенов незначительная, скорость обмена между биоценозом и биотопом высокая. В дальнейшем круговорот становится более закрытым, поскольку в значительной степени замыкается в пределах биоценоза. Соответственно этому, скорость обмена между сообществом и биотопом снижается, роль детрита, количество которого в экосистеме возрастает, увеличивается” (Константинов, 1986, с. 361). На примере Куйбышевского водохранилища показано, что изменения в структуре донных биоценозов на фоне возрастания эвтрофирования сопровождаются увеличением продуктивности первичных звеньев трофических уровней при включении в круговорот биогенных веществ за счет обменных потоков азота и фосфора, захороненных в донных отложениях (Варламова, 1998; Зинченко, 2003);

- в результате эксплуатации наземных и водных экосистем и индустриальной деятельности за их пределами, оказывающими определенное направленное воздействие на них, “возникает своеобразная — антропогенная форма экзогенной сукцессии. Причиной ее становится не результат жизнедеятельности биоценозов, а закономерные изменения биокосного компонента под влиянием антропогенных воздействий” (Константинов, 1981, с. 76). Такого рода сравнения можно продолжить.

Устойчивое состояние, к которому стремится сукцессионный процесс, носит название “климакс”. Концепция моноклимакса Клементса (Frederic Edward Clements, 1874—1945; в данной географической зоне [точке] любая сукцессия приходит к одному климаксовому состоянию) была подвергнута критике: Тэнсли (Arthur Tansley, 1871—1955) предложил концепцию поликлимакса (в данной точке любая сукцессия приходит к различным климаксовым состояниям), а Уиттекер (Robert Harding Whittaker; 1920—1980) — концепцию климакс-мозаики (в данной географической точке, области, достигшие климакса, чередуются с более молодыми областями). Формально, антитезисом клементсовской концепции моноклимакса (полная конвергенция автогенных сукцессий в одном районе) стала идея климакс-континуума. Исходя из того, что характер климакса зависит от особенностей растительности и природных условий, Уиттекер предлагал различать типы климакса по соотношению длительности жизни доминантов и продолжительности процесса формирования устойчивого сообщества (табл. 1).

Выделяют два основных типа сукцессионных смен (Христофорова, 1999, с. 393):

- с участием как автотрофного, так и гетеротрофного населения;

- с участием лишь гетеротрофов; причем в этой ситуации сукцессия идет только в таких условиях, где создается предварительный запас или постоянное поступление органических соединений, за счет которых существует сообщество (в сильно загрязненных органическими веществами водоемах, в береговых валах макрофитов, выброшенных морем, в скоплениях разлагающейся растительной массы, в пещерах с гуано летучих мышей и т.п.).

Создание искусственных экосистем путем подбора и оптимизации их структуры — одно из актуальных направлений прикладной экологии. Например, создание травосмесей для газонов (при этом различают три основных типа газонов (Газоны..., 1977) — спортивные (устраиваемые на стадионах, футбольных полях, теннисных кортах, площадках для гольфа, крикета, бадминтона, площадках для игр в школах и детских садах, ипподромах и пр.; Абрамишвили, 1970), декоративные (создаваемые в садах, дачах, парках, скверах, бульварах, лесопарках, лугопарках, на объектах жилой, промышленной, коттеджной застройки; декоративные газоны подразделяются, в свою очередь, на партерные, обыкновенные или садово-парковые, луговые и цветущие, мавританские газоны; Миркин, Анищенко, 1994; Кочарян, 2000), специальные (устраиваемые на аэродромах, откосах шоссе-

и железных дорог, гидротехнических сооружениях, рекультивируемых площадях — карьерах, свалках, фитомелиорация солончаков и т.п.; Синельников, 1998; Янтурин, 1998)). При этом, естественно, требования к газонным травосмесям различны. Например, футбольное поле должно быть густым, выдерживать большие нагрузки, мяч не должен скользить, поле для гольфа должно еще обладать и повышенными декоративными качествами, газоны специального типа имеют в основном санитарно-гигиеническое значение (дернина газона закрепляет почву, травостой поглощает из атмосферы часть пыли и газов, приглушает шум, повышает относительную влажность воздуха и пр.). Кроме того, мы все знаем об аквариумах (океанариумах), рисовых полях, мелиоративных и транспортных каналах, водохранилищах, прудах для аквакультуры рыб и других водных организмов, городских и сельскохозяйственных прудах, водоемах при противопожарном обустройстве лесов и для обработки сточных вод, и пр.; все это примеры искусственных водных экосистем.

В табл. 1 мы постарались привести аргументы в пользу сходства общеэкологических и гидробиологических взглядов на сукцессионные изменения искусственных экосистем (в качестве примера были выбраны процессы формирования устойчивых травосмесей и обрастания водоводных каналов). Так, создание устойчивых и высокопродуктивных травосмесей изучалось уфимскими геоботаниками (Миркин и др., 1987), а под руководством Н.Ю. Соколовой были проведены исследования обрастаний всех водоводов Учинского канала и очистных сооружений Восточной водопроводной станции Москвы, когда были получены уникальные данные по биологии и продукционному потенциалу нескольких массовых и редких видов хирономид подсем. Orthoclaadiinae (Соколова и др., 1981; Зинченко, 1982), выявлены причины проникновения личинок через систему всех этапов очистки в водопроводную воду, доходящую до потребителя, и даны соответствующие практические рекомендации. Таблица весьма наглядна и не требует комментариев.

Завершая этот раздел, еще раз вернемся к *дилемме курицы и яйца*, т.е. соотношению экологии и гидробиологии. Эту проблему, так или иначе, обсуждают многие гидробиологи (Фёдоров, 1977, 1987; Алимов, 2000; Протасов, 2005, 2011; Богатов и др., 2007; Дмитриев и др., 2020; Зинченко, Розенберг, 2022). Еще в 20-х гг. прошлого столетия немецкий гидробиолог Ленц (цит. по: Зинченко, Розенберг, 2022, с. 114) отдавал предпочтение гидробиологии. С другой стороны, Г.Г. Винберг

(1977, с. 6) писал: “В гидробиологии раньше, чем в экологии наземной жизни, были начаты исследования надорганизменных систем (таких как, например, планктон), что и *положило начало обособлению этой науки* (курсив наш. — Г.Р., Т.З.)”. Это не совсем справедливо по отношению, например, к фитоценологии, которая признается частью общей экологии и в которой основным объектом изучения также являются растительные сообщества (Миркин, Наумова, 1984, 2017; Миркин и др., 2001). Еще менее убедительно выглядит противопоставление гидробиологии и водной экологии (см., например, Зилов, 2009, с. 9): в первом случае говорится о том, что гидробиология изучает “структуру и функционирование водных экосистем”, во втором — изучаются “водные экосистемы как совокупность трех взаимодействующих компонентов: водной среды, водных организмов и деятельности человека”.

“Сейчас уже общепризнано, что гидробиология — экологическая наука, являющаяся частью экологии, поэтому иногда ее называют водной экологией” (Семерной, 2008, с. 5). Аналогичной точки зрения придерживается А.Н. Камнев (2015): “Гидробиология является экологической наукой, которая изучает особенности функционирования водных экосистем”. И еще: “Экология универсальна, поскольку изучает надорганизменные системы независимо от среды обитания — воздушной или водной. Один из постулатов экологии можно сформулировать так: популяции, сообщества и экосистемы, независимо от их состава, локализации и среды обитания организмов, функционируют по одним и тем же законам. “<...> *Экологические аспекты гидробиологии просто вошли в общий свод экологических закономерностей*. Экология, безусловно, едина и деление ее на гидроэкологию и атмоэкологию (или терраэкологию) достаточно искусственно и может быть чисто методическим (курсив наш. — Г.Р., Т.З.)” (Протасов, 2011, с. 31). В письме А.И. Баканова А.А. Протасову от 24 июня 2003 г. (Протасов, 2005, с. 84) дана такая интересная оценка: “В своей известной статье 1977 г. “Заметки о парадигме вообще и экологической парадигме в частности” В.Д. Фёдоров пишет, что “гидробиологи совершенно безосновательно претендуют на право именовать гидробиологию самостоятельной биологической дисциплиной, поскольку не имеют собственной парадигмы, сколько-нибудь заметно отличающейся от экологической”. Г.Г. Винберг писал, что гидробиология — экология гидросферы, т.е. он согласен с Фёдоровым. А.С. Константинов понимал гидробиологию уже, как изучение только *биологической* компоненты экосистем, изучение же

Таблица 1. Сукцессии в естественных и искусственных экосистемах

Теоретические конструкции и модели	Естественные и искусственные наземные экосистемы (травосмеси)	Естественные и искусственные водные экосистемы (водоводные каналы)
Аксиома аптiroванности	Адаптивный подход: не улучшать дорогим путем неблагоприятные условия среды для выращивания трав, а подбирать виды трав, которые достаточно продуктивны и устойчивы в этих неблагоприятных условиях	Выделение экологических групп организмов в процессе обрастания — результат длительного адаптогенеза. Так, А.А. Протасов (2010, с. 41) определяет экологическую группу гидробионтов как “совокупность организмов, населяющих наиболее крупные биотопы в контурных и внутренних областях гидросферы и конвергентно обладающих рядом близких по своему характеру адаптаций, позволяющих наиболее эффективно использовать ресурсы в условиях этих биотопов”. Еще один пример адаптации — впервые зарегистрированный (за 15 лет наблюдений) феномен смены режима циркуляции в оз. Шира (Северо-Минусинская котловина) в 2015 и 2016 гг. с меромиктического на толомиктический и “возврат” в 2017 г. вновь к меромиктическому. Наблюдавший это Д.Ю. Рогозин (2019, с. 57) весьма обоснованно считает, что “ветровое воздействие в сильной степени определяло стабильность весенних профилей и, соответственно, устойчивость к перемещиванию осенью”. Следствием нарушения меромиксии стало исчезновение пурпурных серых бактерий
Принцип “плотной упаковки” экологических ниш	Включать в травосмесь виды с разным отношением к факторам среды	Субстрат для обитания позволяет сосуществовать большинству водных, преимущественно донных, организмов: бактерий, грибов, нитчатых и одноклеточных водорослей, макрофитов (<i>Potamogeton</i> , <i>Elodea</i> , <i>Myriophyllum</i>), губок, мшанок, червей-олигохет, пиявок, моллюсков, в том числе дрейссены (<i>Dreissena</i>) и многих личинок насекомых, прежде всего хирономид (<i>Chironomidae</i>), ручейников (<i>Trichoptera</i>)
Принцип замкнутости	Закрытость травосмеси от внедрения незапланированных компонентов — сорняков и видов местных лугов (фактически, следствие из предыдущего принципа)	Абиссальная зона — зона наибольших морских глубин (глубже 3000 м), населенная сообществами бентоса океанического дна. Эта территория лишена растений из-за постоянного отсутствия света, а фауна должна была претерпеть сильную адаптацию к экстремальным условиям: отсутствие света, низкая концентрация кислорода, высокое давление и низкая температура. Гидротермальные сообщества абиссали (черные и белые курильщики [Галкин, 2002]) — это пример реализации <i>принципа замкнутости</i> для гидроекосистем
Принцип различных типов эколого-ценотических стратегий (ЭЦС) видов	Подбор видов с разными типами ЭЦС (разный характер корневой системы [максимум корней на разной глубине], разная ритмика фенологического развития [поочередное зацветание с ранней весны до поздней осени], разная реакция на климатические условия и пр.)	Перечисленные выше виды в сообществах обрастателей, несомненно, принадлежат разным типам ЭЦС

Принцип сукцессионного замещения	Программированная сукцессия (обеспечивает постоянную “продукционную волну”, когда виды трав закономерно перераспределяют используемые ресурсы и поочередно достигают максимального развития, что снижает конкуренцию и обеспечивает высокую урожайность травосмеси весь срок ее эксплуатации (Миркин, 1985; Миркин и др., 1987))	По данным о составе и распределении обрастающих головных канала, по которому вода Учинского водохранилища поступает на очистные сооружения Мосводопровода (Соколова и др., 1981; Зинченко, 1982), оптимальные условия для существования на стенках канала находит дрейссена (<i>Dreissena polymorpha</i> Pallas), биомасса которой в 5 раз выше, чем в среднем по Учинскому водохранилищу — 5.2 кг/м ²
Правило обязательности заполнения экологической ниши	Реализуется либо путем существенных различий видов по размерам, либо внедрением в состав травосмеси видов “дикой” флоры с окрестных территорий	Аналогично осуществляется заполнение субстратов гидротехнических сооружений. Так, ценоз обрастающих из 40 видов гидробионтов осуществляет сезонное заполнение экологических ниш (Соколова и др., 1981, с. 184)
Типы климатика по Уиттекеру (1980)		
Аклимакс	В сообществе доминируют организмы время генерации которых (T_0) меньше, чем цикл изменения условий среды (T_c): $T_0 < T_c$. Изменения сообществ беспрестанно; климатические и серийные сообщества неразличимы	Примером аклиматика является океанический планктон: состав быстро разноточающихся водорослей варьирует ежесуточно в зависимости от погодных условий. Различить стадии сукцессии невозможно. В ценозах зоообрастателей гидротехнических сооружений доминируют организмы, время генераций у которых меньше, чем развитие субстрата фитообрастаний. Изменения сообществ связаны с динамичностью сработки уровня воды
Циклоклимакс	Цикл генерации доминантов совпадает с годичными колебаниями условий среды ($T_0 \approx T_c$). Климатик может быть охарактеризован главными доминантами-однолетниками, но серийные сообщества от него неотличимы; пример — сингузия однолетников в пустыне	Аналогичные годичные циклы доминирования генераций макрофитов в прибрежье озер, водохранилищ и других водных объектов
Катаклимакс	Генерация доминантов происходит в период между повторяющимися воздействиями среды ($T_0 \gg T_c$), уничтожающими растительность (пожары, заносы и т.д.); климатические и серийные сообщества в большей или меньшей степени различимы	Развитие поливолтирных доминантов двукрылых насекомых в периоды между сработкой уровня в водохранилищах. “Ниже плотин ГЭС практически всех крупных водохранилищ имеют место большие ежесуточные и недельные колебания уровня воды. <...>. Каждая водная масса характеризуется своими качеством и комплексом планктонных организмов” (Дзюбан, Кузнецова, 1981, с. 164). Вселение чужеродных видов может не оказывать влияния на сукцессионный процесс, ускорять или тормозить процесс развития экосистемы (примеры см. Алимов и др., 2013, с. 305)

Суперклимакс	Генерация доминантов длительна, изменения среды незначительны ($T_0 > T_c$), биомасса низка, популяции более или менее стабильны, но серийные сообщества неотличимы от климаксовых; это явление характерно для тундр, где зрелые и молодые сообщества слагаются одними и теми же немногочисленными доминантными видами	Вселение из западной Атлантики в Черное море гребневика мнемипсиса (<i>Mnemiopsis leidyi</i>) изменило направление потока энергии в планктоне экологической системы. Вместо трофической цепи зоопланктон — рыбы-планктофаги поток энергии направился по цепи зоопланктон — мнемипсис (Алимов и др., 2013, с. 301)
Эуклимакс	Генерация доминантов длительна, изменения состава доминантов в ходе сукцессии более или менее непрерывны ($T_0 > T_c$), биомасса высокая; серийные сообщества хорошо отличимы от климаксовых (классическая сукцессия)	В природе аллогенные и аутогенные сукцессии налагаются друг на друга и оказывают сильное взаимное влияние. Это особенно относится к сообществам речных экосистем, где гидробионты, связанные трофическими отношениями, могут быть разделены пространственно, однако вероятность их взаимодействия существенно повышается из-за способности к дрейфу и иным миграционным перемещениям по течению (Зинченко, Шитиков, 2015)
Модели-механизмы сукцессии (эуклимакс) в природных сообществах (Connell, Slatyer, 1977; Миркин и др., 1989; Смелянский, 1993)		
Стимуляция	Соответствует классическому пониманию, когда в ходе сукцессии смена видов связана с постепенным улучшением условий среды (например, зарастание скал, когда сменяются лишайники, мхи, травы, кустарники, деревья)	Алас — форма рельефа (встречается в Якутии), образованная при вытаивании подземных льдов (термокарст); низина аласа обычно покрыта заболоченным озером, а склоны — лугово-степной растительностью (Босиков, 1991). Сукцессионный процесс на аласах проходит через несколько стадий трофности к стадии заболачивания ("старение озер"), начальные стадии сукцессий (Гоголева и др., 1987) всегда представлены травяными сериями (3–8 лет; с преобладанием <i>Linnaea stelleri</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Potentilla anserina</i> , <i>Lupinus pentaphyllus</i> , <i>Agrostis gigantea</i> и др.), березово-кустарниковыми (до 10–20 лет с господством <i>Salix bebbiana</i> , <i>S. pseudo-pentandra</i> , <i>S. pyrolifolia</i> , <i>Betula pendula</i>), березово-лиственнымными молодняками с изреженным травяно-кустарничковым покровом с началом восстановления лесного напочвенного покрова (до 30–50 лет), листовничного молодняка (от 30 до 70 лет)
Ингибирование	Соответствует обратному процессу ухудшения условий среды, сукцессия замедляется и может остановиться до достижения устойчивого состояния (климакса). Дальнейшее развитие сукцессии возможно только при нарушениях, как вариант биотической сукцессии (олени копытами нарушают сплошной ковер мхов, развивающихся на пожарищах, и дают возможность поселиться травам)	“В связи с развитием техногенного общества антропогенная нагрузка на водные объекты достаточно интенсивно растет. <...> При этом изменение гидрологических параметров водных объектов, увеличение объемов вылова, совершенствование орудий лова способствовали тому, что одни виды гидробионтов исчезали, численность других значительно сокращалась, а взамен экологические ячейки заполнялись другими видами, для которых новые условия существования были более приемлемыми” (Пукало и др., 2020, с. 34)

Толерантность	В ходе сукцессии происходит некоторое ухудшение условий среды, что компенсируется за счет поселения все более и более S-толерантных видов (см. типы ЭЦС [Grime, 1979; Грайм, 2005]; так, при восстановлении леса, поселение ели возможно только под полог ольхи, т.е. при некотором ухудшении условий)	Сукцессионные преобразования в бобровых прудах в условиях малых равнинных рек связаны с упрощением трофической структуры. Происходит формирование рыбного населения с заменой планктофагов на детритофагов. Отмечен высокий темп сукцессионных изменений. “Зарегулирование стока и гидрохимические изменения оказывают влияние на все участки, включая прежде всего те, которые находятся ниже по течению, вне зоны активности бобров” (Завьялов и др., 2005, с. 166)
Нейтральность	Соответствуют сукцессии как чисто популяционному процессу смены популяций видов с разными жизненными циклами и разными ЭЦС; чаще эта модель распространяется только на формирование видового состава, а количественные соотношения между видами обуславливаются ослабленным проявлением эффектов стимуляции, ингибирования или толерантности	Эндемичный митник Фурбиша (<i>Pedicularis furbishiae</i>) встречается вдоль р. Мейн в области, подверженной периодическому затоплению (Menges, 1990). Паводки часто уничтожают некоторые популяции растений, но в то же время они создают новые прибрежные местообитания, пригодные для поселения новых популяций. В данном случае метапопуляция — самая подходящая единица изучения в речном бассейне. Формирование метапопуляций планктонных и донных сообществ в высокоминерализованных реках происходит в результате либо синхронных действий факторов среды аридной зоны, либо стохастических процессов, определяющих нарушение баланса иммиграции и вымирания локальных популяций (Шитиков, Зинченко, 2014)
Эргодичность	Это специальное свойство некоторых динамических систем, состоящее в том, что в процессе эволюции почти каждое состояние с определенной вероятностью проходит вблизи любого другого состояния системы (Feller, 1950). Для эргодических систем математическое ожидание по временным рядам должно совпадать с математическим ожиданием по пространственным рядам. То есть для определения параметров системы можно долго наблюдать за поведением одного ее элемента, а можно за очень короткое время рассмотреть все ее элементы (или достаточно много элементов). Если система обладает <i>свойством эргодичности</i> , то в обоих случаях получаются одинаковые результаты. Этот вывод из теории эргодических цепей Маркова достаточно нов для экологии; Р. Макартур (2021) предложил разнообразие потоков энергии между звеньями как меру устойчивости к сбоям	Наводнения в реках вызывают разрушение функциональных связей генетически обусловленных общностей экосистем и эргодичность ландшафтов (Богатов, 1995). Формируется эндогенный механизм взаимодействия ландшафтов и экосистем. Это вызывает перманентные перегруппировки видов в биотических сообществах. При трансформации речных систем проходит ряд событий: • изменения среды обитания (почвы, растительность, режим потока, водная растительность, морфология русла, режим осадконакопления, гидрологический режим и качества вод и т.п.); • изменения в составе биотических сообществ, элиминация некоторых видов, нарушение или ослабление биопродукционного процесса; • развитие эрозийных процессов, изменение и активизация геохимических потоков; • активизация расселения животных и растений и существенные изменения в структуре сообществ, развитие быстро протекающих сукцессий и др. (Богатов, Федоровский, 2017)

экосистем в целом — это не задача гидробиологии как науки биологической (выделено А.И. Бакановым. — Г.Р., Т.3.)”.

Решение *дилеммы курицы и яйца* в пользу того, что гидробиология большинством исследователей рассматривается как раздел экологии, понадобилось нам для унификации терминологии и представлений о сукцессионных изменениях гидроэкосистем². “Взаимообогащение двух противоположных (и не только. — Г.Р., Т.3.) научных областей зачастую приводит к обнадеживающим результатам в плане постановки интересных вопросов, если не всегда ответов на них” (Fisher, 1983, p. 7).

РАЗЛИЧИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О СУКЦЕССИЯХ

Но вернемся к сукцессиям наземных и водных экосистем. Напомним, что изменение в сообществах с течением времени, присущее данной географической точке с последующим внешним воздействием, является классическим примером *аллогенной сукцессии*. Восстановление сообществ может и должно определяться такими понятиями как состав видов, их численность, доминирование. Основные разногласия исследователей связаны с общностью моделей сукцессионных изменений как в близких, так и в корне отличающихся типах экосистем. Так, например, одни (Drury, Nisbet, 1973, p. 337) предлагают делать обобщения только в том случае, если мы ограничиваем сферу исключительно лесами умеренной зоны, другие (McIntosh, 1980) ставят вопрос о существовании общей модели, которую еще предстоит открыть. При этом в последнее время наметились разнообразные попытки наложения пространственной модели на этот процесс. В наземных экосистемах, наравне с экоклинами и топоклинами (распределение популяций по экологическим и пространственным градиентам) и ценозококлинами и ценотопоклинами (для сообществ), используются представления о хроно- и ценохроноклинах (синоним изменения во времени) и *циклических сукцессиях* (с возвратом к исходному состоянию при цикличности больше 10 лет; например, гологенез растительности речных пойм (Миркин, 1974; Миркин и др., 1989)); на “границе” наземных и водных экосистем говорят о *ландшафтных сукцессиях* (саморазвитие целых ландшафтов на примере формирования островов в водохранилищах Днепра; Зимбалева, 1987). Для

водных экосистем популярными стали представления о *продольной* (longitudinal) *сукцессии* (Sheldon, 1968; Fisher, 1977, 1983; Goldstein, 2007; Зинченко, Шитиков, 2015; Богатов, Федоровский, 2017, и др.).

Продольная сукцессия определяется как последовательность сообществ в проточных водах от истоков до устья крупных рек (Fisher, 1983, p. 16). “Продольные изменения геоморфологических и гидравлических характеристик речных систем оказывают существенное влияние на распределение речных организмов. <...> В продольном профиле реки закономерно изменяется качество среды обитания гидробионтов за счет как абиотических факторов, так и жизнедеятельности речных организмов. В результате происходит изменение видового состава биоты, которое может иметь плавный или скачкообразный характер” (Богатов, Федоровский, 2017, с. 316, 317). Фактически продольные изменения не зависят от времени и не включают в себя восстановление (атрибут вторичных сукцессий) после окончания внешнего воздействия. Основными факторами продольной модели проточных вод называют (в частности, по отношению к распределению рыбных сообществ (Fisher, 1983)) глубину, скорость потока, температуру, уклон, тип субстрата, распределение донных беспозвоночных и пр. Особенности “макросреды обитания (включают продольные изменения характеристик русла, речного стока, качества воды и температуры) и определяют долготное распространение различных видов. Среда обитания также включает в себя распределение гидрологических и структурных особенностей, составляющих реальное жизненное пространство организма, называемое микросредой обитания. Общая среда обитания, доступная для вида при любом течении реки, представляет собой площадь перекрытия между доступной микросредой обитания и подходящими характеристиками макросреды обитания” (Bovee, 1982, p. V).

Для объяснения сложного комплекса сукцессионных явлений в водотоках было предложено достаточно много различных концепций (Богатов, Федоровский, 2017, с. 295; Барышев, 2020, с. 223):

- концепция речного континуума (Vannote et al., 1980);
- концепция градиента речного биома, продольной русловой сукцессии (Fisher et al., 1982);
- дисконтинуальные модели речных сообществ, в том числе концепция динамики пятен / ячеек (the patch dynamics concept — Townsend, 1989), в рамках которой рассматриваются относительно дискретные группировки и сообщества в динамически меняющихся условиях среды;

² Отметим, например, что в очень интересной монографии о речной гидрологии и гидробиологии (Богатов, Федоровский, 2017) авторы вообще избежали понятия “сукцессия”, а говорили о *концепции речного континуума*.

- комбинированная концепция функционирования речных экосистем (Богатов, 1995), рассматривающая концепции речного континуума и динамики пятен в комплексе; “тем не менее наличие в период межени четко выраженной продольной континуальности в изменениях индекса Шеннона фито- и зообентосных сообществ, трофической структуры беспозвоночных, соотношения в потоке органических частиц разного генезиса и т.п. указывает на оправданность применения положений комбинированной концепции функционирования речных экосистем (Богатов, 1995), представляющей собой синтез концепций речного континуума (Van note et al., 1980) и динамики ячеек / пятен (Townsend, 1989)” (Богатов, Федоровский, 2017, с. 344);

- концепция синтеза речных и прибрежных экосистем;
- концепция пульсации паводка (Junk et al., 1989);
- вспомогательные концепции, учитывающие влияние на речные сообщества отдельных природных факторов (в том числе дренажно-транзитная концепция, определяющая функциональную значимость водосборных бассейнов при формировании речного континуума);
- концепция серийных (множественных) нарушений (Ward, Stanford, 1983);
- волновая концепция (river wave concept; Humphries et al., 2014);
- модель ландшафтных фильтров (Poff, 1997);
- модель синтеза речных экосистем (Thorp et al., 2006);
- предлагается выделение статистически значимых изолированных зон, на границе которых происходит сукцессионная смена видового состава гидробионтов (Шитиков, Зинченко, 2014) как расширение применений концепции функциональных зон Торпа с соавт. (Thorp et al., 2006).

Скорее, следует говорить не о различиях, а о разной степени изученности процесса сукцессии в наземных и водных экосистемах. При этом “лидерство” принадлежит как наземным (например, исследование разного рода “клинальных” изменений), так и водным экосистемам (продольная сукцессия в реках).

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ СУКЦЕССИОННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ

Популяризации “сукцессионных идей” (изучению разногодичной изменчивости) во многом способствовало развитие методологии и методов математического моделирования (как наземных, так и водных экосистем). Число моделей такого рода не поддается исчислению, и, естественно, не

претендуя в этой части на полноту обзора, приведем в качестве примера лишь несколько моделей, к которым авторы либо имели прямое отношение, либо хорошо известные им по литературным источникам (табл. 2). Классификация методов моделирования и, соответственно, самих моделей дана по: Розенберг, 1984; Шитиков и др., 2005.

За каждой моделью стоит либо крупная статья (серия статей), либо монография; это не позволяет посвятить их интерпретации много места (кроме того, в табл. 2 приведены ссылки на соответствующие публикации). Для иллюстрации приведем лишь некоторые данные по модели пространственно-временной динамики сообществ хирономид (Chironomidae, Diptera; табл. 3, рис. 2) в Куйбышевском водохранилище (Зинченко, Шитиков, 2021).

Анализ многолетней (50 лет, 7 точек) динамики ценоза хирономид (Chironomidae, Diptera) показал, что с 1966 по 1975 г. на всех плесах Куйбышевского водохранилища (около 500 км, 9 точек) наблюдается стабилизация таксономического состава на фоне общего увеличения численности бентоса (табл. 3). Начиная с 1975 г., который был наиболее жарким и маловодным, наблюдается вспышка развития всего бентоса, и при сохранении массовых видов в донных сообществе хирономид стали регистрироваться малочисленные виды — *Microchironomus tener*, *Harnischia fuscimana*, *Polypedilum scalaenum* и др. Дальнейший анализ экологических показателей донных сообществ хирономид в период эвтрофирования водохранилища (1985–1992 гг.) показал снижение видового разнообразия (Зинченко, 2003) при одновременном росте общей численности за счет одного-двух доминантных видов хирономид (*Chironomus plumosus*, *Procladius ferrugineus*). После 1992 г. начался период сукцессионного восстановления экосистемы водохранилища, который продолжается до настоящего времени.

Метод главных компонент позволил выделить два главных фактора, которые с известной степенью осторожности можно интерпретировать как PC_1 (21.1%) — фактор пространственной (продольной) изменчивости (“сукцессии”) и PC_2 (14.3%) — собственно, сукцессионный фактор (изменения во времени). На рис. 2 представлен результат, полученный методом анализа траекторий АСТ (Analysis of Community Trajectories; Saceres et al., 2019). К сожалению, метод АСТ не позволяет непосредственно визуализировать многомерные траектории, но можно выполнить их приближенное проецирование (через взаимосвязанную последовательность точек) на плоскость двух главных координат ($PC_1 \rightarrow PC_2$), если характер

Таблица 2. Примеры моделей динамики наземных и водных экосистем

Естественные и искусственные наземные экосистемы	Естественные и искусственные водные экосистемы
Эмпирико-статистические модели	
Модель хроноклинов высоты растений луговых сообществ поймы Средней Лены (Кононов, Неустроева, 1976)	Статистическая модель Куйбышевского водохранилища (Меншуткин и др., 1998)
	Модель пространственно-временной динамики сообществ хирономид (Chironomidae, Diptera) в Куйбышевском водохранилище (Зинченко, Шитиков, 2021)
Самоорганизующиеся модели	
Модель продуктивности аласных сенокосов Центральной Якутии (Кононов, Розенберг, 1981)	Модель связи между гидрохимическими и гидробиологическими показателями для донных организмов малых рек, расположенных в Среднем Поволжье (Шитиков и др., 2005; Розенберг, 2013)
Аналитические модели	
Модели потенциальной эффективности наземных экосистем (Брусиловский, Розенберг, 1979; Розенберг, 2009)	Классические модели Лотки—Вольтерра, модели пресноводных экосистем (Агейков, 2002)
Марковские цепи как модели растительной сукцессии (Денисенко и др., 1996; Логофет и др., 2005; Логофет, 2010)	Динамика водохранилищ равнинного типа (Крестин, Розенберг, 1996, 2002)
Странные аттракторы в динамике растительности (Розенберг, 1985)	
Имитационные модели	
Модели луговой растительности (Гильманов, 1978; Grassland Simulation..., 1978; Розенберг, 1981, 1984)	Модели экосистемы оз. Байкал (Ащепкова и др., 1978; Меншуткин, 1993; Зилов, 2006) и других пресноводных озер (Крогиус и др., 1969; Меншуткин и др., 2014)
	Модели сезонной и сукцессионной изменчивости морских экосистем (Ворович и др., 1981)
	Модель гидроэкосистемы р. Сена (Even et al., 1998)

Таблица 3. Распределение средних показателей видового разнообразия ценоза хирономид (Chironomidae) в плесах Куйбышевского водохранилища за разные периоды наблюдений (n — число видов; H — индекс разнообразия Шеннона, бит/экз.; N — численность, экз./м²)

По периодам наблюдений				По участкам водохранилища (север — юг)			
год	n	H	N	плёсы	n	H	N
1966	9.67	1.54	677	Волжский (В)	9.14	1.71	1014
1975	8.22	1.22	778	Волго-Камский (ВК)	6.57	1.23	601
1984	8.00	1.17	1828	Камский (К)	6.57	1.47	350
1992	3.56	1.03	1028	Тетюшинский (Т)	7.14	1.40	662
2002	7.67	1.65	1360	Ундорский (УН)	7.71	1.61	2128
2009	7.44	2.01	1752	Ульяновский (УЛ)	5.71	1.29	1576
2016	4.11	1.60	481	Новодевиченский (Н)	8.43	1.82	1832
среднее	6.95 ± 0.43	1.46 ± 0.08	1131 ± 143	Приплотинный (П)	6.43	1.76	1140
				Черемшанский залив (Ч)	4.86	0.83	873

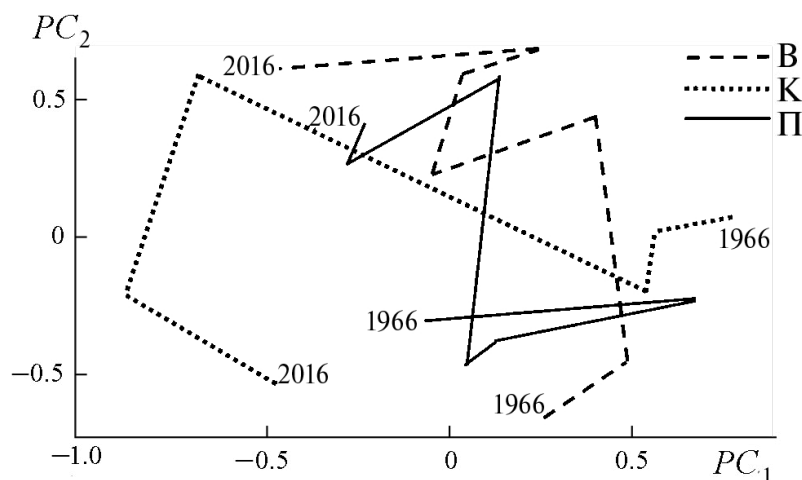


Рис. 2. Проекция динамических траекторий видовой структуры хирономид по плесам (В — Волжский, К — Камский, П — Приплотинный) на плоскость двух главных компонент; годы — начало (1966 г.) и конец (2016 г.) траекторий, остальные даты наблюдений — в узлах ломаных прямых.

данных позволяет пренебречь той информацией, которая аккумулирована в остальных осях.

Из всех проанализированных плёсов только Камский имел противоположную другим ориентацию как по оси PC_1 , так и по оси PC_2 . Специфический характер многолетней динамики структурных характеристик сообществ хирономид Камского плеса можно связать со значительной неоднородностью водных масс, особенностями гидрологических условий и гидрохимического режима. Это позволяет по данному параметру (ценоза хирономид (Chironomidae, Diptera)) отдать предпочтение версии о том, что Кама впадает в Волгу, а не наоборот. Может быть, это и есть одно из оснований для решения споров о “главности” рек Волга и Кама.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Еще один момент, на который хотелось бы обратить внимание. Экология — это междисциплинарная, но в большей степени биологическая дисциплина. Сукцессия, круговорот вещества в природе — явно экологические процессы. Однако, к сожалению, даже “внутри” биологических дисциплин наблюдается желание каждый раз “изобретать свой велосипед”. Так, гидробиологи достаточно подробно рассматривают роль микробной “петли” в продукционных процессах в планктонных сообществах и предлагают оригинальные теоретические конструкции для ее описания (Копылов и др., 2007; Копылов, Косолапов, 2011); А.А. Титлянова и А.Д. Самбуу также рассуждают о “петлях” в описании биотического круговорота, подчеркивая, что “у нас еще слишком мало данных для характеристики круговорота паутины [пищевая сеть. — Г.Р.] и нет

теории [выделено нами. — Г.Р., Т.З.], позволяющей выделить то сочетание петель, для которого баланс вещества будет близок к нулю” (Титлянова, Самбуу, 2016, с. 21). Или, например, ставшие уже классическими модели автогенных сукцессий (Connell, Slatyer, 1977; Botkin, 1981; Миркин, Наумова, 2017; см. выше рис. 1 и табл. 1) — благоприятствования, толерантности, ингибирования и нейтральности, — как представляется, хорошо “ложатся” на сукцессии в рамках “травяного биома”, но практически не используются гидробиологами.

Процесс “изобретения велосипеда” свойственен не только взаимоотношениям экологии и гидробиологии. Еще на ранних стадиях становления экологической науки наблюдалось сходное противостояние, в частности ботаники и зоологии: “Напротив, развитие науки экологии было затруднено в ее организации и искажено в ее росте из-за раздельного развития экологии растений, с одной стороны, и экологии животных, с другой — In contrast, the development of the science of ecology has been hindered in its organization and distorted in its growth by the separate development of plant ecology on the one hand and animal ecology on the other” (Clements, Shelford, 1939, p. V). Приведение терминологии и концепций во всех дисциплинах экологического профиля к единому знаменателю — это движение не только в направлении унификации терминологии, но и попытка через экологию проточных вод и экологическую сукцессию способствовать лучшему пониманию между специалистами и, как следствие, взаимному обогащению экологии и гидробиологии.

Нельзя не отметить и очень интересную работу Г.А. Заварзина (2007) об эволюции, сукцессии

и хаэссеитасе. Последнее понятие (лат. *haecceitas* — этость) — подчеркивает несводимость единичного существования к сущности, обобщению (различие между понятием “человек” и понятием “Сократ”; Грицанов, 2002) — было предложено на рубеже XIII–XIV вв. И.Д. Скотом³. В контексте нашей работы это единство времени и пространства действия, существование здесь и сейчас. В рамках этих представлений вся экологическая и гидробиологическая информация — это информация, полученная “здесь и сейчас”. Все необратимые изменения (рис. 1) — есть только настоящее (хаэссеитас; будущее над ним не властно, а прошлое дает только материал для настоящего). Таким образом, экологические законы в точке времени и пространства обусловлены “функцией и взаимосвязью между разнородными компонентами” (Заварзин, 2007, с. 339). Любая речная экосистема представляет собой мозаику небольших участков с различными формами сукцессионных изменений, поэтому важно учитывать степень этой неоднородности, основываясь на сути биологических процессов (Fisher et al., 1982; Зинченко, Шитиков, 2015). Современная теория сукцессий “привязана” к конкретной точке пространства (хроноклин); если мы говорим о сукцессии по некоторому градиенту (топохроноклин или хронотопоклин, экохроноклин и пр.), то такая теория, как и специальная терминология, только начинают создаваться.

Наконец, приведем слова испанского гидробиолога и эколога Р. Маргалефа (1992, с. 161), который, как всегда, парадоксален: “Климат оборачивается просто названием утопии, созданной группой экологов. Но это-то и хорошо, поскольку он может служить идеальным пределом или асимптотой, которая может быть, по существу, эталоном действия обратной связи на экосистемном уровне. Можно понять Браун-Бланке, который писал, что, возможно, не существует других областей, кроме изучения сукцессии, где так переплетаются факты и фантазии”.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят д.б.н. В.К. Шитикова за консультации по некоторым вопросам моделирования гидроэкосистем; мы благодарны также академику С.Н. Шевченко (председателю Самарского ФИЦ РАН) за то, что он не препятствовал выполнить это исследование.

³ Блаженный Иоанн Дунс Скот (Ioannes Duns Scotus; 1266–1308) — шотландский теолог, философ, схоластик и францисканец.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 1021060107217-0-1.619 “Структура, динамика и устойчивое развитие экосистем Волжского бассейна”).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамишвили Г.Г., 1970. Устойчивые газоны для спорта и отдыха. М.: Стройиздат. 101 с.
- Авдейко Г.П., Антонов А.Ю., Волинец О.Н. и др., 1992. Подводный вулканизм и зональность Курильской островной дуги. М.: Наука. 528 с.
- Агейков В.Ю., 2002. Методы группового анализа в применении к аналитическим моделям пресноводных экосистем // Ползуновский вестн. № 1. С. 95–98.
- Алимов А.Ф., 2000. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука. 147 с.
- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М., 2013. Продукционная гидробиология. СПб.: Наука. 343 с.
- Ащепкова Л.Я., Гурман В.И., Кожова О.М., 1978. Энергетическая модель пелагического сообщества оз. Байкал // Модели природных систем. Новосибирск: Наука. С. 51–57.
- Барышев И.А., 2020. Макрозообентос рек Восточной Фенноскандии. Дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск. 380 с.
- Богатов В.В., 1995. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вестн. ДВО РАН. № 3. С. 51–61.
- Богатов В.В., Алимов А.Ф., Телеш И.В., 2007. Актуальные проблемы гидробиологии // Вестн. РАН. Т. 77. № 6. С. 556–559.
- Богатов В.В., Федоровский А.С., 2017. Основы речной гидрологии и гидробиологии. Владивосток: Дальнаука. 384 с.
- Босиков Н.П., 1991. Эволюция аласов Центральной Якутии. Якутск: Бичик. 127 с.
- Боч М.С., Мазинг В.В., 1979. Экосистемы болот СССР. Л.: Наука. 188 с.

- Брусиловский П.М., Розенберг Г.С., 1979. Вероятностные модели предотвращения катаклизмов. Уфа: Препринт Ин-та биол. БФАН СССР. 28 с.
- Варламова О.Е., 1998. Пространственное распределение, трансформация и выделение фосфора из донных отложений Куйбышевского водохранилища (на примере Приплотинного плеса). Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М.: ИВП РАН. 24 с.
- Васенёв И.И., 2008. Почвенные сукцессии. М.: ЛКИ. 400 с.
- Винберг Г.Г., 1977. Гидробиология как экологическая наука // Гидробиол. журн. Т. 13. № 5. С. 5–15.
- Ворович И.И., Горстко А.Б., Домбровский Ю.А., Жданов Ю.А., Сурков Ф.А., 1981. Использование математической модели экосистемы Азовского моря для исследования закономерностей функционирования и структуры системы // ДАН СССР. Т. 259. № 2. С. 302–306.
- Газоны. Научные основы интродукции и использования газонных и почвопокровных растений, 1977 / Под ред. Цицина Н.В. М.: Наука. 236 с.
- Галкин С.В., 2002. Гидротермальные сообщества Мирового океана: структура, типология. М.: Геос. 197 с.
- Гильманов Т.Г., 1978. Математическое моделирование биогеохимических циклов в травяных экосистемах. М.: Изд-во Моск. ун-та. 169 с.
- Гоголева П.А., Кононов К.Е., Миркин Б.М., Миронова С.И., 1987. Синтаксономия и симфитосоциология растительности аласов Центральной Якутии. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та. 176 с.
- Грайм Д.П., 2005. Классификация растительности по соотношению стратегий // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Четвертые Люблинские чтения). Тольятти: ИЭВБ РАН. С. 48–58.
- Грицанов А.А., 2002. Сущность // История философии: Энциклопедия. Мн.: Интерпрессервис; Книжный Дом. С. 1055.
- Денисенко Е.А., Каргополова У.Д., Логофет Д.О., 1996. Первичная сукцессия растительности в техногенном ландшафте лесостепной зоны (марковская модель) // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 542–551.
- Дзюбан Н.А., Кузнецова С.П., 1981. О гидробиологическом контроле качества вод по зоопланктону // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеиздат. С. 160–166.
- Дмитриев В.В., Федорова И.В., Огуцов А.Н. и др., 2020. “Гидрология”, “экология” и “геоэкология” в современных исследованиях водных объектов суши: акценты, проблемы, решения // Четвертые Виноградовские чтения “Гидрология от познания к мировоззрению”: сб. докл. междунар. науч. конф. памяти выдающегося русского ученого Юрия Борисовича Виноградова. СПб.: ООО “Изд-во ВВМ”. С. 12–33.
- Заварзин Г.А., 2007. Бытие и развитие: эволюция, сукцессия, хаэссеитас // Вестн. РАН. Т. 77. № 4. С. 334–340.
- Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А., Иванов В.К., Дгебуадзе Ю.Ю., 2005. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука. 186 с.
- Звягинцев А.Ю., 2005. Морское обрастание в северо-западной части Тихого океана. Владивосток: Дальнаука. 432 с.
- Зилов Е.А., 2006. Математическое моделирование экосистемы озера Байкал: вчера, сегодня, завтра // Изв. Самар. НЦ РАН. Т. 8. С. 58–64.
- Зилов Е.А., 2009. Гидробиология и водная экология (организация, функционирование и загрязнение водных экосистем): учеб. пособие. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та. 147 с.
- Зимбалева Л.Н., 1987. Структура и сукцессии литоральных биоценозов днепровских водохранилищ. Киев: Наукова думка. 121 с.
- Зинченко Т.Д., 1981. Хирономиды — основная группа фауны обрастаний Учинского водопроводного канала и некоторые вопросы биоиндикации качества вод по гидробиологическим показателям // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеиздат. С. 183–193.
- Зинченко Т.Д., 1982. Хирономиды (Diptera, Chironomidae) обрастатели водопроводного канала как биологические помехи в водоснабжении. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 23 с.
- Зинченко Т.Д., 2003. Многолетнее формирование зообентоса Куйбышевского водохранилища: динамика хирономид (Diptera: Chironomidae) в связи с процессами эвтрофирования // Изв. Самар. НЦ РАН. Спец. вып. 1. С. 91–101.
- Зинченко Т.Д., Ненастьев А.В., Едский Л.Б., 1984. Состояние бентофауны “морской” акватории Волго-Каспийского канала в районе проведения дноуглубительных работ // Дноуглубительные работы и проблемы охраны рыбных запасов и окружающей среды рыбохозяйственных водоемов. Астрахань: АГТУ. С. 218–220.
- Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С., 2022. Гидробиология 20-х годов 20-го века (ретрохроника). Тольятти: РИО ИЭВБ РАН. 206 с.
- Зинченко Т.Д., Шитиков В.К., 2011. Сукцессии в реках (обзор) // Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна / Под ред. Розенберга Г.С., Зинченко Т.Д. Тольятти: Кассандра. С. 236–249.
- Зинченко Т.Д., Шитиков В.К., 2015. Сукцессии и флуктуации — пространственно-временные изменения в реках // Астрахан. вестн. экол. образования. № 4 (34). С. 77–88.
- Зинченко Т.Д., Шитиков В.К., 2021. Закономерности пространственно-временной динамики сообществ хирономид (Chironomidae, Diptera)

- в Куйбышевском водохранилище // Водные ресурсы. Т. 48. № 3. С. 307–314.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А.*, 1997. Фитоценология: Учебник. СПб.: Изд-во СПбГУ. 316 с.
- Камнев А.Н.*, 2015. Гидробиология: вчера, сегодня, завтра. Концепция возрождения гидробиологических кафедр в России (на примере развития отдельно взятого модельного подразделения университета) // Вопр. соврем. альгологии. № 3 (10). <http://algology.ru/852>
- Керженцев А.С.*, 1992. Изменчивость почвы в пространстве и во времени. М.: Наука. 108 с.
- Комарова Т.А.*, 1992. Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВО АН СССР. 224 с.
- Кононов К.Е., Неустроева А.И.*, 1976. Некоторые закономерности циклической динамики луговых сообществ поймы Средней Лены // Теоретические и методические вопросы изучения лугов Центральной Якутии. Якутск: ЯкутГУ. С. 99–122.
- Кононов К.Е., Розенберг Г.С.*, 1981. Прогнозирование урожайности аласных сенокосов по гидрометеорологическим факторам методами самоорганизации // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 3. С. 99–104.
- Константинов А.С.*, 1981. Оценка и индикация состояния водных экосистем в условиях антропогенного воздействия // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеоиздат. С. 75–89.
- Константинов А.С.*, 1986. Общая гидробиология. 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высш. шк. 496 с.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б.*, 2011. Микробная “петля” в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистем. Ижевск: КнигоГрад. 332 с.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Романенко А.В. и др.*, 2007. Микробная “петля” в планктонных сообществах озер разного трофического статуса // Журн. общ. биологии. Т. 68. № 5. С. 350–360.
- Кочарян К.С.*, 2000. Эколого-экспериментальные основы зеленого строительства в крупных городах. М.: Наука. 184 с.
- Красилов В.А.*, 1992. Охрана природы: принципы, проблемы, приоритеты. М.: Ин-т охраны природы и заповедного дела. 173 с.
- Крестин С.В., Розенберг Г.С.*, 1996. Об одном механизме “цветения воды” в водохранилище равнинного типа // Биофизика. Т. 44. Вып. 3. С. 650–654.
- Крестин С.В., Розенберг Г.С.*, 2002. Двухмерная модель “цветения воды” в водохранилище равнинного типа // Изв. Самар. НЦ РАН. Т. 4. № 2. С. 276–279.
- Крозиус Ф.В., Крохин Е.М., Менишуткин В.В.*, 1969. Сообщество пелагических рыб озера Дальнего (опыт кибернетического моделирования). Л.: Наука. 86 с.
- Кулагин А.Ю.*, 2010. Техногенная трансформация ландшафтов при добыче полезных ископаемых и лесная рекультивация как способ оптимизации состояния окружающей среды // Изв. ОГАУ. № 2 (26). С. 219–220.
- Логофет Д.О.*, 2010. Марковские цепи как модели сукцессии: новые перспективы классической парадигмы // Лесоведение. № 2. С. 46–59.
- Логофет Д.О., Денисенко Е.А., Голубятников Л.Л.*, 2005. Сукцессии в лесостепи в условиях изменения климата: модельный подход // Журн. общ. биологии. Т. 66. № 2. С. 136–145.
- Лукина Н.В., Сухарева Т.А., Исаева Л.Г.*, 2005. Техногенные дигрессии и восстановительные сукцессии в северотаежных лесах. М.: Наука. 248 с.
- Макартур Р.*, 2021. Колебания численности популяций животных и меры стабильности сообщества // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 30. № 1. С. 77–80.
- Маргалеф Р.*, 1992. Облик биосферы. М.: Наука. 214 с.
- Менишуткин В.В.*, 1993. Имитационное моделирование водных экологических систем. СПб.: Наука. 160 с.
- Менишуткин В.В., Паутова В.И., Номоконова В.И., Селезнёв В.А., Попченко И.И. и др.*, 1998. Статистические связи в экосистеме Куйбышевского водохранилища // Гидробиол. журн. Т. 34. № 5. С. 94–103.
- Менишуткин В.В., Руховец Л.А., Филатов Н.Н.*, 2014. Моделирование экосистем пресноводных озер (обзор). 2. Модели экосистем пресноводных озер // Водные ресурсы. Т. 41. № 1. С. 24–38.
- Миркин Б.М.*, 1974. Закономерности развития растительности речных пойм. М.: Наука. 174 с.
- Миркин Б.М.*, 1985. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука. 136 с.
- Миркин Б.М., Анищенко И.Е.*, 1994. Градиентный анализ закономерностей состава спонтанных видов в сообществах газонов городов Башкирского Предуралья // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 99. № 6. С. 86–91.
- Миркин Б.М., Горская Т.Г., Григорьев И.Н. и др.*, 1987. Опыт анализа сукцессий в травосмесях. Уфа: БФАН СССР. 120 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.*, 1984. О сукцессиях растительных сообществ // Экология. № 6. С. 3–13.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.*, 2017. Введение в современную науку о растительности. М.: ГЕОС. 280 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И.*, 2001. Современная наука о растительности. М.: Логос. 262 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.*, 1989. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука. 223 с.
- Миронова С.И.*, 2011. Сукцессии растительности на техногенных ландшафтах Якутии // Фунд. исследования. № 11 (3). С. 602–605.
- Мордкович В.Г., Любчанский И.И.*, 2019. Жуки-жужелицы (Coleoptera, Carabidae) и зоодиагностика экологической сукцессии на техногенных катенах

- буроугольных отвалов КАТЭКа (Красноярский край) // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 533–543.
- Наумова Л.Г., 1995. Основы фитоценологии. Уфа: Изд-во БГПУ. 238 с.
- Одум Ю., 1975. Основы экологии. М.: Мир. 740 с.
- Оханкин А.Г., 1997. Структура и сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока: На примере р. Волги и ее притоков. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: Ин-т озераведения РАН. 48 с.
- Протасов А.А., 2005. Некоторые вопросы гидробиологии (заметки, посвященные памяти А.И. Баканова) // Количественные методы экологии и гидробиологии (сборник научных трудов, посвященный памяти А.И. Баканова). Тольятти: Изд-во СамНЦ РАН. С. 82–90.
- Протасов А.А., 2010. Перифитон как экотопическая группировка гидробионтов // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология. Т. 3. № 1. С. 40–56.
- Протасов А.А., 2011. Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии. Киев: Академперіодика. 704 с.
- Пукало П.Я., Базаева А.В., Беспалый А.В., Панчишный М.А., 2020. Влияние антропогенных факторов на водные экосистемы // Животноводство и вет. медицина. № 3 (38). С. 33–36.
- Пьявченко Н.И., 1985. Торфяные болота. Их природное и хозяйственное значение. М.: Наука. 152 с.
- Риклефс Р., 1979. Основы общей экологии. М.: Мир. 424 с.
- Рогозин Д.Ю., 2019. Меромиктические озера Северо-Минусинской котловины: закономерности стратификации и экология фототрофных серных бактерий. Красноярск: Изд-во ИФ СО РАН. 240 с.
- Розенберг Г.С., 1981. Квазиимитационная модель динамики луговых фитоценозов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 86. № 2. С. 71–79.
- Розенберг Г.С., 1984. Модели в фитоценологии. М.: Наука. 265 с.
- Розенберг Г.С., 1985. Странный аттрактор в модели растительного сообщества на ранней стадии сукцессии // Математическое моделирование в биоценологии: Тез. докл. Всесоюз. шк. Петрозаводск: АН СССР. С. 199–201.
- Розенберг Г.С., 2009. Модель потенциальной эффективности сукцессионных процессов в травосмесях // Изв. Самар. НЦ РАН. Т. 11. № 1 (7). С. 1640–1646.
- Розенберг Г.С., 2013. Введение в теоретическую экологию / В 2-х т.; изд. 2-е, испр. и доп. Тольятти: Касандра. Т. 1. 565 с.; Т. 2. 445 с.
- Сальников Н.Е., Черномашенцев А.И., Пирогов В.В., Зинченко Т.Д., Карпюк М.И., 1983. Гидрофауна Волго-Каспийского канала и ее изменения в связи с проведением дноуглубительных работ // Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов. Казань: Изд-во КазГУ. С. 260–262.
- Семерной В.П., 2008. Общая гидробиология: Текст лекций. Ярославль: ЯрГУ. 184 с.
- Синельников К.Ю., 1998. Обзор многолетних газонных трав для зеленого строительства, дорожного строительства и рекультивации земель. http://www.vitusltd.ru/obzor_trav.html
- Смелянский И.Э., 1993. Механизмы сукцессии // Успехи соврем. биол. Т. 113. № 1. С. 36–45.
- Соколова Н.Ю., Зинченко Т.Д., Львова А.А., 1981. Фауна обрастаний водоводов Учинского водохранилища как индикатор качества воды и ее изменения в зависимости от гидрологического режима // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям: Тр. Всесоюз. конф. Москва, 1–3 ноября 1978 г. Л.: Гидрометеиздат. С. 175–182.
- Софронов М.А., Волокитина А.В., Софронова Т.М., 2008. Пожары и пирогенные сукцессии Южного Прибайкалья // Сиб. экол. журн. № 3. С. 381–388.
- Титлянова А.А., Самбуу А.Д., 2016. Сукцессии в травяных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 192 с.
- Ткаченко К.С., 2015. Коралловые рифы перед экологическими угрозами XXI века // Журн. общ. биологии. Т. 76. № 5. С. 390–414.
- Уиттекер Р., 1980. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 328 с.
- Фёдоров В.Д., 1977. Заметки о парадигме вообще и экологической парадигме в частности // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. № 3. С. 8–22.
- Фёдоров В.Д., 1987. Актуальное и неактуальное в гидробиологии // Биол. науки. № 8. С. 6–26.
- Халаман В.В., 2009. Обрастания: терминология и определения // Журн. общ. биологии. Т. 70. № 6. С. 495–503.
- Христофорова Н.К., 1999. Основы экологии: учебник. Владивосток: Дальнаука. 516 с.
- Чернова Н.М., 1977. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М.: Наука. 200 с.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., 2014. Статистический анализ структурной изменчивости донных сообществ и проверка гипотезы речного континуума // Водные ресурсы. Т. 41. № 5. С. 530–540.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д., 2005. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения: в 2-х кн. М.: Наука. Кн. 1. 281 с.; Кн. 2. 337 с.
- Янтурин С.И., 1998. Фитомелиорация солонцовых комплексов // Сельские узоры. № 4. С. 17–19.
- Bazzaz F.A., 1996. Plants in Changing Environments. Cambridge; N.-Y.: Cambridge Univ. Press. 320 p.
- Botkin D.B., 1981. Causality and succession // Forest Succession: Concepts and Applications. N.-Y.: Springer Verlag. P. 36–55.
- Bovee K.D., 1982. A Guide to Stream Habitat Analysis Using the Instream Flow Incremental Methodology. Instream Flow Information Paper 12. FWS/OBS-82/26.

- Bailey's Crossroads (VA): U.S.D.I. Fish and Wildlife Service, Office of Biological Services. 248 p.
- Caceres M., de, Coll L., Legendre P. et al., 2019. Trajectory analysis in community ecology // *Ecol. Monogr.* V. 89. № 2. Art. e01350. <https://doi.org/10.1002/ecm.1350>
- Chang C.C., Turner B.L., 2019. Ecological succession in a changing world // *J. Ecol.* V. 107. P. 503–509.
- Churchill W.S., 1974. Winston S. Churchill: His Complete Speeches, 1897–1963 / Ed. James R.R. N.-Y.: Chelsea House Publ. 8917 p.
- Clements F.E., Shelford V.E., 1939. Bio-ecology. N.-Y.: John Wiley; L.: Chapman and Hall. 425 p.
- Connell J.H., Slatyer R.O., 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // *Am. Nat.* V. 111. № 982. P. 1119–1144.
- Drury W.H., Nisbet I.C.T., 1973. Succession // *J. Arnold Arboretum.* V. 54. № 3. P. 331–368.
- Even S., Poulin M., Garnier J. et al., 1998. River ecosystem modelling: Application of the PROSE model to the Seine River (France) // *Hydrobiologia.* V. 373–374. № 1–3. P. 27–45.
- Feller W., 1950. An Introduction to Probability Theory and its Applications. N.-Y.: Wiley. 658 p. (Феллер В., 1984. Введение в теорию вероятностей и ее приложения. В 2-х т. М.: Мир. Т. 1. 528 с.; Т. 2. 753 с.).
- Fisher S.G., 1977. Organic matter processing by a stream-segment ecosystem: Fort River, Massachusetts, U.S.A. // *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* V. 62. P. 701–727.
- Fisher S.G., 1983. Succession in streams // *Stream Ecology: Application and Testing of General Ecological Theory* / Eds Barnes J.R., Minshall G.W. N.-Y.: Plenum Press. P. 7–27.
- Fisher S.G., Gray L.J., Griram N.B., Busch D.E., 1982. Temporal succession in a desert stream ecosystem following flash flooding // *Ecol. Monogr.* V. 52. № 1. P. 93–110.
- Goldstein R.M., 2007. Longitudinal succession in impact assessment of river system fish communities // *JAWRA.* V. 17. № 1. P. 75–81.
- Grassland Simulation Model, 1978 / Ed. Innis G.S. N.-Y.: Springer. 298 p.
- Grime J.P., 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. Chichester; N.-Y.: Wiley. 222 p.
- Hannan H.H., Dorris T.C., 1970. Succession of a macrophyte community in a constant temperature river // *Limnol. Oceanogr.* V. 15. P. 442–453.
- Humphries P., Keckeis H., Finlayson B., 2014. The river wave concept: Integrating river ecosystem models // *BioScience.* V. 64. P. 870–882.
- Junk W.J., Bayley P.B., Sparks R.E., 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 106. P. 110–127.
- Marine Fouling and its Prevention, 1952. Woods Hole (MA): Woods Hole Oceanographic Institution. 388 p.
- McIntosh R.P., 1980. The relationship between succession and the recovery process in ecosystems // *The Recovery Process in Damaged Ecosystems* / Ed. Cairns J. Ann Arbor: Ann Arbor Science Publ. P. 11–62.
- Menges E.S., 1990. Population viability analysis for an endangered plant // *Conserv. Biol.* V. 4. P. 52–62.
- Poff N.L., 1997. Landscape filters and species traits: Towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology // *J. North Amer. Benthological Soc.* V. 16. P. 391–409.
- Poincaré H., 1912. Calcul des probabilités // Deuxième édition, revue et augmentée par l'auteur. Paris: Gauthier-Villars. 335 p.
- Royal Botanic Gardens Victoria, Landscape Succession Strategy Melbourne Gardens 2016–2036, 2016. Melbourne: Royal Botanic Gardens Board Victoria. 39 p.
- Sheldon A.L., 1968. Species diversity and longitudinal succession in stream fishes // *Ecology.* V. 49. № 2. P. 193–198.
- Thorpe J.H., Thoms M.C., Delong M.D., 2006. The riverine ecosystem synthesis: Biocomplexity in river networks across space and time // *River Res. Appl.* V. 22. P. 123–147.
- Townsend C.R., 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology // *J. North Amer. Benthol. Soc.* V. 8. P. 36–50.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al., 1980. The river continuum concept // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 37. № 1. P. 130–137.
- Victor S., Richmond R., 2005. Effect of copper on fertilization success in the reef coral *Acropora surculosa* // *Mar. Pollut. Bull.* V. 50. P. 1448–1451.
- Ward J.V., Stanford J.A., 1983. The serial discontinuity concept of lotic ecosystems // *Dynamics of Lotic Ecosystems.* Michigan: Ann Arbor Science. P. 29–42.

Successions: Difference and similarity of general ecological and hydrobiological views

G. S. Rozenberg*, T. D. Zinchenko**

Institute of Ecology of the Volga River Basin, RAS

Komzina str., 10, Togliatti, 445003 Russia

**E-mail: genarozenberg@yandex.ru*

***E-mail: zinchenko.tdz@yandex.ru*

The article discusses the features of what is called “hydrobiological succession of flowing waters” in modern scientific literature. These features are associated with the dual nature of such changes: temporal (classical, inherent in a given geographical point) and spatial (“longitudinal”) successions (in the latter case, it is more accurate to speak of “clinal” changes – ecoclines, topoclines, etc.). This allows, on the one hand, to correct modern knowledge about flowing waters, and, on the other hand, to contribute to a better understanding of succession as a general ecological concept.