



## О СЛОЖНОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ (НА ПРИМЕРЕ СООБЩЕСТВА МОРСКИХ ИНФУЗОРИЙ)

**И. В. Бурковский**

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, 119991, Москва, Ленинские горы, 1  
E-mail: burkovsky\_i@mail.ru

**Ю. А. Мазей**

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, 119991, Москва, Ленинские горы, 1  
Пензенский государственный университет, 440026, Россия, Пенза, ул. Красная, 40  
E-mail: yurimazei@mail.ru

## COMPLEXITY OF ECOLOGICAL SYSTEMS (THE CASE OF MARINE CILIATE COMMUNITY)

**I. V. Burkovsky**

Lomonosov Moscow State University, 1 Leninskiye gory, Moscow, 119991, Russia  
E-mail: burkovsky\_i@mail.ru

**Yu. A. Mazei**

Lomonosov Moscow State University, 1 Leninskiye gory, Moscow, 119991, Russia  
Penza State University, 440026, 40 Krasnaya street, Penza, Russia  
E-mail: yurimazei@mail.ru

**Аннотация.** В работе анализируется сезонная и многолетняя динамика сообщества морских псаммофильных инфузорий как отражение процессов самоорганизации (увеличения сложности) системы в постоянно флуктуирующей среде. Отмечается, что признаками низкой организованности сообщества морских псаммофильных инфузорий, соответствующей простой неупорядоченной системе, являются существенная вариабельность структуры (даже при слабых изменениях факторов среды) и отсутствие устойчивых сочетаний видов. Механизмами поддержания такого состояния выступают недостаточность обеспечения энергией в отдельные периоды времени или в отдельных локусах пространства, большие амплитуды и непредсказуемость колебаний факторов среды. Признаком сложности сообщества является наличие устойчивых сочетаний видов во времени и пространстве. Механизмы формирования устойчивых сочетаний видов – постоянный приток энергии извне, оптимальность значений и стабильность факторов среды (включая повторяемость параметров сезонных циклов), а также использование видами пространства ресурсов по принципу комплементарности экологических ниш.

**Ключевые слова:** инфузории, структура сообщества, сложность, Белое море, литораль.

**Для цитирования:** Бурковский, И. В. О сложности экологических систем (на примере сообщества морских инфузорий) / И. В. Бурковский, Ю. А. Мазей // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1 (1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-1-4>

**Abstract.** The paper analyzes the seasonal and long-term dynamics of marine interstitial ciliates communities as a result of the processes of system self-organization (of increasing complexity) in constantly fluctuating environment. The traits of simple structure of ciliate community include substantial variability in the composition (even in case of stable environment) and the lack of sustainable combinations of species. The mechanism of the current state maintenance is the lack of energy supply in certain periods or in specific loci of space, as well as large amplitude and unpredictable fluctuations of environmental factors. An indication of the community's complexity is availability of stable combinations of species in time and space. The mechanisms of formation of stable species combinations are a constant flow of external energy, optimal values and stability of environmental factors (including repeatability of seasonal cycles) and the use of space resources by species according the principle of complementarity of ecological niches.

**Key words:** ciliates, community structure, complexity, the White Sea, intertidal flat.

**For citation:** Burkovsky I.V., Mazei Yu.A. Complexity of ecological systems (the case of marine ciliate community). Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016;1(1). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-1-4>

## Сложность экологических систем: основные понятия

Сообщества представляют собой системы видовых популяций, имеющие внутреннюю структуру и обладающие той или иной степенью организованности. Для характеристики уровня организованности часто используют термины «сложность», «упорядоченность». В теоретической экологии эти системы все чаще рассматривают с точки зрения физических теорий самоорганизации, нелинейной динамики, синергетики [1, 2] как адаптивные динамические сети взаимодействующих компонентов в контексте неравновесной динамики, приводящей к возникновению сложности в результате действия обратных связей и кросс-масштабного взаимодействия [3, 4]. Очевидно, что, если экологические системы являются сложными системами (в терминах вышеназванных теорий) то любые изменения в их состоянии должны отражаться некими параметрами, соответствующими разным «уровням сложности» [5].

Ранее мы отмечали [6], что в качестве общего критерия определения уровня организации сообщества может рассматриваться наличие устойчивых отношений между составляющими сообщество элементами. О существовании таких устойчивых отношений можно судить по присутствию постоянных комплексов видов, вокруг которых, как правило в различных сочетаниях, группируются другие виды и даже отдельные комплексы. Однако не всегда легко установить, будут ли соответствующие комплексы функционально связанными группировками видов или они представляют собой простой набор видов, имеющих сходные требования к факторам среды (так называемые «квазиструктуры»). В природе, как правило, имеют место оба этих явления, от соотношения которых и зависит уровень сложности (степень организованности) системы. В результате, оценка уровня организованности разделяется на две задачи [7]: определение наличия устойчивых отношений между элементами (т.е. наличия устойчивых групп видов) и выявление того, в какой степени наблюдаемые структуры обусловлены внешними либо внутренними по отношению к системе причинами.

Экологические системы, как и любые сложные вещественно-энергетико-информационные системы, проявляющие нелинейные свойства, характеризуются в конкретной точке пространства-времени определенным положением на оси, экстремумами которой являются порядок (регулярность, равновесность, предсказуемость), с одной стороны, и беспорядок (случайность, неравновесность, непредсказуемость, хаос) – с другой [8, 9]. Важными задачами яв-

ляются определение положения конкретной экологической системы на градиенте «порядок-беспорядок» в аспектах пространства, времени и структуры, а также установление связи между уровнем упорядоченности и уровнем сложности системы [10]. Для количественной оценки той или иной степени организованности сообществ предложен ряд подходов [7, 10]. В рамках одного из них [10] сложность системы считается минимальной при наибольшем беспорядке или порядке и максимальной при средних уровнях упорядоченности (рис. 1). *Простые упорядоченные системы* характеризуются такими особенностями, как наличие строго периодических циклов, равномерное распределение в пространстве, одинаковое число валентностей (взаимодействий) у каждого компонента системы. *Простые неупорядоченные системы* отличаются случайными (в статистическом смысле) распределением в пространстве, динамикой и организацией взаимодействия компонентов. *Сложным системам* свойственно наличие элементов упорядоченности на фоне мультивариативности (на грани непредсказуемости) динамики, взаимодействия структурных компонентов и гетерогенности пространственной структуры.

Целью настоящей работы явилось проведение анализа сезонной и многолетней динамики сообщества морских псаммофильных инфузорий как отражения процессов самоорганизации (увеличения сложности) системы в постоянно флуктуирующей среде.

### Литораль Белого моря: характеристика модельного биотопа

В качестве модели для исследования структуры сообщества литоральных псаммофильных инфузорий был выбран участок мелководья в кутовой части губы Черной (Карельский берег Кандалакшского залива Белого моря, 66°52' с.ш., 32°98' в.д.), получивший из-за топкого илистого дна на подходе с моря местное название – губа Грязная [6].

Губа представляет собой довольно типичный участок песчано-илистого мелководья общей площадью около 0,5 га, полузакрытого типа, достаточно хорошо защищенный от сильного прибоя мелкими островами, лудами и коргами, но открытый с юго-востока для приливных течений и ветровых накатных волн, под влиянием которых формируются рельеф и осадки литорали. Распределение грунтов – мозаично-поясное, преобладают мелко- и среднезернистые пески разной степени заиленности (модальный размер частиц 0,1–0,25 мм, содержание алевропелитовой фракции – 6–40 %, органических ве-

ществ – 0,5–2 % от сухого веса осадка). Капиллярная вода характеризуется относительно высокими значениями окислительно-восстановительного потенциала (среднее значение  $E_h$  на поверхности осадка – 170–210 мВ) и pH (7,7–7,9). Толщина окислительного слоя – 2–10 мм, глубина залегания сероводорода – 3–8 см. Солевой режим весьма динамичен, что в немалой степени

обусловлено влиянием эстуарного стока р. Черной, соленость поверхностных вод меняется от 4 до 22 ‰. Приливо-отливный режим – правильный полусуточный, осложненный сгонно-нагонными течениями. Более подробные сведения об абиотических условиях и населении района содержатся в монографии [6].

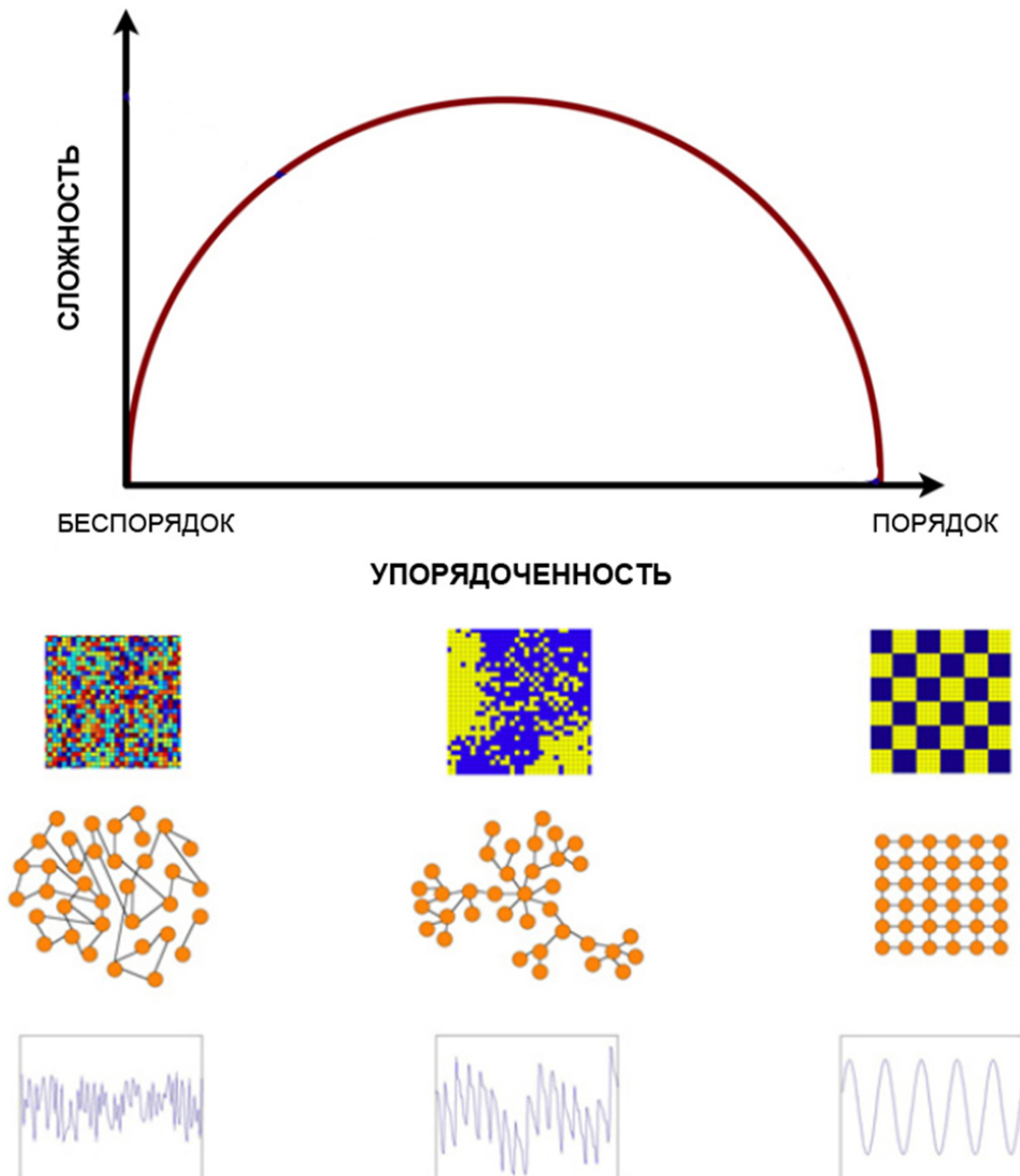


Рис. 1. Соотношение упорядоченности и сложности как характеристик систем (по [10] с изменениями). Нелинейная взаимосвязь указывает на формирование простых систем при высокой упорядоченности и высоком беспорядке и на формирование сложных систем при среднем уровне упорядоченности. Под графиком схематически показаны примеры состояния систем в аспектах пространства (верхний ряд), структуры (средний ряд) и динамики (нижний ряд)

Исследование сообщества инфузорий проводили на средней и верхней части нижней литорали, представленной мелкозернистыми песками разной заиленности с весьма редкой

порослью *Ruppia maritima* и разнообразным составом гетеротрофных организмов. Особенно благоприятны здесь условия для крупных роющих животных (*Macoma baltica*, *Mya arenaria*,



*Arenicola marina*), более мелких полихет, олигохет и протистов. Капиллярная структура песчаного грунта с выраженным вертикальным градиентом факторов создает большое разнообразие условий существования для микроскопических организмов. Ни в каком другом биотопе на море они не имеют такого высокого видового разнообразия (более 200 видов! – [11]). Основными продуцентами на песчаной литорали выступают микрофиты (диатомовые водоросли и фитомастигины), а также нитчатая водоросль *Cladophora fracta* и цветковое растение *Ruppia maritima*. Однако их продукция лишь частично покрывает потребности гетеротрофных организмов [6, 12, 13]; значительная часть органического материала поступает из соседних зон прибрежной экосистемы (из солевого марша и нижней литорали).

Интерстициальные местообитания, формирующиеся в песчано-илистой зоне губы Грязной, представляют собой механически нестабильные, пористые биотопы, аккумулирующие вещество и энергию в результате активности фотосинтетиков и в процессе разложения детрита, поступающего из толщи воды и в результате терригенного стока [11]. Интенсивность первичной продукции зависит от толщины водного столба над грунтом, климатических условий и механических особенностей осадка. Как правило, максимальная фотосинтетическая активность отмечается в верхнем сантиметре осадка [14]. Фотосинтетическая активность вносит существенный вклад в обеспечение среды обитания кислородом [15]. Наибольшую часть микроводорослевой продукции на литорали обеспечивают диатомеи, хотя динофлагелляты и криптозоаны также бывают обильными в некоторых случаях [16]. Первичная продукция прокариот (как фотосинтетическая, так и хемосинтетическая) имеет значимые величины на границе между аэробной и анаэробной зонами [17]. Микроводоросли представляют собой непосредственный источник пищи для протистов, но до 40 % углерода, фиксированного водорослями, становится доступным для экосистемы в виде растворенных в воде экскретов [18]. Аллохтонная органика поступает либо в растворенной форме, часто адсорбированной на поверхности частиц [17], либо в виде частиц детрита, представляющих собой микробные агрегаты, образованные мертвым фрагментированным веществом с развивающимся на нем живым микробным сообществом [19]. Мертвая органика является основой детритных пищевых цепей, в которых бактерии – наиболее важное первое звено; несколько меньшую роль играют грибы [20]. Органическое вещество в грунте представлено множеством компонентов, соот-

ношение и происхождение которых важны для организмов – потребителей органики. Значительную часть органического вещества в осадках северных широт составляют соединения гуминовых и фульвокислот. Такая органика прочно связана с пелитовыми частицами в органоминеральный комплекс и практически не включается в трофическую цепь [21]. В биотический круговорот включается главным образом та органика, которая залегает на поверхности осадка и образовалась в течение текущего вегетационного сезона.

### **Сезонная динамика сообщества: «маятник» на шкале сложности**

Общие представления о сезонных изменениях сообщества псаммофильных инфузорий в губе Грязной сформулированы на основе данных, полученных в ходе полевых исследований 1974–1985 и 1991–2007 гг. [6, 22–27].

Моделью для изучения сезонной сукцессии в сообществе морских псаммофильных инфузорий послужил небольшой участок песчаного пляжа площадью 1 м<sup>2</sup> на границе средней и нижней литорали. С указанной площади еженедельно с мая по сентябрь (а в отдельные годы, кроме того, в январе-феврале и апреле) во время отлива собирали стеклянной трубкой площадью сечения 1 см<sup>2</sup> по 15 случайных образцов морского песка (на глубину проникновения инфузорий – 3 см), которые затем объединяли в одну большую пробу (45 см<sup>3</sup>) и уже в лаборатории организмы извлекали многократным промыванием песка на мельничном газе фильтрованной морской водой (модифицированный метод Улига [28, 29]). Организмы подсчитывали в живом состоянии при увеличении стереомикроскопа ×56 (тотальный просчет 1/15 случайной части большой пробы). Одновременный отбор 15 случайных образцов позволял нивелировать возможную неоднородность распределения инфузорий на данной площади и получать при этом полную информацию об их видовом составе.

В течение года в локальном сообществе при сохранении качественного состава организмов происходят значительные структурные изменения, имеющие циклический характер [26]. Цикл структурной трансформации сообщества инфузорий включает два основных периода. Первый начинается с наступления гидрологической весны (начало – середина мая) и завершается в конце гидрологического лета (конец августа – начало сентября). Второй связан с присущими осени и зиме существенными снижениями общей освещенности (под метровым слоем льда

1–2 % от летнего максимума) и температуры (до  $-0,5$  °C на непромерзающих участках средней и нижней литорали; до  $-20$  °C и более на верхней промерзающей литорали).

Численности видов в конце гидрологической зимы (конец апреля) предельно малы (в среднем на 3–4 порядка ниже летних), и обнаружить удается только немногие из них. Как правило, это наиболее эврибионтные (и эвритопные) виды. Состав и соотношение видов в отдельных пробах размером  $1\text{ см}^2$  в пределах  $1\text{ м}^2$  площади литорали сильно варьируют. Основу сообщества в это время образуют виды *Histiobalantium marinum*, *Pleuronema coronata*, *Discocephalus rotatorius*, *Cyclidium fuscum*, *Uronema marina*, *Coleps tessellatus*. Все они могут долгое время жить за счет растворенного и взвешенного органического вещества. Это наиболее простое из наблюдаемых в течение года состояние сообщества является исходным для следующего этапа трансформации.

Численности видов в конце гидрологической зимы (конец апреля) предельно малы (около десятка экземпляров под  $1\text{ см}^2$ ). Ранней весной (начало мая) со сходом льда, резким проникновением света на дно и повышением температуры грунта на литорали до  $+5$ – $8$  °C сообщество инфузорий скачкообразно преобразуется. Наблюдается интенсивный рост популяций мелких ( $30$ – $50$  мкм) быстро размножающихся эврибионтных видов, питающихся бактериями, гетеротрофными жгутиконосцами и мелкими водорослями видов родов *Cyclidium*, *Uronema*, *Strombidium*, *Mesodinium*, *Didinium*, *Aspidisca*. Доминирование этих видов на ранних стадиях сезонной сукцессии связано с их высокой толерантностью к переменным факторам среды и высоким темпом размножения, обеспечивающим им хороший старт в условиях массового развития бактериального и водорослевого корма и отсутствия пресса хищников и конкурентов. Этот ранний весенний период характеризуется максимальными скоростями изменения структуры сообщества (соотношения численностей видовых популяций), составляющими в среднем 12 % в сутки, что в 6–30 раз выше, чем в предыдущий и следующий периоды трансформирования сообщества.

На следующем этапе развития сообщества (конец мая – середина июня) его структура существенно усложняется за счет более равномерной представленности инфузорий разных размеров и пищевых предпочтений, увеличиваются видовое разнообразие, общая численность и биомасса инфузорий, лидерство переходит к более крупным ( $70$ – $250$  мкм) организмам, потребляющим в общем те же самые

объекты, что и предыдущие виды, но в дополнение к ним – мелких инфузорий. Это хищные и всеядные виды родов *Lacrymaria*, *Gastrostyla*, *Histiobalantium*, *Remanella*, *Cardiostomatella*, *Diophrys*, которые способны при достижении высокой плотности выедать до 80 % продукции мелких видов инфузорий. Это приводит к резкому падению численности видовых популяций (число особей на единицу площади) весеннего комплекса и вытеснению их в дальнейшем инфузориями средних и крупных размеров. С середины июля в сообществе преобладают главным образом специфические интерстициальные, а также некоторые эврибионтные виды из родов *Tracheloraphis*, *Remanella*, *Histiobalantium*, *Trachelonema*, *Coleps*, *Prorodon*, характеризующиеся еще более крупными размерами (до 800 мкм).

Наметившаяся ранее тенденция усложнения структуры сообщества еще более усиливается в течение следующего летнего периода (середина июня – начало сентября). Состав массовых видов в основном сохраняется, но изменяются их соотношения по числу особей и их доля в общей численности и биомассе. В целом под влиянием комплекса популяционных (размножение), ценологических (отношение пища–потребитель, конкуренция, хищничество) и абиотических (интенсивность света, температура, соленость) факторов видовая структура сообщества усложняется и стабилизируется: растет видовое разнообразие, наблюдаются корреляции между видами, снижается вариабельность плотности видов и структуры локальных сообществ. В этот период сообщество характеризуется наиболее высокими значениями общей численности, биомассы и видового разнообразия. Комплекс самых массовых видов включает все размерные и трофические группы с хорошо выраженным лидером – самой крупной интерстициальной инфузорией *Trachelocerca incaudata*. Таким образом, в процессе усложнения сообщество приходит к наиболее «зрелому» состоянию, характеризующемуся самыми высокими за все время значениями интегральных структурных показателей, наличием устойчивого комплекса массовых трофически комплементарных видов с выраженным лидером и существенным расширением спектра использованных ресурсов.

С наступлением гидрологической осени (сентябрь) наблюдается постепенное упрощение видовой структуры сообщества, завершающееся в конце гидрологической зимы (конец апреля), как уже отмечалось, предельно регрессивным состоянием. В середине гидрологической зимы (январь–февраль) сообщество

поддерживает достаточно высокое видовое разнообразие и относительно умеренную численность. В целом сохраняются черты ранней осени, однако комплекс массовых видов модифицируется, численно преобладают инфузории средних и малых размеров, а лидирует широко эврибионтный вид – *Histiobalantium marinum*.

Таким образом, в течение года сменяются четыре комплекса массовых видов. В каждом случае сообщество формируется по принципу наименьшего перекрытия трофических ниш (комплементарности) и соответствует качественному и количественному составу пищи в среде. Пусковым механизмом циклической сукцессии является дополнительная мощная энергия света, обеспечивающая таяние льда и активирующая фотосинтез микроводорослей – основной пищи инфузорий. На следующих стадиях усложнения сообщества подключаются разнообразные популяционные и ценотические механизмы. Весь процесс находится под контролем среды, которая в некоторые периоды выступает стимулирующим (высокие температура и соленость), в некоторые – тормозящим и редуцирующим (низкие температура и соленость или их резкие колебания) фактором [6, 25, 26].

Установленные на локальных сообществах закономерности сукцессионного процесса в наиболее существенной части могут быть экстраполированы на целое сообщество в масштабе всей литорали. Однако при этом следует учитывать, что в разных локусах биотопа этот процесс начинается не одновременно и может протекать с разной скоростью. Несинхронность сезонной сукцессии в разных частях сообщества обусловлена гетерогенностью биотопа и особенностями восстановления сообщества инфузорий после зимней депрессии. Интенсивное размножение инфузорий наблюдается после схода льда при температуре грунта +3–5 °С. Оно начинается в нижней литорали, затем продолжается в средней и, наконец, в верхней литорали, позднее других горизонтов освобождающейся от вмержшего в грунт льда. Сукцессионные процессы не сразу захватывают всю литораль. В середине мая образуются небольшие (до нескольких квадратных метров) пятна с повышенной плотностью инфузорий. Они приурочены к повышениям рельефа в нижней и средней литорали, где грунт прогревается раньше и меньше подвергается опресняющему действию талой воды, стекающей с суши. Затем процесс формирования сообщества распространяется на остальные участки нижней и средней литорали. В конце лета все части литорального сообщества приходят к одному финальному со-

стоянию, характеризующемуся мощным развитием комплекса интерстициальных видов с лидером *Trachelocerca incaudata* [6].

При этом в разных локусах литорали могут отмечаться неодинаковые тенденции в изменении интегральных характеристик сообщества. Так, при изучении сукцессии на участке с повышенным содержанием органических веществ была отмечена тенденция к постепенному снижению уровня плотности инфузорий с 700 до 300 экз./см<sup>2</sup> к концу летнего сезона [22]. Подобная тенденция была связана с имевшим место постепенным заиливанием песка, а также, возможно, с выеданием инфузорий многоклеточными животными. На участке с меньшим количеством органического вещества отмечались несколько иные тенденции, чем в предыдущем микробиотопе: более высокая динамичность структурных изменений сообщества, более значительное увеличение к концу сезона доли лидирующих видов в сообществе, доли специфических интерстициальных видов, крупных видов и видов с широким пищевым спектром [23].

Таким образом, позднелетнее состояние сообщества, характеризующееся наиболее высокими флуктуациями отдельных видов и сообщества в целом, соответствует умеренно-неравновесной системе. Это наиболее простое состояние сообщества, в котором каждое локальное его состояние в пространстве достаточно индивидуально, а виды связаны весьма слабо. Позднелетнее состояние скачком (за 3–4 сут) переходит в новое, существенно более сложное, ранневесеннее состояние. Для этой фазы самоорганизации сообщества характерны высокие амплитуды и короткие периоды видовых флуктуаций. В разные годы оно представлено разным комплексом массовых видов, но это всегда самые мелкие инфузории, населяющие тончайший поверхностный слой песка и сильно расходящиеся по пищевым предпочтениям. Трофическая комплементарность – неперемное условие устойчивости видовых комплексов. В пределах этого правила виды взаимозаменяемы, что создает предпосылки для возникновения большого числа комбинаций. Различные комбинации видов могут существовать параллельно в разных локусах пространственно-временного континуума. Реализация конкретного сценария развития и формирование определенного варианта сообщества определяются конкретными условиями: потенциально поливариантное исходное состояние постепенно развивается под влиянием внутренних и внешних (популяционные процессы, межвидовые отношения, влияние факторов



среды) причин в весьма сложное и существенно более интегрированное одновариантное сообщество, соответствующее слабонервновесной системе с низким уровнем флуктуаций видов. Исходно (в начале лета) значительные флуктуации численности популяций порождают неравновесность системы, а неравновесность пробуждает и устанавливает когерентность элементов (согласованность поведения видов), не свойственную равновесию, но являющуюся необходимым условием усложнения системы. Только сильные флуктуации, обусловленные действием внешних (в первую очередь абиотических) факторов, в конце лета приводят к разрушению наиболее сложного состояния системы.

### Многолетняя динамика сообщества: трансформация сезонных циклов

Наблюдение за динамикой сообщества инфузорий проводили в 1991–2011 гг. на одной и той же площадке размером 1 м<sup>2</sup> еженедельно с мая по сентябрь [27, 30]. Изменения средней за вегетационный период (май – сентябрь) температуры воздуха (и грунта) в течение 21-летнего периода не имеют сколько-нибудь выраженной закономерности. Годы с максимально высокими среднесезонными температурами воздуха (1993, 1997, 2005 гг.: 12,1–12,7 °С) случайным образом перемежались более холодными (1996, 1998, 1999 гг.: 10,1–10,8 °С).

Вместе с тем на фоне в разной мере выраженных и довольно случайных межгодовых флуктуаций средней температуры и некоторых других факторов (освещенность, соленость, pH и др.) обнаружена долгосрочная тенденция в изменении некоторых литологических и физико-химических условий на литорали. Она связана с прогрессирующим заилением морского песка и общим ухудшением среды обитания интерстициальных организмов (уплотнением грунта, утоньшением окислительного слоя, снижением окислительно-восстановительного потенциала, увеличением содержания алевропелита и органического вещества). До 2003 г. этот процесс шел довольно медленно, но затем скорость его резко увеличилась. В результате жизненное пространство оксифильных организмов сократилось в несколько раз, а из-за меньшей проницаемости осадка для света снизилась численность и продуктивность фототрофов – основной пищи инфузорий.

Из года в год в течение 21-летнего периода в сообществе происходят заметные изменения, затрагивающие все фазы сукцессии. Они касаются не только перестановок видов в иерархии количественной значимости вследствие коле-

баний их численности, но и некоторых замен в составе массовых видов: *H. majus* на *H. marinum*, *S. sulcatum* на *P. histix*, *D. scutum* на *D. appendiculata* и др. Результаты ординации сообществ (рис. 2) свидетельствуют о том, что 70 % всех изменений в структуре сообществ (вдоль первой оси) связаны с различиями периода 2005–2011 гг. по отношению к предыдущему, т.е. отражают направленные изменения сообщества как целого. Начиная с 2005 г. доминанты *Remanella margaritifera* и *Trachelocerca incaudata* так же, как и субдоминанты *Coleps tessellatus* и *Uronema marina*, уступают свое место *Apotrachelocerca arenicola*. Оставшаяся часть изменчивости (воль второй главной компоненты) отражает межгодовые флуктуации в период с 1991 по 2004 г. с двумя наиболее отчетливыми вариантами: с доминированием *Trachelocerca incaudata* и *Coleps tessellatus* в 1994 и 1995 гг. и преобладанием *Remanella margaritifera* в 1991, 1993 и 2009 гг.

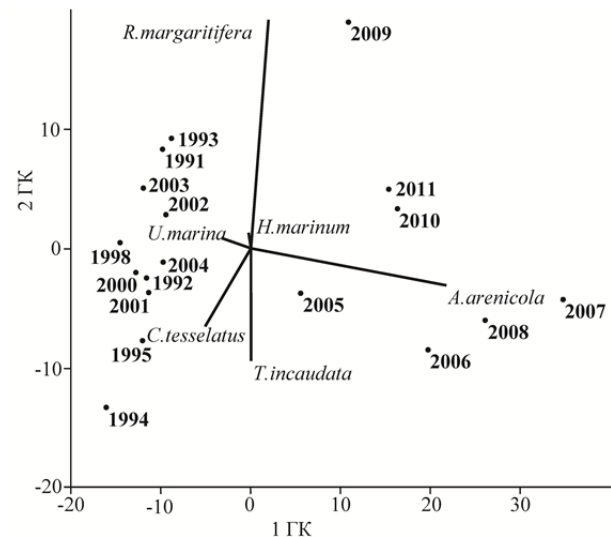


Рис. 2. Результаты ординации сообществ методом главных компонент на основе относительных обилий первых шести доминирующих видов: 1 ГК – первая главная компонента (объясняет 71,2 % общей изменчивости сообщества); 2 ГК – вторая главная компонента (15,8 %)

Экологические факторы конкретного сезона существенно модифицируют и ход сезонной сукцессии. Описанный в предыдущем разделе типовой вариант может существенно модифицироваться: могут сглаживаться различия между некоторыми фазами сукцессии, снижаться скорость структурных перестроек, тормозиться или не достигать «зрелости» финальная фаза сезонного развития, меняться видовые соотношения. Конкретный сценарий прохождения сезонной сукцессии зависит от климатических и ценотических факторов. Наиболее важными

являются время наступления гидрологической весны, а также последующий температурно-соленостный и окислительно-восстановительный режимы в осадке, гранулометрический состав грунта и целый комплекс условий для развития организмов микробентоса, служащих пищей инфузориям. Перечисленные факторы определяют как стартовые условия для сезонной сукцессии, так и все последующие ее этапы.

Рассмотрим два крайних варианта сезонного развития, относящиеся к 1992 и 2007 гг.; в остальные годы сообщество развивается по промежуточным сценариям. Результаты ординации сезонных состояний сообщества в 1992 г. (рис. 3,а) могут быть интерпретированы следующим образом. Широкий и довольно случайный разброс точек (каждая точка соответствует видовой структуре сообщества в

данный момент времени) указывает на большое разнообразие реализованных видовых сочетаний и достаточно стохастическое изменение структуры сообщества в изучаемом масштабе времени. Об этом можно судить по смене видов-маркеров (показаны возле соответствующих точек). Из-за раннего наступления весны (5 мая) и позднего начала полевых работ в 1992 г. (28 мая) не удалось застать начальную фазу сукцессии. Следующие за ней фазы середины и конца лета, как показано на рис. 3,б, достаточно хорошо обособлены, а соответствующие им видовые комплексы интегрированы на весьма высоком уровне ( $r = 0,82-0,88$ ). В середине лета доминируют *Remanella margaritifera*, *Trachelocerca incaudata*, *Coleps tessellatus*, а в конце лета их дополняют *Geleia fossata* и мелкие инфузории семейства Trachelocercidae.

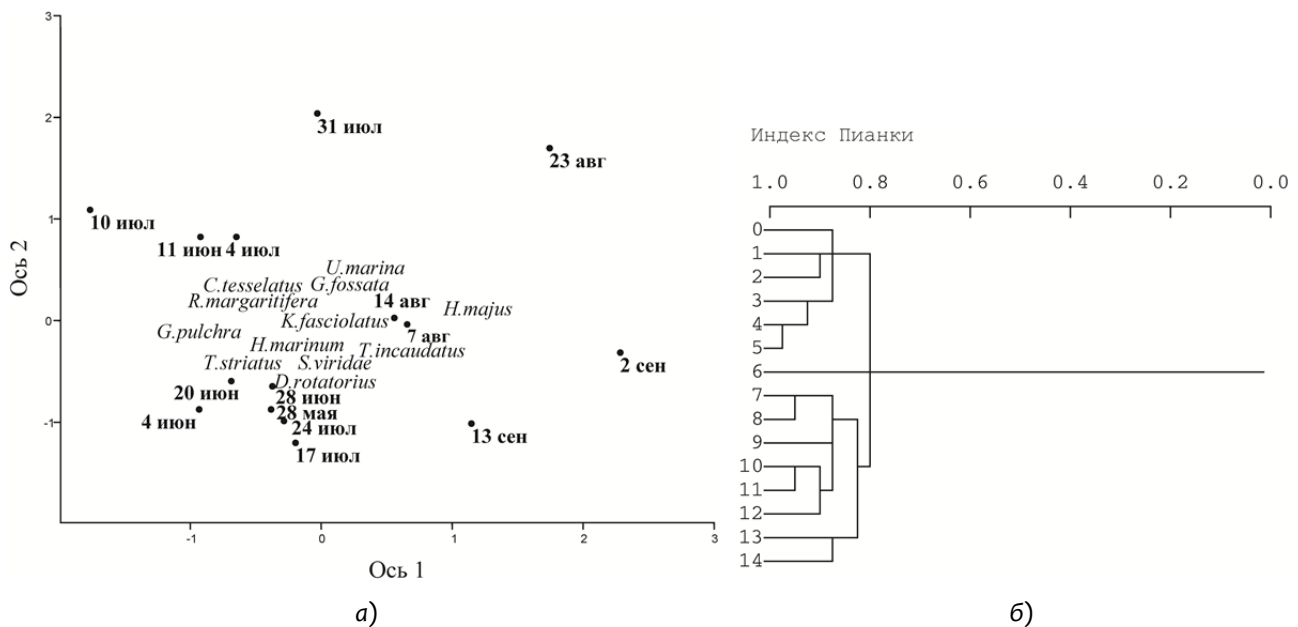


Рис. 3. Результаты ординации (а) доминирующих видов методом анализа соответствия и последовательного кластерного анализа (б) временных состояний сообщества (0–14 – последовательные даты отбора проб) по данным 1992 г.

Данные 2007 г., представленные на рис. 4,а,б, указывают на другой вариант прохождения сезонной сукцессии. В этом случае весна наступила позднее (12–15 мая) и удалось застать начальную фазу сезонной сукцессии (точка 16 мая), которая характеризовалась массовым развитием *Remanella margaritifera*, *Paradiophrys histrix*, *Uronema marina*. Резкий переход к следующей фазе (середины лета) произошел в течение нескольких дней. Затем, благодаря серии направленных изменений (на рис. 3,б соответствующие даты: 1–3, 4–8, 9–13), сообщество достигло самого зрелого состояния в конце августа – середине сентября (даты: 14–17). Оно характеризуется массовым развитием *Remanella margaritifera*, *Apotrachelocerca arenicola*,

*Trachelocerca incaudata*, а также мелких Trachelocercidae и *Histiobalantium marinum*. Таким образом, в 2007 г. (а также в 2005–2006 и 2008–2011 гг.) изменения в ходе сукцессии стали более направленными: поле вариаций уменьшилось и вытянулось вдоль единой оси (рис. 4,а).

Другими словами, произошла некоторая коррекция стратегии реагирования сообщества (в ходе сукцессии) на изменяющиеся условия (увеличение заиленности песка и содержания в нем органики, уменьшение капиллярных пространств, ухудшение газового режима и др.). Обычные для первых лет (1991–1995 гг.) небольшие, но частые и разнонаправленные изменения видовой структуры в ходе сезонной



сукцессии в последние годы исследования (2005–2011 гг.) стали более значительными и канализованными.

В заключение следует отметить, что наблюдаемые на протяжении 21 года изменения в сезонной сукцессии псаммофильного сообщества не ведут к внутренне инициируемому прогрессивному развитию сообщества (самоорганизации), ассоциируемому с увеличением сложности системы, а являются своего рода этапами на пути приспособления сообщества к перманентно изменяющимся условиям (по причине сезонности климата). Нами не выявлены генеральные тренды в трансформировании (модифицировании) структуры сообщества, которые свидетельствовали бы о

преимущественности каких-либо внутренне инициируемых в отдельные годы изменений на протяжении многих тысяч поколений организмов. Зимний регресс в общей организации сообщества регулярно возвращает систему к исходно простому состоянию, с которого каждой весной возобновляется сукцессионное развитие сообщества. Все сукцессионные изменения в сообществе обусловлены соответствующими изменениями среды обитания. Они происходят в пределах ранее сложившейся нишевой организации, т.е. при неизменном типе распределения ресурсов. Межгодовая вариабельность хода сезонной сукцессии отражает эволюционный потенциал возможностей для самоподдержания сообщества в флуктуирующей среде.

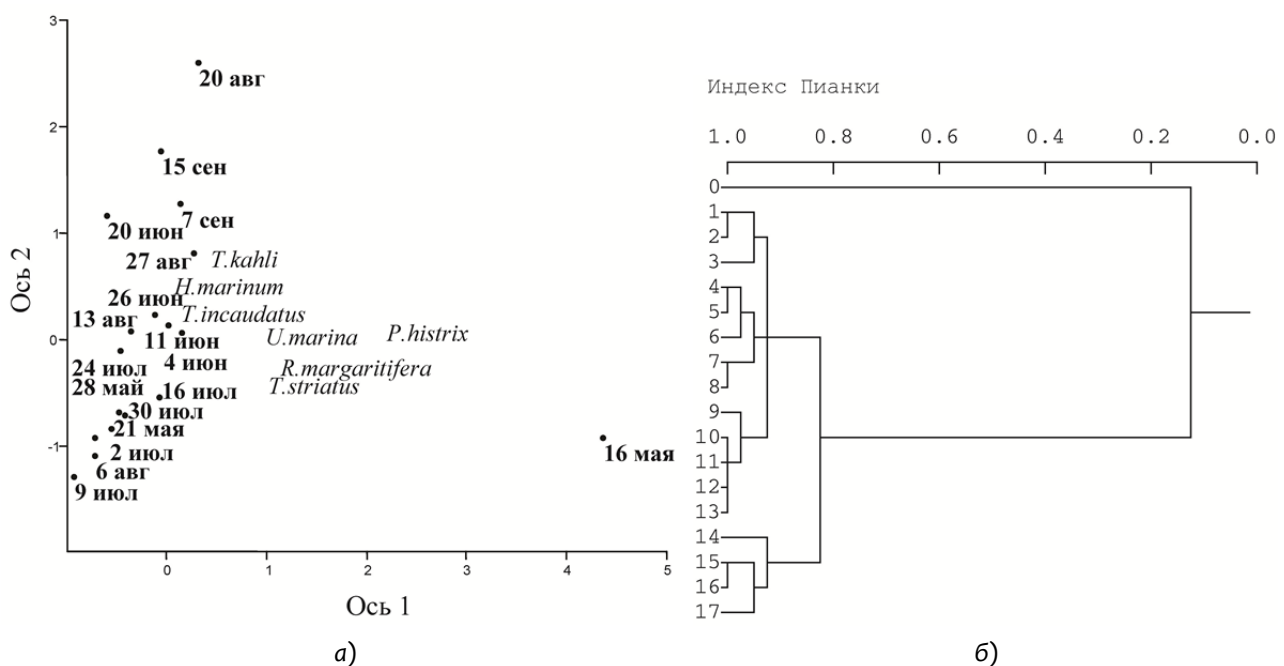


Рис. 4. Результаты ординации (а) доминирующих видов методом анализа соответствия и последовательного кластерного анализа (б) временных состояний сообщества (0–17 – последовательные даты отбора проб) по данным 2007 г.

### Принципы организации сообщества: формирование сложности

Большинство свободноживущих инфузорий имеют весьма широкие диапазоны толерантности ко многим факторам среды, что определяет наличие потенциально большого числа видов в биотопах [24]. Вместе с тем они, как правило, имеют узкие оптимумы, результатом чего является наличие в каждом сообществе немногих наиболее приспособленных к данным условиям видов, достигающих высокой плотности (массовые виды). Потенциальный пул популяций разных видов логически представляет собой наиболее простое состояние сообщества (простая неупорядоченная система). Применительно к рассматриваемому сообществу инфузорий

в губе Грязной это число составляет 145 видов из 273 видов, обнаруженных в Кандалакшском заливе Белого моря [31]. Причем в каждый конкретный год массово развивается не более 30–40 видов.

Популяции организуются в систему благодаря поступающей энергии (солнечной и/или химической) в экологическом пространстве, включающем доступные ресурсы (пища, пространство, время) и факторы среды. Взаимодействия между компонентами экологического пространства создают сложную систему – средовую матрицу, на которой формируется (организуется) структура сообщества из наличного пула популяций. Складывающийся (формирующийся) видовой состав сообщества, таким образом, определяется соответствием конкретной

матрицы среды потенциальным гиперпространственным (хатчиновским) нишам входящих в сообщество видов.

Ведущими абиотическими факторами среды для морских псаммофильных инфузорий выступают [11, 24, 32, 33]: 1) температура и свет (пусковой механизм сезонной сукцессии, а также основные факторы, оказывающие влияние на скорость размножения инфузорий); 2) содержание растворенного в воде кислорода, окислительно-восстановительный потенциал и pH (определяют вертикальное распределение инфузорий в толще грунта); 3) механический состав грунта (определяет размеры капиллярных пространств – физического пространства для интерстициальных организмов); 4) содержание органического вещества в грунте и химический состав капиллярной воды (определяют присутствие других организмов, являющихся пищей для инфузорий).

Ведущими биотическими факторами являются трофические и конкурентные взаимоотношения [6, 24, 25, 34, 35]. Большинство инфузорий являются эвритрофами, способными жить за счет широкого ассортимента пищевых объектов (растворенная органика, бактерии, грибы, водоросли и простейшие). Есть среди них и узкоспециализированные виды, использующие исключительно один тип пищевых ресурсов. Однако у всех видов есть какое-либо предпочтение, позволяющее им при наличии конкретного источника пищи быстро увеличивать численность своей популяции. Конкурентные отношения возникают при высокой специфической для видов плотности в условиях ограниченного ресурса. В результате конкуренции виды расходятся по одному или нескольким параметрам экологической ниши в пределах биотопа. Большинство видов испытывают слабую, но постоянную «диффузную» конкуренцию одновременно со стороны нескольких видов с близкими экологическими нишами, что приводит к соответствующему распределению ресурсов между ними. Консументы верхних этажей (многоклеточные животные мейо- и макробентоса) воспринимают инфузорий «интегрально», т.е. выедают безвыборочно, влияя таким образом только на их общую численность, а не на соотношение видов в сообществе.

В нестабильной среде (для инфузорий Белого моря – ранней весной, ранней осенью) или при низкой плотности (поздней осенью, зимой) организмы не образуют устойчивых связей между собой, соотношения численностей разных видов обычно имеют случайный характер [6, 25, 26]. В отсутствие сильных взаимодей-

ствий между популяциями разных видов структура сообщества определяется в основном влиянием факторов среды на отдельные популяции. В некоторых случаях при этом можно наблюдать относительно стабильные соотношения между основными видами сообщества, пока сохраняются прежние условия (квазиструктура). В каждом локусе биотопа формируется в той или иной степени устойчивая комбинация видов, наиболее приспособленных к данным локальным условиям. В целом сообщество в пределах крупного биотопа представляет собой мозаику из большого количества весьма динамичных по составу локальных сообществ [6, 25, 34]. При наличии выраженного градиента факторов среды (например, солёности вдоль эстуариев) локальные сообщества формируют последовательность (экоклин) сменяющих друг друга достаточно устойчивых сообществ [36–38].

В благоприятной стабильной среде (для инфузорий Белого моря – в середине и конце лета) при высокой плотности массовых видов, составляющих основу сообщества, формируются устойчивые комплексы видов по принципу комплементарности ниш, наличие которых характеризует сложная структура [25, 26, 39]. При сохранении или повторении в пространственно-временном континууме данных условий сохраняется и повторяется и сама структура сообщества. Это особенно четко проявляется в многолетней динамике сообщества, когда ежегодно в течение летнего сезона воспроизводится вся последовательность сукцессионных изменений структуры [27, 40, 41].

Усложнение сообщества, т.е. переход от состояния с низкой организованностью («квазиструктура») к высокой, происходит за счет поступления энергии извне. Это обуславливает рост численности популяций, освоение ими всех доступных ресурсов и, как следствие, формирование (образование) неслучайных взаимодействий между ними (конкурентных, синергичных). Сила и направленность этих взаимодействий в итоге определяет уровень интегрированности (целостности) сообщества. В результате, сообщество самоорганизуется на основе принципа комплементарности ниш таким образом, что в каждом локусе биотопа в каждый момент времени оно представлено минимально конкурирующими видами [25, 34]. Длительное сопряженное сосуществование этих видов может приводить к установлению между ними синергичных отношений. Такие отношения обычно формируются между немногими массовыми видами, образующими устойчивые комплексы, которые еще в боль-

шей мере определяют усложнение структуры сообщества.

Таким образом, признаками низкой организованности сообщества морских псаммофильных инфузорий, соответствующей простой неупорядоченной системе, являются существенная вариабельность структуры (даже при слабых изменениях факторов среды) и отсутствие устойчивых сочетаний видов. Механизмами поддержания такого состояния являются недостаточность обеспечения энергией в отдельные периоды времени или в отдельных локусах пространства, большие амплитуды и непредсказуемость колебаний факторов среды. Признаком сложности сообщества выступает наличие устойчивых сочетаний видов во времени и пространстве. Механизмами формирования устойчивых сочетаний видов являются постоянный приток энергии извне, оптимальность значений и стабильность факторов среды (включая повторяемость параметров сезонных циклов).

Как было показано, устойчивость во времени определяется прохождением циклической (сезонной) сукцессии. Межгодовая повторяемость циклической сукцессии определяется направленностью самоорганизации, а также повторяющимся изменением среды обитания. В результате формируются типовые (фоновые) состояния сообщества, характерные для определенного сочетания условий (типов биотопов – в нашем случае морской литорали). Циклическая сукцессия конкретного сообщества усложняется, во-первых, наличием мелкомасштабных (специфических для отдельных сезонов) флуктуаций, а, во-вторых, неоднородностью в пространстве, связанной с различными темпами протекания процессов в конкретных локусах. Вместе с тем самоорганизация – процесс поливариантный. В условиях стохастического или же направленного изменения среды в масштабе целой экосистемы могут отмечаться значительные флуктуации хода циклической сукцессии. Это приводит либо к колебаниям структуры сообщества в многолетнем ряду (в случае стоха-

стичной среды), либо к направленной смене сообщества (а точнее сезонной сукцессии сообщества) в сторону, соответствующую изменениям экосистемы. В итоге, сезонная сукцессия может завершаться различными финальными состояниями, и, как результат, формируется поливариантность структуры сообщества.

Механизмы устойчивости видовых комплексов в пространстве, в том числе и на градиентах факторов среды, определяются как физиологическими свойствами отдельных видов, так и реакцией всего сообщества как целого. Так, в полевых экспериментах по трансплантации фрагментов природных сообществ морских инфузорий в эстуарий после непродолжительного периода адаптации организмов наблюдали восстановление исходной или формирование модифицированной видовой структуры в зависимости от величины изменения факторов среды (солености) и степени сложности сообщества, определяемой стадией сезонной сукцессии [42–44]. Ответ организмов на новые условия (пониженную соленость) включал как видоспецифичную, так и групповую (синергический эффект) реакции. В составе группы виды способны выдерживать большую амплитуду изменений факторов среды, чем по отдельности, и даже осваивать экстремальные биотопы. В экспериментах формирование и устойчивость сообществ инфузорий определялись сложным механизмом, включающим физиологические (толерантность), популяционные (репродуктивность), ценоотические (межвидовые взаимодействия) и стохастические (реакция на средовые флуктуации) процессы, относительная роль которых зависела от уровня организованности сообщества (стадии сукцессии) и амплитуды изменения факторов среды.

### **Благодарности**

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 16-04-00803-а).

### **Список литературы**

1. Levin, S. *Fragile Dominion* / S. Levin. – Cambridge : Perseus Publishing, 1999. – 250 p.
2. Sole, R. V. *Self-Organization in Complex Ecosystems* / R. V. Sole, J. Bascompte. – Princeton : Princeton University Press, 2006.
3. Harris, G. *Seeking Sustainability in an Age of Complexity* / G. Harris. – Cambridge University Press, 2007.
4. Complexity of coupled human and natural systems / J. Liu, T. Dietz, S. R. Carpenter, M. Alberti, C. Folke, E. Moran, A. N. Pell, P. Deadman, T. Kratz, J. Lubchenco // *Science*. – 2007. – Vol. 317. – P. 1513.
5. Parrott, L. Quantifying the complexity of simulated spatiotemporal population dynamics / L. Parrott // *Ecological Complexity*. – 2005. – Vol. 2. – P. 175–184.



6. Бурковский, И. В. Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ / И. В. Бурковский. – М. : Изд-во МГУ, 1992. – 208 с.
7. Azovsky, A. I. Structural complexity of species assemblages and spatial scale of community organization: A case study of marine benthos / A. I. Azovsky // *Ecological Complexity*. – 2009. – Vol. 6. – P. 308–315.
8. Langton, C. Life at the edge of chaos / C. Langton // *Artificial Life II*. – 1992. – Vol. 10. – P. 41–91.
9. Bascompte, J. Disentangling the web of life / J. Bascompte // *Science*. – 2009. – Vol. 325. – P. 416–419.
10. Parrot, L. Measuring ecological complexity / L. Parrot // *Ecological Indicators*. – 2010. – Vol. 10. – P. 1069–1076.
11. Patterson, D. J. The ecology of heterotrophic flagellates and ciliates living in marine sediments / D. J. Patterson, J. Larsen, J. O. Corliss // *Progress in Protistology*. – 1989. – Vol. 3. – P. 185–277.
12. Бурковский, И. В. Пространственная организация и функционирование морской (эстуарной) прибрежной экосистемы / И. В. Бурковский, А. П. Столяров, М. Ю. Колобов // *Успехи современной биологии*. – 2002. – Т. 122, № 4. – С. 316–325.
13. Бек, Т. А. Беспозвоночные в трофических сетях прибрежной экосистемы Белого моря (на примере губы Грязной) / Т. А. Бек // *Океанология*. – 2006. – Т. 46, № 1. – С. 69–77.
14. Saburova, M. A. Diatom activity within soft sediments: behavioural and physiological processes / M. A. Saburova, I. G. Polikarpov // *Marine Ecology – Progress Series*. – 2003. – Vol. 251. – P. 115–126.
15. Revsbech, N. Oxygen in the sea bottom measured with a microelectrode / N. Revsbech, B. Jørgensen, T. Blackburn // *Science*. – 1980. – Vol. 207. – P. 1355–1356.
16. Admiraal, W. The ecology of estuarine sediment-inhabiting diatoms / W. Admiraal // *Progress in Phycological Research* / F. E. Round, D. J. Chapman (eds.). – Bristol : Biopress, 1984. – Vol. 3 – P. 269–322.
17. Fenchel, T. Bacteria and mineral cycling / T. Fenchel, T. Blackburn. – London : Acad. Press, 1979. – 225 p.
18. Jones, A. The release of micro-algal and associated bacterial uptake and heterotrophic growth / A. Jones, R. Cannon // *British Phycological Journal*. – 1986. – Vol. 21. – P. 241–258.
19. Wiebe, W. Microorganisms and their association with aggregates and detritus in the sea: a microscopic study / W. Wiebe, L. Pomeroy // *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* – 1972. – Vol. 24. Suppl. – P. 325–352.
20. Alongi, D. M. Coastal ecosystem processes / D. M. Alongi. – Boca Raton : CRC, 1998. – 419 p.
21. Гуревич, В. И. К изучению геохимических параметров биогеоценозов илисто-песчаной литорали Дальнего Пляжа / В. И. Гуревич, Т. В. Яковлева // *Экологические исследования песчаной литорали*. – Апатиты, 1976. – С. 40–54.
22. Бурковский, И. В. Структура, динамика и продукция сообщества морских псаммофильных инфузорий / И. В. Бурковский // *Зоологический журнал*. – 1978. – Т. 57. – С. 325–337.
23. Бурковский, И. В. Сезонная и первичная сукцессия у морских псаммофильных инфузорий / И. В. Бурковский // *Зоологический журнал*. – 1979. – Т. 58. – С. 469–476.
24. Бурковский, И. В. Экология свободноживущих инфузорий / И. В. Бурковский. – М. : Изд-во МГУ, 1984. – 208 с.
25. Бурковский, И. В. Разделение экологических ресурсов и взаимоотношение видов в сообществе морских псаммофильных инфузорий / И. В. Бурковский // *Зоологический журнал*. – 1987. – Т. 66. – С. 645–654.
26. Бурковский, И. В. Годичные циклические изменения и процессы самоорганизации в сообществе морского микробентоса / И. В. Бурковский, М. Ю. Колобов, А. П. Столяров // *Журнал общей биологии*. – 2003. – Т. 64, № 5. – С. 389–402.
27. Бурковский, И. В. Межгодовая вариабельность хода сезонной сукцессии в сообществе псаммофильных инфузорий Белого моря / И. В. Бурковский, Ю. А. Мазей // *Успехи современной биологии*. – 2008. – Т. 128. – С. 591–608.
28. Uhlig, G. Eine einfache Methode zur Extraktion der vagilen mesopsammalen Mikrofauna / G. Uhlig // *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*. – 1964. – Bd. 11. – S. 178–185.
29. Uhlig, G. Quantitative methods in the study of interstitial fauna / G. Uhlig // *Transactions of American Microscopical Society*. – 1968. – Vol. 87. – P. 226–232.
30. Burkovsky, I. V. Long-term dynamics of marine interstitial ciliate community / I. V. Burkovsky, Yu. A. Mazei // *Protistology*. – 2010. – Vol. 6. – P. 147–172.
31. Mazei, Yu. A. Species composition of benthic ciliate community in the Chernaya river estuary (Kandalaksha gulf, White sea) with a checklist of total White Sea benthic ciliate fauna / Yu. A. Mazei, I. V. Burkovsky // *Protistology*. – 2005. – Vol. 4. – P. 107–120.
32. Бурковский, И. В. Об экологии псаммофильных инфузорий / И. В. Бурковский // *Зоологический журнал*. – 1967. – Т. 46. – С. 987–992.
33. Fenchel, T. The ecology of marine microbenthos. IV. Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with the special reference to the ciliated protozoa / T. Fenchel // *Ophelia*. – 1969. – Vol. 6. – P. 1–182.
34. Бурковский, И. В. Условия сосуществования потенциальных конкурентов в сообществе морских псаммофильных инфузорий / И. В. Бурковский // *Экология свободноживущих морских и пресноводных простейших*. – Л. : Наука, 1990. – С. 26–36.
35. Трофическая структура сообщества псаммофильных инфузорий в эстуарии р. Черной / Ю. А. Мазей, И. В. Бурковский, М. А. Сабурова, И. Г. Поликарпов, А. П. Столяров // *Зоологический журнал*. – 2001. – Т. 80. – С. 1283–1292.

36. Бурковский, И. В. Структура сообщества инфузорий в зоне смешения речных и морских вод / И. В. Бурковский, Ю. А. Мазей // Зоологический журнал. – 2001. – Т. 80. – С. 259–268.
37. Мазей, Ю. А. Пространственно-временные изменения структуры сообщества псаммофильных инфузорий в эстуарии Белого моря / Ю. А. Мазей, И. В. Бурковский // Успехи современной биологии. – 2002. – Т. 122. – С. 183–189.
38. Mazei, Yu. A. Patterns of psammophilous ciliate community structure along salinity gradient in the White Sea estuary / Yu. A. Mazei, I. V. Burkovsky // Protistology. – 2006. – Vol. 4. – P. 251–268.
39. Бурковский, И. В. Экспериментальное инициирование процессов самоорганизации в сообществе морского микробентоса сверхвысокими концентрациями биогенных элементов / И. В. Бурковский, М. Ю. Колобов, А. П. Столыров // Журнал общей биологии. – 2004. – Т. 65. – С. 451–466.
40. Бурковский, И. В. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем / И. В. Бурковский. – М.: Т-во науч. изданий КМК, 2006. – 285 с.
41. Бурковский, И. В. Многолетние изменения численности популяций псаммофильных инфузорий Белого моря / И. В. Бурковский, Ю. А. Мазей // Успехи современной биологии. – 2010. – Т. 130, № 2. – С. 200–215.
42. Бурковский, И. В. Эксперименты по трансплантации морских псаммофильных инфузорий в эстуарий / И. В. Бурковский // Зоологический журнал. – 1986. – Т. 65. – С. 1125–1132.
43. Бурковский, И. В. Влияние опреснения на структуру морского псаммофильного сообщества инфузорий (полевой эксперимент) / И. В. Бурковский, Ю. А. Мазей // Зоологический журнал. – 2001. – Т. 80. – С. 389–397.
44. Бурковский, И. В. Устойчивость сообщества морских инфузорий к резким изменениям факторов среды: роль физиологических, популяционных и ценологических механизмов (полевой эксперимент) / И. В. Бурковский, Ю. А. Мазей, А. С. Есаулов // Биология моря. – 2012. – Т. 38, № 1. – С. 43–56.

### References

1. Levin S. *Fragile Dominion*. Cambridge: Perseus Publishing, 1999, 250 p.
2. Sole R. V., Bascompte J. *Self-Organization in Complex Ecosystems*. Princeton: Princeton University Press, 2006.
3. Harris G. *Seeking Sustainability in an Age of Complexity*. Cambridge University Press, 2007.
4. J. Liu, T. Dietz, S. R. Carpenter, M. Alberti, C. Folke, E. Moran, A. N. Pell, P. Deadman, T. Kratz, J. Lubchenco. Complexity of coupled human and natural systems. *Science*. 2007, vol. 317, p. 1513.
5. Parrott L. Quantifying the complexity of simulated spatiotemporal population dynamics. *Ecological Complexity*. 2005, vol. 2, pp. 175–184.
6. Burkovskiy I. V. *Strukturno-funktsional'naya organizatsiya i ustoychivost' morskikh donnykh soobshchestv* [Structural and functional organization and stability of marine bottom communities]. Moscow: Izd-vo MGU, 1992, 208 p.
7. Azovsky A. I. Structural complexity of species assemblages and spatial scale of community organization: A case study of marine benthos. *Ecological Complexity*. 2009, vol. 6, pp. 308–315.
8. Langton C. Life at the edge of chaos. *Artificial Life II*. 1992, vol. 10, pp. 41–91.
9. Bascompte J. Disentangling the web of life. *Science*. 2009, vol. 325, pp. 416–419.
10. Parrot L. Measuring ecological complexity. *Ecological Indicators*. 2010, vol. 10, pp. 1069–1076.
11. Patterson D. J., Larsen J., Corliss J. O. The ecology of heterotrophic flagellates and ciliates living in marine sediments. *Progress in Protistology*. 1989, vol. 3, pp. 185–277.
12. Burkovskiy I. V., Stolyarov A. P., Kolobov M. Yu. *Uspekhi sovremennoy biologii* [Progress of modern biology]. 2002, vol. 122, no. 4, pp. 316–325.
13. Bek T. A. *Okeanologiya* [Oceanology]. 2006, vol. 46, no. 1, pp. 69–77.
14. Saburova M. A., Polikarpov I. G. Diatom activity within soft sediments: behavioural and physiological processes. *Marine Ecology – Progress Series*. 2003, vol. 251, pp. 115–126.
15. Revsbech N., Jørgensen B., Blackburn T. Oxygen in the sea bottom measured with a microelectrode. *Science*. 1980, vol. 207, pp. 1355–1356.
16. Admiraal W. The ecology of estuarine sediment-inhabiting diatoms. *Progress in Phycological Research*. Bristol: Biopress, 1984, vol. 3, pp. 269–322.
17. Fenchel T., Blackburn T. *Bacteria and mineral cycling*. London: Acad. Press, 1979, 225 p.
18. Jones A., Cannon R. The release of micro-algal and associated bacterial uptake and heterotrophic growth. *British Phycological Journal*. 1986, vol. 21, pp. 241–258.
19. Wiebe W., Pomeroy L. Microorganisms and their association with aggregates and detritus in the sea: a microscopic study. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 1972, vol. 24, suppl., pp. 325–352.
20. Alongi D. M. *Coastal ecosystem processes*. Boca Raton: CRC, 1998, 419 p.
21. Gurevich V. I., Yakovleva T. V. *Ekologicheskie issledovaniya peschanoy litorali* [Ecological research of sandy littorals]. Apatity, 1976, pp. 40–54.
22. Burkovskiy I. V. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 1978, vol. 57, pp. 325–337.
23. Burkovskiy I. V. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 1979, vol. 58, pp. 469–476.
24. Burkovskiy I. V. *Ekologiya svobodnozhivushchikh infuzoriy* [Ecology of free-living infusoria]. Moscow: Izd-vo MGU, 1984, 208 p.
25. Burkovskiy I. V. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 1987, vol. 66, pp. 645–654.

26. Burkovskiy I. V., Kolobov M. Yu., Stolyarov A. P. *Zhurnal obshchey biologii* [Journal of general biology]. 2003, vol. 64, no. 5, pp. 389–402.
27. Burkovskiy I. V., Mazey Yu. A. *Uspekhi sovremennoy biologii* [Progress of modern biology]. 2008, vol. 128, pp. 591–608.
28. Uhlig G. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* [Marine research of the Heligoland island]. 1964, vol. 11, pp. 178–185.
29. Uhlig G. Quantitative methods in the study of interstitial fauna. *Transactions of American Microscopical Society*. 1968, vol. 87, pp. 226–232.
30. Burkovskiy I. V., Mazei Yu. A. Long-term dynamics of marine interstitial ciliate community. *Protistology*. 2010, vol. 6, pp. 147–172.
31. Mazei Yu. A., Burkovskiy I. V. Species composition of benthic ciliate community in the Chernaya river estuary (Kandalaksha gulf, White sea) with a checklist of total White Sea benthic ciliate fauna. *Protistology*. 2005, vol. 4, pp. 107–120.
32. Burkovskiy I. V. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 1967, vol. 46, pp. 987–992.
33. Fenchel T. The ecology of marine microbenthos. IV. Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with the special reference to the ciliated protozoa. *Ophelia*. 1969, vol. 6, pp. 1–182.
34. Burkovskiy I. V. *Ekologiya svobodnozhivushchikh morskikh i presnovodnykh prosteyshikh* [Ecology of free-living marine and limnetic protozoa]. Leningrad: Nauka, 1990, pp. 26–36.
35. Mazey Yu. A., Burkovskiy I. V., Saburova M. A., Polikarpov I. G., Stolyarov A. P. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 2001, vol. 80, pp. 1283–1292.
36. Burkovskiy I. V., Mazey Yu. A. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 2001, vol. 80, pp. 259–268.
37. Mazey Yu. A., Burkovskiy I. V. *Uspekhi sovremennoy biologii* [Progress of modern biology]. 2002, vol. 122, pp. 183–189.
38. Mazei Yu. A., Burkovskiy I. V. Patterns of psammophilous ciliate community structure along salinity gradient in the White Sea estuary. *Protistology*. 2006, vol. 4, pp. 251–268.
39. Burkovskiy I. V., Kolobov M. Yu., Stolyarov A. P. *Zhurnal obshchey biologii* [Journal of general biology]. 2004, vol. 65, pp. 451–466.
40. Burkovskiy I. V. *Morskaya biogeotsenologiya. Organizatsiya soobshchestv i ekosistem* [Marine biogeocenology. Organization of associations and ecosystems]. Moscow: T-vo nauch. izdaniy KMK, 2006, 285 p.
41. Burkovskiy I. V., Mazey Yu. A. *Uspekhi sovremennoy biologii* [Progress of modern biology]. 2010, vol. 130, no. 2, pp. 200–215.
42. Burkovskiy I. V. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 1986, vol. 65, pp. 1125–1132.
43. Burkovskiy I. V., Mazey Yu. A. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 2001, vol. 80, pp. 389–397.
44. Burkovskiy I. V., Mazey Yu. A., Esaulov A. S. *Biologiya morya* [Marine biology]. 2012, vol. 38, no. 1, pp. 43–56.