

СУКЦЕССИЯ БИОЭКОСИСТЕМ КАК ХРОНО-ХОРОЛОГИЧЕСКИЙ ФЕНОМЕН

© 2023 В. Г. Мордкович 

ФГБУН Институт систематики и экологии животных СО РАН,
ул. Фрунзе, 11, г. Новосибирск, 630091, Россия. E-mail: mordkovichvg@rambler.ru

Статья посвящена аспектам сукцессионной теории, незаслуженно остающихся в тени «монументальных устоев» классиков фитоценологии. В последнее время к сукцессиям проявляют повышенный интерес микробиологи, зоологи, почвоведы, что обуславливает изменение и дополнение некоторых исходных понятий. На примере почвенных беспозвоночных животных показано, что сукцессии – это не произвольная смена биоты во времени, а регламентированный механизм регенерации и упорядочения нарушенных биоэкосистем в соответствии со стандартами соответствующего геобиома.

Сукцессия не сугубо хронологический, а хроно-хорологический механизм самоорганизации биоэкосистем, управляемый не только биологическими, но и абиотическими факторами. Среди вторых принципиальное значение имеют топо-катены местообитаний, расположенные цепочкой вдоль профиля мезорельефа. Они играют ключевую роль в контенте и идентификации ценологических стратегий и адаптивных тактик биоты, а также консолидируют гетерохронные сообщества разных геоморфологических позиций катены в интеркалярную метасукцессию. Сукцессия и эволюция, вопреки назойливым попыткам аналогизировать эти процессы, семантически несовместимы. Цель эволюции – пополнить биоразнообразие элементами новизны с непредсказуемыми последствиями. Сукцессии направлены на консервацию накопленного позитивного экологического опыта, противостоящего эволюционным новациям.

Ключевые слова: сукцессия; зооэдафон; катена; хроно-хорология.

Цитирование: Мордкович В.Г. Сукцессии биоэкосистем как хроно-хорологический феномен // Почвы и окружающая среда. 2023. Том 6. № 3. e216. DOI: [10.31251/pos.v6i3.216](https://doi.org/10.31251/pos.v6i3.216).

Одним из узловых аспектов науки экологии служит учение о сукцессиях, то есть процессах самовосстановления природы после разрушительных катаклизмов. Этот процесс происходит не произвольно, а по изначально заложенному в природе сценарию, поэтапно стереотипно воспроизводя биоэкосистему из хаоса в исходное состояние, исторически предназначенное определённому месту земной поверхности. Фундаментальная значимость экологических сукцессий в судьбе биосферы дала право классику экологии Р. Маргалефу (1992) заявить, что представление о сукцессиях достойно занять в экологии такое же центральное место, как учение об эволюции в биологии. Сукцессии привлекают людей не только пригодностью в антропогенном хозяйстве, но также тайной воссоздания биоэкосистем после гибели или крупного нарушения в прежнем облике, напоподобие легендарной птицы Феникс (Clements, 1916).

Движущей силой сукцессии служит феномен самоорганизации материи. Под этим термином в философии, гносеологии, математическом моделировании, экологии подразумевается процесс упорядочения физико-химических и биологических явлений в природных системах по естественной или искусственной программе, изначально заложенной в свойствах косной и живой материи, гарантируя её вечность наперекор постоянным трендам времени и пространства (Философский энциклопедический словарь, 1983).

Самоорганизация проявляется на всех последовательных уровнях совершенствования жизни, отличаясь спецификой элементарных объектов, механизмом трансформации биоты и конечным результатом преобразований (Михайловский, 1984; Бурковский, 2006). На клеточно-молекулярном уровне движущим механизмом самоорганизации служит репликация макромолекул нуклеиновых кислот; на организменном – онтогенез; на популяционно-видовом уровне – комбинирование составом и структурой видов биоты; на экосистемном уровне – сукцессия.

Поскольку в разных компонентах биоэкосистемы самоорганизация проявляется своеобразно, в экологии возникло несколько теоретических концепций, объясняющих механизм сукцессии (Миркин, Наумова, 2012; Разумовский, 1981). Наиболее популярны три. Согласно первой, сукцессия биоэкосистемы осуществляется исключительно живыми организмами без учёта внешней среды. Ей отводится всего лишь «роль сценической декорации к спектаклю». Движущей силой сукцессии считаются противоречия, то и дело возникающие в сообществе биоты, но затухающие на

конечном этапе сукцессии (климаксе). Вторая концепция трактует сукцессию как непрерывную смену биологических видов, независимо друг от друга, но адаптированно по отношению к градиентам экологических условий внешней среды. Согласно третьей концепции (Титлянова, Самбуу, 2016), движущей и направляющей сукцессию в нужное русло силой служит биотический круговорот химических соединений и их соединений с совместным участием биоты и среды, взаимодополняющих друг друга. В этом случае цель сукцессии — максимально возможное замыкание круговорота, придавая ограниченному количеству вещества свойства бесконечности и необратимости в конце цикла превращений.

Все три концепции, несмотря на острые дискуссии, рассматривая разные аспекты общего комплексного явления, благополучно сосуществуют в информационном поле экологии, подтверждая, что смена представлений — это не война на взаимоничтожение, а поиск компромиссов (McIntosh, 1985). Таким компромиссом может служить предлагаемая автором хронохорологическая концепция сукцессии. Она совмещает в себе лучшее предыдущих и оригинальные аспекты на базе катенного подхода к явлению самоорганизации природных биоэкосистем.

Сегодня большинством экологов принято, что непосредственным двигателем сукцессии служит не формальная смена биологических видов в сообществе, а замещение типов ценотической стратегий, свойственных определённым представителям биоты на определённом этапе самоорганизации биоэкосистем, где они доминируют в спектре биоразнообразия. Количество **типов ценотических стратегий** (далее – **ТЦС**), то есть способов выживания в часто и быстро меняющейся среде обитания, ограничено. Традиционно выделяют три (Раменский, 1935; Grime, 1979; Миркин, Наумова, 2012). Рудералы отличаются мощной энергией размножения, высокой плотностью популяций, низким уровнем видового разнообразия, способностью усваивать из внешней среды только легко доступные минеральные ресурсы. Такие виды доминируют в сообществах ранних этапов сукцессии. Стресс-толеранты получают преимущества на медиальном этапе сукцессии, благодаря терпимости к широкой амплитуде лимитирующих факторов. Виды-конкуренты доминируют на заключительном этапе сукцессии в условиях её стагнации. Все три типа ценотической стратегии представлены на всех этапах сукцессии, но в разном процентном соотношении. По ходу сукцессии преимущество в сообществе переходит от рудералов к стресс-толерантам и далее к конкурентам. Отмеченные ТЦС характерны для растений. Участие беспозвоночных животных существенно дополняет контент сукцессий (Auclerc et al., 2019; De Deyn et al., 2003; Seer et al., 2021).

Беспозвоночным животным, кроме трех указанных ранее ТЦС свойственны также: клинёры, интервенты, обскуранты, ассенизаторы, отшельники. Надёжность проявления каждого ТЦС обеспечивает обширный набор специфических адаптивных тактик. Среди них различают: топические – по предпочтению одних местообитаний другим; трофические – по способу питания и усвоения ресурсов жизнеобеспечения; фабрические – по способности трансформировать среду обитания на пользу или во вред себе; форические – по склонности биологических видов к форезии, т.е. перемещению с помощью биотических и абиотических агентов; демографические – по репродукционному потенциалу и отношению числа видов и численности особей (Беклемишев, 1970).

Клинёры обитают на стыке гидро-, атмо- и литосфер в супралиторали морей и озёр. Условия жизни там характеризуются сочетанием свойств жидкой, газообразной и твёрдой физических сред, анаэробного и аэробного режимов. Экзотикой является отсутствие автотрофов. Ценотическая стратегия клинёров нацелена на устранение дискомфорта, возникшего после скоростной гибели водной биоэкосистемы. Их задача – зачистка местообитания от гниющих отходов водного ценоза и перевод его в аэробный режим. Эффективной топической тактикой клинёров служит тесная привязанность к узкой полосе контакта водоёмов и суши. Из трофических тактик клинёры предпочитают неизбирательную сапрофагию: питание илом, детритом, некро-, копро- и зоосапрофагию. Необходимой фабрической тактикой служит рыхление минерального грунта, бурение в нём горизонтальных и вертикальных тоннелей. Перфорируя грунт, вороша и съедая массу органических выбросов, клинёры обеспечивают аэрацию и разложение органического субстрата до минеральных продуктов. Безошибочному выбору подходящего местообитания способствуют такие форические тактики, как спринтерские миграции и сенсорные адаптации, ориентированные на запах сероводорода. Большинство клинёров (ракообразные, хелицеровые, насекомые) пользуются широчайшим набором средств передвижения в поливалентной зыбкой среде: плавают, бегают, прыгают, летают, перекатываются, ползают, протискиваются в твёрдом грунте, шмыгают в ворохе

водорослей, легко переходя от одного способа движения к другому. Важнейшими демографическими тактиками являются укороченный онтогенез и высочайший репродуктивный потенциал.

Своеобразна ценогическая стратегия беспозвоночных животных, склонных к вспышкам массового размножения и внезапной интервенции в подходящие местообитания. У интервентов хорошо развиты кинетические способности к дальним перелётам. Из трофических тактик они предпочитают миксофагию. Внезапное вторжение интервентов наиболее характерно для ЕL-позиций катен. Особый тип ТЦС – обскуранты, характерен для климаксовых сообществ. Эти виды – противники всего прогрессивного, ради сохранения традиционных устоев существования. В топическом плане они домоседы, предпочитающие ограниченный выбор местообитаний и экологических ниш. Их фабрические адаптации направлены на стабилизацию среды обитания путём накопления гумуса в консервативных формах. Своеобразен ТЦС животных-ассенизаторов. Они призваны оперативно утилизировать мортмассу фекалий, трупов животных, локально вкраплённых медальонами в основной фон местообитания.

Долгое время тон в сукцессионных исследованиях задавали учёные, которые признают сукцессией только многолетний тренд изменения биоэкосистем в рамках конкретного, якобы автономного местообитания (Jonson, Miyanishi, 2008). Между тем, любая биоэкосистема – вовсе не крепость, окружённая непреодолимыми преградами от других биоэкосистем. Исходя из этого, со времён основоположников сукцессионного учения до наших дней, востребован метод хроно-хорологических аналогов. Его суть заключается в изучении не одной, субъективно избранной биоэкосистемы, а их спектра — по степени приближения к климаксу (Мордкович, 2017). Непременным условием является их аналогичная палеоэкологическая история.

С первого взгляда метод замены времени пространством может производить впечатление излишне экстравагантного. Однако он имеет фундаментальные гносеологические корни в философии, теории относительности, биосферологии, математическом моделировании. Там давно признано аксиомой, что время и пространство представляют собой не самостоятельные категории, а переходят одно в другое, составляя неразделимую целостность. Время течёт безостановочно, без ощутимых градаций, интервалов, границ и вектора. Оно – неуловимо, невыразимо и воспринимается живыми существами, как объективная реальность только через формы и процессы, зафиксированные в пространстве (Пригожин, 1985; Пригожин, Стенгерс, 2000). Непременным условием применения метода хроно-хорологических аналогов служит необходимость рассматривать сукцессии биоэкосистем относительно упорядоченной матрицы местообитаний (Маргалев, 1992). Пренебрежение этим фактором – крупнейший недостаток экологии прошлого века (Хански, 2010). В организации пространства и запечатлённого в нём времени ключевое значение имеют географические и топографические параметры земной поверхности (Van der Putten et al., 2010; Hotchkiss et al., 2000). Наиболее значимы цепочки сопряжённых местообитаний вдоль профиля мезорельефа (катены). На суше более 90% площади равнин занимают склоны с уклоном поверхности около 10° и превышением высот – десятки, сотни метров. По склонам активно перемещаются с боковым стоком приземный воздух и тепло, поверхностные, внутрпочвенные, грунтовые воды, растворенные или взвешенные в них твёрдые вещества. В результате, любая катена Земного шара представляет собой априори самоорганизованную матрицу со стандартным набором и взаиморасположением разновозрастных местообитаний: **плакорного (PL)** на плоском или слабовогнутом водоразделе, **элювиального (EL)** в верхней самой крутой части склона, **транзитного (TR)** в середине склона, **аккумулятивного (AK)** у его подножия и **супераквального (SA)** в пограничье суши и водоёма (Глазовская, 1964) (рис. 1). Местообитания всех позиций катены получают одинаковую норму атмосферных осадков, типичную для соответствующего региона. На плоской позиции плакора приток воды этим и ограничивается. Зато она не стекает по склону. EL-позиция катены теряет большую часть поступающих атмосферных осадков с боковым стоком из-за крутого уклона. TR-позиция, кроме атмосферных осадков, получает дополнительное увлажнение с EL-позиции, а также с грунтовыми водами, которые здесь дотягиваются до нижней части почвенного профиля. АК-позиция получает в дополнение к атмосферным осадкам большие дозы воды со стоком из позиций, занимающих более высокое положение на геоморфологическом профиле катены, а также с грунтовыми водами, достигающими здесь поверхности почв. SA-позиция катены постоянно переувлажнена и периодически затапливается паводковыми водами.

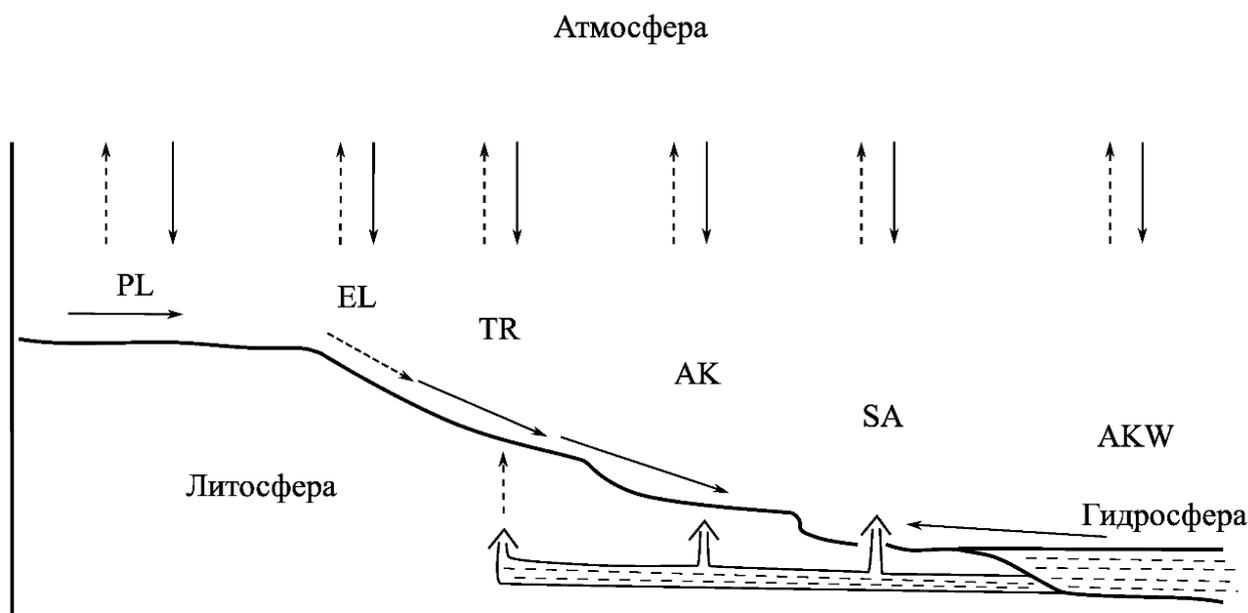


Рисунок 1. Схема стандартной катены – цепочки местообитаний, взаимобразно дополняющих друг друга в пространстве по профилю мезорельефа в реальном и историческом времени. Условные обозначения. Положения топокатены: АКВ – аквальная, SA – супераквальная, АК – аккумулятивная, TR – транзитная, EL – элювиальная, PL – плакорная. Стрелки: —> – поступление влаги, ---> – испарение влаги, ==> – поступление влаги с грунтовыми водами.

Сверху вниз по катене градиентно растёт влажность почвы и приземного слоя воздуха, уменьшается количество тепла, увеличивается засоление почв и нестабильность экологических условий. Градиентный характер изменения внешней среды не препятствует прямым и обратным связям между сообществами биоты в рамках катены. Распределение биологических видов и их сообществ вдоль катены предопределено устройством матрицы местообитаний. Однако сообщества биоты разных частей катены, несмотря на своеобразие, сохраняют возможность обмениваться составом биоты, благодаря миграциям видов вдоль градиентного профиля. В целом, на каждой позиции катены сукцессия отличается вектором, ритмом, скоростью и исполнителями. Сукцессия на SA-позиции завораживает стремительными регулярными замещениями водной экосистемы амфибиотической. В местообитании АК-позиции продолжительность сукцессии увеличивается, а маятниковый характер изменения сообществ сменяется векторным. На TR-позиции сукцессия затягивается на десятки и сотни лет, отличаясь каскадным характером превращений. Сукцессия на EL-позиции происходит под прессом крупных потерь воды со стоком, умеренных в гумидных и экстраординарных в аридных регионах. Поэтому местообитания EL-позиции служат «порталом» для внедрения в сообщество видов биоты с аридными экологическими стандартами из более южных широт. На PL-позиции, со стабильными экологическими условиями, по сравнению с остальными участками катены, сукцессия стагнирует, ограничиваясь сезонными флуктуациями отдельных компонентов биоэкосистемы. Возобновление сукцессии возможно при антропогенных нарушениях.

Снизу вверх по катене каждая последующая биоэкосистема – старше по возрасту и более продвинута к климаксу, чем предшествующие ей на геоморфологическом профиле.

В совокупности сукцессии всех местообитаний катены образуют композицию, устроенную по принципу многоступенчатой космической ракеты.

Среди факторов отбора в биоэкосистему видов с ТЦС, адекватными конкретному этапу сукцессии, важнейшую роль играет катенная матрица местообитаний. Клинеёры предпочитают супераквальную позицию катены, рудералы – аккумулятивную, стресс-толеранты – транзитную, интервенты – элювиальную, обскуранты – плакорную, ассенизаторы – любую.

В качестве примера сукцессионной последовательности биоэкосистем выделяются особым колоритом и древней историей биоэкологические сукцессии в морской супралиторали. Пределы других геобиомов ограничены определёнными географическими широтами. Супралитораль имеет азональное расположение и существует в биосфере со времён разделения земной поверхности на сушу и океан (Пономаренко, 2013).

Местообитание SA-позиции с амбивалентными земно-водными экологическими условиями кочует по пляжу с приливами-отливами. После спада воды на пляже остаются валы мортмассы водорослей и других организмов. Температура песка под толщей выбросов даже в жаркую июльскую погоду не превышает 10–12 °С. Влажность приземного слоя воздуха, выбросов и песка – 100%, благодаря постоянным заплескам волн. Местообитание АК-позиции катены, между верхней каймой сизигийного и нижней перигейного приливов представляет собой мозаику чередующихся пятен гниющих выбросов и голого песка, нагретого до 42–52 °С. Под выбросами температура снижается до 25–28 °С. Влажность почвы – 50–60%. Местообитание TR-позиции катены, выше пляжа, представляет собой мезофитный луг из разнотравья и кустарников. Температура почвы снижается до 17–18 °С, влажность – до 30–40%. EL-позиция катены на древней морской террасе, намытая абразивным материалом тысячи лет назад, когда уровень океана был выше, чем теперь. Сегодня на этом месте сложился фитоценоз из низкорослого курильского бамбука. Пологая подгорная равнина, поросшая парковым лесом, сочетающим в себе бореальные, неморальные и субтропические элементы биоты, завершает приморскую катену. Возраст их местообитаний – сотни тысяч лет, о чём свидетельствуют хорошо развитые бурые лесные почвы.

Самоорганизация сообществ биоты в отмеченной цепочке разновозрастных местообитаний совершается под контролем фундаментальных принципов биодинамики: изменчивости, наследования и естественного отбора оптимальных элементов организации. Эта знаменитая триада факторов впервые была обозначена Ч. Дарвином применительно к видообразованию. Однако эти принципы имеют более высокий гнесеологический ранг и могут быть использованы также и на экосистемном уровне организации жизни, но, разумеется, с другим смысловым содержанием. Под изменчивостью подразумевается поиск оптимального баланса между разнообразием видов и числом их особей. На SA-позиции катены доминантную роль в составе зооэдафона играют водные ракообразные и сухопутные аэробные организмы, с адаптациями к жизни в чрезвычайно переменной среде. Динамическая плотность населения беспозвоночных животных достигает на начальном этапе сукцессии значений до 1787 экз/м²/сутки. Лидерами сообщества оказываются рачки и мокрицы. На АК-позиции приморской катены суммарная динамическая плотность зооэдафона сохраняется на очень высоком уровне (1166 экз.), но обеспечивают её уже не 9, а 28 видов зооэдафона. Доминантная роль в сообществе переходит от ракообразных к насекомым (88% населения). Появляются в небольшом количестве пауки (*Aranea*) (17% населения). Лидерство в сообществе захватывают жуки-чернотелки (*Coleoptera*, *Tenebrionidae*). На TR-позиции плотность населения снижается на порядок величин. Видовое разнообразие сохраняется на прежнем уровне. Резко сокращаются в числе ракообразные (до 8%), но возрастает до 21% доля пауков. Лидерами становятся крупные пауки-волки *pp. Pardosa* и *Trachosa* (*Lycosidae*). Из насекомых наиболее заметны жуки-жужелицы (*Carabidae*). На EL-позиции катены доминантами становятся насекомые (79% численности и 56% видов). На PL-позиции доминантные роли удерживают насекомые (74% численности, 28 видов), прежде всего жуки-жужелицы (*Carabidae*). Доля пауков (*Aranea*) увеличивается до 28%. При этом, даже в условиях климакса, в сообществе присутствуют ракообразные. Отношение числа видов зооэдафона к числу особей на SA-позиции приморской катены невелико, что свидетельствует о неупорядоченности сообщества, а на АК-позиции возрастает вдвое. На TR-позиции отношение увеличивается до 1,5–1,7, подтверждая возросший уровень самоорганизации сообщества. Наследование состава населения в характеризуемом сукцессионном ряду иллюстрирует коэффициент общности состава биоты. Доля видов, сохранившихся от предшествующего состава в последующем, в начале сукцессии составляет 47%, но по ходу самоорганизации сообщества снижается вдвое везде, кроме EL-позиции, где возрастает до 55%. Выбор ТЦС, оптимальной для данного этапа сукцессии, подтверждается степенью доминирования соответствующих видов биоты. В сообществе SA-позиции безраздельно господствуют клинёры. На АК-позиции их доля снижается до 57%, освобождая место в сообществе рудералам. На TR-позиции доминирование переходит к стресс-толерантам (43%) и интервентам (31%). В климаксовом сообществе плакора в структуре населения педобионтов доминируют обскуранты (86%). Сравнение спектров ценотической стратегий зооэдафона показало, что различия сообществ SA и АК-позиций катены невелики, АК и TR, а также EL и PL-позиций – вдвое больше. Зато различие спектров их ценотических стратегий невелико на TR и EL-позициях геоморфологического профиля приморской катены.

На приморской катене отчётливо проявляются признаки, отсутствующие или завуалированные в других сукцессиях: древность происхождения, сохранность в составе биоты на

всех этапах саморазвития вплоть до климакса полуводных ракообразных (*Amphypoda*), даже на E1 и P1-позициях катены, обратимость состояния сообществ в случае перемены экологических условий, яркие следы бывшего подтопления почвенного профиля грунтовыми водами на всём протяжении катены.

Параметры сукцессий на приморских и приозёрных катенах похожи на 70–80%. С учётом этого обстоятельства можно с уверенностью отметить, что приморские сукцессии представляют собой прообраз внутриконтинентальных на берегах 117 млн озёр мира с общей линией уреза воды, превышающей морскую в 14 раз.

Одним из негативных последствий глобальных или региональных трендов потепления является аридизация и высыхание до дна мелководных озёр. В результате возникают местообитания (перевеваемые пески, солончаковые пустоши, глинистые пустыни), предельно лимитированные по всем ресурсам жизнеобеспечения, а то и токсичные для биоты. Количество и площадь таких ландшафтов растут на всех материках и широтах в связи с глобальным потеплением. На юге Западно-Сибирской равнины площадь мелководных озёр, обреченных на высыхание, превышает сегодня 3,5 тысячи км². Периодически высыхает крупнейшее озеро Чаны и его многочисленные анклавы, переходя из пульсирующего водного режима в стационарно-сухопутный (Васильев и др., 2005). Возникшие заново местообитания представляют собой солончаки, покрытые пухлым слоем выпотевших солей, растрескавшиеся на правильные многогранники, лишённые высшей растительности. Такие местообитания в Азии называют такырами. Они занимают в рельефе местности самое низкое положение, пристыковываясь к давно существующей катене, удлиняя её дополнительной **зеро-позицией**. Сюда не дотекают воды поверхностного и внутрипочвенного стока из верхних частей катены. Грунтовые воды не дотягиваются до почвенных горизонтов. Единственным источником влаги остаются атмосферные осадки. Однако они быстро испаряются с обнаженной поверхности. Возникает острейший дефицит влаги. Зеро-позиция перенасыщена солями: нитратами, сульфатами, хлоридами, сульфидами. Отмеченные факторы создают дискомфортные условия жизни для организмов, не обладающих адаптациями для регуляции осмотического давления. Автотрофы представлены в зеро-позиции катены только сине-зелёными водорослями. В смеси с солями, илом, минеральными продуктами они образуют плотную корочку, толщиной 1–5 см. Подсыхая, она отслаивается от остального грунта, оставляя под собой тесную полость, служащую убежищем для членистоногих, рискнувших здесь поселиться. Корочка и многочисленные трещины грунта стимулируют превращение анаэробной среды в аэробную. Бывшее дно имеет летом температуру 5-сантиметрового слоя почвы 20–23 °С. В жаркие дни температура поднимается до 42–44 °С. Концентрация солей в грунте бывшего дна превышает 7–8%. Минерализация грунтовых вод достигает 20 г/л, рН донного субстрата – 9.

Зооэдафон зеро-позиции, несмотря на жёсткие экологические лимиты, представлен на такыре двухнедельного возраста 16 видами членистоногих. Через месяц видовое разнообразие сообщества сокращается до 6, а на 50-летнем такыре Юдинского плёса озера Чаны – до 4 видов. Динамическая плотность населения педобионтов убывает с 408 до 16 экземпляров/м²/сутки. Сразу после исчезновения водного зеркала в составе зооэдафона доминируют жуки *C. chloroticus*. Их обилие достигает трехзначной цифры. Субдоминантами являются ещё 2 вида семейства *Carabidae* (*C. rufoaeneus*, *C. elegans*). На двухнедельном такыре к указанным видам присоединяются жуки *Heterocerus*, *Dyschirius*, а также медведки (*Grylotalpa*), уховёртки (*Labidura*). На 50-летнем такыре встречаются лишь 4 вида членистоногих.

Наследуемость видового состава зооэдафона достигает 50–67%. Неповторимой особенностью биодинамики сообществ зооэдафона такыров в лесостепи является абсолютное господство видов с ценотической стратегией отшельников. Их трофическая тактика базируется на сапрофагии или зоосапрофагии (жуки-пилоусы *Heterocerus*, бегунчики *Cardioderus*, уховёртки, медведки). Фабрические тактики основаны на ярко выраженной роющей деятельности и использовании скважности почвы. Имаго *Heterocerus* совокупно за лето выбрасывают из вертикальных норок 2730 м³ грунта, то есть 150–160 кг в воздушно-сухом весе на гектар. Благодаря роющей деятельности членистоногих, меняются физическое состояние среды и её химический состав. Порозность почвы увеличивается на 30–40%. В крупчатом субстрате выбросов из норок сумма легкорастворимых солей Na и K по данным водной вытяжки достигает 8,3% по сравнению с 3,1 в нетронутой роющей деятельностью почве. Особенно впечатляет роющая деятельность медведок. Одна их особь за сутки рыхлит верхний 5-сантиметровый слой грунта, оставляя за собой вспаханный шлейф почвы шириной 3 см, глубиной 5–7 см, площадью около 3 м². С учетом динамической плотности популяции

медведок (до 12 экз./м²/сутки), эти членистоногие являются ведущим фактором перевода почв из непромывного режима в промывной. Почва, взрыхленная членистоногими, удобренная их фекалиями, стимулирует микробную активность аэральной микрофлоры. В итоге содержание гуминовых кислот во взрыхленной почве растет до 29%, по сравнению с исходным субстратом. Доля фульвокислот снижается с 38 до 21%. Далее, упрощённое до предела сообщество биоты стагнирует на долгие годы в состоянии экологического тупика.

Ярким примером бесцеремонного вмешательства Человека в процесс самоорганизации биоты служит превращение естественных биоэкосистем в агроценозы. Увеличение пахотных площадей обычно происходит соразмерно росту численности Человечества. Однако на этом прагматичном фоне то и дело случаются коллизии, например, неоправданная и неумеренная распашка целинных земель. Так, в Казахстане, в угоду идеологическим соображениям был распашан чудом уцелевший участок целинной сухой степи, мозоливший глаза излишне ретивым хозяйственникам. Однако худа без добра не бывает — появилась возможность наблюдать сукцессию с нуля и сравнить её с долговременной эксплуатацией агроценозов.

В середине лета целинный таксоценоз мезоартропод каштановой почвы включал 17 видов членистоногих (насекомых, пауков, ос-немок (*Mutillidae*) и др.). Суммарная динамическая плотность населения достигала 201 экземпляра на 50 ловушко-суток учёта, указывая на сбалансированность демографии сообщества. Внезапная распашка привела к сокращению видового разнообразия сообщества до 3 видов, а динамическая плотность населения — до десятка особей. Однако уже на следующий год, после перезимовки, население мезоартропод первичного пара восстановилось до кондиций, близких к целинным. При этом, к доминантам целинной сухой степи — жукам-ксерофилам семейства *Tenebrionidae* (*T. nomas*, *Pl. hypolithos*, *Bl. halophila*) и хищным *Carabidae* (*C. cribellatus*, *T. gigas*), благодаря интенсивному разложению корней степных растений, погибший после распашки прибавились мезофилы-сапрофаги *Gon. rugmaeum*.

Наследование состава сообществ зооэдафона целины сообществом первичного пара составило 37%, а сообществ первичного и многолетнего севооборотного паров — только 23%.

В сообществе мезоартропод первичного пара, по сравнению с целиной, где доминировали виды с ценотической стратегией обскурантов (94%), добавились рудералы (35%). Различия спектра ценотических стратегий мезоартропод первичного и многолетнего паров достигли верхнего предела. Сукцессионного потенциала сухостепного климаксового сообщества зооэдафона хватило, чтобы быстро и успешно преодолеть внезапную экологическую катастрофу.

В стандартной агросукцессии (севооборотный многолетний пар — посев зерновых — многолетняя залежь — целина) на этапе многолетнего пара контингент видов зооэдафона остаётся достаточно высоким (22 вида), но вдвое уступает целинному сообществу по числу видов зооэдафона, превышая динамическую плотность населения в 6 раз. В почве посева зерновых видовое разнообразие мезоартропод, по сравнению с многолетним паром, остаётся на прежнем уровне. Зато динамическая плотность населения снижается в 2,5 раза, свидетельствуя об упорядоченности демографической структуры сообщества. На залежном этапе агросукцессии отношение числа видов и особей возрастает до 2,6.

Наследование видового состава зооэдафона от целины к многолетнему пару составляет 27%, а далее по ходу агросукцессии последовательно растёт до 37, затем 59–66%.

Спектр ценотических стратегий сообщества целины отличается подавляющим превосходством обскурантов (81%). В сообществе многолетнего пара их полностью замещают (94%) рудералы. На посевах доля рудералов в сообществе снижается до 79%, на залежи — до 54%, позволяя закрепиться на этом этапе агросукцессии видам стресс-толерантам.

Все сообщества зооэдафона севооборотной серии агроценозов похожи между собой по составу видов и спектрам их ценотической стратегий, но кардинально отличаются от сообществ целины. Возврат сообществ к эталонному состоянию степи происходит через 25–30 лет с частыми рецидивами.

На фоне повальной и глобальной деградации биоразнообразия, наблюдаемой в последние десятилетия, ещё опасней — безвозвратное исчезновение с лица Земли привычных местообитаний, они служат не просто камерой хранения биоразнообразия, а фундаментальным условием его существования.

Ярким примером превращения упорядоченной матрицы местообитания в унылое однообразие служат техногенные ландшафты. Их площадь сегодня превышает 10% земной суши и растёт в геометрической прогрессии (Wanner, Dunger, 2002). Солидный вклад в «ассортимент»

техногенных сред вносит угледобыча, в том числе открытым способом. Отвалы вскрышных пород в окрестностях углеразреза укрывают толстым плащом натуральные ландшафты.

Биота населяет свежееотсыпанные отвалы с первых минут их существования. Первопоселенцами становятся протисты, содержащиеся изначально в материнских породах в инцистированном состоянии, подстилающих современные биоэкосистемы. Споры и семена высших растений, рано попадая в отвал с помощью пассивного переноса, прорастают лишь на следующий год. Беспозвоночные животные проявляют функциональную активность в первые же часы существования отвала. Наиболее успешно колонизирует техногенные субстраты мезофауна.

Характерным примером техногенного ландшафта и происходящих в нем сукцессий может служить углеразрез на юге Красноярского края в Сибири. Принудительная нивелировка бульдозерами первичного холмисто-грядового рельефа отвала превратила его в искусственный плакор. Планировка проведена стандартными участками, поэтапно, год за годом. В результате возникла серия разновозрастных местообитаний и рекультивированных биоэкосистем. Все они занимают одинаковое плакорное положение в мезорельефе, представляют собой нетоксичные четвертичные суглинки с примесью щебня алевролитов; имеют одинаковые гидротермические условия и химические свойства. Зато возраст этих новообразованных биоэкосистем с момента технической планировки до начала исследований растёт градиентно: 3 дня, 2 недели, 1 месяц, 1 год, 2 года, 3 года, 6 лет, 27 лет. В характеризуемом хроно-хорологическом ряду отмечен перманентный рост биоразнообразия растений с 0 до 60 видов, проективного покрытия растительного покрова – с 0 до 90%, а запасов живой фитомассы с 207 до 2604 г/м² (Мордкович, Любечанский, 2019).

Зооэдафон представлен разнообразно: пауки, сенокосцы (*Opiliones*), многоножки (*Chilopoda*), осы-немки (*Mutillidae*), уховёртки, клопы, жуки (*Dytiscidae*, *Hydrophilidae*, *Chrysomelidae*, *Curculionidae*, *Staphylinidae*, *Carabidae*). Наиболее репрезентативно представлены жуки-жужелицы (*Carabidae*). Число их видов (60) на 1–2 порядка величин превышает разнообразие других таксонов беспозвоночных. Плотность населения достигает трёхзначных цифр, благодаря чему они наиболее потентны в качестве инструмента анализа сукцессий зооэдафона.

При произвольной рекультивации, от инициального этапа сукцессии к терминальному, видовое разнообразие таксоцена *Carabidae* растёт от 3 видов до 41. Динамическая плотность населения на инициальном этапе сукцессии достигает 723 экземпляров/50 ловушко-суток учёта. По ходу самоорганизации динамическая плотность зооэдафона меняется волнообразно в пределах 192–404 экз./50 ловушко-суток (рис. 2).

Отношение числа видов и особей по ходу сукцессии растёт, однако значений, характерных для климаксовых, ненарушенных луговых степей Сибири, не достигает даже в 40–50 лет.

Наследуемость видового состава предшествующего сообщества последующим, на отвале, как и в агросукцессии, составляет 30–60%. Отличительная особенность сукцессии на отвалах – ограниченный выбор ценологических стратегий зооэдафона (рудералы, стресс-толеранты, обскуранты) и незначительные отличия их спектров на всех этапах сукцессии. По ходу сукцессии последовательно растёт доля стресс-толерантов, по сравнению с рудералами. На терминальном этапе к стресс-толерантам и рудералам присоединяются обскуранты (30%).

Существенным отличием суррогатных сукцессий на техногенных отвалах в Сибири, с её резко-континентальным климатом, служит торможение регенерации биоэкосистем на терминальном этапе самоорганизации, без надежды достигнуть климаксового состояния в обозримом будущем.

Суммируя позитивные достижения учения о сукцессиях биоэкосистем, можно свести их сущность в 10 постулатов.

1. Сукцессия – это не произвольная формальная смена в местообитании организмов и их совокупностей, а механизм упорядоченной и регламентированной самоорганизации нарушенных биоэкосистем.

2. Сукцессия – явление не только во времени, но и обязательно в пространстве. Время – категория мимолётная, неощутимая органами чувств, воспринимается биотой опосредовано, через цепочки местообитаний (топо-катены), сопряжённые друг с другом в систему прямых и обратных экологических связей вдоль профиля мезорельефа территории. Местообитания катен образуют матрицу абиотических условий, которая служит основой возникновения, дифференциации и специализации сообществ биоты и триггером программы их замещения.

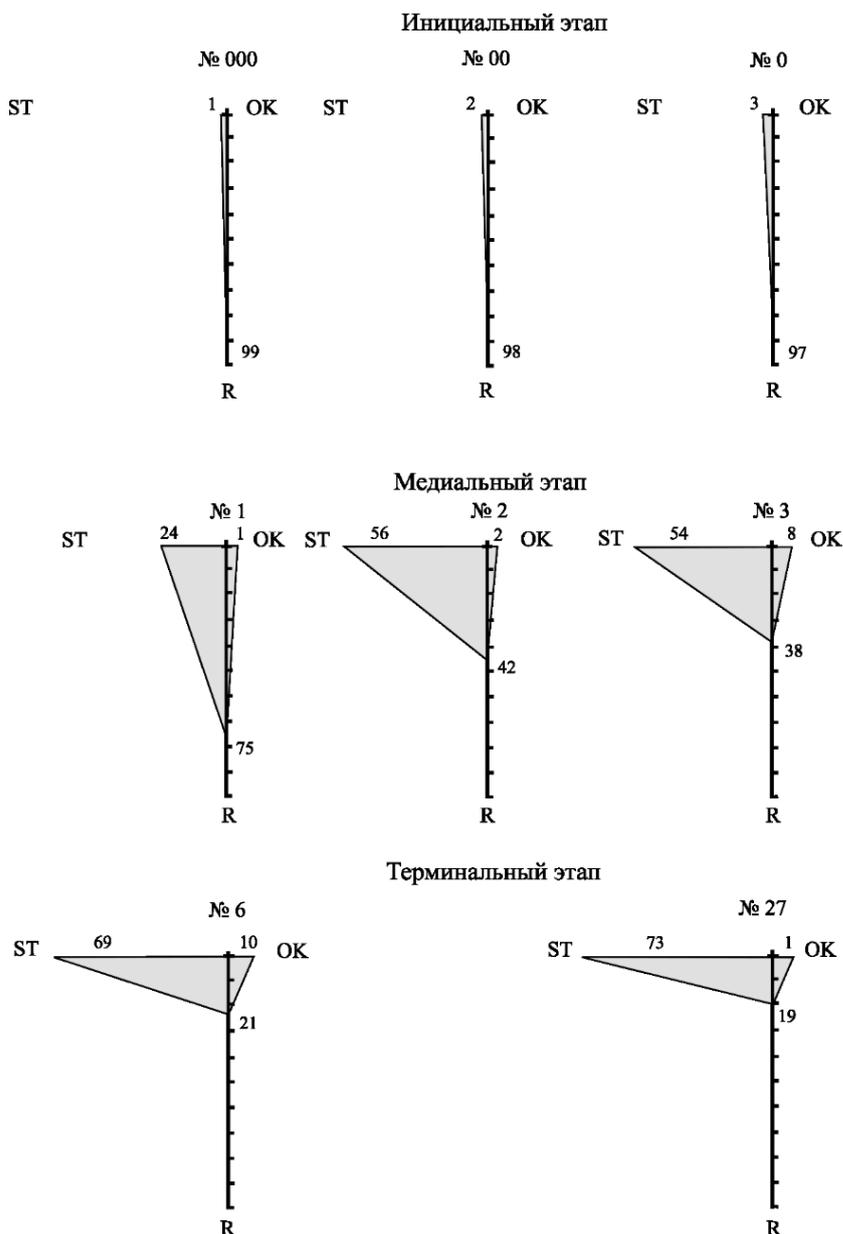


Рисунок 2. Изменение спектра ценотических стратегий в сообществах жуков-жужелиц на разновозрастных этапах сукцессии на внешнем отвале Назаровского углеразреза (Красноярский край, РФ) при самопроизвольной рекультивации. Условные обозначения: Возраст местообитаний: № 000 – 2 дня, № 00 – 0,5 месяца, № 0 – 1 месяц, № 1 – 1 год, № 2 – 2 года, № 3 – 3 года, № 6 – 6 лет, № 27 – 27 лет. Типы ценотической стратегии видов жуков: R – рудералы, ST – стресс-толеранты, ОК – обскуранты-компетиторы (пояснения в тексте). На шкалах указан % доли видов с разной ценотической стратегией.

3. Изменчивость биоэкосистем проявляется, в первую очередь, волнообразными колебаниями демографической структуры сообществ биоты, отношением таксономического разнообразия биоты к обилию особей в местообитании. На инициальном этапе сукцессий отношение этих категорий, как правило, в пользу обилия. На следующем этапе самоорганизации видовое разнообразие растёт в разы, увеличивая устойчивость биоэкосистем.

4. Наследование на экосистемном уровне сводится к переходу значительного контингента видов биоты из биоэкосистемы, предыдущей в сукцессионном ряду, в последующую, обеспечивая преемственность самоорганизации сообщества. Активация сукцессии в конкретном местообитании происходит с использованием ресурсов не только конкретной биоэкосистемы, но и всей катены, благодаря водному стоку, перемещению твёрдых веществ с эрозией и свободным миграциям биоты по катене.

5. Естественный отбор на экосистемном уровне направлен к сохранению или вовлечению в состав сообщества биологических видов с ценотической стратегией, наиболее эффективной на соответствующем этапе регенерации сообщества. Ценотическая стратегия выбирается сообществом из ограниченного стандартного набора переменных и навсегда закреплена за определёнными видами биоты. С привлечением зоокомпонента, к рудералам, стресс-толерантам и конкурентам добавляются: клинёры, интервенты, обскуранты, отшельники и ассенизаторы. Каждая ценотическая стратегия поддерживается комбинацией адаптивных тактик организмов: демографических, топических, трофических, фабрических, форических, этологических. Наиболее надёжны для констатации типа ценотической стратегии видов биоты топические связи. Адресным местообитанием клинёров служат супераквальные местообитания катен, рудералов – аккумулятивные, стресс-толерантов – транзитные, интервентов – элювиальные, обскурантов – плакорные, отшельников – зеро-позиции, ассенизаторов – медальонные включения навоза в любом местообитании. Виды биоты с наиболее подходящей ценотической стратегией доминируют в спектре населения, формируя неповторимый состав, структуру и габитус сообщества.

6. Благодаря гетерохронности местообитаний современной катены, происходит интеграция сукцессий разных эпох и возраста в многоступенчатую конструкцию, представляющую собой синтезграф пространства и времени.

7. На каждом этапе любой сукцессии проявляется не только зависимость биологических видов от среды, но также степень и характер трансформации ими субстрата обитания, а именно: насыщение среды биомассой, перфорацию, перемешивание, структурирование исходного субстрата, вплоть до образования биокосного композитного продукта – детрита, ила, гумуса.

8. По ходу сукцессии открытый биотический круговорот стремится, по мере возможности, к замыканию. Экосистемы инициальных этапов сукцессии отмечены большим количеством продукции, а на терминальном этапе – её высоким качеством и регуляцией по типу обратной связи.

9. В литературе нередко встречаются попытки идентифицировать процессы сукцессии и эволюции, которые альтернативны по смыслу, генезису и предназначению. Эволюция – это процесс, направленный на появление и закрепление в биосфере форм и функций, прежде неизвестных. Сукцессия регенерирует нарушенную биоэкосистему в регламентированном порядке замещения структурных блоков. Эволюция – процесс беспредельной изменчивости биоты. Сукцессия оперирует тщательно отобранным контингентом коадаптивных композиций биоты с заранее известными функциональными ролями и программой замещения. Эволюция – процесс неповторимый дважды; сукцессия воспроизводится неоднократно и стереотипно. Эволюция ведёт к прогрессу биоразнообразия, с непредсказуемыми последствиями для биосферы. Сукцессия предназначена для сохранения накопленного позитивного экологического опыта и восстановления нарушенных биоэкосистем, соответственно стандартам соответствующего геобиома.

10. Сукцессии биоэкосистем – один из немногих эффективных механизмов, способных уберечь биосферу от весьма вероятного превращения в развалины.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Биоценологические основы сравнительной паразитологии. Москва: Наука, 1970. С. 90–138.

Бурковский И.В. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. Москва: Т-во науч. изд. КМК, 2006. 285 с.

Васильев О.Ф., Казанцев В.А., Попов П.А., Кириллов В.В. Общая природная характеристика и экологические проблемы Чановской и Кулундинской озерных систем и их бассейнов // [Сибирский экологический журнал. 2005. № 2. С. 167–173.](#)

Глазовская М.А. Геохимические основы типологии и методы исследования природных ландшафтов. Москва: Изд-во МГУ, 1964. 229 с.

Маргалев Р. Облик биосферы. Москва: Наука, 1992. 212 с.

Миркин Б.Н., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: Изд. Гилем, 2012. 488 с.

Михайловский Г.Е. Специфика экологических систем и проблемы их изучения // Журнал общей биологии. 1984. Т. 45. №. 1. С. 66–78.

Мордкович В.Г. Сопряженность экологических сукцессий с катенной организацией пространства // [Журнал общей биологии. 2017. Т. 78. № 2. С. 32–46.](#)

- Мордкович В.Г., Любечанский И.И. Зоологические аспекты экологической сукцессии на спланированном отвале Назаровского углераза КАТЭКа в Красноярском крае // *Сибирский экологический журнал*. 2019. Т. 26. № 4. С. 428–444.
- Пономаренко А.Г. Ранние этапы эволюции почвенных экосистем // *Журнал общей биологии*. 2013. Т. 74. № 6. С. 420–433.
- Пригожин И.Б. От существующего к возникающему. Москва: Наука, 1985. 327 с.
- Пригожин И.Б., Стенгерс И. Порядок из хаоса // *Новый диалог человека с природой*. Москва: Эдиториал УРСС, 2000. 310 с.
- Разумовский С.М. Закономерности динамики фитоценозов. Москва: Наука, 1981. 479 с.
- Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // *Советская ботаника*. 1935. № 4. С. 25–42.
- Титлянова А.А., Самбуу А.Д. Сукцессии в травяных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2016. 308 с.
- Философский энциклопедический словарь. Москва: Изд-во «Советская энциклопедия», 1983. 840 с.
- Хански И. Ускользающий мир. Экологические последствия утраты местообитаний. Москва: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. 344 с.
- Auclerc A., Le Moine J.M., Hatton P.J., Bird J.A., Nadelhoffer K.J. Decadal post-fire succession of soil invertebrate communities is dependent on the soil surface properties in a northern temperate forest // *Science of The Total Environment*. 2019. Vol. 657. P. 1058-1068. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.08.041>.
- Clements F.E. Plant Succession: Analysis of the Development of Vegetation. Washington: Carnegie Institution of Washington Publication Sciences, 1916. 512 p. DOI: 10.5962/bhl.title.56234.
- De Deyn G.B., Raaijmakers C.E., Zoomer H.R., Berg M.P., de Ruyter P.C., Verhoef H.A., Bezemer T.M., van der Putten W.H. Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity // *Nature*. 2003. Vol. 422. No. 6933. P. 711-713. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature01548>.
- Grime J.P. Plant Strategies and Vegetation Process. Chichester. N.Y. Brisbane. Toronto: John Wiley and Sons, 1979. 222 p.
- Hotchkiss S., Vitousek P.M., Chadwick O.A., Price J. Climate cycles, geomorphological change and the interpretation of soil ecosystem development // *Ecosystems*. 2000. Vol. 3. P. 522–533. DOI: <https://doi.org/10.1007/s100210000046>.
- Johnson E.A., Miyaniishi K. Testing the assumptions of chronosequences in succession // *Ecology Letters*. 2008. Vol. 11. No. 5. P. 419–431. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01173.x>.
- McIntosh R.P. The Background of Ecology. Concept and Theory. Cambridge: Cambridge University Press, 1985. 383 p.
- Seer F.K., Putze G., Pennings S.C., Zimmer M. Drivers of litter mass loss and faunal composition of detritus patches change over time // *Ecology and Evolution*. 2021. Vol. 11. No. 14. P. 9642–9651. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.7787>.
- Van der Putten W.H., Macel M., Visser M.E. Predicting species distribution and abundance responses to climate change: why it is essential to include biotic interactions across trophic levels // *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 2010. Vol. 365. No. 1549. P. 2025–2034. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0037>.
- Wanner M., Dunger W. Primary immigration and succession of soil organisms on reclaimed opencast coal mining areas in eastern Germany // *European Journal of Soil Biology*. 2002. Vol. 38. No. 2. P. 137–143. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(02\)01135-4](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(02)01135-4).

Поступила в редакцию 29.09.2023

Принята 13.10.2023

Опубликована 29.10.2023

Сведения об авторе:

Мордкович Вячеслав Генрихович – доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник ФГБУН Институт систематики и экологии животных СО РАН (г. Новосибирск, Россия); mordkovichvg@rambler.ru

Автор прочитал и одобрил окончательный вариант рукописи.

**BIOECOSYSTEM SUCCESSION AS A CHRONO-CHOROLOGICAL PHENOMENON**

© 2023 V. G. Mordkovich

Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Frunze st., 11, Novosibirsk, Russia. E-mail: mordkovichvg@rambler.ru

The article discusses some aspects of succession theory that have been unfairly left in the shadow of the “monumental foundations” laid by the classics of phytocoenology. Recently microbiologists, zoologists and soil scientists display increased interest in successions, resulting in changes and amendments of some original concepts. Taking soil invertebrates as an example, the author shows that, rather than being spontaneous changes of biota in time, successions are regulated mechanisms of regeneration and ordering of disturbed bioecosystems in accordance with the standards of respective geobiomes.

Successions are not solely chronological, but chrono-chorological mechanisms of bioecosystems’ self-organization, governed by both biotic and abiotic factors. Among the latter topo-catenas of habitats, located as a chain along the mesorelief profile, are of crucial importance. Such catenas play the key role in the content and identification of cenotic strategies and adaptive tactics of biota, as well as in consolidating heterochronic communities of different catenary positions into intercalary meta-successions. Succession and evolution, despite repeated attempts to analogize these processes, are semantically incompatible. The aim of the evolution is to increase biodiversity by adding novel elements, which leads to unpredictable results. Successions aim at preserving the accumulated positive ecological experience, resisting the evolutionary novelties.

Key words: *succession; zoedaphone; catena; chrono-chorology.*

How to cite: *Mordkovich V.G. Bioecosystem succession as a chrono-chorological phenomenon // The Journal of Soils and Environment. 2023. 6(3). e216. DOI: [10.31251/pos.v6i3.216](https://doi.org/10.31251/pos.v6i3.216) (in Russian with an English abstract).*

REFERENCES

- Beklemishev V.N. On the classification of biocenological (symphysiological) relationships. Biocenological bases of comparative parasitology. Moscow: Nauka Publ., 1970. P. 90–138. (in Russian).
- Burkovsky I.V. Marine biogeocenology. Organization of communities and ecosystems. Moscow: KMK Scientific Publishing House, 2006. 285 p. (in Russian).
- Vasilyev O.F., Kazantsev V.A., Popov P.A., Kirillov V.V. General Natural Characteristics and Ecological Problems of the Chany–Kulunda Lacustrine System and Basin of These Lakes. *Siberian Herald of Agricultural Science*. 2005. No. 2. P. 167–173. (in Russian).
- Glazovskaya M.A. Geochemical bases of typology and methods of research of natural landscapes. Moscow: Publ of MSU, 1964. 229 p. (in Russian).
- Margalef R. Oblik Biosphere. Moscow: Nauka Publ., 1992. 212 p. (in Russian).
- Mirkin B.N., Naumova L.G. Modern state of the main concepts of vegetation science. Ufa: Gilem Publ. House, 2012. 488 p. (in Russian).
- Mikhailovsky G.E. Specificity of ecological systems and problem of their studying. *Journal of General Biology*. 1984. Vol. 45. No. 1. P. 66–78. (in Russian).
- Mordkovich V.G. Interconnectedness between ecological successions and catenary arrangement of space. *Journal of General Biology*. 2017. Vol. 78. No. 2. P. 32–46. (in Russian).
- Mordkovich V.G., Lyubchanskii I.I. Zoological aspects of the ecological succession on the plain dump of the Nazarovo lignite open-cast mine in Krasnoyarsk Krai. *Siberian Herald of Agricultural Science*. 2019. Vol. 26. No. 4. P. 428–444. (in Russian).
- Ponomarenko A.G. Earlier steps of the soil ecosystems evolution. *Journal of General Biology*. 2013. Vol. 74. No. 6. P. 420–433. (in Russian).
- Prigozhin I.B. From existing to emerging. Moscow: Nauka Publ., 1985. 327 p. (in Russian).
- Prigozhin I.B., Stengers I. Order out of Chaos. In book: *New Dialogue of Man with Nature*. Moscow: Editorial URSS, 2000. 310 p. (in Russian).

- Razumovsky S.M. Laws of phytocenoses dynamics. Moscow: Nauka Publ., 1981. 479 p. (in Russian).
- Ramenskiy L.G. On the fundamental attitudes, basic concepts and terms of production typology of land, geobotany and ecology. Soviet Botany. 1935. No. 4. P. 25–42. (in Russian).
- Titlyanova A.A., Sambuu A.D. Succession in grasslands. Novosibirsk: Publ. House SB RAS, 2016. 308 p. (in Russian).
- Philosophical Encyclopedic Dictionary. Moscow: Publ. House "Soviet Encyclopedia", 1983. 840 p. (in Russian).
- Hanski I. The Slipping World. Ecological consequences of habitat loss. Moscow: KMK Scientific Publishing House, 2010. 344 p. (in Russian).
- Auclerc A., Le Moine J.M., Hatton P.J., Bird J.A., Nadelhoffer K.J. Decadal post-fire succession of soil invertebrate communities is dependent on the soil surface properties in a northern temperate forest. Science of The Total Environment. 2019. Vol. 657. P. 1058-1068. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.08.041>.
- Clements F.E. Plant Succession: Analysis of the Development of Vegetation. Washington: Carnegie Institution of Washington Publication Sciences, 1916. 512 p. DOI: 10.5962/bhl.title.56234.
- De Deyn G.B., Raaijmakers C.E., Zoomer H.R., Berg M.P., de Ruiter P.C., Verhoef H.A., Bezemer T.M., van der Putten W.H. Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. Nature. 2003. Vol. 422. No. 6933. P. 711-713. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature01548>.
- Grime J.P. Plant Strategies and Vegetation Process. Chichester. N.Y. Brisbane. Toronto: John Wiley and Sons, 1979. 222 p.
- Hotchkiss S., Vitousek P.M., Chadwick O.A., Price J. Climate cycles, geomorphological change and the interpretation of soil ecosystem development. Ecosystems. 2000. Vol. 3. P. 522–533. DOI: <https://doi.org/10.1007/s100210000046>.
- Johnson E.A., Miyanishi K. Testing the assumptions of chronosequences in succession. Ecology Letters. 2008. Vol. 11. No. 5. P. 419–431. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01173.x>.
- McIntosh R.P. The Background of Ecology. Concept and Theory. Cambridge: Cambridge University Press, 1985. 383 p.
- Seer F.K., Putze G., Pennings S.C., Zimmer M. Drivers of litter mass loss and faunal composition of detritus patches change over time. Ecology and Evolution. 2021. Vol. 11. No. 14. P. 9642–9651. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.7787>.
- Van der Putten W.H., Macel M., Visser M.E. Predicting species distribution and abundance responses to climate change: why it is essential to include biotic interactions across trophic levels. Philosophical Transactions of the Royal Society B. 2010. Vol. 365. No. 1549. P. 2025–2034. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0037>.
- Wanner M., Dunger W. Primary immigration and succession of soil organisms on reclaimed opencast coal mining areas in eastern Germany. European Journal of Soil Biology. 2002. Vol. 38. No. 2. P. 137–143. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(02\)01135-4](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(02)01135-4).

Received 29 September 2023

Accepted 13 October 2023

Published 29 October 2023

About the author:

Mordkovich Vyacheslav Genrikhovich – Doctor of Biological Sciences, Professor, Principal Researcher in the Laboratory of Invertebrate Ecology, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Novosibirsk, Russia); mordkovichvg@rambler.ru

The author read and approved the final manuscript



The article is available under [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)