

О ТАКСОЦЕНАХ ХИЩНИК-ЖЕРТВА

В.В. Хлебович

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

Эл. почта: khleb32@mail.ru

Статья поступила в редакцию 20.04.2016; принята к печати 10.05.2016

Устойчивые пары хищник-жертва, где оба компонента относятся к одному таксону, служат лучшим доказательством реальности таксоцена. Таксоцены характеризуются рангом таксона, а также типом и прочностью экологических связей. Таксоцены хищник-жертва могут быть двух категорий. В первой между хищником и жертвой идет соревнование, например в локомоции, при этом происходит взаимное усовершенствование их способностей на основе морфологической общности (сюда же, возможно, относится взаимный каннибализм гоминид). Во второй – на основе общности принципов коммуникации хищник подает жертве фальшивый сигнал «я свой» и ее внезапно поедает (некоторые низшие грибы, насекомые-светляки), или жертва «знает» и использует для защиты сигнал опасности для хищника.

Ключевые слова: таксоцен, биоценоз, таксон, эволюция.

ON PREDATOR-PREY TAXOCENES

V.V. Khlebovich

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia

E-mail: khleb32@mail.ru

Stable predator-prey pairs where both counterparts belong to the same taxon are the best proof that taxocenens are a reality. A taxocene is characterized by the rank of its taxon and by the type and stability of ecological relationships. There may be two categories of predator-prey taxocenens. One implies a competition between the respective predator and prey resulting in perfection of both of them based on their morphophysiological similarity (this may include cannibalism in hominids). The other implies that based on common communication principles a predator can signal to its prey that they are “of the same blood” and then attacks it, as has been observed in some lower fungi and in fireflies, or a prey knows and uses signals perceived as alarming by predators.

Keywords: taxocene, biocenosis, taxon, evolution.

Таксоцен (таксоценоз) – это популяции видов одного таксона, функционально объединенные в одном сообществе-ценозе (историю термина и понятия см. [11, 15, 19]). Естественно, таксоцен – это только часть таксона и только часть ценоза. На этом основании некоторые специалисты, сконцентрированные более на исследованиях таксона (зоологи) или только на изучении экосистемы целиком (экологи), считают таксоцен понятием размытым, малозначительным.

В.В. Жерихин [5] вообще исключил таксоцен из эколого-эволюционных построений на основании того, что это понятие якобы «не имеет функционально-экологического содержания». Далее будет показано, что это не так.

Много сделавший для популяризации понятия таксоцена Г.Е. Хатчинсон [19] определил экологическую сторону термина как совместную встречаемость. Одно из последствий этого – неоправданное вытеснение из частных региональных фаунистических исследований слова «фауна» словом «таксоцен» без углубленных экологических исследований межвидовых связей. Совместная встречаемость, особенно на больших пространствах, оказывается малоинформативной для характеристики таксоцена; как минимум, необходима трофическая характеристика вида. Например, когда речь идет о таксоцене двусторчатых моллюсков рыхлых грунтов бухты, ясно, что имеются в виду конкурентные отношения фильтраторов и детритофагов. Таксоцен полихет илистых грунтов бухты может, кроме детритофагов из рода *Spio*, включать охотящихся за ними филлодоцид рода *Eteone* [14]. Еще сложнее будет положение в таксоценах полихет, в которые входит полихета-нереида

Hediste diversicolor – по нашим данным [16], это всеядный вид, выступающий в разных условиях хищником, детритофагом и даже фильтратором.

Из числа последних исследований образцом изучения таксоцена могут служить работы по взаимодействию симпатрических видов грызунов Южного Урала, малой лесной мыши и рыжей полевки, в которых отмечены взаимные влияния этих мягко конкурирующих популяций даже на их морфологию [1, 2, 3]. Нельзя только согласиться с утверждением авторов, что таксоцен включает в себя виды, выполняющие в экосистеме одинаковые функции. Это справедливо для частного таксоцена грызунов, но не для любой пары хищник-жертва.

Была еще предложена классификация озер (Л.А. Жаков, [4]) по парам видов рыб: окунево-плотвичные, судачье-снетковые и т. д.

Мой интерес к обозначенной выше проблеме возник в конце 1960-х на Беломорской биологической станции Зоологического института Академии наук СССР, когда я, знакомый с работами М.М. Камшилова [6] о трофических связях беспозвоночных пелагиали северных морей, осознал, что в планктоне Белого моря существуют устойчивые пары хищник-жертва, принадлежащие к одному таксону. В пелагиали Белого моря обитают только два вида сцифомедуз – *Syanea capillata* и *Aurelia aurita*, и первый охотится за вторым. Гребневиков в планктоне Белого моря тогда насчитывалось тоже только два вида (сейчас найден третий), и *Beroe ovata* поедает своего собрата *Bolinopsis infundibulum*. Из двух обитающих в Белом море крылоногих моллюсков один, *Clione limacina*, специализирован на питании другим – *Limacina helicina* (см. рис. 1).

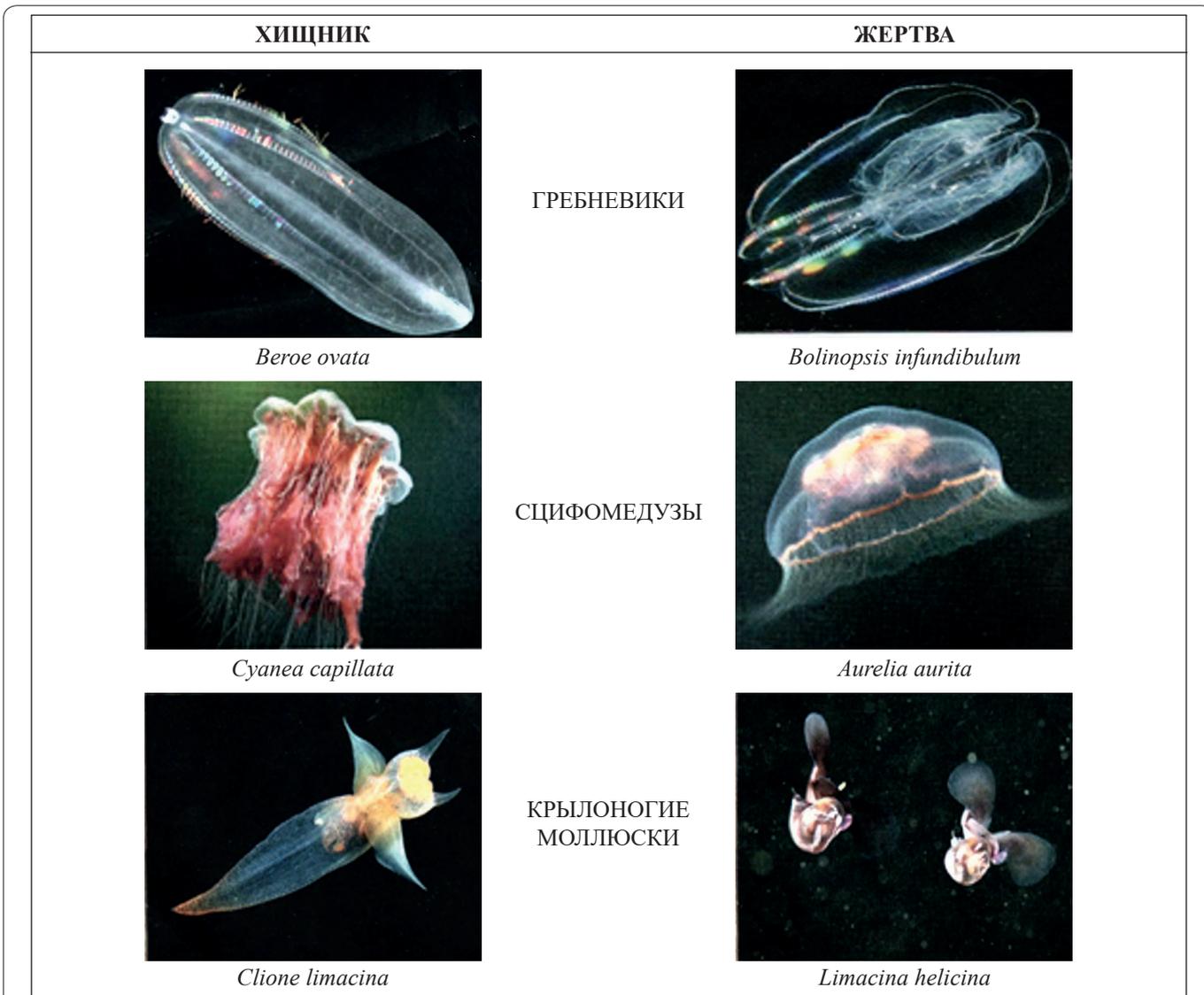


Рис. 1. Пары хищник-жертва планктона Белого моря (фото из [17])

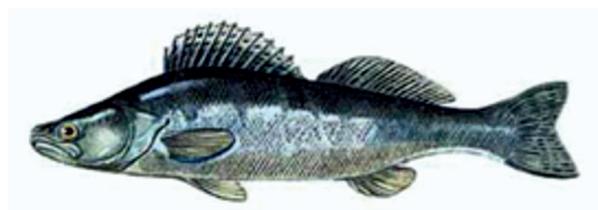
Эти и другие факты дали основание считать таксоны хищник-жертва реальностью [15]. При этом ясно, что таксоны должны характеризоваться рангом таксона, а также типом и прочностью экологических связей. В отношении ранга таксона трудностей не должно возникать – зоологи постарались. Тип экологических связей (хищник-жертва, конкуренция, симбиоз, паразитизм) и прочность экологических связей устанавливаются экологами. В отношении связи хищник-жертва прочность связи наверняка можно оценить степенью монофагии хищника. В трех приведенных выше парах хищник-жертва беломорской пелагиали степень связи максимальна в паре крылоногих моллюсков и минимальна у сцифомедуз.

Следует отметить, что отношения хищник-жертва среди близких родственников означают использование теми и другими сходных механизмов, свойственных именно этому таксону. Обычно используются органы локомоции: хищнику надо догонять, жертве – убегать. Сцифомедузы используют пульсации своих зонтиков, гребневики – биение гребных пластинок, крылоногие моллюски – свои ласты-крылья. Идет состязание в одном виде спорта, которое только и может рождать чемпионов и совершенствовать соответствующую форму.

А дальше можно прийти к выводу, что отношения хищник-жертва создают и шлифуют некий общий образ таксона. Рис. 2 иллюстрирует «совершенные рыбы» формы судака и снетка. В своем соревновании по скорости и лавированию они поддерживают и совершенствуют и другие черты своего класса – боковую линию, мощную мышечную систему, развитый мозжечок.

Самые лучшие летуны из птиц – сокол-сапсан и сизый голубь. В природе сапсан догоняет и бьет влет голубей, возвращающихся с полей к гнездам в скалах. Обращает на себя внимание то, как они похожи в полете (рис. 3).

Эволюция отношений хищник-жертва изучалась палеонтологами на примере локомоции наземных тетрапод [7, 12]. Первичное состояние – преобладающее развитие травоядных и дефицит хищников. Сформировавшиеся позже хищники начинают быстро специализироваться. Идет соревнование в скорости движения, которое во многом зависит от способа передвижения. Жертвы четырехногих, передвигавшиеся шагом на расставленных вбок конечностях, таким же способом преследовались хищниками того времени. С появлением у травоядных животных характерных для млекопитающих парасагитальных конечностей



Судак – хищник (уменьшено)



Снеток – жертва (увеличено)

Рис. 2. Судак и снеток

Сокол сапсан – хищник



Сизый голубь – жертва

Рис. 3. Сокол-сапсан и сизый голубь

и способности к бегу, такой же способ передвижения стал необходимым для хищников, которые были бы в состоянии преследовать такую жертву.

Соревнования хищника и жертвы одного таксона в локомоции совершаются по принципу положительной обратной связи – успехи одного стимулируют успехи другого. Прогноз такой связи – быстрое развитие системы либо с прекращением связи, либо с установлением новой [9]. В созданных процессом эволюции современных устойчивых родственных парах хищник-жертва присутствуют отрицательные обратные связи со взаимными компромиссами и регуляцией численности в колебательном режиме: хищник будет чем-то ограничен в своем стремлении переест всех жертв, а жертвы – приспособлены к сокращению своей численности.

В завершение анализа отношений хищник-жертва в таксоцене [15] рискнем применить этот подход к антропогенезу. Быстрый процесс развития мозга объясняется положительной обратной связью – я должен быть таким умным, чтобы тебя обмануть и съесть, ты должен быть таким умным, чтобы этого избежать и съесть меня. Ранее и сейчас [10] считалось, что увеличение массы мозга гоминин началось с переходом на питание мясом, правда, первичным считалось поедание трупов павших животных. Сейчас появились исследования, показывающие распространенность у видов гоминин прямого каннибализма [18]. Впрочем, для признания роли в антропогенезе обратной связи «я – тебя, ты – меня» можно не видеть большой разницы между каннибализмом и войнами с их гонкой вооружений и инновациями.

Не всегда отношения хищник-жертва сводятся к совершенствованию локомоции. Иногда жертву и

догонять не надо – сама приблизится, если умело ее подманить. Это умение оказывается связанным со знанием специфических сигналов близкого вида, в частности, сигнала «я свой». Самки бразильских видов светляков привлекают к себе половых партнеров специфическими для вида ритмами вспышек света. Среди этих видов есть такие, которые после совокупления со своим партнером привлекают, используя сигнал другого вида, чужих самцов, которых и поедают.

Разнополюе гифы некоторых грибов посылают видоспецифичные химические сигналы, побуждающие их расти навстречу друг другу. Выполняющий роль самки гиф по мере своего продвижения наращивает на своем конце вздутие с питательными веществами. Среди этих видов грибов есть и такие, которые посылают фальшивый сигнал «я свой» и поедают приблизившееся к нему окончание гифа чужого вида [8].

Господствующий сейчас на планете таксон муравьев более ста миллионов лет назад отделился от осовидных. Муравьи сохранили доставшиеся им от предков-ос способность к сложной химической коммуникации. Все эти годы муравьи оставались одним из главных врагов ос, рыская в поисках их гнезд и разоряя расплод. И осы научились отпугивать муравьев специфическим антимуравьиным репеллентом, используя вырабатываемый ими муравьиный сигнал «здесь опасно» [13]. Таким образом, не только хищник способен подманить жертву, но и жертва может отпугнуть хищника, используя химические сигналы, понятные им в силу таксономического родства.

Все сказанное свидетельствует не только о реальности таксоценов хищник-жертва, но и о роли этих связей в эволюции таксонов.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Большаков ВН, Васильев АГ, Васильева ИА, Городилова ЮВ. Эволюционно-экологический анализ сопряженной морфологической изменчивости двух симпатрических видов грызунов на Южном Урале. *Экология*. 2013;(6):446-54.

2. Большаков ВН, Васильев АГ, Васильева ИА, Городилова ЮВ, Чибиряк МВ. Сопряженная биотопическая изменчивость ценопопуляций симпатрических видов грызунов. *Экология*. 2015;(4):265-71.

3. Васильев АГ, Васильева ИА, Городилова ЮВ, Чибиряк МВ. Соотношение морфологического и таксономического разнообразия сообщества грызунов в зоне влияния восточно-уральского радиоактивного следа на Южном Урале. *Экология*. 2010;(2):119-25.

4. Жаков ЛА. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР. М.: Наука; 1984.

5. Жерихин ВВ. Эволюционная биоценология: проблема выбора моделей. В кн.: Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра; 1994. с. 13-20.

6. Камшилов ММ. Значение взаимных отношений между организмами в эволюции. М.-Л.: Изд. АН СССР; 1961.

7. Кузнецов АН. Планы строения конечностей и эволюция техники бега у тетрапод. М.: Изд-во МГУ; 1999.

8. Курсанов ЛИ. Микология. М.: Изд-во Наркомпроса РСФСР; 1940.

9. Малиновский АА. Тектология. Теория систем. Теоретическая биология. М.: URSS; 2000.

10. Марков АВ. Эволюция человека. М.: Corpus; 2010 (Т. 1), 2011 (Т. 2).

11. Николаев ИИ. Таксоцэн как экологическая категория. *Экология*. 1977;(5):50-5.

12. Раутиан АС, Сенников АГ. Отношения хищник-жертва в филогенетическом масштабе времени. В кн.: Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 4. М.: Изд-во Палеонтологического института РАН; 2001. с. 29-46.

13. Русина ЛЮ. Некоторые аспекты взаимоотношений муравьев (Hymenoptera, Formicidae) и ос-полистин (Hymenoptera, Vespidae). *Зоол. журн*. 2010;89:1520-30.

14. Хлебович ВВ. Новый случай хищничества у полихет. *Природа*. 1959;(9):118.

15. Хлебович ВВ. Биотические отношения в таксоценах. *Усп. совр. биол*. 1993;113:532-41.

16. Хлебович ВВ. Многощетинковые черви семейства Nereididae морей России и сопредельных вод. СПб.: Наука; 1996.

17. Цетлин АБ, Жадан АЭ, Марфенин НН (Ред.). Флора и фауна Белого моря (иллюстрированный атлас). М.: Изд-во КМК; 2010.

Общий список литературы/Reference list

1. Bolshakov VN, Vasilyev AG, Vasilyeva IA, Gorodilova YuV. [Evolutionary-ecological analysis of coupled morphological variability in two sympatric rodent species from the southern Ural]. *Ecologiya*. 2013;(6):446-54. (In Russ.)

2. Bolshakov VN, Vasilyev AG, Vasilyeva IA, Gorodilova YuV, Chibiryak MV. [Coupled biotopical variability of coenopopulations of sympatric rodent species]. *Ecologiya*. 2015;(4):265-71. (In Russ.)

3. Vasilyev AG, Vasilyeva IA, Gorodilova YuV, Chibiryak MV. [The correlation of morphological and taxonomic diversity in rodent communities within the east-Ural radioactive trace in the Southern Urals]. *Ecologiya*. 2010;(2):112-25. (In Russ.)

4. Zhakov LA. Formirovaniye i Struktura Rybnogo Naseleniya Ozer Severo-Zapada SSSR. [The Formation and Structure of Fish Population in the Lakes of the Northwest of the USSR]. Moscow: Nauka; 1984. (In Russ.)

5. Zherikhin VV. [Evolutionary biocenology: the problem of models choice]. In: *Ekosistemnye Perestroyki i Evoliutsiya Biosfery*. Moscow: Nedra; 1994. (In Russ.)

6. Kamshilov MM. Znachenije Vzaimnykh Otnosheniy Mezhdru Organizmami v Evoliutsii. [The Role of Mutual Relationships Between Organisms in Evolution]. Moscow-Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1961. (In Russ.)

7. Kuznetsov AN. Plany Stroyeniya Konechnostey i Evoliutsiya Tekhniki Bega y Tetrapod. [Limb Patterns and the Evolution of Running in Tetrapods]. Moscow: Izdatelstvo MGU; 1999. (In Russ.)

8. Kursanov LI. Mikologiya [Mycology]. Moscow: Gosudarstvennoye Izdatelstvo Narkomprosa RSFSR; 1940. (In Russ.)

9. Malinovskiy AA. Tektologiya. Teoriya System. Teoreticheskaya Biologiya. [Tectology. Theory of Systems. Theoretical Biology]. Moscow: URSS; 2000.

10. Markov AV. Evoliutsiya Cheloveka. [Evolution of Humans]. Moscow: Corpus; 2010 (Vol. 1); 2011 (Vol. 2). (In Russ.)

11. Nikolayev II. [Taxocene as an ecological category]. *Ecologiya*. 1977;(5):50-5. (In Russ.)

12. Rautian AS, Sennikov AG. [Predator-prey relationships in the phylogenetic time scale]. In: *Ekosistemnye Perestroyki i Evoliutsiya Biosfery* [Ecosystem Reconstructions and the evolution of the biosphere. Issue 4.] Moscow. Izdatelstvo Paleontologicheskogo Instituta RAN; 2001. p. 29-46. (In Russ.)

13. Rusina LYu. Some aspects of relationships between ants (Hymenoptera, Formicidae) and Polistine wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Zool Zhurn*. 2010;89:1520-30. (In Russ.)

14. Khlebovich VV. [A new case of predation among polychaetes]. *Priroda*. 1959;(9):118. (In Russ.)

15. Khlebovich VV. [Biotic relationships in taxocenes]. *Uspekhi Sovremennoy Biologii*. 1993;113:532-41. (In Russ.)

16. Khlebovich VV. Mnogoschetinkovye Chervi Seimestva Nereidida Morey Rossii i Sopredelnykh Vod [Nereididae Polychaetes of Russian Seas and Adjacent Waters]. Saint Petersburg: Nauka; 1996. (in Russ.)

17. Tzetlin AB, Zhadan AE, Marfenin NN (Eds.). Flora i Fauna Belogo Moria. [Flora and Fauna of the White Sea]. Moscow: KMK; 2010. (In Russ.)

18. Hollingham R. Natural born cannibals. *New Scientist*. 2004;183(10):30.

19. Hutchinson GE. A Treatise on Limnology. N.Y., L.: Wiley and Sons; 1967.