

СУКЦЕССИИ В РЕКАХ: АНАЛИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ КОНЦЕПЦИИ

© 2023 Т.Д. Зинченко, Г.С. Розенберг

Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти (Россия)

Поступила 31.05.2023

Аннотация. Приводится обобщенный анализ понятия сукцессии как недостаточно объяснимой концепции в гидроэкологии, применительно к логическим системам. Особое внимание уделено попытке практического приложения теоретических постулатов для решения проблемы сукцессионных продольных изменений в реках в условиях влияния природных и антропогенных факторов на водные сообщества.

Ключевые слова: сукцессии, равнинные реки, временные и пространственные изменения.

Введение. «Экологическая сукцессия – это одно из центральных понятий в экологии» [Митчелл, 2001, с. 70]. «Сукцессия – постепенные необратимые <...> изменения состава и структуры сообщества, вызываемые внутренними (автогенная сукцессия) или внешними (аллогенная сукцессия) причинами» [Миркин и др., 1989, с. 178]. На протяжении всей своей истории эта концепция формировалась, в первую очередь, на основе ботанических представлений. Фитоценологи [Cowles, 1901; Clements, 1916; Gleason, 1926], рассматривали сукцессию исключительно как изменение наземных растительных сообществ во времени. Вместе с тем, нельзя не согласиться с утверждением о том, что сукцессия является одним из труднообъяснимых и менее всего проработанных феноменов экологии. Понятие экологической сукцессии применимо к изменчивости сообществ в проточных водах и содержит, как минимум, два аспекта – временная сукцессия, присущая конкретному местообитанию, и продольная сукцессия в водотоках вне временного контекста.

Наряду с этим, решая задачи, связанные с вопросами изучения сложного процесса биотической изменчивости в реках под воздействием комплекса факторов, можно констатировать, что любая попытка применения концепций сукцессионных изменений является *наименее рискованной*, поскольку иных детально проработанных теорий для проточных экосистем просто нет. Нам представляется, что взаимообогащение двух разных

предметных областей позволит прийти к обнадеживающим научным результатам в плане постановки и получения ответов на интересные концептуальные вопросы.

Обсуждение проблемы. Экологические модификации структуры сообщества в некоторой географической точке, происходящие в течение определенного периода времени после внешнего воздействия, представляют собой классическую сукцессию. Этот процесс достаточно хорошо исследован в самых различных биосферных компонентах, включая логические экосистемы. На сообщества в проточных водах оказывает влияние целый «букет» нестационарно изменяющихся факторов со стохастическими амплитудами, механизм действия которых весьма специфичен.

В случае пространственной сукцессии рассматривается ведущий системообразующий градиент (изменение рельефа, водности, минерализации и т. д.) и структура сообществ в каждой точке этого *экоклина (топоклина)* интерпретируется в зависимости от факторов окружающей среды, присущих конкретному биотопу [Миркин и др., 1989]. Хотя факторы, определяющие изменчивость экосистемы, являются в основном абиотическими, здесь можно отметить и гетеротопические реакции, биотические взаимодействия, такие как конкуренция, хищничество и др. Предпринимались самые разнообразные попытки наложения пространственной модели на сукцессионные процессы в наземных экосистемах; однако, в проточных водах пространственная продольная модель носит фундаментальный характер и обеспечивает тот естественный контекст, в котором проходит развитие биотических

Зинченко Татьяна Дмитриевна, ст. науч. сотр., докт. биол. наук, профессор, zinchenco.tdz@yandex.ru; Розенберг Геннадий Самуилович, гл. науч. сотр., докт. биол. наук, профессор, чл.-корр. РАН, genarozenberg@yandex.ru

сообществ в текущих водах.

Основные параметры и механизмы сукцессии. Под сукцессией (*хроноклин*) понимается постепенный и необратимый процесс формирования (*первичная сукцессия*) или восстановления (*вторичная сукцессия*) потоков поколений биотических популяций, направленный на достижение экосистемой полной реализации потенциала всех существующих видов в конкретном местообитании [Смирнова, Торопова, 2008]. Для модели классической сукцессии характерно наличие *нулевого состояния* (или точки начального отсчета X_0) и *климакса*, т. е. точки регулярного аттрактора A , в которой экосистема достигает динамически равновесного состояния, оптимального для существования сообществ, где наблюдается максимальная биомасса, максимальное количество симбиотических связей между организмами [Н. Odum, 1975] или максимальная устойчивость [Розенберг и др., 1923].

Первичная сукцессия включает в себя два основных элемента: колонизацию в начальной точке X_0 и последующую смену типов сообществ. Не останавливаясь подробно на анализе феномена первичного заселения сообществ, отметим, что процесс первичного заселения может быть представлен параметрами скорости сукцессионной модели. В этой связи интересны подходы к выявлению колонизации чужеродными видами, отсутствующими в данной географической местности (инвазия), примеры зоогенных сукцессий, связанных с жизнедеятельностью бобров, их возможностью ускорять ход сукцессии в условиях возобновления главных кормовых пород в растительных сообществах при строительстве бобровых плотин в реках [Завьялов и др., 2005]. Можно предположить, что *модели колонизации* сами по себе способны объяснить наблюдаемые *сукцессионные процессы*, но вряд ли эти термины можно рассматривать в качестве полных синонимов.

На экосистемы могут оказывать влияние такие стохастические повторяющиеся явления, как, например, пожары, ураганы, наводнения и некоторые виды человеческой деятельности (дноуглубительные работы, вырубка лесов, применение токсических химических веществ, углубление русла и др.). В этих случаях имеет место вторичная сукцессия, начальная точка X_0 которой уже вполне определена как время завершения воздействия.

При расширенном толковании сукцессии к ней часто относят самые разнообразные экологические процессы, которые связаны с любыми изменениями в составе сообществ, происходящими после внешнего воздействия в данной географической точке. В литературе можно найти и такое расширенное толкование экологической сукцессии, как изменение структуры сообщества,

вызванное долговременными возмущениями окружающей среды, приводящее к модификации структуры сообществ в конкретной экосистеме [Sinha et al., 2022]. На наш взгляд, учитывая количество известных формулировок и широкий диапазон изучаемых систем, выделение различных типов сукцессии и их концептуальное разграничение весьма затруднительно.

Период от начала развития экосистемы X_0 до перехода ее в климаксовое состояние A называется собственным временем сукцессии, которое может быть охарактеризовано как число поколений важнейших (ключевых) видов, необходимых для достижения климакса. Однако это время можно определить лишь при условии внутреннего протекания сукцессии без воздействия извне, то есть при спонтанном развитии экосистемы, которое получило название «аутогенная сукцессия» [Tansley, 1929]. Отмечаются следующие гипотетические механизмы аутогенной сукцессии [Connell, Slatyer, 1977; Смелянский, 1993]:

- стимуляция или благоприятствование (*facilitation model*) – каждая приходящая в сообщество группа видов создает благоприятные условия для внедрения и успешного существования последующей группы видов, которая тут же вступает в конкуренцию за ресурсы;

- ингибирование или торможение (*inhibition model*) – на промежуточных этапах сукцессии существующими в сообществе видами создаются неблагоприятные условия для внедрения новых видов, в результате чего ротация популяций временно прекращается;

- преимущество *толерантности* (*tolerance model*) – по мере смены видов в сообществе постепенно приживаются группы, более толерантные по отношению к существующим экологическим факторам;

- *нейтральность* или независимое популяционное развитие – смена видов происходит только в соответствии с особенностями онтогенеза и типа стратегии;

- модель *насыщения* (*saturation model*) [Смирнова, Торопова, 2008]), основной механизм которой сводится к спонтанной деятельности ключевых видов разных трофических групп, преобразующих внутреннюю среду экосистемы и увеличивающих ее структурную гетерогенность.

Вероятно, все описанные механизмы действуют в природе. Однако несмотря на то, что модель аутогенной сукцессии представляет собой чрезвычайно удобный инструмент исследования, она может использоваться в весьма ограниченных случаях, поскольку не учитывает эффект воздействия экзогенных (в основном антропогенных) факторов.

На необходимость учета изменчивости внеш-

них факторов, имеющих, как правило, абиотическое происхождение (в частности, сезонные, климатические и геоморфологические циклы) указывал Тэнсли [Tansley, 1929], который выделял *аллогенные составляющие* сукцессионного процесса. В природе аллогенные и аутогенные причины налагаются друг на друга и оказывают сильное взаимное влияние. Это особенно относится к проточным водам, где организмы разных трофических групп (и в составе сообществ) могут быть разделены пространственно, однако вероятность их взаимодействия существенно повышается из-за способности к дрейфу и иным перемещениям в реках. Будет вполне корректным допустить, что в некоторых экосистемах биологические взаимодействия являются интенсивными, а в других сообществах структурные перестройки целиком определяются экзогенными факторами, поэтому гипотезы об аллогенных и аутогенных механизмах сукцессии не являются взаимно исключаящими.

Представители холистической школы [Clements, 1916; см.: Margalef, 1968; E. Odum, 1969; H. Odum, 1971] рассматривают сообщество как органическое единство, а сукцессию экосистем – как аналог развития организмов. При этом механизмы смены сообществ не объясняются, однако предполагается, что они включают в себя отбор на организменном уровне. Этот подход внес значительный вклад в исследование сукцессии в двух следующих аспектах. Во-первых, холистическая школа, включив в анализ сукцессии такие общие свойства как продуктивность, поток энергии и круговорот питательных веществ, позволила получить эмпирические зависимости, способствующие лучшему пониманию природных и управляемых экосистем. Во-вторых, экосистемная биология в большей степени принимает во внимание абиотические факторы, которые являются «носителями взаимодействий организмов», чем эволюционная биология популяций или экология сообществ.

Однако уже в середине XX в. было доказано, что применение понятия «сукцессия» с вещественно-энергетических позиций даже к отдельному компоненту экосистемы не имеет законченного смысла, поскольку преобразование энергии протекает в пищевых сетях, которые составляют популяции, относящиеся к видам разных трофических уровней. Параллельное развитие представлений популяционной биологии привело к тому же заключению [Смирнова, Торопова, 2008]. Таким образом, становится очевидным, что познание механизмов сукцессий невозможно без согласованного изучения взаимоотношений популяций видов разных трофических уровней как с вещественно-энергетических, так и со структурно-

динамических позиций одновременно, поскольку процессы трансформации вещества и энергии реализуются в потоках поколений популяций видов, формирующих биоту экосистемы. Можно говорить о проблемах, связанных с изучением ценотических (сукцессионных) систем, выделяя экогенетические, демулационные и другие сукцессии [Жирков, 2017].

Сезонные изменения и многолетняя сукцессия в проточных водах. Изучение сукцессий в лотических экосистемах долгое время не привлекало внимания исследователей [Gray, Fisher, 1981; Fisher et al., 1982]. Причин тому много. Так, например, параметры стока крупных рек могут быть легко измерены, однако динамика водных масс не всегда сопровождается ожидаемой изменчивостью интенсивности биотических процессов. Исследования небольших водотоков обычно не обеспечивают достаточные возможности анализа из-за ограниченного состава эколого-фаунистических групп, оптимального в узком диапазоне факторов среды. Быстро протекающие паводковые воды имеют периоды существования, как правило, короче циклов жизни доминирующих видов. И наконец, во многих проточных водах отмечаются *сезонные изменения*, что значительно усложняет изучение сукцессий. Можно сформулировать определенные требования к водотокам, являющимся идеальными для изучения сукцессии: 1) паводковое воздействие должно быть значительным; 2) между внешними воздействиями возможна смена нескольких поколений организмов; 3) между катастрофическими воздействиями (событиями), никаких дополнительных воздействий не происходит; 4) сезонные колебания являются минимальными. Известно, что сезонные явления сглаживаются в регионах, где полный цикл сукцессии завершается в течение одного сезона (например, в проточных водах аридных зон), чего обычно не отмечается в реках Западной Европы и европейской части России.

Водотоки обычно подвергаются внешним воздействиям разного типа и происхождения с различной степенью перестройки динамики потоков: периодические наводнения и паводки [Wiegert, Fraleigh, 1972; Богатов, 1994]; дноуглубительные и другие гидротехнические работы [Hannan, Dorris, 1970; Зинченко и др., 1984]; экстремальные и катастрофические воздействия, такие как засухи [Harrison, 1966], сильные наводнения, промерзания русла [Богатов, 1994; Медведева, 2003], сброс сельскохозяйственных стоков [Dimond, 1967; Abellan et al., 2005; Шапоренко, Георгиади, 2018] и др.

В литературных источниках представлена многочисленная информация по колонизации час-

то заливаемых новых субстратов, как природных [Kennedy, 1955], так и искусственных [Wiegert, Fraleigh, 1972; Cattaneo, Ghittori, 1975; Reice, 1980; Zinchenko, 1989; Шарапова, 2003]. Вместе с тем, анализ динамики первичного заселения и реколонизации организмов показывает, что в системах, где имеются многочисленные потенциальные колонизаторы, скорость восстановления речных экосистем изменяется в широких пределах [Бога-тов, 1994; Медведева, 2003]. Проточные воды, подвергнутые, например, воздействию наводнения, восстанавливают нормальное состояние в течение периода времени, которое варьируется от месяца до нескольких лет. Коллинзом с соавторами [Collins et al., 1981] описываются процессы длительного (в течение десятилетий) восстановления некоторых видов во время паводка в условиях сильной эрозии береговых отложений канала. В тоже время гетеротопные имаго насекомых вне зависимости от силы наводнения быстро заселяют «свободный коридор» после прекращения воздействия. Можно привести ставший уже хрестоматийным пример по Соноранской пустыне, где наводнение уносит практически 99% фауны насекомых, после чего происходит непрерывное заселение двукрылыми этой пустынной системы [Gray, 1981; Fisher et al., 1982].

В общем случае скорость сукцессии зависит от продолжительности жизни особей каждого конкретного вида, поэтому, например, сообщества диатомовых водорослей восстанавливаются в течение месяца или двух [Brock, Brock, 1969; Wiegert, Fraleigh, 1972], в то время как рыбам может потребоваться несколько лет [Hanson, Waters, 1974]. Реколонизация путем откладки яиц обычно оказывается очень быстрой. В.В. Богатов [1994] приводит пример, когда после трехмесячной засухи все участки до 200 м длиной сухого русла р. Вторая речка (г. Владивосток) уже в первые сутки после восстановления потока заселяются доминирующими амфиподами и планариями, поступившими из проточных ям (то есть из «рефугиумов»), расположенных в пределах речной системы, а затем восстановление продолжалось заселением ручейников. По нашим данным, в соленых реках аридной зоны Приэль-тонья отмечается высокая численность, непрерывное воспроизводство галофильных видов двукрылых и быстрая реколонизация яйцами в условиях сильных ветровых потоков и пересыхания рек. Аналогично, если дноуглубительные работы выполняются в середине канала, оставляя не тронутыми его периферийные зоны, населенные потенциальными колонизаторами, то свободные субстраты после работы земснарядов быстро заселяются не только гетеротопными, но и типично донными организмами из смежных об-

ластей [Зинченко и др., 1984].

Механизмы колонизации имеют высокую стохастичность, поскольку зависят не только от времени, величины и пространственного распространения внешнего воздействия, но и от эндогенных условий для последующего размножения. Например, кроме начальной колонизации трудно отыскать прямые доказательства интерактивной аутогенной сукцессии. Было показано [Dickman, 1974], например, что диатомовое «торможение» в значительной степени изменяет структуру сообществ недиаомовых водорослей-пионеров и их последующее продуцирование. Эту гипотезу подтвердили другие исследователи [Eichenberger, Wuhrmann, 1975; Moore, 1976] на примере отслаивания водорослевых обрастаний, что является неперемным условием формирования последующих перифитонных сообществ, не подверженных такому отслоению. Сходные данные были получены нами при изучении экосистемы Учинского канала [Зинченко, 1981], когда обрастания кладофоры отслаивались летом от бетонированных стенок водоводов примерно каждые 15 дней вместе с живущими на них гидробионтами. В результате происходило заселение водотока диатомовыми водорослями, а доминирующим компонентом донных сообществ становились гидры и личинки хирономид, сменившие пиявок и танитарзин, развивавшихся ранее на искусственных субстратах. Можно привести примеры изменения в составе сообществ, обусловленные хищничеством и локальным вымиранием особей как в изолированных заводях или прудах [Gray, Fisher, 1981], так и в проточных системах Сикамор-Крик, штат Аризона [Fisher et al., 1982].

Сукцессионные изменения сообществ обычно происходят в реках на протяжении длительного времени, что требует очень большого объема экспериментальных и полевых исследований, поскольку для изучения водных экосистем из-за их «мобильного» характера требуются частые, а лучше – ежедневные наблюдения за происходящими процессами. Поэтому экологи часто подменяют фактор времени пространственными приближениями: участки реки различного возраста (пересыхающий исток, устье, зарегулированный створ) рассматривают как различные стадии развития одного и того же участка во времени, что не всегда бывает верно. Это косвенно подчеркивает тот факт, что продольная сукцессия в проточных водах объективно является самостоятельным, важнейшим и неотъемлемым процессом формирования экологических сообществ.

Продольная (пространственная) сукцессия в водотоках. В каждой пространственной точке логической системы характеристики водных со-

общества специфичны и формируются под влиянием комплекса конкретных биотических и абиотических условий (конкуренция, хищничество, скорость потока, уклон, глубина, обеспеченность ресурсами и т. д.), а также биологической активности сообществ, расположенных выше по течению. Продольная сукцессия в водотоках отражает пространственную динамику изменения функций и структуры биотических компонент от истоков до устьевых участков рек, т. е. предполагается, что все процессы дифференциации экосистемы протекают вне контекста времени. Модель продольной сукцессии для проточных вод хорошо описана и чаще всего объясняется влиянием абиотических переменных, в первую очередь – гидрологическими особенностями водотока на разных участках (грунт, скорость течения и др.) и факторами антропогенного воздействия. Например, распределение рыбного сообщества может определяться величиной уклона [Huet, 1959], глубины [Sheldon, 1968], скоростью потока [Kuehne, 1962], температуры [Burton, Odum, 1945], биотопических различий [Есин и др., 2009], причем каждый из этих факторов изменяется направленно вдоль по течению реки (можно говорить о *комплексном градиенте*). Прибрежные беспозвоночные также реагируют на такие абиотические переменные, как субстрат, температура, расход воды, скорость течения и наличие пищи [Illies, Botosaneanu, 1963; Andrews et al., 1979; Богатов, 1994; Слынько, Кияшко, 2003]. В тоже время, резкие модификации в продольном распределении насекомых могут быть объяснены биологическими особенностями гетеротопных беспозвоночных и конкуренцией между представителями одного и того же рода [Allan, 1975; Богатов, 1978; Зинченко, 2011].

Вместе с тем, логические системы представляет собой высокоэффективную естественную транспортную артерию, переносящую вещественно-энергетические компоненты в одном направлении, вектор которого совпадает с продольным градиентом потока. На особую структуру пространственных взаимодействий между организмами различных трофических уровней в водотоках разных порядков указывал В.В. Богатов [1994], уделявший особое внимание прямым связям между гидробионтами, осуществляемым за счет дрейфа организмов.

Остается только сожалеть, что экология проточных вод не использует с достаточной эффективностью это специфическое свойство водотоков. Объективно доказанное наличие вектора преимущественно однонаправленной связи сообществ посредством переноса организмов текущими водами вступает в противоречие с предположением о нейтральности [Connell, Slatyer,

1977]. Эта не во всем справедливая гипотеза утверждает, что предшественники не оказывают никакого влияния на своих потомков, и эта мысль относится не только к временному аспекту, но и распространяется на сообщества, расположенные выше или ниже по течению реки. В действительности влияние предшественников может быть слабым или сильным, а также прямым или непрямым. Следует констатировать, что анализ сукцессионных рядов в отрыве от изучения интенсивности *дрейфа (биостока)* обедняет интерпретацию продольной модели, ограничивая ее особенностями жизненного цикла или адаптацией вида к условиям среды.

Рассматривая три известных направления экологии проточных вод, которые сформировали определенный теоретический базис продольной сукцессии (наземная детритная обусловленность метаболизма проточных вод; концепция континуума реки и циклическое (спиралеобразное) распределение питательных веществ), можно констатировать, что каждая из этих гипотез обосновывает причины и механизмы формирования сообществ сукцессионного ряда. Так, детальное изучение *процессов детритного метаболизма* показало, что влияние на структуру и функции сообществ, расположенных вниз по течению, оказывает, например, размер частиц мертвого органического вещества, определяющий транспортную динамику [Wallace, 1977].

Важным следствием концепции *речного континуума* [Vannote et al., 1980] является подчеркнутое стремление экосистемы минимизировать диссипативные потери в каждой точке пространства и достичь равновесного оптимума используемого вещества и энергии для всего водотока в целом. В частности, сообщества кренали имеют принципиально более низкий КПД использования ресурсов, в то время как биоценозы в нижнем течении «сконструированы» так, чтобы в максимальной мере утилизировать те остатки кинетической энергии, которые были недоиспользованы гидробионтами в верховьях реки. Различия в стратегии функционирования находят отражение и в закономерном изменении видовой структуры сообществ. Этот процесс представляется как формирование последовательности синхронизированной смены таксономического состава комплекса доминантов. Если тот или иной вид в силу разных причин утратил адаптационные способности к изменяющимся гидрохимическим, биотопическим, климатическим или иным, резко изменяющимся факторам, он заменяется другими видами, выполняющими, по существу, ту же функцию, но более приспособленными к новым условиям. По существу, в этой концепции рассматривается дискретный сукцессионный ряд,

а континуальность оказывается, как бы за скобками. Более того, подробно обсуждаются проблемы продольного зонирования речных экосистем: выделяются три локальные зоны (креналь, ритраль, потамаль) и подчеркиваются их коренные различия [Безматерных, 2009].

Концепция *пищевых циклов* [Newbold *et al.*, 1981] не ограничивается рассмотрением только детритных подсистем, а анализирует взаимодействие между детритным компонентом и питательными веществами в растворенном состоянии. Питательные вещества и другие основные трофические элементы непрерывно и циклически сменяют друг друга вдоль всей экосистемы реки, определяя и изменяя популяционную структуру биоценозов. Для полноты изложения вспомним афоризм Одума: «Matter circulates, energy flows and dissipates – Материя циркулирует, энергия течет и рассеивается» [E. Odum, 1969, p. 266]. Единственным отходом экосистемы в целом оказывается тепловая энергия дыхания: она рассеивается в атмосфере и непрерывно пополняется через фотосинтез за счет солнечного излучения.

Роль пространства и времени в проточных водах. Следует признать, что в природе нет чистых аналогов ни временной, ни пространственной сукцессии, поскольку оба процесса происходят синхронно. Существует наше упрощенное представление о динамике экосистем и попытки интерпретировать результаты исследований в русле решаемых нами задач. Возможно наиболее важными результатами исследований сообществ в проточных водах в течение длительного периода является то, что многие из них не находятся в устойчивом состоянии в любое отдельно взятое время. В большинстве экосистем одно это является безусловным свидетельством сукцессии. Для объяснения сложного комплекса сукцессионных явлений в водотоках предложено достаточно много различных концепций [Богатов, Федоровский, 2017; Барышев, 2020].

Преимущества расширенного толкования сукцессии не только в контексте времени, но и пространства носят как концептуальный, так и чисто практический характер. Решение некоторых трудных вопросов, относящихся к сукцессии, присущей конкретному местообитанию, значительно облегчается, если изменения в экосистеме рассматривать одновременно через призму хроноклина и топоклина, выделяя аналоги в обоих сукцессионных рядах. Это имеет особенно важное значение для проточных вод, где взаимодействия между сообществами осуществляются через текущую среду, из которой можно достаточно часто брать образцы, оперативно анализировать их, и, наконец, проводить различные стадии активного эксперимента.

Например, не всегда легко проследить основные механизмы преобразования сообщества пионера в сообщество-преемник при классической сукцессии. Необходимо учесть не только целый комплекс факторов, оказывающих совокупное воздействие в каждой локальной точке водотока (например, конкуренцию видов, трофические условия, освещенность и др.), но и принять во внимание биотические взаимодействия с сообществами в пространственно смежных областях (наличие механизмов интенсивности распределения, фертильность среды, адаптации мигрантов и др.). Исследования дрифта (биостока) может облегчить понимание и идентификацию динамики сообществ в проточных водах и дать количественный прогноз развития экосистемы в будущем.

Важным моментом исследований сукцессии в реках является разделение абиотических и биотических факторов и сравнительная оценка значимости их воздействия. Исследования, проведенные нами в искусственном проточном канале [Зинченко, 1982], показали, что, если субстрат и течение являются единственными детерминантами продольного распределения биоты, то в течение ряда лет наблюдается стабильный характер сообществ и отсутствие гетерогенных изменений. Значительные продольные флуктуации гидродинамики проточных вод могут поставить под сомнение эту нулевую гипотезу.

Проточная вода представляет собой мозаику небольших участков с различными формами сукцессионных изменений, поэтому важно рационально учесть степень этой неоднородности, основываясь на сути биологических процессов. Например, диатомовые пионерные сообщества обычно сменяются образованием смешанного кладофоро-диатомового сообщества, которые могут в потоке замещаться сообществом с доминированием анабены [Fishenberger, Wuhrmann, 1975; Богатов, 1994]. Такие переходы проходят достаточно быстро в ритрале, тогда как в русловой части потока, где скорости потока обычно высоки, диатомовые пионерные комплексы сохраняются неопределенно долго. Здесь стохастический элемент вводится, когда гидробионты отделяются от субстрата, смываются вниз по течению и оставляют чистый субстрат, который затем колонизируется диатомовыми и гидробионтами-обрастателями.

Важным для понимания сути динамики лотических экосистем является анализ цикличности процессов (как внешнего воздействия, так и восстановления сообществ; *циклические сукцессии* [Миркин и др., 1989]) и здесь спектр возможных механизмов проточной сукцессии чрезвычайно велик. Очевидно, что для того, чтобы в сообществе-

ве произошли заметные изменения, жизненные циклы организмов должны быть короче, чем период между внешними воздействиями (*аклимакс* и *циклоклимакс* Уиттекера [1980]). Здесь вариантов чрезвычайно много: например, циклы детритного кругооборота некоторых небольших рек на северо-западе США достигают 100 лет [Naiman, Sedell, 1980], в то время как другие гетерогенные потоки подвергаются частым (еженедельным) наводнениям, смывающим субстрат до коренной подстилающей породы. Для экосистем, которые подвергаются слишком частому и сильному внешнему воздействию, характерна «усеченная» сукцессия, и типичные резиденты будут называться пионерами. И наоборот, автотрофные сообщества, которые формируются ежегодно, не подвергаясь внешним воздействиям, демонстрируют ярко выраженные сезонные изменения.

В результате нестационарных возмущений в некоторых экосистемах не удается сформироваться типичный экоклин, к чему резиденты не могут приспособиться. Это может быть вызвано абиотической флуктуацией, быстрыми локальными биологическими модификациями или обеими причинами вместе. В частности, при частых возмущениях возможна потеря экосистемной устойчивости, сопровождающаяся коренной перестройкой видовой структуры с доминированием видов, для которых характерна высокая адаптационная способность. Авторы могут привести пример наблюдаемых временных (климатические изменения) и сезонных (связанных с изменением водности, уровня минерализации) изменений в высокоминерализованных реках аридной зоны Приэльтона [Зинченко и др., 2010; Зинченко, Шитиков, 2015]. Отдельные виды двукрылых (например, хирономиды *Tanytarsus kharaensis* Zorina et Zinchenko) в составе донных сообществ соленых рек проявляют адаптационные характеристики (локальные биомодификации) в зависимости от сезонных или годовых климатических изменений (нестационарные возмущения) единовременным массовым вылетом имаго, коротким жизненным циклом, возможным партеногенетическим размножением и т. д. [Zorina, Zinchenko, 2009]. Нестационарный процесс в меньшей мере выражен для автотрофных систем, где растения трансформируют физические, химические и биологические свойства среды, но эти биотические модификации проходят за время, достаточное для генерации экоклина, поддерживающего быструю реадаптацию резидентов.

О моделировании сукцессионных процессов в проточных водах. Сукцессии в природных экосистемах изучаются достаточно давно в разных сообществах и в разных аспектах. Особое

значение эти исследования приобрели в последние 50 лет, когда антропогенное воздействие распространилось на все биомы и регионы биосферы. Под влиянием деятельности человека часть климаксовых экосистем была трансформирована в агроценозы и техногенные ландшафты, а остальная часть выведена из равновесного состояния и переведена в сукцессионное. Вместе с тем, представленный обзор литературы показывает, что по-прежнему нет единого мнения по главным вопросам, которые могут быть сформулированы следующим образом: а) имеются ли общие закономерности в сукцессии отдельных компонентов в различных средах, б) детерминирована ли сукцессия и какова роль случайных факторов, в) каковы движущие механизмы сукцессии. Более того, отсутствует даже однозначное понимание самого термина «сукцессия». Поэтому простая констатация сложности и многомерности явления – не слишком результативное занятие, тогда как работы, выделяющие на строгой методической основе ключевые воздействующие факторы, крайне немногочисленны.

Маргалеф [Margalef, 1968] предположил, что состав сообщества в начальных фазах сукцессии находится под большим влиянием случайных обстоятельств – климатических изменений, инвазии видов, в связи с чем для ранних стадий характерны не столько направленный тренд, сколько флуктуации. Можно предположить, что сукцессия детерминирована в том смысле, что существуют определенные генеральные тренды для различных структур экосистемы, обусловленные видовым составом флоры и фауны, а также ведущими факторами среды. В то же время движение каждой структуры постоянно отклоняется от базовой траектории под влиянием непредсказуемых, случайных воздействий и предыдущей истории данной сукцессии. Придет ли развивающаяся экосистема к климаксу и когда – зависит от частоты и силы случайных флуктуаций.

Для описания сукцессионных процессов разрабатываются модели, учитывающие «кинетику» изменения таксономического состава биотопов или интенсивность начального отклика и последующей трансформации того или иного ведущего интегрального параметра экосистемы. А.С. Исаевым с соавторами [2005] предложена и верифицирована математическая модель последовательного преобразования древесных ценозов из одного сукцессионного состояния в другое с использованием представлений о *фазовых переходах* разного типа. Экологический аналог уравнений Ван дер Вальса дает возможность определить критические значения фитомассы насаждения, по достижению которых начинаются сук-

цессионные изменения. В литературе представлены и другие модели сукцессионной динамики, которые оценивают уровень детерминизма в развитии экосистемы и прогнозирующие ее состояние в фазовом пространстве. Их спектр простирается от оценки *топологического подобия* двух фазовых траекторий – наблюдаемого и при случайных переходах [Orloci, 2001], до сложных имитационных или нелинейных моделей круговорота веществ и целых «прогнозных комплексов» [Чернышенко, 2005]. Однако в случае водных сообществ, где состав биоты существенно более разнообразен и гетерогенен, выбор ведущих параметров функционирования экосистем при построении таких моделей имеет трудно разрешимые проблемы.

Другой подход в математическом моделировании связан с выделением фиксированных последовательностей дискретных состояний ценоза, т. е. формированием сукцессионного ряда. Если последовательность сукцессионных переходов интерпретировать как случайные процессы в дискретном пространстве состояний, то использование *марковских цепей* позволяет количественно оценить матрицу альтернативных переходных вероятностей в таком ряду [Логофет, 2010]. Однако набор выделенных типов или ассоциаций видов экосистемы обычно определяется экспертно на основе субъективных заключений, поэтому в литературе существует значительный разнобой в представлении конкретных сообществ.

Достаточно доступным и эффективным методом формирования рядов продольной сукцессии является *ординация* [Миркин и др., 1989], т. е. построение графиков размещения разнотипных местообитаний вдоль выбранных факторов среды в декартовой системе координат. Анализ результатов ординации и аутоэкологических особенностей организмов, имеющих оптимальную стратегию жизненного цикла в определенных условиях обитания, дал нам возможность сформировать последовательности продольных сукцессионных смен в равнинных водотоках бассейна Нижней Волги различного типа и уровня природных и антропогенных воздействий: в р. Чапаевка для отдельных участков которой характерно ярко выраженное техногенное воздействие [Шитиков, Зинченко, 2008]; в высокоминерализованных реках аридной зоны Приэльтона, при ярко выраженном градиенте минерализации [Зинченко и др., 2010, 2019].

Показано, что объективно существующую динамику состояния изученных рек определяют (в разных вариантах) сукцессионные переходы между следующими комплексами популяций макрозообентоса, которые можно выделить по особенностям жизненных циклов доминантов, характеру питания или распределению ключевых видов: фитореофильные виды кренали, литореофильное сообщество детритофагов и всеядных в ритрали, «посткризисный» ценоз фитофильных организмов ниже участков сильного антропогенного воздействия, сообщества лимнофильных и пелофильных видов потамали, специфичные галофильные сообщества в градиенте солености рек и т. д. Однако надо помнить, что реки являются особым видом экосистем со встроенной системой однонаправленного транспорта, в которых активное перемещение против течения, хорошо известное у мигрирующих рыб и беспозвоночных, является эффективным компенсационным перемещением [Маргалеф, 1992].

Заключение. В завершении следует согласиться с авторами, которые считают, что термин «сукцессия» в последнее время используют применительно к любым изменениям: от изменения размерной структуры популяции до изменений, происходящих в геологическом времени, например, при превращении рифтовых озёр в океаны [Старобогатов, 2007]. При таком расширенном понимании термина «сукцессия» он становится синонимом слов «изменение» и «смена» для придания тексту наукообразности, т. е. само существование термина теряет какой-либо смысл [Жирков, 2017, с. 105], а тогда целесообразность применения термина «сукцессия» зависит от масштаба рассмотрения и целеполагания.

Таким образом, настоящий обзор показывает, что *теория сукцессий* переживает процесс активного переосмысления, превращаясь из чисто геоботанического феномена в концепцию изучения широкого круга различных биосферных компонент. Многие еще остаются спорными и неясными, однако применение сукцессионных представлений и механизмов может оказать существенное влияние на наши современные представления о проточных водах. В то же время, уникальный характер пространственной динамики сообществ в лотических системах может способствовать *лучшему пониманию сущности и роли сукцессии как общей экологической концепции.*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Список русскоязычной литературы

Барышев И.А. Макрозообентос рек Восточной Фенноскандии: дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск, 2020. 200 с.

Безматерных Д.М. Водные экосистемы: состав, структура, функционирование и использование: учеб. пособие. Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2009. 97 с.

Богатов В.В. Влияние паводка на снос бентоса в реке Бомнак (бассейн реки Зеи) // Экология. 1978. № 6. С. 36-41.

Богатов В.В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1994. 218 с.

Богатов В.В., Федоровский А.С. Основы речной гидробиологии и гидробиологии. Владивосток: Дальнаука, 2017. 384 с.

Есин Е.В., Чебанова В.В., Леман В.Н. Экосистема малой лососевой реки Западной Камчатки (среда обитания, донное население и ихтиофауна). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2009. 171 с.

Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А., Иванов В.К., Дгебуадзе Ю.Ю. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек М.: Наука, 2005. 186 с.

Жирков И.А. Био-география. Общая и частная: суши, моря и континентальных водоёмов. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2017. 568 с.

Зинченко Т.Д. Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна средней и нижней Волги (Атлас). Тольятти: Кассандра, 2011. 258 с.

Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В. Биоразнообразии и структура сообществ макрозообентоса соленых рек аридной зоны юга России (Приэльтонье) // Аридные экосистемы. 2010. Т. 6, № 3. С. 25-33.

Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Выхристюк Л.А., Шитиков В.К. Разнообразие и структура сообществ макрозообентоса высокоминерализованной реки Хара (Приэльтонье) // Поволжский экол. журн. 2010. № 1. С. 14-30.

Зинченко Т.Д., Ненастьяев А.В., Едский Л.Б. Состояние бентофауны «морской» акватории Волго-Каспийско-го канала в районе проведения дноуглубительных работ // Дноуглубительные работы и проблемы охраны рыбных запасов и окружающей среды рыбохозяйственных водоемов. Астрахань, 1984. С. 218-220.

Зинченко Т.Д., Шитиков В.К. Сукцессии и флуктуации – пространственно-временные изменения в реках // Астраханский вестн. экол. образования. 2015. № 4. С. 77-88.

Зинченко Т.Д., Шитиков В.К., Головатюк Л.В., Абросимова Э.В. Многомерный статистический анализ структуры планктонных и донных сообществ минерализованных рек бассейна оз. Эльтон // Поволжский экол. журн. 2019. № 4. С. 407-418.

Зорина О.В., Зинченко Т.Д. Новый вид рода *Tanytarsus* van der Wulp (Diptera, Chironomidae) из солёной реки бассейна озера Эльтон (Волгоградская область, Россия) // Евразийск. энтомол. журн. 2009. Т. 8. № 1. С. 105-110.

Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология. СПб.: СПб. ун-т, 1997. 316 с.

Исаев А.С., Суховольский В.Г., Хлебопрос Р.Г. Моделирование лесообразовательного процесса: феноменологический подход // Лесоведение. 2005. № 1. С. 1-9.

Логофет Д.О. Марковские цепи как модели сукцес-

сии: новые перспективы классической парадигмы // Лесоведение. 2010. № 2. С. 46-59.

Маргалев Р. Облик биосферы. М.: Наука, 1992. 214 с.

Медведева Л.А. Влияние паводков на численность и биомассу водорослей перифитона малой лососевой рек (Приморский край) // Перифитон континентальных вод: современное состояние изученности и перспективы дальнейших исследований / Материалы докл. Междунар. симпозиума. Тюмень: ООО «Опцион ТМ-Холдинг», 2003. С. 70-71.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.

Митчелл П. 101 ключевая идея: Экология. М.: ФАИР-ПРЕСС, 2001. 224 с.

Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д., Розенберг А.Г. Иерархия экологических гомеостазов как принцип системологии // Изв. РАН. Сер. биол. 2023. Дополнительный вып. 7. С. 118-128.

Слынько Ю.В., Княшко В.И. Ихтиофауна малых рек Верхнего Поволжья // Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. М.: Наука, 2003. С. 134-174.

Смелянский И.Э. Механизмы сукцессии // Успехи соврем. биол. 1993. Т. 113, вып. 1. С. 36-45.

Смирнова О.В., Торопова Н.А. Сукцессия и климакс как экосистемный процесс // Успехи соврем. биол. 2008. № 2. С. 129-144.

Уиттекер Р.Х. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.

Чернышенко С.В. Нелинейные методы анализа динамики лесных биогеоценозов. Днепрпетровск: Изд-во Днепрпетр. ун-та, 2005. 510 с.

Шапоренко С.И., Георгиади А.Г. Современные тенденции водохозяйственной деятельности на водосборе Волги и изменений ее водности: их возможное влияние на гидрохимические характеристики устьевой зоны // Труды ИБВВ РАН. 2018. С. 7-21.

Шарапова Т.А. Особенности заселения экспериментальных субстратов в водоемах различного типа // Перифитон континент вод: современное состояние изученности и перспективы дальнейших исследований / Материалы докл. Межд. симпозиума. Тюмень: ООО «Опцион ТМ-Холдинг», 2003. С. 81-82.

Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. Анализ пространственно-временной изменчивости водных экосистем при статистической обработке данных мониторинга // Проблемы экологического эксперимента (Планирование и анализ наблюдений). Тольятти: Кассандра, 2008. С. 129-150.

Reference List

Baryshev I.A. Macrozoobenthos of the rivers of Eastern Fennoscandia: Dissertation ... Doctor of Biological Sciences. Petrozavodsk, 2020. 200 p. (In Russian).

Bezmaternykh D.M. Water ecosystems: composition, structure, functioning and use: textbook. allowance. Barnaul: Altai University Press, 2009. 97 p. (In Russian).

Bogatov V.V. Influence of floods on benthos drift in the Bomnak River (Zeya River basin) // Ecology. 1978. No. 6. P. 36-41. (In Russian).

Bogatov V.V. Ecology of river communities of the Russian Far East. Vladivostok: Dalnauka, 1994. 218 p. (In Russian).

- Bogatov V.V., Fedorovsky A.S.** Fundamentals of river hydrology and hydrobiology. Vladivostok: Dalnauka, 2017. 384 p. (In Russian).
- Esin E.V., Chebanova V.V., Leman V.N.** Ecosystem of the small salmon river of Western Kamchatka (habitat, benthic population and ichthyofauna). Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2009. 171 p. (In Russian).
- Zavyalov N.A., Krylov A.V., Bobrov A.A., Ivanov V.K., Dgebuadze Yu.Yu.** Influence of the river beaver on the ecosystems of small rivers Moscow: Nauka, 2005. 186 p. (In Russian).
- Zhirkov I.A.** Bio-geography. General and private: land, sea and continental waters. Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2017. 568 p. (In Russian).
- Zinchenko T.D.** Ecological and faunal characteristics of chironomids (Diptera, Chironomidae) from small rivers in the basin of the middle and lower Volga (Atlas). Togliatti: Cassandra, 2011. 258 p. (In Russian).
- Zinchenko T.D., Golovatyuk L.V.** Biodiversity and structure of macrozoobenthos communities of saline rivers in the arid zone of southern Russia (Prieltonye) // Arid Ecosystems. 2010. Vol. 6, no. 3. P. 25-33. (In Russian).
- Zinchenko T.D., Golovatyuk L.V., Vykhrystyuk L.A., Shitikov V.K.** Diversity and structure of macrozoobenthos communities in the highly mineralized Khara River (Prieltonye) // Povolzhskiy Journal of Ecology. 2010. No. 1. P. 14-30. (In Russian).
- Zinchenko T.D., Nenastiev A.V., Edsky L.B.** Status of the benthic fauna of the "marine" water area of the Volga-Caspian Canal in the area of dredging // Dredging and problems of protecting fish stocks and the environment of fishery reservoirs. Astrakhan, 1984. P. 218-220. (In Russian).
- Zinchenko T.D., Shitikov V.K.** Successions and fluctuations - spatial and temporal changes in rivers // Astrakhan Bulletin of Ecological Education. 2015. No. 4. P. 77-88. (In Russian).
- Zinchenko T.D., Shitikov V.K., Golovatyuk L.V., Abrosimova E.V.** Multivariate statistical analysis of the structure of plankton and benthic communities in the mineralized rivers of the Lake Baikal basin. Elton // Povolzhskiy Journal of Ecology. 2019. No. 4. P. 407-418. (In Russian).
- Zorina O.V., Zinchenko T.D.** New species of the genus *Tanytarsus* van der Wulp (Diptera, Chironomidae) from the salty river of the Elton Lake basin (Volgograd region, Russia) // Eurasian Entomological Journal. 2009. Vol. 8, no. 1. P. 105-110. (In Russian).
- Ipatov V.S., Kirikova L.A.** Phytocenology. St. Petersburg: St. Petersburg University, 1997. 316 p. (In Russian).
- Isaev A.S., Sukhovolsky V.G., Khlebopros R.G.** Modeling the forest formation process: a phenomenological approach // Lesovedenie. 2005. No. 1. P. 1-9. (In Russian).
- Logofet D.O.** Markov chains as models of succession: new perspectives of the classical paradigm // Lesovedenie. 2010. No. 2. P. 46-59.
- Margalef R.** The appearance of the biosphere. Moscow: Nauka, 1992. 214 p.
- Medvedeva L.A.** Influence of floods on the abundance and biomass of periphyton algae in small salmon rivers (Primorsky Krai) // Periphyton of continental waters: current state of knowledge and prospects for further research / Proceedings of the International Symposium. Tyumen: Option TM-Holding LLC, 2003. P. 70-71. (In Russian).
- Mirkin B.M., Rozenberg G.S., Naumova L.G.** Dictionary of concepts and terms of modern phytocenology. Moscow: Nauka, 1989. 223 p. (In Russian).
- Mitchell P.** 101 key ideas: Ecology. Moscow: FAIR-PRESS, 2001. 224 p. (In Russian).
- Rozenberg G.S., Zinchenko T.D., Rozenberg A.G.** Hierarchy of ecological homeostasis as a principle of systemology // Proceedings of the Russian Academy of Sciences. Ser. biol. 2023. Iss. 7-suppl. 7. P. 118-128. (In Russian).
- Slyanko Yu.V., Kiyashko V.I.** Ichthyofauna of small rivers of the Upper Volga region // Ecological state of small rivers of the Upper Volga region. Moscow: Nauka, 2003. P. 134-174. (In Russian).
- Smelyansky I.E.** Mechanisms of succession // Successes of modern biology. 1993. Vol. 113, no. 1. P. 36-45. (In Russian).
- Smirnova O.V., Toropova N.A.** Succession and climax as an ecosystem process // Advances in Modern Biology. 2008. No. 2. P. 129-144. (In Russian).
- Whittaker R.H.** Communities and Ecosystems. Moscow: Progress, 1980. 327 p. (In Russian).
- Chernyshenko S.V.** Nonlinear methods for analyzing the dynamics of forest biogeocenoses. Dnepropetrovsk: Dnepropetrovsk University Press, 2005. 510 p. (In Russian).
- Shaporenko S.I., Georgiadi A.G.** Modern trends in water management activities in the Volga catchment area and changes in its water content: their possible impact on the hydrochemical characteristics of the mouth zone // Proceedings of the Institute of Biology of Internal Waters of the Russian Academy of Sciences. 2018. P. 7-21. (In Russian).
- Sharapova T.A.** Peculiarities of settlement of experimental substrates in water bodies of various types // Periphyton continent of waters: current state of knowledge and prospects for further research / Proceedings of the International Symposium. Tyumen: Option TM-Holding LLC, 2003. P. 81-82. (In Russian).
- Shitikov V.K., Zinchenko T.D.** Analysis of spatio-temporal variability of aquatic ecosystems during statistical processing of monitoring data // Problems of ecological experiment (Planning and analysis of observations). Togliatti: Cassandra, 2008. P. 129-150. (In Russian).
- Abellan P., Sancher-Fernandez D., Velasco J., Millan A.** Conservation of freshwater biodiversity: a comparison of different area selection methods // Biodiversity & Conservation. 2005. Vol. 14. P. 3457-3474.
- Allan J.D.** The distributional ecology and diversity of benthic insects in Cement Creek, Colorado // Ecology. 1975. V. 56. P. 1040-1053.
- Andrews D.A., Minshall G.W.** Longitudinal and seasonal distribution of benthic invertebrates in the little Lost River, Idaho // Amer. Midl. Nat. 1979. Vol. 102. P. 225-236.
- Brock T.D., Brock M.L.** Recovery of a hot spring community from a catastrophe // J. Phycol. 1969. Vol. 5. P. 75-77.
- Cattaneo A., Ghittori S.** The development of benthonic phytocenoses on artificial substrates in the Ticino River // Oecologia. 1975. V. 19. P. 315-327.
- Clements F.E.** Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation / Carnegie Inst. Washington, no. 424. Washington, 1916. 512 p.
- Collins J.P., Young C., Howell J.** Impact of flooding in a Sonoran Desert stream, including elimination of an endangered fish population (*Poeciliopsis o. occidentalis*, Poeciliidae) // Southwest. Naturalist. 1981. Vol. 26, no. 4. P. 415-423.
- Connell J.P., Slatyer R.O.** Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Nat. 1977. Vol. 111. P. 1119-1144.
- Cowles H.C.** The physiographic ecology of Chicago and vicinity: a study of the origin, development and classification of plant societies // Bot. Gaz. 1901. Vol. 31. P. 73-108, 145-

182.

Dickman M. Changes in periphyton community structure following diatom inhibition // *Oikos*. 1974. Vol. 25. P. 187-193.

Dimond J.B. Pesticides and stream insects // Marine Forest Service. 1967. Bull. no. 23. 21 p.

Eichenberger E., Wuhrmann K. Growth and photosynthesis during the formation of a benthic algal community // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 1975. Vol. 19. P. 2035-2042.

Fisher S.G., Gray L.J., Griram N.B. Temporal succession in a desert stream ecosystem following flash flooding // *Ecol. Monogr.* 1982. Vol. 52. P. 93-110.

Gleason H.A. The individualistic concept of the plant association // *Bull. Torrey Bot. Club.* 1926. Vol. 44. P. 1-20.

Gray L.J., Fisher S.G. Post flood recolonization pathways of macroinvertebrates in a lowland Sonoran Desert stream // *Amer. Midl. Nat.* 1981. Vol. 106. P. 249-257.

Hannan H.H., Dorris T.C. Succession of a macrophyte community in a constant temperature river // *Limnol. Oceanogr.* 1970. Vol. 15. P. 442-453.

Hanson D.L., Waters T.F. Recovery of standing crop and production rate of a brook trout population in a flood-damaged stream // *Trans. Amer. Fish Soc.* 1974. Vol. 103. P. 431-439.

Harrison A.D. Recolonization of a Rhodesian stream after drought // *Arch. Hydrobiol.* 1966. Vol. 62. P. 405-421.

Huet M. Profiles and biology of western European streams as related to fish management // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1959. V. 88. P. 155-163.

Illies J., Botosaneanu L. Problems et methods de la classification et de la zonation ecologique de eaux courantes, considerees surtout du point de vue faunistique // *Mitt. Internat. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 1963. Vol. 12. P. 1-57.

Kennedy H.D. Colonization of a previously barren stream section by aquatic invertebrates and trout // *Prog. Fish-Culturist.* 1955. V. 17. P. 119-122.

Kuehne R.A. A classification of streams, illustrated by fish distribution in an eastern Kentucky creek // *Ecology.* 1962. Vol. 43. P. 608-614.

Margalef R. Perspectives in Ecological Theory // Chicago: Univ. Press, 1968. 111 p.

Moore J.W. Seasonal succession of algae in rivers. I. Examples from the Avon, a large slow-flowing river //

J. Phycol. 1976. Vol. 12. P. 342-349.

Naiman R.J., Sedell J.R. Relationships between metabolic parameters and stream order in Oregon // *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* 1980. Vol. 37. P. 834-847.

Newbold J.D., Elwood J.W., O'Neill R.V., Van Winkle W. Measuring nutrient spiraling in streams // *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* 1981. Vol. 38. P. 860-863.

Odum E.P. The strategy of ecosystem development // *Science.* 1969. Vol. 164. P. 262-270.

Odum H.T. Environment, Power and Society. N. Y.: Wiley-Intersci., 1971. 331 p.

Odum H.T. Energy quality and carrying capacity of the Earth // *Trop. Ecol.* 1975. Vol. 16, no. 1. P. 1-8.

Orlóci L. Pattern dynamics: an essay concerning principles, techniques and applications // *Community Ecol.* 2001. Vol. 2. P. 1-15.

Reice S.R. The role of substratum in benthic macroinvertebrate microdistribution and litter decomposition in a woodland stream // *Ecology.* 1980. Vol. 61. P. 580-590.

Sheldon A.L. Species diversity and longitudinal succession in stream fishes // *Ecology.* 1968. Vol. 49. P. 193-198.

Sinha D., Datta S., Chaudhary V., Banerjee D., Chaudhuri R.K. Ecological Succession of Wetlands: A Review of the Current Scenario / Handbook of Research on Monitoring and Evaluating the Ecological Health of Wetlands. Delhi (India): Univ. of Delhi, 2022. 22 p.

Tansley A.G. Succession: the concept and its value // *Proc. Internat. Congr. Plant Sci.*, Ithaca, 1926. Ithaca, 1929. Vol. 1. P. 677-686.

Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E. The river continuum concept // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1980. Vol. 37. P. 130-137.

Wallace J.B. The role of filter feeders in flowing waters // *Arch. Hydrobiol.* 1977. Vol. 79. P. 506-532.

Wiegert R.G., Fraleigh P.C. Ecology of Yellowstone thermal effluent systems: net primary production and species diversity of a successional blue-green algal mat // *Limnol. Oceanogr.* 1972. Vol. 17. P. 215-228.

Zinchenko T.D. Chironomidae as biological hindrances in water-supply // *Acta Biol. Debr. Oecol. Hungary.* 1989. Vol. 3. P. 190-201.

SUCCESSIONS IN RIVERS: ANALYTICAL REVIEW OF THE ECOLOGICAL CONCEPT

© 2023 T.D. Zinchenko, G.S. Rozenberg

Samara Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences,
Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS, Togliatti (Russia)

Annotation. A generalized analysis of the concept of succession as an insufficiently explainable concept in hydroecology, as applied to lotic systems, is given. Particular attention is paid to an attempt to apply theoretical postulates in practice to solve the problem of successional longitudinal changes in rivers under the influence of natural and anthropogenic.

Key words: successions, lowland rivers, temporal and spatial changes.