

УДК 591.557

МЕЖВИДОВЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ЖИВОТНЫХ. ЧАСТЬ 2: ПОСТРОЕНИЕ ТОПОТРОФИЧЕСКОЙ СХЕМЫ, ЭКСПЛИКАЦИЯ ПОНЯТИЙ

© В. Ф. Хабибуллин

Башкирский государственный университет
Россия, Республика Башкортостан, 450076 г. Уфа, ул. Заки Валиди, 32.
Тел./факс: +7 (347) 229 96 34.
E-mail: herpetology@mail.ru

По признаку «обитание относительно сред партнера» выделены 4 варианта синойки (построен топический ряд): энтойкия, эпитойкия, перитойкия, эктойкия. По признаку «питание относительно сред партнера» выделено 4 варианта синменсализма (построен трофический ряд): энтоменсализм, эпименсализм, перименсализм, эктоменсализм. По сочетанию этих вариантов выделено 16 возможных типов межвидовых взаимодействий. Эксплицировано понятие «симбиотические отношения» как межвидовых отношений, происходящих в пределах покровной и/или сигнальной (ближней) сред партнеров.

Ключевые слова: межвидовые отношения, синойкия, синменсализм, симбиоз.

Введение

Ввиду континуальной природы межвидовых взаимодействий значительные трудности вызывает процедура разграничения близких форм их многочисленных разновидностей. Зачастую трудно разбраться в ошеломляющем многообразии межвидовых связей, сплетающихся в причудливые отношения. Осложняет дело наличие множества переходных, пограничных и исключительных случаев и состояний. Многое зависит от объекта изучения; определенную роль играют психологические и методологические установки исследователя. Отождествлять, различать и группировать многообразные межвидовые взаимодействия можно по различным связям, принятым в качестве основания для типизации. Возникает вопрос, какие именно связи можно принять в качестве основополагающих для выделения типов межвидовых взаимодействий? На наш взгляд, таковыми могут считаться топическая и трофическая связи (передача информации осуществляется при любых взаимодействиях, что затрудняет ее использование для спецификации типов межвидовых взаимодействий).

В данной работе мы разрабатываем дедуктивный по способу построения подход к выделению и классификации типов межвидовых отношений на основе сочетания топических и трофических связей. В предыдущей нашей работе были определены основные исходные понятия для построения схемы: младший и старший партнер, пространственные среды партнера (внутренняя, покровная, сигнальная с двумя подсредами), признаки «обитание» и «питание» относительно сред партнера.

Построение топотрофической схемы межвидовых отношений

В таблице по выбранным признакам – обитание и питание младшего партнера относительно сред старшего партнера (включая ближнюю / дальнюю сигнальные подсреды) мы выделили 16 возможных типов межвидовых взаимодействий. Каждому типу

отношений (ячейки таблицы) мы дали рабочее определение. Чтобы избежать логической ошибки «скачок в делении», во всех приведенных атрибутивных определениях в качестве родового мы использовали понятие «межвидовые отношения».

Из обширной экологической и паразитологической литературы [1–4] можно подобрать фактические данные (привести примеры взаимодействий) для всех ячеек предложенной схемы, т.е. экзemplифицировать их, очертив объемы предложенных типов межвидовых отношений.

Резко асимметричные «близкие» взаимодействия между партнером – средой обитания и партнером – обитателем (внутри онтосреды – ячейка 1а таблицы) и симметричные «дальние» взаимодействия (в пределах дальних сигнальных подсред – ячейка 4г таблицы) в данной работе не рассматриваются. Первый случай будет проанализирован нами в отдельной статье, второй – изучается в русле классической экологии сообществ [5, 6].

Экспликация терминов

Для формулирования явных и ясных вербальных определений терминов рассматриваемой предметной области применим метод экспликации как особый метод уточнения смысла существующих терминов (понятий) [7]. Метод заключается в том, чтобы независимо от уточняемого понятия определить достаточно точным методом (например, алгоритмически) некоторое другое понятие, а потом показать, что второе понятие эквивалентно по своему объему первому понятию. В ячейках таблицы приведенные нами рабочие определения можно считать алгоритмическими, ибо однозначно заданы: порядок выявления старшего и младшего партнеров, пространственных сред партнера (внутренней, покровной, сигнальной с двумя подсредами), признаков «обитание» и «питание» относительно сред партнера.

В качестве исходных возьмем определения из обобщающих работ, энциклопедических и спра-

вочных изданий [1, 8, 9]. В этих и других аналогичных изданиях для наименования различных форм межвидовых взаимодействий предложен ряд терминов. Выше мы уже отмечали неудачность существующей терминологии – имеющиеся определения часто не ясны, а иногда противоречивы. Случается, что различные межвидовые отношения иллюстрируются одним и тем же примером, в то же время один и тот же пример межвидового взаимодействия разными авторами относится к разным типам отношений и называется по-разному.

Эксплицируем термины топического ряда (строки 1-4 таблицы). Сначала определимся, какие именно приставки будем использовать для создания терминов. Для построения топического ряда у нас уже имеется [1] первые два члена этого ряда: энтойкия и эпиойкия и обобщающий термин «синойкия» (греч. *synoikia* – совместная жизнь, жилище) как форма межвидовых отношений, при которой партнеры обитают совместно друг с другом (независимо от локализации их питания). Уточним в терминах нашей схемы содержание слова « совме-

стно» – это пространственно близкое обитание партнеров – в пределах либо внутренней, либо покровной, либо сигнальной (ближней) среде друга. Конкретизировать содержание этого термина и вербально оформить результат конкретизации в новых терминах мы можем в зависимости от того, в какой именно среде старшего партнера локализуется обитание младшего партнера: во внутренней (тогда речь пойдет об энтойкии), покровной (эпиойкия) или сигнальной средах. Используемые здесь приставки – греческие, то недостающие две подбираем также из вокабуляра греческого языка [10]. Так, для описания ближней сигнальной подсреды подошла бы приставка «пара-», но она преокупирована термином «паройкия». Поэтому возьмем приставку «пери-». Для дальней сигнальной подсреды выберем приставку «экто-» как антипод к приставке «энто-». Возможно привлечь и другую аналогичную пару: «экзо-» и «эндо-», но преимущество отдаем первой паре, так как приставка «энто-» уже задействована при создании термина «энтойкия».

Таблица

Типология межвидовых взаимодействий по топотрофическим связям (обитание и питание относительно сред партнера)

Питание/обитание	а. Питание во внутренней среде партнера	б. Питание в покровной среде партнера	в. Питание в сигнальной среде партнера (ближней)	г. Питание в сигнальной среде партнера (дальней)
1. Обитание во внутренней среде партнера	1а – форма межвидовых отношений, при которой один из партнеров обитает и питается во внутренней среде другого партнера	1б – форма межвидовых отношений, при которой один из партнеров обитает во внутренней среде другого партнера, но питается в его покровной среде	1в – форма межвидовых отношений, при которой один из партнеров обитает во внутренней среде другого партнера, но питается в его сигнальной (ближней) среде	1г – форма межвидовых отношений, при которой один из партнеров обитает во внутренней среде другого партнера, но питается в его сигнальной (дальней) среде
2. Обитание в покровной среде партнера	2а – форма межвидовых отношений, при которой один из партнеров обитает в покровной среде другого партнера, но питается в его внутренней среде	2б – форма межвидовых отношений, при которой один из партнеров обитает и питается в покровной среде другого партнера	2в – форма межвидовых отношений, при которой один из партнеров обитает в покровной среде другого партнера, а питается в его сигнальной (ближней) среде	2г – форма межвидовых отношений, при которой один из партнеров обитает в покровной среде другого партнера, а питается в его сигнальной (дальней) среде
3. Обитание в сигнальной среде партнера (ближней)	3а – форма межвидовых отношений, при которой один из партнеров обитает в сигнальной (ближней) среде другого партнера, но питается в его внутренней среде	3б – форма межвидовых отношений, при которой один из партнеров обитает в сигнальной (ближней) среде, а питается в его покровной среде	3в – форма межвидовых отношений, при которой один из партнеров обитает и питается в сигнальной (ближней) среде другого партнера	3г – форма межвидовых отношений, при которой один из партнеров обитает в сигнальной (ближней) среде, а питается в его сигнальной (дальней) среде
4. Обитание в сигнальной среде партнера (дальней)	4а – форма межвидовых отношений, при которой один из партнеров обитает в сигнальной (дальней) среде другого партнера, но питается в его внутренней среде	4б – форма межвидовых отношений, при которой один из партнеров обитает в сигнальной (дальней) среде, но питается в его покровной среде	4в – форма межвидовых отношений, при которой один из партнеров обитает в сигнальной (дальней) среде партнера, а питается в его сигнальной (ближней) среде	4г – форма межвидовых отношений, при которой один из партнеров обитает и питается в сигнальной (дальней) среде другого партнера

Итак, будем использовать следующие греческие приставки: «Энто-» – образует слова со значением внутри, внутренний (греч. внутри, внутрь). «Эпи-» – обозначает: расположение поверх, выше чего-л., над чем-л. или возле чего-л., при чём-л.; следование за чем-л., после чего-л. «Пери-» – образует слова со значением около, рядом, возле, кругом, вокруг. «Экто-» – образует слова со значением наружный, внешний, находящийся вне чего-л. (греч. вне, снаружи, за пределами).

По аналогии с топическим рядом синтетически образуем (сконструируем) трофический ряд (столбцы «а»-«г» таблицы). Для отображения трофических связей корень «*tropho*» не подходит, так как у нас речь не идет о смежных трофических уровнях, а о локализации трофической связи относительно сред партнера. Поэтому в качестве корня для обобщающего термина возьмем латинское «*mensa*» (трапеца) как устоявшийся. Попутно заметим, что термин «квартиранство» почти идеально подошел бы для обозначения обитания в ближней сигнальной среде. Но ему присущи недостатки: он находится вне системы терминов (т.е. никак вербально не связан с другими терминами ряда); является буквальным переводом слова «инквизитизм» с другим смыслом; транслитерирование выльется в бессмысленный набор букв. Поэтому его использование отклоняется. Итоговый трофический ряд будет выглядеть так: энтоменсализм, эпименсализм, перименсализм, эктоменсализм.

Обсуждение

Энтойкия (строка 1 таблицы) – форма межвидовых отношений, при которой один из партнеров обитает в теле другого (в его внутренней среде). Часть синойки. В ячейке 1а речь идет об онтобионтности, а не только о паразитизме, мутуализме или эндосимбионтности. Отношения в ячейках 1б-1г реализуются при осуществлении любой функции (в том числе и трофической) за пределами внутренней среды старшего партнера, которая будет считаться функцией, протекающей в его покровной / сигнальной среде.

Эпиойкия (строка 2 таблицы) – форма межвидовых отношений, при которой один из партнеров обитает на поверхности тела другого (в его покровной среде). Часть синойки. В ячейке 2б окажутся эпиойки в узком смысле этого слова – как обитающие и питающиеся на поверхности старшего партнера (например, пухоеды и отчасти власоеды). Сюда же можно отнести и трудно укладываемый в рамки строгого паразитизма пример с хищной турбеллярией *Temnoscephala*, питающейся мелкими животными, ползающими по поверхности старшего партнера [1]. «Метастазы» типичной эпиойки в другие среды старшего партнера выливаются в проявления эктопаразитизма (ячейка 2а) или ориентированного вовне обрастательства (ячейки 2в, 2г).

Периойкия (строка 3 таблицы) – форма межвидовых отношений, при которой один из партне-

ров обитает в жилище другого партнера (квартиро-хозяина) или в ареале его действия (в сигнальной среде). Часть синойки. В зависимости от локализации питания квартиранты могут выступать в качестве эктопаразитов (гнездовых/норовых – ячейка 3а), чистильщиков – потребителей покровных паразитов (3б), сотрапезников (3в, 3г). Последние два слова – из естественного языка. Нидиколия – форма межвидовых отношений, при которой один из партнеров обитает в жилище другого (в его ближней сигнальной подсреде). Часть квартиранства. Термин «инквизитизм» (лат. *inquilinus* – квартирант, арендатор, жилец) можно определить как форму симбиоза, при которой младший партнер использует среду старшего (его жилище, поверхность или внутренние полости) для проживания. При таком определении этот термин дублирует другие (ячейки 3а-3в таблицы) и поэтому нежелательны для использования.

Для случаев обитания одного из партнеров в дальней сигнальной подсреде другого (строка 4 таблицы) термин «эктойкия» теряет свою значимость, поэтому названия этим типам отношений присваиваются из соответствующих столбцов. Исключение – понятие «микрохищник» (ячейка 4а) как утвердившийся термин (см. детали ниже).

Энтоменсализм (столбец «а» таблицы) – форма межвидовых отношений, при которой один из партнеров питается во внутренней среде другого партнера. Часть синменсализма. При этом старший партнер как пищевой объект не умерщвляется. Ранее такие отношения рассматривались как паразитические, по крайней мере, в рамках трофической концепции паразитизма. Позднее было обосновано выделение самостоятельной группы «микрохищников» [11] – в нашей схеме это обитатели дальней сигнальной подсреды старшего партнера (прокормителя) (ячейка 4а таблицы). Младший партнер, обитающий во внутренней, покровной средах, в ближней, дальней сигнальной подсредах, в терминах паразитологии называется соответственно эндопаразитом, эктопаразитом, гнездовым паразитом, микрохищником.

Эпименсализм (столбец «б» таблицы) – форма межвидовых отношений, при которой один из партнеров питается в покровной среде другого партнера. Часть синменсализма. Младший партнер может питаться как собственно «частями» покровов старшего партнера (тогда он будет выступать в качестве эктопаразита), так и другими пищевыми объектами – живыми и неживыми – находящимися в пределах покровной среды (тогда он будет считаться, например, чистильщиком).

Перименсализм (столбец «в» таблицы) – форма межвидовых отношений, при которой один из партнеров питается в сигнальной среде другого партнера. Часть синменсализма.

Для случаев питания одного из партнеров в дальней сигнальной подсреде другого (т.е. факти-

чески независимо от него) термин «эктоменсализм» теряет свою значимость, поэтому названия типам отношений в столбце «г» таблицы присваиваются из соответствующих строк.

Таким образом, мы получаем топический ряд межвидовых взаимодействий: энтоикия, эпиойкия, периойкия (в том числе нидиколия), эктойкия – в сумме составляющих объем понятия «синойкия»; и трофический ряд: энтоменсализм, эпименсализм, перименсализм и эктоменсализм – в сумме составляющих объем понятия «синменсализм». На их пересечении формируются типы межвидовых отношений (таблица). Обратим внимание на следующие особенности ее содержимого. Чистые «эталонные» случаи межвидовых отношений расположены по диагонали таблицы: в ячейках а1 – б2 – в3 – г4; в экологии при обсуждении межвидовых взаимодействий имеют в виду именно их. Прочие формы взаимоотношений можно рассматривать как отклонения от этого эталона.

Востребованность предложенных терминов для применения в каждой отдельной работе зависит от поставленной задачи: если предмет изучения – пространственные взаимодействия, то оперируем терминологией из строк таблицы, если трофические – из столбцов, если топотрофическое единство – из ячеек таблицы.

Для ячеек таблицы мы получаем названия, отражающие вклад топической и трофической связей в формировании данного типа отношений. Однако удобнее пользоваться единственным термином, по содержанию соответствующим (синонимичным) бинарному. В некоторых случаях этот термин уже существует (ячейка 2а – эктопаразит как эпиойк/энтоменсал); для подавляющего же большинства других ячеек подходящих наименований нет. Необходимо ли введение новых терминов для обозначения (именования) выделенных нами типов межвидовых отношений, покажет время.

Теперь уточним, какие именно из обсуждаемых форм межвидовых отношений можно считать симбиотическими. В широком смысле симбиоз (греч. *symbiosis* – совместная жизнь) охватывает все формы пространственно близкого неслучайного сожительства (=взаимодействий) организмов разных видов, обязательные хотя бы для одного из партнеров [12]. При таком определении например, прокооперацию как нечто не обязательное и временное нельзя считать симбиотической формой отношений. При рассмотрении различных форм межвидовых отношений мы акцентируем внимание на ключевом аспекте взаимодействий – пространственном («сим»): сим-биоз – жизнь «друг с другом», в отличие от жизни «друг возле друга (=вали друг от друга)».

Попытаемся пространственно очертить ближние и дальние границы симбиотических отношений, т.е. задать тот интервал идеализаций, в котором будет действительно понятие симбиоз. Отгра-

ничим его, с одной стороны, от «слишком близких», а с другой стороны, от «слишком дальних» форм межвидовых взаимодействий. Начнем с ближней границы интервала. На наш взгляд, термин «симбиоз» следует использовать для характеристики близких, но все же внешних (экстракорпоральных) взаимодействий. Отношения между партнером – средой обитания и партнером – обитателем имманентно «слишком» близкие, чтобы использовать приставку «сим-» – скорее подойдет приставка «эндо-»; такие отношения точнее обсуждать в рамках организменной среды жизни. Поэтому мы предлагаем исключить из числа симбиотических асимметричные отношения – все случаи обитания одного партнера во внутренней среде другого (строка 1 таблицы). Пограничные случаи онтобионтности (ячейки 1б - 1г), когда младший партнер «только лишь» обитает в старшем (питаясь, размножаясь и осуществляя другие жизненные функции) за его пределами, следует рассматривать именно как аберрантные случаи. Все отношения строки 1 удовлетворяют формальному признаку: «обитание во внутренней среде партнера» и поэтому должны считаться не симбиотическими, а онтобиотическими взаимодействиями. На противоположном дальнем «полюсе» находятся случаи обитания в дальней сигнальной подсреде партнера (строка 4 таблицы). В ячейке 4г виды-партнеры слишком далеки друг от друга (обитают и питаются в дальних сигнальных подсредах друг друга), поэтому их отношения однозначно не могут считаться симбиотическими. Сложнее обстоит дело с ячейками 4а-4в. В первом случае (ячейка 4а таблицы) акты питания во внутренней среде старшего партнера кратковременны, что говорит не в пользу симбиоза, однако такие формы взаимодействий долгое время рассматривались как паразитические (например, взаимодействия кровососущие двукрылые – млекопитающие), а значит, симбиотические. В других случаях – питание в покровной либо ближней сигнальной подсреде (ячейки 4б, 4в таблицы) партнеры большую часть времени пространственно далеки друг от друга, сближаясь только во время питания (например, деятельность рыб-чистильщиков на поверхности старшего партнера), что соответствует нашим интуитивным представлениям о симбиозе.

Тем не менее логически последовательным будет отказать этим «дальним» взаимодействиям (строка 4 таблицы) в праве называться симбиотическими, ибо не выполняется условие (требование) «сим-» – нет совместного существования (=обитания). Таким образом, в принятом нами строгом смысле симбиотическими являются любые неслучайные межвидовые отношения, происходящие в пределах покровной или сигнальной (ближней) сред партнеров (строки 2 и 3 таблицы), т.е. признак «обитание в покровной или сигнальной (ближней) средах старшего партнера» – необходи-

мое условие для признания взаимодействия симбиотическим (вне зависимости от питания). Принимая сказанное, определения для терминов в строках 2 и 3 таблицы можно уточнить: это форма межвидовых, точнее, симбиотических, отношений.

Таким образом, предлагаемая схема с использованием в качестве базовых топической и трофической связей вносит вклад в развитие понятийного аппарата экологии, стимулирует поиск эмпирических случаев типичных взаимодействий для каждого выделенного типа. Предложенный методологически строгий подход и полученная схема позволяют дифференцировать различные формы межвидовых отношений, упорядочить их, явным образом указав на их двусоставность: сформированность на основе топической и трофической связей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Догель В. А. Курс общей паразитологии. Л.: Учпедгиз, 1947. 372 с.
2. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2-х т. Т.1. Пер. с англ. М.: Мир, 1989. 667 с.
3. Лыскин С. А. Популяционная экология и межвидовые взаимодействия симбионтов голотурий Южного Вьетнама. Дис. ... канд. биол. наук. М., 2003. 175 с.
4. Ройтман В. А., Беэр С. А. Паразитизм как форма симбиотических отношений. М.: КМК, 2008. 310 с.
5. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. Пер. с англ. М.: Прогресс, 1980. 328 с.
6. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. Пер. с англ. М.: Мир, 1988. 184 с.
7. Петров Ю. А., Захаров А. А. Практическая методология. Озерск: ОТИ МИФИ, 2001. 107 с.
8. Большая советская энциклопедия. 3-е изд. М.: Советская энциклопедия, 1978.
9. Биологический энциклопедический словарь / Гл. ред. М.С. Гиляров. М.: Советская энциклопедия, 1989. 864 с.
10. Быков А. А. Анатомия терминов. 400 словообразовательных элементов из латыни и греческого: учебный словарь-справочник. М.: ЭНАС, 2008. 192 с.
11. Краснощеков Г. П. Паразитизм: критерии и экологический статус // Успехи современной биологии. 2000. Т. 120. №3. С. 253–264.
12. Leung T. L. F., Poulin R. Parasitism, commensalism, and mutualism: exploring the many shades of symbioses // *Vie et Milieu*. 2008. V.58. P. 107–115.

Поступила в редакцию 15.02.2012 г.