

Е. А. НИНБУРГ

**ВВЕДЕНИЕ
В ОБЩУЮ ЭКОЛОГИЮ**
(ПОДХОДЫ И МЕТОДЫ)

Нинбург Е.А. Введение в общую экологию (подходы и методы). М.: Товарищество научных изданий КМК. 2005. — 138 с.; илл.

Книга, представляющая собой учебное пособие к университетскому курсу «Общая экология», знакомит читателя с основными понятиями, концепциями и методами экологии как одной из важнейших биологических наук. Автор, известный гидробиолог и педагог, излагает собственное видение ряда теоретических положений экологии, основанное на его многолетнем исследовательском и преподавательском опыте. Книга предназначена для студентов, старшеклассников и всех, интересующихся биологией.

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2005

ISBN 5-87317-218-8

© Е. А. Нинбург, текст, рисунки,
2004
© Товарищество научных изданий КМК,
издание, 2005

*Светлой памяти первых учителей
Дмитрия Ефимовича Родионова,
руководителя кружка зоологии
Ленинградского Дворца пионеров,
Александра Петровича Паринкина,
руководителя кружка юных зоологов
Ленинградского зоопарка,
Рахили Ефремовны Шульман,
моей университетской наставнице,
посвящает автор*

ПРЕДИСЛОВИЕ

*“Я вовсе не утверждаю, будто вся наука
делается именно так, как описано здесь”.*
*Джеймс Д. Уотсон,
“Двойная спираль”, 1969*

*“Моя цель будет достигнута, если
любители естественных наук найдут
в этой работе несколько полезных
для себя взглядов и принципов”.*
*Ж.Б. Ламарк,
“Философия зоологии”, 1809*

В течение ряда лет мне пришлось знакомить с основами экологии студентов кафедры зоологии беспозвоночных Санкт-Петербургского университета и школьников-старшеклассников, избравших своей будущей специальностью биологию. Большинство слушателей не намеревалось становиться профессиональными экологами, а нуждалось лишь в элементарной грамотности в этой области и в “экологизации” мышления. Кроме того, в обоих случаях лимит времени не позволял прочесть полный курс общей экологии. Было необходимо разработать максимально сжатый и достаточно доступный курс. В какой-то момент мне показалось, что эта задача близка к решению, а потому я рискую предложить вниманию читателя результат.

В настоящее время нет недостатка в прекрасных учебниках и монографиях по общей экологии на русском языке. Аннотированный список этих руководств вы найдете в конце книги. Человеку, собирающемуся работать в той или иной области экологии, несомненно, придется основательно познакомиться с многими из них. Моя задача значительно скромнее: познакомить читателя с азами экологических представлений об окружающем нас мире, некоторыми специфическими методиками и особенностями мышления эколога. В экологии, как, пожалуй, ни в какой другой области науки, исследователю следует быть крайне осторожным и избегать поспешных выводов (впрочем, любой специалист скажет Вам то же самое про свою область исследований). Именно это соображение заставило меня стараться избегать однозначности в описании многих вопросов.

Мне бы хотелось надеяться, что по ходу дела у читателя выработается критическое отношение ко многим точкам зрения, в том числе и к моей.

Многое из написанного отражает точку зрения автора, которую вполне могут не разделять мои коллеги; впрочем, на нынешней стадии развития экологии это, вероятно, неизбежно.

Разные стороны и разделы экологии излагаются с различной степенью подробности, кое-что я опустил вовсе, в то же время преувеличив, может быть, значение других разделов. Не пытаясь оправдать явно неравновесное распределение материала, я могу объяснить его только своими склонностями и интересами.

Я стремился обходиться минимумом конкретных примеров и выбирать наиболее наглядные и наименее тривиальные. Конечно, без некоторых хрестоматийных иллюстраций обойтись не удалось; потому они и путешествуют по учебникам и монографиям, что оказались самыми яркими. Мне не хотелось перегружать текст ссылками на литературу, там же, где обойтись без них оказывалось совершенно невозможно, ссылки даются без традиционного списка литературы, в надежде на то, что интересующийся читатель сможет найти эти работы в тех руководствах, перечень которых приводится в конце книги.

Книга рассчитана на вполне определенный круг читателей: студентов-биологов, учителей, школьников старших классов, которые всерьез интересуются биологией. Никакое предварительное знакомство с предметом не обязательно. Я нигде не стремился к математической строгости, надеясь, однако, что читатель еще не успел совершенно забыть курс средней школы. Кроме того, предполагается, что он знаком, хотя бы в начальном объеме, с основами статистики. Полезным для чита-

теля окажется элементарное представление о зоологии и ботанике; впрочем, это совсем необязательно.

Я благодарен многим своим друзьям и коллегам, которые, так или иначе, помогли мне работе над этой книгой. Много полезных советов я получил от Андрея Донатовича Наумова. Беседы с ним помогли мне посмотреть на многие проблемы по-новому, что, я надеюсь, способствовало улучшению книги. Мне бы хотелось выразить мою глубокую признательность Алексею Владимировичу Гришанкову, Михаилу Григорьевичу Бассу, Алексею Асафьевичу Оскольскому, Вадиму Михайловичу Хайтову и, конечно же, моей жене, Согдиане Ивановне Сухаревой, которая не только участвовала в правке текста и подготовке иллюстраций, но и вытерпела весь процесс написания книги. Я признателен тем, кто слушал меня на занятиях и лекциях, особенно тем, кто задавал вопросы. Мне никогда бы не удалось не только довести работу до конца, но, вероятнее всего, я бы за нее и не взялся, если бы не постоянное общение со своими учениками. Именно здесь проверялась правильность выбранного порядка и стиля изложения, его доступность.

Наконец, моя особая благодарность заведующему кафедрой зоологии беспозвоночных Санкт-Петербургского университета Андрею Александровичу Добровольскому, уговорившего меня читать тот курс лекций, который лег в основу этой работы.

ПРЕДМЕТ И МЕТОДЫ ЭКОЛОГИИ

“Пути Господни неисповедимы.
Но не случайны”.

Сергей Довлатов

Прежде всего, проведем четкую границу между употреблением слова “экология” в современной устной и письменной речи и его исходным смыслом.

Термин «экология» был введен Э. Геккелем в 1866 г. Биологический энциклопедический словарь (1989) определяет экологию как “биологическую науку, изучающую организацию и функционирование надорганизменных систем различных уровней: популяций, биоценозов (сообществ), биогеоценозов (экосистем) и биосферы” (стр. 730). Это определение может нравиться или нет, но в самом существенном оно бесспорно: экология — это биологическая наука, изучающая надорганизменные системы. С другой стороны, в печати или в устной речи мы постоянно сталкиваемся со словосочетаниями типа “экология памятников”, “экология языка”, “экология культуры”, даже “экология нашего двора”. Ясно, что в слово “экология” вкладывается здесь совсем иной смысл, делающий его синонимом понятий “охрана, сохранение в виде, благоприятном для человека” или же “состояние окружающей среды”. Еще смешнее выглядят словосочетания “плохая экология” или “хорошая экология”. Этак можно договориться до чего угодно. Скажем, в моем любимом городе Феодосии “плохая геометрия”; евклидовы законы там не соблюдаются, поскольку город расположен на подковообразном склоне.

Столь расширительное понимание термина, безусловно, неприемлемое и неприятное для большинства профессиональных экологов, можно оспорить, но оно уже стало фактом, а стало быть с ним нельзя не считаться. Пытаясь как-то различить два понятия, обозначаемые одним словом, Н.Ф. Реймерс (1988) вводит понятия “биоэкологии” и “всеобщей экологии (мегаэкологии)”, подразумевая под первым собственно экологию, а под вторым — расхожее представление о ней. В последнее время в мире для науки, занимающейся проблемами сохранения окружающей среды, входит в обиход название “энвайронментология” (от английского слова environment — окружение), но вряд ли

оно войдет в наш язык из-за труднопроизносимости. Может быть, окажется удобным уточнение терминов Н.Ф. Реймерсом, но оно пока не стало общепринятым.

Возникшая путаница в понятиях неприятна еще и потому, что она вредно сказывается на организации и финансировании собственно экологических исследований, сводя их роль к сугубо прикладной природоохранной функции. В то же время небрежное отношение к фундаментальным исследованиям никогда еще не приводило к выигрышу прикладной науки; скорее, наоборот, лишало ее необходимого теоретического фундамента. Кроме того, для того, чтобы с уверенностью говорить об антропогенном воздействии, необходимо чрезвычайно основательно знать естественное состояние природных экосистем.

Приведенные выше соображения показались мне необходимыми здесь, хотя в дальнейшем речь пойдет об экологии именно как одной из биологических наук, о “биоэкологии”, если так кому-нибудь больше нравится.

Итак, каков же предмет экологии? Можно привести не один десяток различных ее определений. Вот только некоторые из них: “наука о сообществах” (Ф. Клементс), “наука об экономии природы” (Э. Геккель), “наука, изучающая условия существования организмов и взаимосвязи между организмами и средой, в которой они обитают” (Р. Даждо) и т.д. Заметим, что при всех различиях в определениях есть нечто общее, а именно — экология изучает “надорганизменный уровень” живых систем. Есть и еще одна особенность экологии, прекрасно сформулированная Э. Макфедьеном (1965): “экология посвящена изучению взаимоотношений живых организмов со средой; она имеет целью выявить принципы, управляющие этими отношениями. Эколог исходит из того, что такие принципы существуют”.

Вот где, пожалуй, самое важное. Эколог считает наличие определенных механизмов взаимосвязи в надорганизменных системах априорным. Его задача сводится к выяснению этих механизмов, а не к доказательству их наличия.

Разумеется, экология — отнюдь не независимая наука. Теснейшим образом она связана с зоологией и ботаникой, физиологией, генетикой, эволюционной теорией. Что касается последней, то тут близость двух наук часто выражается полным взаимопроникновением. По существу механизмы микроэволюции есть механизмы экологические (я далек от мысли сбросить со счетов их генетическую составляющую, но это уже другая сторона вопроса), что хорошо чувствуется при чтении Ч. Дарвина. Именно его по справедливости можно назвать родоначальником

экологии с гораздо большими к тому основаниями, чем Э. Геккеля, который предложил лишь сам термин.

Чрезвычайно общий характер экологических проблем делает неизбежным контакт экологии с географией, геологией, химией и даже комплексом обществоведческих наук. Часто то или иное конкретное исследование трудно классифицировать как именно экологическое; с тем же успехом можно назвать его ботаническим, зоологическим или физиологическим. Отсюда — наиболее общее, хотя и далекое от академической серьезности, определение экологии: “экология — это то, чем занимаюсь я, но вовсе не то, чем занимаются мои коллеги.” Недаром Э. Макфедьен назвал эколога “дипломированным вольнодумцем”, который “бродит по законным владениям ботаника и зоолога, систематика, физиолога, зоопсихолога, метеоролога, геолога, физика, химика и даже социолога; он браконьерствует во всех названных и во многих других уже сложившихся и почтенных дисциплинах”.

Итак, имеет ли экология право на статус самостоятельной науки? Прежде чем отвечать на этот вопрос, спросим себя, чем определяется вполне независимый статус других наук?

Очевидно, что либо четко ограниченным предметом исследования (зоология, ботаника), либо преимущественно методами (физиология, биохимия). Ни к той, ни к другой группе наук экология явно относиться не может. В самом деле, надорганизменный уровень организации живых систем служит предметом исследования еще и эволюционной теории, популяционной генетики; никаких особенных, присущих только ей методов исследования, экология не выработала. И все-таки она существует, хотя бы потому, что экологии присущ свой, пусть и противоречивый, но вполне определенный способ мышления. С этой точки зрения экология не наука, а подход. Что ж, пусть так, ведь сама по себе экология от этого не становится менее важной или интересной.

Чтобы как следует представить себе особенности экологического подхода к природе, вспомним корни экологии, образно говоря, ее родителей. Несомненно, что первым из них была классическая естественная история в духе Ж. Бюффона или (в более поздние времена) — А. Брема и Ж.-А. Фабра. В этом смысле иногда экологию определяют как “научную естественную историю”. Были, однако, и другие родители (здесь все не сводится к традиционным двум полам). Вторым, пожалуй, я назвал бы математику с ее стремлением к жесткой формальной логике доказательств и тенденцией подсчитать и измерить все, что только возможно. На оформлении экологии в самостоятельную отрасль исследований, несомненно, сказалось и характерное для нашего века

осознание человеком самого себя как всего лишь одного из элементов природы, идущее, может быть, еще от Ж.-Ж. Руссо.

Интуитивно или осознано, но эколог всегда полагает, что процессы, происходящие в природе нашей планеты, в той или иной степени детерминированы. С этой точки зрения эколог (как, впрочем, и любой другой ученый) может быть нерелигиозен в традиционном понимании этого слова, но по существу не может быть человеком неверующим, а тем — более воинствующим атеистом.

Эколога постоянно одолевают два противоречивых желания. С одной стороны, он стремится строго определить все используемые термины и понятия, максимально формализовать все полученные результаты и закономерности. С другой — он старается представить себе картину любого процесса и явления так, как она выглядит не в модели или эксперименте, а в реальной природе. Отсюда — любовь большинства экологов к математическим или иным моделям, которая парадоксально сочетается с недоверием к их экологической значимости или с твердой уверенностью в том, что они не могут быть использованы для реальных, а не идеальных природных объектов.

Основные методы экологии — те же, что и в биологии вообще. Достаточно обобщенно их можно свести в три группы: экспериментальные, модельные и полевые. Конечно, экологи прекрасно понимают, что наиболее интересные результаты дает то исследование, в котором оптимальным образом сочетаются все три метода, но им приходится отдавать себе отчет и в том, что такое соединение едва ли возможно в рамках одного какого-либо реального исследования.

Роль экспериментальных работ в экологии несомненна, хотя и весьма ограничена. Объясняется это тем, что эколога интересует, что происходит в природе, а перенос любых экспериментальных данных на реальную действительность всегда сопряжен с известным риском и неопределенностью. Лучше всего это можно продемонстрировать на примере.

При содержании в вольерах довольно обычная на Севере утка гага (*Somateria mollissima*) съедала в среднем $2,77 \pm 0,226$ кг корма (двустворчатых моллюсков мидий) в сутки. Значит ли это, что она и в природе съедает примерно столько же, можно ли на этих данных строить расчеты энергетических взаимоотношений гаги и бентосных (донных) животных — обычного ее корма? Против такого утверждения возможны два возражения. Первое. Корм гаге в эксперименте “подавали на блюдечке”, на его добывание не надо было тратить время и энергию, поэтому в условиях опыта птицы съедали больше, чем они могут до-

быть в природе. Второе. В природе гаге нужно получать много энергии, чтобы ее хватило на поиск пищи, ныряние за ней и т.д. Значит, в опыте потребность в энергии (пище) значительно меньше, и суточный рацион должен быть меньше, чем в реальных природных условиях. Оба возражения вполне уместны, хотя явно противоречат друг другу. Ясно, что при переносе экспериментальных данных на реальную ситуацию в природе исследователь сталкивается с трудностями, которые непреодолимы в рамках эксперимента. Надо думать, что приведенный пример окажется достаточно убедительным для того, чтобы показать ограниченность ценности экспериментальных данных. В то же время его достаточно, чтобы показать, что во многих случаях без эксперимента обойтись не удается.

Особое место в экологии занимает составление и изучение математических или иных моделей. Моделирование очень привлекательно для эколога, поскольку зачастую позволяет выявить существо явления или его закономерности. Пожалуй, ни в одной другой биологической науке математическое моделирование не используется так широко (и часто — успешно), как в экологии.

Классический пример того, как математическая модель привела к важнейшим общебиологическим выводам — история модели неограниченного роста популяции (закон народонаселения Мальтуса). Как известно, численность популяции при ничем не ограниченном росте выражается формулой $N_t = N_0 e^{rt}$, где N_t — численность популяции в момент времени t , N_0 — численность ее в некий начальный момент времени, e — основание натуральных логарифмов, а r — коэффициент размножения, обозначающий среднее число потомков одной особи за весь период ее жизни. Поскольку величина r , если она зависит только от плодовитости, в природе всегда больше единицы, N_t растет экспоненциально. Очевидно, что хотя бы в силу ограниченности поверхности нашей планеты неограниченный рост численности популяции невозможен. Именно это соображение привело в свое время Чарлза Дарвина к идеям о борьбе за существование и естественном отборе.

Модели можно, впрочем, довольно условно, разделить на логические и имитационные. Различие состоит в том, что первые основаны на логических рассуждениях и стремятся непротиворечиво отразить существующие в природе взаимоотношения, тогда как вторые имитируют природу на основе принципа черного ящика, т.е. рассматривают некие данные на входе в систему и на выходе из нее, пытаясь связать одно с другим определенными соотношениями. При этом суть происходящего в “ящике” остается за пределами интересов исследователя и возмож-

ностей модели. Хотя модели второго рода могут оказаться полезными, особенно в прикладных областях, ценность их ограничена, и в дальнейшем мы постараемся их не рассматривать.

Полевые методы экологии включают в себя наблюдения и сбор коллекций непосредственно в природе. Пожалуй, это самая популярная группа методов экологического исследования, что связано, наверное, не только с их несомненной результативностью, но и со склонностью большинства экологов именно к работе в природе со всеми ее плюсами и минусами.

Достоинство полевых методов исследования заключается, в первую очередь, в том, что их результаты отражают (конечно, при условии достаточного количества собранного материала и корректности избранной методики) реальную, а не смоделированную в лаборатории или за письменным столом, ситуацию. В то же время нельзя не признать, что полевая работа очень трудоемка и требует подчас чрезмерно больших затрат времени и средств. Еще раз напомним, что некоторые данные в природе получить попросту невозможно. Примером может служить определение суточной потребности животного в пище. Точно так же наблюдения или сборы в природе не могут дать нам исчерпывающей информации о пределах резистентности (устойчивости) какого-то вида к действию определенного фактора. Лишь в редкой ситуации исследователю удастся столкнуться в природе с минимально и максимально допустимыми для некоего вида значениями внешних факторов.

Традиционно принято разделять экологию на три части: аутоэкологию (экология особи), демэкологию (экология популяций) и синэкологию (экология сообществ). В русской литературе последняя часть часто именуется биоценологией, хотя эти понятия и не совсем идентичны. Как во всякой науке, разделение экологии на части довольно условно, но мы будем его придерживаться хотя бы из-за удобства изложения.

АУТОЭКОЛОГИЯ ИЛИ ЭКОЛОГИЯ ОСОБИ

“Везде в природе, где человек стремится приобрести познания, ему приходится употреблять особые средства... Средства же, употребляемые с этой целью, и составляют то, что я называю искусственными приемами..., которые отнюдь не следует смешивать с законами и действиями самой природы”.

Ж.-Б. Ламарк,
“Философия зоологии”, 1809

Хотя аутоэкологию традиционно принято называть “экологией особи”, это название по сути своей неверно. Подчеркнем, что не особь, а популяция может быть объектом изучения эколога. Нет смысла менять устоявшееся в науке название, важно, чтобы оно не вызвало путаницы в голове у читателя.

Понятие экологического фактора

В центре аутоэкологии лежит фундаментальное понятие экологического фактора. Фундаментальность его, однако, не означает, к сожалению, единства в его определении и применении.

Начиная, пожалуй, с Ж.-Б. Ламарка, О. Конта и Ч. Дарвина биологи привыкли постоянно оперировать понятием “внешние условия”. Для нас традиционны высказывания вроде: “При благоприятных условиях численность популяции может резко увеличиться, тогда как при неблагоприятных — снизиться до минимума”. Понятия “внешние условия” или “условия внешней среды” нельзя, однако, признать удачными из-за того, что мы никак не можем измерить степень их благоприятности или неблагоприятности; это слишком общее понятие не поддается количественному описанию. Иной раз используется и термин “ресурс”, опять-таки подразумевающий некоторую трудноизмеримую сумму внешних воздействий (пищевые ресурсы, например).

Именно по этой причине в аутоэкологии вместо довольно расплывчатого понятия “условия” используется значительно более конкретное “экологический фактор”. Хотя к его определению мы можем подойти по-разному, под экологическим фактором всегда понимается

такое внешнее воздействие, которое поддается измерению и может быть выражено тем или иным числом.

В большинстве случаев под экологическим фактором подразумевается любое элементарное, т.е. нерасчлененное на составляющие, внешнее воздействие на популяцию, вид, экосистему. При таком подходе климат, например, не есть экологический фактор, поскольку легко разделяется на составляющие — влажность, температуру, количество осадков и т.п. Точно так же не может считаться экологическим фактором глубина в море — ведь с ее возрастанием увеличивается давление воды, уменьшаются температура, повышается соленость (рис. 1). Именно эти составляющие и представляют собой экологические факторы.

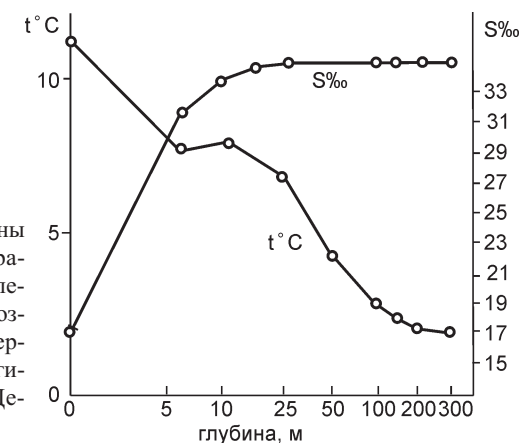


Рис. 1. С увеличением глубины в море уменьшается температура (t°) и увеличивается соленость (S‰) воды. Глубина воздействует на организмы в первую очередь через эти экологические факторы (по К.М. Дерюгину, 1915)

Приведенное определение экологического фактора наиболее популярно, хотя, насколько мне известно, нигде в явной форме не приводится. Это не исключает, однако, возможности несколько иного подхода. Дело в том, что в природе часто невозможно разделить два или несколько элементарных воздействий, так что на организмы они влияют только совместно. Скажем, температура воды и количество растворенного в ней кислорода связаны функционально (рис. 2), и не могут действовать по отдельности. Можно было бы привести другие примеры, но вряд ли в этом есть надобность — каждый с легкостью подберет их сам. В этом случае логичнее говорить об элементарных и интегральных экологических факторах. Насколько мне известно, первым такую идею выдвинул А.М. Гиляров (1987), и она представляется вполне логичной.

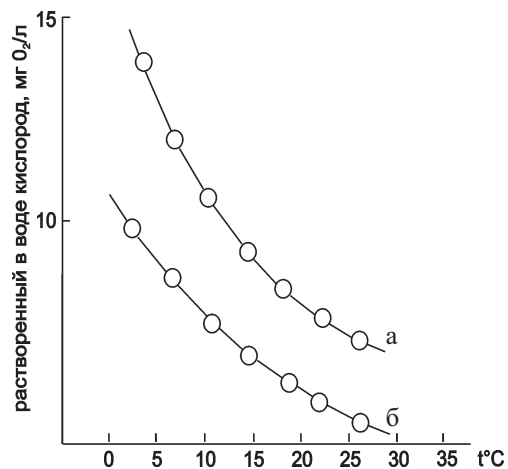


Рис. 2. Два экологических фактора действуют как один в силу чисто физических причин: и в морской (а) и в пресной (б) воде количество растворенного кислорода функционально связано с температурой (по Л.А. Шишкиной, 1974)

Действующие в природе факторы могут быть классифицированы по-разному.

По происхождению они могут быть абиотическими (например, освещенность, температура, соленость, количество растворенного в воде кислорода) и биотическими (хищники, паразиты и т.д.). Такое разделение может иногда оказаться достаточно условным, поскольку многие популяции влияют на другие не непосредственно, а опосредованно. Так, несомненно, что численность популяции копытных влияет на численность соответствующих насекомых-копрофагов, хотя это влияние и опосредованно. Считать же количество помета абиотическим фактором тоже нельзя. В лесу деревья часто затеняют растения нижнего яруса; именно они выступают причиной угнетения подлеска, хотя непосредственно на подлесок воздействует освещенность.

Можно, таким образом, различать факторы, воздействующие на популяции непосредственно и опосредованно. К первой категории следует отнести большую часть физико-химических факторов среды и некоторые биотические, ко второй — значительную часть биотических и некоторое количество абиотических.

Действие экологических факторов

Все, что мы видим вокруг себя, все, что знаем мы об окружающих нас организмах, приводит нас к заключению, что любой из них может существовать лишь в пределах каких-то определенных значений каж-

дого из факторов. Очевидно, например, что ни одно живое существо не способно жить при слишком высокой или слишком низкой температуре. Всегда найдутся такие значения любого из экологических факторов, за пределами которых существование любой популяции, вида, экосистемы становится невозможным. Более того, мы хорошо понимаем, что какие-то значения экологического фактора наиболее благоприятны; именно при этих значениях популяция процветает, показатели ее обилия максимальны. Чем сильнее значения фактора будут отклоняться от оптимальных как в меньшую, так и в большую сторону, тем ниже будут показатели благополучия вида или популяции.

Таким образом, если мы отложим по оси абсцисс значение фактора, а по оси ординат — некий показатель благополучия популяции (вида), график действия экологического фактора предстанет в виде выпуклой кривой, концы которой лежат на оси абсцисс. Поскольку зона оптимума в той или иной степени растянута, кривая будет обладать уплощенной вершиной (рис. 3а).

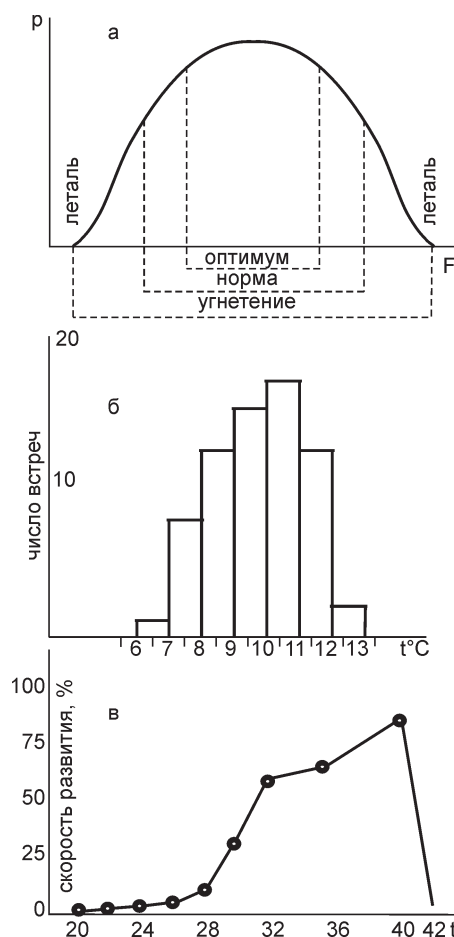


Рис. 3. Графики действия экологических факторов на популяции.

а — идеальный график (F — значение фактора, P — показатель благополучия популяции); б — действие средней температуры июля (t°) на обилие кобылки *Gomphocerus sibirica* в Швейцарских Альпах; по оси ординат — число выборок, в которых встречены *G. sibirica* (по Дрѐ, 1976); в — скорость развития икры травяной лягушки (*Rana temporaria*) в зависимости от температуры среды (по И.И. Калабухову, 1951)

Конечно, на практике кривая может оказаться асимметричной и не такой уж красивой (рис. 3б). Важно, что приведенные на рисунках 3б и 3в реальные кривые действия разных факторов на различные организмы вполне подтверждают наши априорные рассуждения.

Каким образом экологи получают данные о действии конкретных факторов на тот или иной вид организмов? Это как раз тот случай, когда незаменимым методом оказывается эксперимент, ибо только в строго контролируемых условиях опыта мы можем варьировать один фактор, сохраняя стандартными значения всех остальных. Конечно, и тут исследователь может столкнуться с целым рядом методических трудностей, о существовании которых следует знать. Хотя преодолеть их не всегда удается, следует отдавать себе отчет в их существовании и учитывать при окончательной оценке результатов.

Во-первых, на результатах опыта сказываются условия, в которых содержались растения или животные перед экспериментом. Каждому из нас хорошо известно, что одна и та же температура осенью, после лета, воспринимается как холод, а весной, после зимы — как тепло. Постепенно изменяя значения фактора, при которых выдерживаются подопытные организмы, мы можем значительно повысить их выносливость к увеличенным или уменьшенным значениям фактора. Влияние подобной акклимации на результаты опытов показано в многочисленных работах, так что можно ограничиться одним наглядным примером (рис. 4).

Во-вторых, необходимо помнить, что при разных значениях сопутствующих параметров внешней среды интересующий нас фактор будет действовать по-разному. Обратимся опять к бытовому примеру. Хорошо известно, что холод или жара гораздо легче переносятся в местности с небольшой влажностью воздуха и значительно хуже там, где

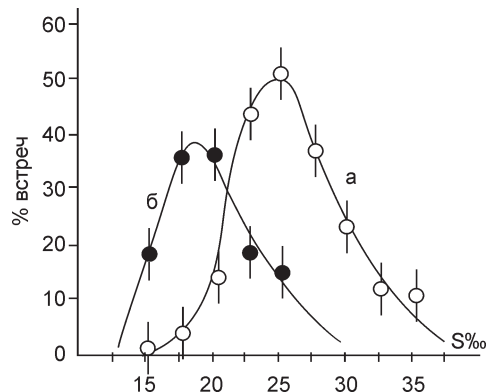
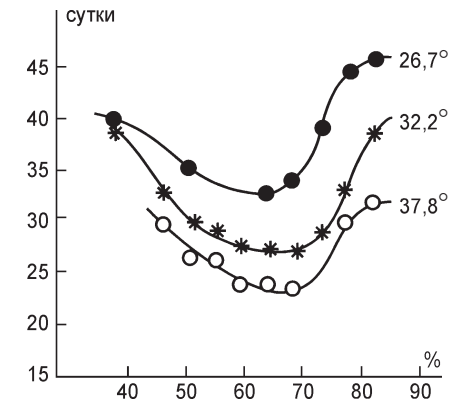


Рис. 4. Распределение морской звезды *Asterias rubens* при разной солености в норме (а) и после акклимации в течение двух месяцев к 18‰ (б). На оси ординат — встречаемость вида в пробах (по О.Л. Саранчевой, 1989)

Рис. 5. Влияние одного фактора (температуры воздуха) на действие другого (относительной влажности воздуха).

На оси ординат — продолжительность последней личиночной стадии перелетной саранчи *Locusta migratoria* (по Ф. Дрё, 1976)



влажность повышена. Голодное животное менее устойчиво ко многим воздействиям, нежели сытое. На рисунке 5 приводятся данные, иллюстрирующие влияние значения одного фактора на действие других.

Каким образом тот или иной экологический фактор воздействует на популяцию? Здесь следует различать два основных механизма.

Первый состоит в воздействии непосредственно на организмы. Естественно, что любые физиологические процессы могут протекать лишь при определенных значениях фактора, причем какие-то значения оптимальны, а другие приводят к резкому замедлению обменных и иных процессов в организме. Тут надо учесть, что возможна такая ситуация, когда значение фактора, оптимальное для одного физиологического процесса, может полностью ингибировать другие и даже оказаться летальным для организма в целом. Так, в опытах было показано, что оптимальная температура пищеварения у некоторых рыб близка к 40 °С, хотя для организма в целом такая температура безусловно летальна (Пегель, 1950). Таким образом, важна только оценка действия фактора на весь организм, а не на какую-то отдельную сторону его жизнедеятельности.

Второй механизм осуществляется на популяционном уровне. Естественно, что воздействие любого из экологических факторов на разные индивидуумы, входящие в популяцию, будет несколько различным, так что действие его на популяцию в целом оказывается суммой индивидуальных воздействий. Важно иметь в виду генетическую гетерогенность, характерную для большинства природных популяций, которая обеспечивает различную реакцию разных особей на одно и то же внешнее воздействие. Тем самым достигаются более широкие пределы адаптации всей популяции в целом по сравнению с каждой отдельной особью.

Сейчас можно считать достаточно четко установленным, что отбор в большинстве случаев ведет к поддержанию некоторого уровня разнообразия генофонда популяции, так что реакция разных групп особей почти никогда не будет одинаковой. Иными словами, наиболее выгодной оказывается такая ситуация, когда в популяции представлены в определенных соотношениях особи с разными наследственными свойствами.

Кроме того, фактор прямо или косвенно может воздействовать на внутривидовые процессы, такие как размножение, расселение особей и т.п. Часто наблюдается ситуация, когда фактор, не нанося непосредственно повреждающего действия организму, может привести к замедлению или полному прекращению нормального процесса воспроизводства популяции, замедлению роста молоди, увеличению смертности. Такие воздействия могут объясняться влияниями, опосредованными через популяции других видов, скажем, благодаря тому, что создаются благоприятные условия для конкурентов, паразитов или хищников.

Хорошим примером такого рода может быть следующий. В годы, когда летняя температура воздуха на побережье Белого моря достигает 18 °С одновременно с массовым сходом птенцов-пуховиков гаги на воду, наблюдается массовая гибель последних. Объясняется это вовсе не повреждающим воздействием температуры на птенцов, а тем, что именно при этой температуре наблюдается массовое развитие партеногенетических поколений паразитических червей трематод, развивающихся в брюхоногих моллюсках *Hydrobia ulvae*, которые в первые дни составляют значительную часть пищи птенцов. Непосредственной причиной гибели птенцов оказывается чрезвычайно сильное заражение гельминтами. Если повышение температуры наступает позже, когда птенцы уже могут нырять на несколько большую глубину и переходят на иные виды корма, оно никак не влияет на их численность.

Результатами действия экологического фактора могут быть: уменьшение или увеличение показателей обилия популяции, расширение или сужение границ территории, которую она занимает, наконец, появление морфологических, физиологических или иных адаптаций.

Стенобионтность и эврибионтность

По отношению к факторам принято различать эврибионтные и стенобионтные виды, т.е. виды с широкими или же узкими пределами выносливости. Обычно эти термины используются не в общей, а в конкретной форме: эвритермный (отношение к температуре), стеногалинный (отношение к солености) и т.п.

В нашу задачу не входит описание основных климатических, биотических или иных экологических факторов. Подробные описания воздействия конкретных факторов содержатся в большинстве сводок и монографий по экологии и в многочисленных статьях; те, кого интересуют конкретные факторы и вопросы, связанные с их действием, могут всегда обратиться к соответствующей литературе.

Понятия стено- и эврибионтности удобны тем, что позволяют количественно оценить эти свойства. Показатель эврибионтности был сначала предложен как индекс эвритермности (Ивлев, Лейзерович, 1960), но ничто не мешает расширить его применение, превратив в показатель эврибионтности (k_e) вообще. Он имеет следующий вид:

$$k_e = \frac{1}{P_{max}} \int F dF,$$

где P_{max} — максимальный показатель благополучия популяции на графике, а F — значение фактора. По существу дела степень эврибионтности вида определяется отношением площади под кривой графика действия фактора к значению его максимальной ординаты. Поскольку реально и в природе и в эксперименте мы имеем дело не с плавным изменением значений фактора, а разбиваем эти значения на дискретные промежутки (F_i), можно формулу представить в виде:

$$k_e = \frac{\sum F_i p_i}{P_{max} F_{max}},$$

где p_i — показатель благополучия в интервале значений фактора F_i .

Если F_i — постоянная величина, формула упростится:

$$k_e = \frac{\sum p_i}{P_{max}}.$$

Как видно, существо показателя не изменилось — он сводится к отношению суммы всех ординат гистограммы к максимальной из них. У приведенного показателя есть существенный недостаток: его величина может колебаться от единицы до бесконечности, поэтому сравнение степени эврибионтности разных популяций и видов затруднено. От этого недостатка можно избавиться довольно простым способом.

Поменяем в приведенных выше формулах числитель и знаменатель местами. Тогда мы получим некий показатель стенобионтности (k_{st}):

$$k_{st} = \frac{P_{max}}{\sum p_i}.$$

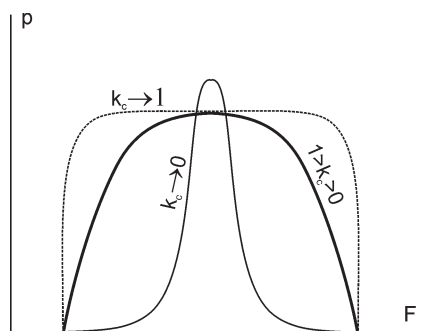


Рис. 6. Трём графикам действия одного и того же фактора соответствуют разные показатели эврибионтности (K_e), которые зависят не только от пределов толерантности, но и от формы кривой. P — показатель благополучия; F — значение фактора

Максимальной стенобионтности будет соответствовать единица, минимальной — значение, близкое к нулю. Если принять $k_e = 1 - k_{st}$, мы получим величину k_e , для которой справедливо: $1 > k_e > 0$.

Удобство показателя эври- или стенобионтности состоит в том, что он позволяет сравнивать отношение разных видов к одному и тому же фактору, равно как и отношение одного и того же вида к разным факторам среды, поскольку k — абстрактное число, не имеющее никакой размерности. В то же время надо отдавать себе отчет, что этот показатель возможно использовать только строго в рамках одной и той же методики, иначе говоря — в рамках одного и того же исследования.

На рисунке 6 показаны три графика действия экологического фактора, соответствующие разным степеням эврибионтности. В первом случае $P_i = P_{max}$, следовательно $k_{st} = 0$, а $k_e = 1$. Во втором — в идеальном варианте значения фактора ни снизу, ни сверху ничем не ограничены, стало быть $k_{st} = 0$, а $k_e = 1$. Наконец, в третьем случае, единственном, который соответствует реальности, показатель эврибионтности всегда больше нуля и меньше единицы.

Взаимодействие факторов и закон ограничивающего фактора

На любую природную популяцию одновременно воздействует множество факторов. Казалось бы, при такой ситуации разобраться в причинах, которые определяют распространение популяции, объяснить, почему в одном месте она представлена большим, а в другом меньшим числом особей, почти невозможно. Проблема, однако, вовсе не так неразрешима, как может представиться с первого взгляда. Присмотримся к ней попристальней.

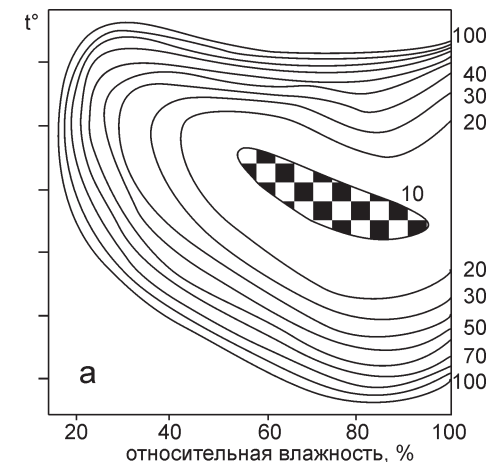
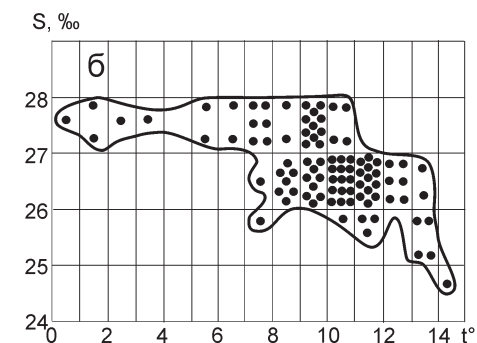


Рис. 7. Применение метода экологических ареалов позволяет легко оценить совместное действие двух факторов.

а — действие температуры и относительной влажности на куколок яблонной плодовой мушки *Carpocapsa pomonella*; показателем благополучия служит доля выживающих особей (по Shelford, 1927); б — действие температуры и солености на офиуру *Ophiura robusta* в Онежском заливе Белого моря; показателем благополучия здесь — число встреч вида в пробах (по Л.А. Кудерскому, 1966). Корректнее было бы использовать в качестве показателя благополучия не абсолютное, а относительное число встреч



Для изображения совместного действия двух экологических факторов используется метод составления экологических ареалов, который может быть основан как на количественных, так и на качественных данных (рис. 7). Можно было бы построить и пространственное изображение совместного действия трех факторов, однако одновременное воздействие большего числа факторов графическому изображению уже не поддается. Впрочем, в этом обычно и не возникает надобности.

Изучая действие минеральных удобрений на урожай в сельском хозяйстве, немецкий химик и агроном Ю. Либих в 1840 г. пришел к выводу, что урожай возрастает пропорционально увеличению количества именно того из удобрений, которое содержится в почве в малом количестве. Отсюда — популярное название выведенного им закона — за-

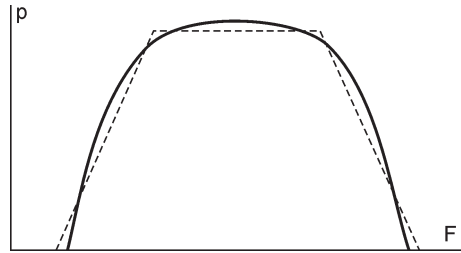


Рис. 8. График действия экологического фактора легко аппроксимируется ломаной линией. P — показатель благополучия; F — значение фактора

кон минимума. Естественно, что этот закон распространяется не только на фактор удобрений, а имеет гораздо более широкое экологическое значение. В. Шелфорд (Shelford, 1913) показал, что действие значений фактора, близких к максимально допустимым, аналогично тем, которые близки к минимальным.

Если мы еще раз приглядимся к графику действия экологического фактора, то легко обнаружим, что он достаточно хорошо аппроксимируется ломаной линией (рис. 8). На первом ее отрезке справедливо равенство $P = kF$, т.е. показатель благополучия прямо пропорционален значению фактора. Второй отрезок можно считать горизонтальным, и $P = \text{const}$, иначе говоря, при значениях фактора, близких к оптимальным, благополучие популяции от них никак не зависит. Третий отрезок представляет собой зеркальное отражение первого и описывается формулой $P = F/k'$. Таким образом, мы можем заключить, что на популяцию преимущественно будут влиять те факторы, значения которых близки к экстремальным. Действием же тех, значения которых близки к оптимуму, можно пренебречь.

Приведенное выше рассуждение есть не что иное, как вывод закона Либиха, полученного экспериментально. В наиболее общей форме этот закон можно назвать законом ограничивающего (лимитирующего) фактора, то есть любого, значение которого близко к одному из экстремальных. Тогда закон можно сформулировать следующим образом: благополучие популяции, вида, экосистемы пропорционально значению ограничивающего фактора.

Благодаря закону ограничивающего фактора эколог получает возможность исследования чрезвычайно сложных ситуаций сравнительно простыми методами. Из множества действующих факторов ему следует выбрать один (возможно и больше, но опыт показывает, что почти никогда не более двух-трех), значение которого в данной ситуации и определяет особенности расселения и показатели обилия популяции или вида.

Красивым примером использования приведенного подхода может быть рассмотрение причин резкого различия в расселении двустворчатого моллюска *Macoma balthica* в разных морях. В сильно опресненном, но сравнительно теплом Балтийском море этот вид селится на значительной глубине, избегая опресненных мелководий. Ограничивающим фактором для него в этой ситуации оказывается соленость, которая должна достигать хотя бы нескольких промилле. В арктическом Белом море, где температура воды достаточно низка, а соленость лишь ненамного ниже океанической, макомы обитают почти исключительно на литорали (приливно-отливная зона, которая хорошо прогревается летом), никогда не опускаясь глубже 3–4 м. Очевидно, что здесь ограничивающим фактором оказывается температура, недостаточно высокая за пределами литорали и первых метров сублиторали. Интересно, что в опресненных приустьевых участках (эстуариях) Северной Двины и Печоры этот вид опускается на глубину 10–20 м. В этом случае в роли ограничивающих факторов выступают и соленость, и температура.

Таким образом, ограничивающий фактор может оказываться различным для популяций одного и того же вида в разных частях ареала. Он может различаться и для разных возрастных групп, составляющих одну и ту же популяцию. Например, особенности размещения и обилие взрослых животных часто зависят от того, в какие условия попали их личинки. Это особенно характерно для неподвижных морских животных, обилие и особенности распределения которых по дну часто зависят не от тех или иных факторов, действующих на взрослых животных, а от подходящих условий для оседания и выживания их плавающих личинок.

Экотипы

Итак, понятно, что в разных частях ареала вида одни и те же значения экологического фактора могут действовать на популяции по-разному. В таких случаях принято говорить, что разные популяции вида относятся к разным экотипам.

Классическим примером такого рода различий может служить различие в воздействии температуры на широко распространенных сцифомедуз *Aurelia aurita* (рис. 9). Температура, оптимальная для медуз в северной части их ареала, оказывается летальной для животных, обитающих в южной его части, и наоборот. Другой прекрасный пример — отношение креветок *Palaemon squilla* к солености воды. В Неаполе они выдерживают соленость от 29 до 40‰, в окрестностях Варны — 20–

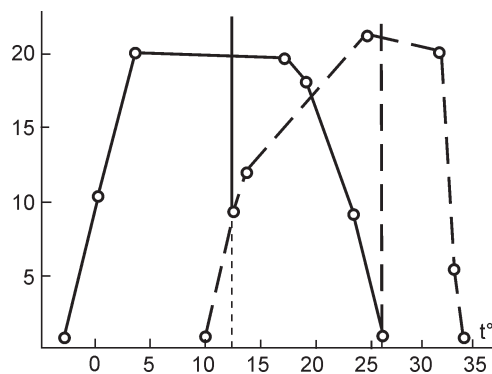


Рис. 9. Зависимость двигательной активности северных (залив Галифакс) и южных (острова Тортугас) сцифомедуз *Aurelia aurita* от температуры воды. Оптимальная для северных форм температура оказывается летальной для южных и наоборот.

Вертикальные пунктирные линии соответствуют средней температуре воды в соответствующей местности. На оси ординат — число сокращений колокола медузы в минуту (по Bullock, 1955)

31‰, у берегов Одессы — 2–13‰, а в пресноводном озере Мангалия всего 0–7‰ (Pardo, 1946).

Экотип может включать как одну, так и несколько популяций, реагирующих на определенные воздействия одинаковым образом. Не вызывает сомнений, что различия между экотипами возникли в результате длительного отбора, а следовательно имеют наследственную природу. В пользу этого говорят результаты опытов по переселению морских звезд *Asterias rubens* из Северного моря (соленость 30‰) в Балтийское (соленость 15‰) и наоборот (Schlieper, 1958). В обоих случаях звезды не смогли выжить в воде с “чужой” соленостью и погибли. Конечно, некоторую роль в появлении экотипов может играть и ненаследственная (паратипическая) изменчивость, но вряд ли эта роль очень велика.

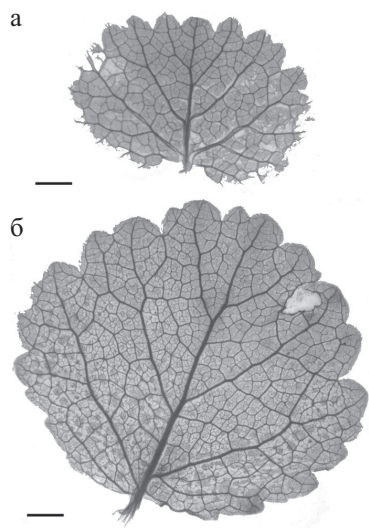


Рис. 10. Экземпляры карликовой березы (*Betula nana*) из Кандалакши, Кольский полуостров (а) и из окрестностей Санкт-Петербурга (б), заметно различаются по величине листовой пластинки, густоте жилок и ряду других морфологических признаков (данные Н.И. Гольцовой)

Есть все основания рассматривать возникновение экотипов как первый шаг к появлению новых физиологических рас, а затем — подвигов и видов. В самом деле, если две популяции (или группы популяций) по-разному реагируют на одни и те же значения фактора, это означает, что их генофонды различны. По крайней мере, такое утверждение очень вероятно.

Естественно, что вслед за физиологическими различиями могут возникнуть и морфологические. В ряде случаев мы имеем тому подтверждение. Так, размеры и строение листьев карликовой березы (*Betula nana*) заметно отличаются у растений, обитающих за Полярным кругом и приспособленных к короткому вегетационному периоду (3,5–4 мес.), и у растений, растущих близ южной границы ареала, где вегетационный период продолжается около 5 месяцев (рис. 10). Заметим, что различия физиологии и морфологии этих двух групп карликовой березы однозначно свидетельствуют о начавшейся дивергенции внутри вида — вне зависимости от того, какой таксономический ранг мы придадим этим группам.

ДЕМЭКОЛОГИЯ ИЛИ ЭКОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

“Не следует, разумеется, забывать, что любая математическая модель — это идеализированное, абстрактное построение, которое в лучшем случае лишь частично соответствует действительности”.

Норман Бейли,

“Математика в биологии и медицине”, 1970

Понятие о популяции

Хотя термином “популяция” мы уже пользовались неоднократно, до сих пор удавалось обходиться без сколько-нибудь строгого его определения. Можно было позволить себе роскошь следовать популярной среди специалистов шутке и считать, что “популяция — это то, с чем работает эколог”. Приступая, однако, к более детальному описанию популяций, целей и методов их изучения, необходимо возможно более строго определить предмет исследования.

Любой вид животных или растений не расселен равномерно по всему ареалу; это вполне естественно, поскольку где-то внутри ареала имеются подходящие для него условия, а где-то они отсутствуют. Отсюда неизбежна неравномерность в распределении особей любого вида в пространстве и образование в известной степени изолированных групп особей. Эти группы и принято называть популяциями.

Важнейшим свойством популяции является панмиксия, т.е. свободное скрещивание любых особей внутри популяции, в сочетании с некоторой затрудненностью скрещивания особей, относящихся к разным популяциям. Таким образом, популяцию можно определить как группу особей, внутри которой равновероятно любое скрещивание, причем вероятность его выше, чем вероятность скрещивания с особями других подобных групп (рис. 11). Следствием подобного определения оказывается необходимость признания за популяцией единого генофонда, обеспечивающего характерную для данной популяции реакцию на то или иное внешнее воздействие. Наличие единого генофонда, разумеется, вовсе не подразумевает одинаковости генотипов всех особей. Более того, как уже говорилось, для большинства природных популяций характерно достаточно высокое генетическое разнообразие.

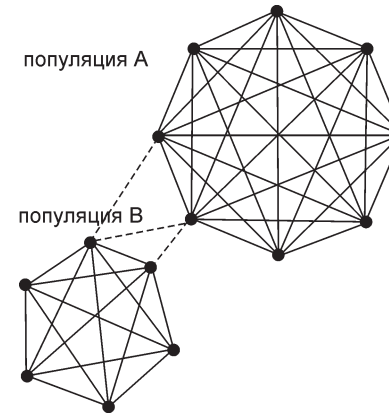


Рис. 11. Схема репродуктивной изоляции двух популяций.

На рисунке большая вероятность скрещивания между особями (кружки) обозначена сплошной, а меньшая — пунктирной линией. Для простоты представлена популяция гермафродитных организмов с перекрестным оплодотворением

Приведенное определение, как, впрочем, и любое, в достаточной степени формально. Оно подразумевает безвыборочность скрещивания внутри популяций. В то же время, как мы хорошо знаем, это не всегда так. Известно, что у многих млекопитающих и птиц проявляются отчетливые “симпатии” и “антипатии” при выборе полового партнера, так что говорить о полной панмиксии по отношению к популяциям этих животных не приходится. Лишь с известной степенью приближения может считаться панмиксной и любая популяция, занимающая площадь, превышающую возможную площадь перемещений отдельной особи; ясно, что в этом случае не любые скрещивания равновероятны. Бывают случаи, когда большую роль играет внутривидовая структура, например, семейные объединения животных (прайды у львов или волков, гаремы морских котиков и т.д.). Совершенно особый случай — популяции общественных насекомых.

Перечисленные особенности внутренней структуры популяций во многих ситуациях могут оказаться очень существенными и их нельзя не учитывать. В большинстве же случаев ими можно пренебречь.

На практике зачастую нет возможности четко ограничить популяцию, да и работает эколог чаще всего только с малой ее частью. Тем не менее он должен всегда отдавать себе отчет в тех погрешностях, с которыми связано его исследование. Это избавит его от слишком поспешных выводов и, что особенно важно, от соблазна неоправданной экстраполяции полученных результатов на чересчур широкий круг объектов или явлений.

В зависимости от целей исследования популяцию можно рассматривать в статике (хотя, она никогда не может быть совершенно стабиль-

ной) или в динамике. От поставленных целей будет зависеть и то, считает ли исследователь всех особей популяции одинаковыми, равнозначными, или же учитывает возрастную структуру и соотношение полов. В первом случае принято говорить о простой популяции, а во втором — о сложной. Важно иметь в виду, что и в том и в другом случае мы вынуждены довольствоваться известным приближением к истине, не претендуя на полное ее описание.

Стабильная простая популяция

Изучение простой популяции в статике подразумевает выяснение а) границ обитания популяции; б) показателей обилия; в) характера распределения особей в пространстве.

Определение границ обитания популяций

В случаях, когда мы сталкиваемся с популяциями массовых видов, занимающих значительные территории или акватории, исследователь чаще всего лишен возможности определить четкие границы популяции. В других же случаях сделать это вполне возможно. Если такая возможность представляется исследователю, пренебрегать ею не следует даже и в том случае, когда это не составляет вашу непосредственную цель.

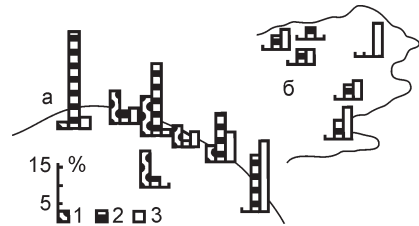
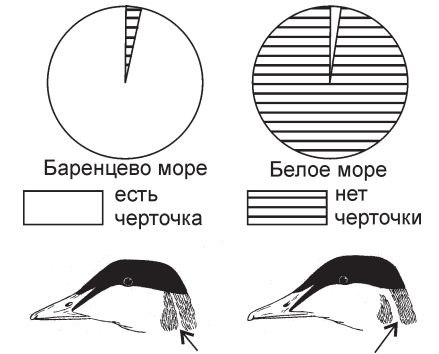


Рис. 12. Частота основных фенотипов (1, 2, 3) в двух изолированных поселениях наземной улитки *Cepaea hortensis* на соседних возвышенностях в окрестностях Санкт-Петербурга (а — Дудергоф, б — Кирхгоф) столь различна, что не оставляет сомнений в том, что эти две популяции изолированы друг от друга.

Различная штриховка соответствует разным фенотипам. Линией показана граница склона (по Д.А. Александрову и С.О. Сергиевскому, 1980)

Иной раз это помогает сделать анализ генофондов популяций (примеров такого рода разграничений разных популяций дрозофилы накоплено генетиками достаточно много). Иногда имеются хорошие внешние, фенетические различия между особями; тогда различие в доле особей, обладающих тем или иным признаком, в разных местах может служить доказательством того, что эти места занимают разные популяции. Таким способом удастся, например, хорошо разделить популяции наземных улиток *Cepaea hortensis* (рис. 12). Дру-

Рис. 13. Баренцевоморская и беломорская популяции гаги (*Somateria mollissima*) почти не смешиваются, поскольку пары у гаг образуются зимой, а места зимовок двух популяций различны. Изоляция приводит к разной концентрации самцов с темной черточкой за глазом: 1.3% у беломорских и 97.7% у баренцевоморских (по А.С. Корякину, Ю.В. Краснову, И.П. Татаринковой, Ф.Н. Шкляревичу, 1982)



гим наглядным примером служит разделение популяций гаги (*Somateria mollissima*) на баренцевоморскую и беломорскую, которые хорошо различаются по доле самцов с темной черточкой за глазом. Поскольку эти птицы образуют пары во время зимовки, а места зимовок у беломорских и баренцевоморских птиц почти не пересекаются, смешивание популяций минимально (рис. 13).

Иногда удается разделить соседние популяции самым простым образом — по отсутствию между занимаемыми ими областями биотопов, пригодных для существования данного вида.

Все же надо признать, что чаще всего эколог работает лишь с частью популяции, экстраполируя полученные данные на всю популяцию или даже на группу популяций. Само по себе это обстоятельство не должно никого смущать, но важно не упускать его из виду при формулировке выводов.

Показатели обилия популяции

Оценка обилия популяции — первая и одна из самых важных задач большинства экологических исследований. В качестве показателей обилия используются разные величины, выбор которых определяется с одной стороны конкретными задачами исследования, с другой — особенностями изучаемого объекта. Различают организмы унитарные, то есть представленные отдельными особями, которых можно подсчитать, и организмы модулярные, состоящими из повторяющихся частей — модулей. К последним относятся такие колониальные животные, как губки, гидроидные и коралловые полипы, мшанки, а также большинство растений. Для модулярных организмов понятие “особь” применимо с трудом; понятно, что оценка их числа часто невозможна

и бессмысленна. В то же время подсчет деревьев в лесу не только возможен, но и обязателен при геоботанических описаниях; иногда удается подсчитать число “пятен” (часто – клонов) травянистых растений, побеги которых связаны единым корневищем (клевер, некоторые лютиковые).

Существуют абсолютные и относительные показатели обилия. Первые характеризуют всю популяцию в целом, тогда как вторые оценивают обилие относительно какой-то площади или объема. Так, можно говорить о численности некоторой популяции, а можно о плотности, то есть о числе экземпляров на единицу площади или объема. Точно так же мы можем оценить общий запас популяции в граммах, килограммах или тоннах, а можем — биомассу в граммах или килограммах на квадратный метр (на гектар или квадратный километр).

Поскольку задача определения показателей обилия решается по-разному в разных случаях, да и сами эти показатели довольно разнообразны, есть смысл рассмотреть этот вопрос подробнее.

Полный учет численности

Конечно, экологу хотелось бы подсчитать всех особей интересующей его популяции. Такая, возможность, однако, представляется очень редко. Полный подсчет возможен только для самых крупных наземных растений, причем не слишком частых, и для крупных птиц и млекопитающих. Примерами полного подсчета численности могут служить данные по числу гнезд аистов (Англия), количеству обитающих в Уссурийском крае тигров или гигантских варанов на острове Комодо в Индонезии.

Полученные в результате полного подсчета данные не нуждаются в статистической оценке, хотя, конечно, имеют определенную погрешность, чаще всего остающуюся неизвестной исследователю. Сравнивая различные величины численности, определенной методом полного учета, можно считать существенными даже незначительные различия.

Методы косвенного учета

Среди зоологов, изучающих птиц и млекопитающих, очень популярны методы учета животных по следам их жизнедеятельности. Ими могут служить отпечатки, оставленные на снегу, влажной почве или песке, помет, погадки, погрызы, следы лежки крупных млекопитающих и т.п. Учитывая следы животных на ограниченной территории или на стандартном маршруте, исследователь получает представление не об абсолютном числе особей, а об их относительном обилии. Хотя тако-

го рода данные не дают возможности определить точное значение численности, они позволяют производить сравнение количества животных на разных участках или в разное время на одном участке.

К этой группе методов определения обилия примыкают и учеты числа особей, использующиеся при изучении насекомых и мелких грызунов, попавших в ловушку за какое-то время. Сюда же можно отнести подсчет насекомых, оказавшихся в сачке при определенном количестве взмахов во время кошения (так называется популярный у энтомологов метод сбора, при котором сборщик идет с сачком, совершая им равномерные взмахи, напоминающие движения косца).

Характерной особенностью всех способов косвенного учета обилия животных следует считать относительный, а не абсолютный характер получаемых величин. По этой причине полученные числовые оценки можно сравнивать только в рамках исследований, выполненных с применением абсолютно идентичной методики.

Подсчет численности популяции, основанный на моделях

Существует группа методов подсчета численности, основанных на тех или иных математических моделях.

В качестве примера возьмем один из самых простых — метод повторного лова с мечением животных (индекс Линкольна). Предположим, что мы имеем популяцию из N особей, которые распределены в пространстве случайным образом. Тем или иным способом мы отлавливаем n особей, метим их и выпускаем. Таким образом, эмпирическая вероятность вылова оказывается равной n/N . Через небольшое время лов повторяется строго тем же способом, причем среди выловленных b особей c имеют метку. Если мы считаем, что вероятность вылова осталась той же, справедливо будет уравнение

$$\frac{n}{N} = \frac{c}{b}, \quad \text{а отсюда} \quad N = \frac{nb}{c}.$$

Понятно, что для получения приемлемого результата должны быть соблюдены некоторые условия. Во-первых, исследователь должен иметь основания предполагать, что за время между двумя ловами численность популяции осталась стабильной. Самый простой способ соблюдения этого условия — максимальное сокращение промежутка времени между двумя ловами. Во-вторых, поимка животного и нанесение ему метки не должны менять его поведения. В тех случаях, когда ловушка при вторичном использовании может отпугнуть или привлечь уже побывавших в ней особей, результат окажется заниженным или

завышенным. В третьих, числа n , b и c должны быть достаточно большими; стандартная ошибка N в этом случае равна:

$$S_N = \sqrt{\frac{1}{b} \cdot \frac{c}{b} \cdot \frac{b-c}{c}} = \sqrt{\frac{c(b-c)}{b^3}}$$

Указанный метод имеет довольно широкое применение. Одним из примеров его успешного использования может быть подсчет числа рыб при последовательных обловах рыбоводных прудов.

Возможно и применение модели, основанной на серии выловов без возвращения отловленных особей в популяцию. Понятно, что при этом снимаются ограничения применимости модели, связанные с обучаемостью животных.

Пусть вероятность вылова будет n_1/N . Тогда после удаления n_1 особей число оставшихся будет $N - n_1$. При повторном лове должно по-пасться $n_2 = (N - n_1) \cdot \frac{n_1}{N}$ особей. Путем простых преобразований получим:

$$N = \frac{-n_1^2}{n_2 - n_1}$$

Поскольку при сохранении величины вероятности вылова постоянной очевидно, что $n_2 < n_1$, то и числитель и знаменатель будут отрицательными числами, а N — числом положительным. Тогда удобнее записать:

$$N = \frac{n_1^2}{n_1 - n_2}$$

В общей форме:

$$N = \frac{n_1^2}{n_1 - n_{i+1}}$$

Решение может быть и графическим. Будем на оси ординат последовательно откладывать $n_1, n_2, n_3 \dots n_i$, а на оси абсцисс — $n_1, n_1 + n_2, n_1 + n_2 + n_3$ и т.д., после чего построим соответствующие точки на

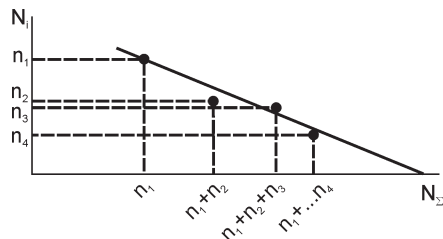


Рис. 14. Графический способ определения численности популяции методом последовательных отловов без возврата особей. Пояснения в тексте.

N_i — число экземпляров в i -й пробе,
 N_Σ — суммарное число экземпляров в пробах от 1-й до i -й

плоскости. Очевидно, что n при увеличении порядкового номера будет стремиться к 0, в то время как $\Sigma n_i \rightarrow N$, что дает возможность найти искомую численность N по точке пересечения прямой регрессии с осью абсцисс (рис. 14). Понятно, что надежность результата возрастает при увеличении числа последовательных выловов особей.

Методы выборочного учета

Наибольшей популярностью среди экологов пользуются методы выборочного учета обилия. Это связано с тем, что чаще всего особенности исследуемого объекта не позволяют применить никаких других. Иными методами невозможно изучение населения почвы, пресных и морских вод, паразитических животных.

Если мы судим о показателях обилия некоторой популяции по полученным выборочным величинам, мы обязаны оценить их статистическую ошибку с тем, чтобы можно было судить о соответствующих показателях генеральной совокупности, которой в этой ситуации будет вся популяция. Понятно, что при экологических работах очень важно корректное и грамотное использование статистики. Не вдаваясь в подробности (напомним, что предполагается знакомство читателя с элементарной статистикой), заметим, что чаще всего для экологических заключений достаточно бывает убедиться, что полученные результаты существенны при 5% уровне значимости. Это означает, что лишь с вероятностью 5% мы допускаем, что сделанные нами заключения или полученные числовые величины могут оказаться неверными. Особенно важна статистическая проверка значимости любых полученных в конкретной работе различий. Если нет уверенности в том, что они не случайны, нет никакого смысла и обсуждать их причины.

Материалом для определения показателей обилия популяции обычно бывают данные, полученные на пробных площадках. При изучении растений используются рамки определенной площади, гидробиологи применяют дночерпатели или планктонные сети разных систем; словом, эколог получает данные с помощью тех или иных приспособлений, позволяющих учесть всех обитателей определенной площади или объема. При этом очень важна адекватность размера пробной площади объекту изучения. Так, у геоботаников для описания обилия и распределения деревьев в лесу используется обычно пробная площадь размером 10×10 м, тогда как размер луговой площадки — 1×1 м. Размер пробной площадки должен на порядок-два превышать размер организмов изучаемого вида. Впрочем, вопрос о минимально допустимом размере пробной площади далеко не прост. В геоботанике ему посвяще-

на обширная литература, основной вывод которой сводится к тому, что размер площади может быть разным в разных ситуациях. По всей видимости, этот вывод справедлив и для других разделов экологии, но там эта проблема значительно хуже разработана.

Количество пробных площадок, достаточное для получения надежных результатов, можно рассчитать, проведя предварительное исследование и воспользовавшись разработанными в статистике методами определения необходимого объема выборки. Поскольку ошибка выборочности тем меньше, чем больше объем выборки, и тем больше, чем больше разброс вариант, следует предпочитать большое количество проб малого объема меньшему количеству проб большого объема. Соблюдение этого правила часто позволяет сэкономить время исследователя. В то же время его может подстергать и определенная опасность получить неверные результаты из-за того, что размер пробной площади недостаточно велик для учета крупных особей, которые к тому же могут быть распределены в пространстве далеко не равномерно.

Результатом выборочной оценки численности оказывается средняя численность, которую лучше именовать плотностью и выражать числом особей, отнесенным к единице площади (например, экз./м² или экз./км²). Полученная величина должна приводиться всегда в сопровождении соответствующей ошибки: $N \pm S_N$.

Иногда плотность популяций птиц или иных подвижных животных учитывают на стандартных маршрутах. В этом случае она определяется по формуле:

$$D = \frac{Z}{2RV},$$

где D — искомая плотность, Z — число встреч за время t , R — радиус обнаружения особи, а V — скорость движения наблюдателя относительно объекта. Конечно, оценка здесь получается достаточно грубая, но более точная, по-видимому, и невозможна по отношению к мелким и подвижным животным.

Другие показатели обилия

Численность или плотность — величины, достаточно хорошо характеризующие обилие популяции, однако их далеко не достаточно, а в некоторых случаях они неприменимы. Прежде всего, это касается популяций модулярных организмов. Если унитарные организмы представлены отдельными особями, которых легко подсчитать, с модулярными дело обстоит сложнее. В геоботанике для характеристики обилия

используется показатель проективного покрытия или балльная шкала оценок (шкала Друде).

Проективное покрытие означает процент площади, занятой растениями определенного вида. Оно кажется весьма субъективным показателем, поскольку определяется визуально; практика показывает, однако, что опытные полевые геоботаники почти никогда не расходятся между собой в оценках более чем на 5–7%. Если вспомнить, что в большинстве экологических исследований достаточным считается 5% уровень доверительной вероятности, такая погрешность представляется вполне удовлетворительной.

Шкала Друде (или любая другая, построенная по тому же принципу) может быть применена и для оценки обилия животных в тех случаях, когда другой способ оценки применить трудно, или же не нужны числовые показатели обилия. Поэтому приведем ее здесь:

soc. (sociales) — растение образует фон, смыкаясь надземными частями;

cop. 3 (copiosae 3) — растение встречается очень обильно;

cop. 2 (copiosae 2) — растений много;

cop. 1 (copiosae 1) — растений довольно много;

sp. (sparsae) — растений немного, встречаются рассеянно;

sol. (solitariae) — редкие встречи отдельных экземпляров;

un. (unicum) — единственная встреча на пробной площади.

Нужно отметить, что любые балльные оценки корректно применять только при характеристике строго ограниченной пробной площади, в противном случае они оказываются слишком расплывчатыми.

Важным показателем обилия является биомасса, т.е. средняя масса организмов на единицу площади. Она выражается в г (кг)/м² и, подобно плотности, всегда приводится в сопровождении стандартной ошибки. Понятие “биомасса” лучше не использовать как характеристику отдельной пробы (хотя часто в литературе мы и встречаем именно такое использование этого термина); в такой ситуации предпочтительнее говорить о массе организмов. Показатель биомассы дает возможность сравнивать обилие популяций разных видов между собой. Правда, взвешивание многих животных сопряжено с определенными сложностями. Так, водных животных принято предварительно обсушивать на фильтровальной бумаге до прекращения появления влажных пятен (воздушно-сырой вес), чтобы не учитывать массу наружной воды. Было бы, конечно, хорошо выражать биомассу в сухом весе — ведь содержание воды в тканях разных организмов может заметно различаться. Еще более точной характеристикой была бы энергетическая ценность

биомассы, выраженная, например, в калориях или иных единицах энергии, однако затраты труда на высушивание до постоянного веса, а тем более — на получение энергетических эквивалентов сухого веса — слишком велики и далеко не всегда окупаются значимостью полученных результатов.

Если величину биомассы умножить на площадь (объем), занятую популяцией, мы получим величину запаса. Хотя понятием “запас” широко пользуются, особенно при оценке каких-либо промысловых видов или их кормовых объектов, к приводимым в литературе числам следует относиться с величайшей осторожностью. Во-первых, очень редко мы можем с достаточной точностью определить площадь, занятую популяцией. Во-вторых, экстраполировать биомассу — выборочную величину — на всю площадь можно только в случае равномерного или случайного распределения особей в пространстве. Гарантировать, что это именно так, мы можем лишь в редких случаях.

Очень часто в экологических исследованиях используется такой показатель обилия как частота (встречаемость, постоянство). Частота представляет собой отношение числа площадок, на которых встречены представители данного вида n_+ к общему количеству всех исследованных площадок n , выраженное, как правило, в процентах:

$$p = \frac{n_+}{n} \cdot 100\%.$$

Как и всякий статистический показатель, частота имеет свою ошибку:

$$S_p = \sqrt{\frac{p(100 - p)}{n - 1}}.$$

Если плотность и биомасса отражают лишь обилие организмов, то частота в большой степени зависит от распределения их в пространстве.

Важная особенность этого показателя состоит в том, что его можно применять не только при количественных, но и при качественных методах учета. К очевидным его недостаткам следует отнести высокую зависимость от метода сбора материала. Так, понятно, что при большем размере пробных площадей частота окажется выше, чем при меньшем.

Три наиболее широко используемых показателя обилия не исключают, а дополняют друг друга. Ясно, что не всегда наиболее многочисленный на какой-то площади вид будет иметь и наибольшую биомассу, а самый частый может оказаться далеко не самым многочисленным.

Существует много других способов определения обилия животных и растений. Мы ограничились описанием простейших, которые были уже названы. Более сложные обычно страдают одним из двух недостатков: они либо очень трудоемки (например, продукция популяции, то есть количество живого вещества, произведенное ею за некоторый промежуток времени), либо чересчур формальны и не имеют явного биологического смысла (например, квадратный корень из произведения плотности на биомассу).

Определение характера распределения особей в пространстве

Биологические особенности вида и степень соответствия биотопа этим особенностям определяют характер пространственного распределения особей (или “колоний” для модулярных организмов). Принципиально можно себе представить три

возможности: 1) особи распределены равномерно; 2) особи распределены случайно; 3) особи образуют некие скопления, агрегации, которые, в свою очередь могут распределяться в пространстве по-разному (рис. 15). В некоторых случаях характер пространственного распределения очень важен для понимания особенностей биологии вида или условий существования конкретной популяции. К сожалению, изучением этой стороны дела экологи часто пренебрегают.

Очевидно, что при равномерном распределении (рис. 15б) все особи находятся на равном расстоянии друг от друга. В этом случае дис-

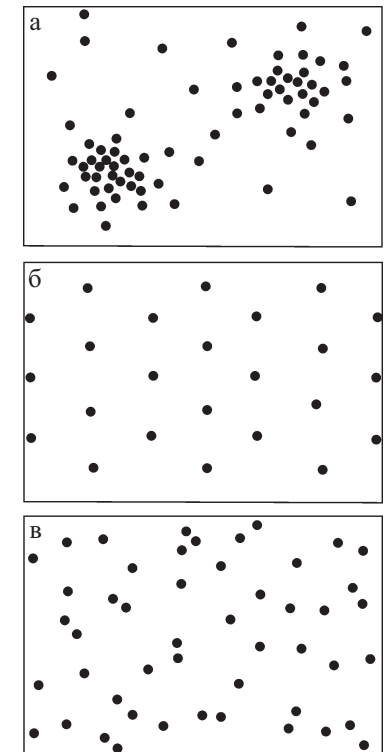


Рис. 15. Три способа размещения особей в пространстве:

а — агрегированное, б — равномерное, в — случайное (по Р. Дажо, 1975)

персия плотности и биомассы стремится к нулю, поскольку в идеале любая проба определенной площади должна захватить равное количество особей. Частота оказывается максимальной и приближается к 100%. Естественно, что плотность (N) и биомасса (B) для всех проб, в такой ситуации равны соответствующим показателям N_+ и B_+ , рассчитанным только для тех проб, где вид вообще встречен. Таким образом, для равномерного распределения характерно $B_+ = B$, $N_+ = N$ и $\sigma^2 \rightarrow 0$.

Биологически равномерное распределение может означать только то, что ресурс (пищевой, топический) используется популяцией максимально, и в данной конкретной ситуации показатели обилия достигли максимально возможных. Сразу отметим, что в природе это достаточно редкий случай. Примером такого пространственного распределения могут служить поселения двусторчатых моллюсков *Tellina tenuis* на песчаных пляжах Ла-Манша (Holmes, 1950) или расположение деревьев в высокоствольном лесу. Если в первом случае причины равномерного распределения моллюсков в пространстве неясны, то во втором они очевидны. Острая конкуренция за свет приводит к почти полной сомкнутости крон и примерно равному отстоянию стволов деревьев друг от друга. Ясно, что большей плотности деревья не могут достигнуть. Естественно, что при равномерном распределении основные абиотические факторы распределяются в пространстве также равномерно.

Следует оговорить, что распределение может лишь казаться равномерным — в том случае, если размер пробной площадки будет существенно больше среднего расстояния между соседними особями.

Случайное распределение особей в пространстве (рис. 15в) характеризуется тем, что дисперсия плотности или биомассы равна соответствующей величине плотности (биомассы) или несколько меньше. Частота никогда не достигает 100%, а показатели обилия на площадках, где особи вида встречены, выше средних показателей для всей изученной серии.

По-видимому, случайное распределение в природе встречается не часто, но чаще, чем равномерное. Оно обычно связано с гомогенностью внешней среды. Так, случайно распределяются в муке мучные хрущичи рода *Tribolium*. Подобным же образом распределяются по илесто-му дну многощетинковые черви *Micronephthys minuta* и *Scoloplos armiger* (данные автора по одной из мелководных губ Белого моря).

Чаще всего, пожалуй, экологу приходится сталкиваться с той или иной степенью агрегированности особей (рис. 15а). В этом случае показатели обилия для тех проб, где особи данного вида вообще встре-

чены, заметно выше средних для всей серии проб, т.е. $N_+ \gg N$, а дисперсия превышает средние показатели: $\sigma^2 > \bar{x}$.

Образование групп может объясняться разными причинами. Скажем, скопление гусениц на листе растения может быть связано с тем, что именно на этот лист была отложена кладка взрослым насекомым. Возможно, что промежутки между скоплениями попросту представляют собой биотоп, совершенно неподходящий для данного вида. Так, мидии (*Mytilus edulis*) часто образуют плотные щетки на отдельных камнях, разбросанных по илестому грунту, на котором им не удается закрепиться. Биологически наиболее интересны те случаи, когда животные или растения образуют скопления, получая при этом определенное рода преимущества. Примеров такого рода можно привести множество. Плотные гнездовые колонии многих птиц обеспечивают им большую безопасность от нападения пернатых или четвероногих хищников по сравнению с разбросанными гнездами. Таков же смысл образования пролетных стай — достаточно вспомнить знаменитую стаю гусей Акки Кнебекайзе из “Необычайных приключений Нильса Хельгерсона”. Некоторые растения, поселяясь куртинами, образуют совместно довольно мощное фитогенное поле, избавляясь таким образом от конкурентов. Многие неподвижные водные животные-сестонофаги (организмы, питающиеся придонной взвесью) поселяются группами, по-видимому, для того, чтобы создавать общими усилиями более мощный ток воды, несущей пищевые частицы. К числу таких животных относятся многие сидячие Polychaeta.

Поскольку чаще всего о характере пространственного распределения особей в популяции приходится судить по соответствующим выборочным показателям ее обилия, удобно свести их в таблицу 1.

Таблица 1

Тип распределения	Равномерное	Случайное	Агрегированное
Соотношение дисперсий (σ^2) и средних (N и B)	$\sigma_N^2 \rightarrow 0$ $\sigma_B^2 \rightarrow 0$	$\sigma_N^2 \sim N$ $\sigma_B^2 \sim B$	$\sigma_N^2 > N$ $\sigma_B^2 > B$
Встречаемость в пробах (p , %)	$p = 100\%$	$p < 100\%$	$p \ll 100\%$
Соотношение плотности и биомассы во всех пробах (N и B) и в тех, где встречен вид (N_+ и B_+)	$N_+ \approx N$ $B_+ \approx B$	$N_+ > N$ $B_+ > B$	$N_+ \gg N$ $B_+ \gg B$

Следует не упускать из виду одно важное обстоятельство. Оценивать характер распределения, анализируя статистические показатели, можно лишь при условии, если эти показатели получены на достаточно больших выборках.

Динамика численности простой популяции

Основное уравнение динамики численности популяции

Изменение численности популяции ΔN за время Δt зависит всего лишь от четырех величин: рождаемости (B), смертности (D), эмиграции (E) и иммиграции (I):

$$\Delta N = I - E + B - D.$$

Смысл этого уравнения состоит в том, что с его помощью мы можем анализировать не только сам характер происходящих изменений, но и причины, их вызывающие. В приведенной форме, однако, это уравнение неудобно по двум причинам. Во-первых, абсолютное изменение численности зависит от величины популяции, из-за чего оказывается невозможным сравнивать разные популяции между собой. Во-вторых, величины рождаемости и смертности могут изменяться в промежутке времени Δt . Первого недостатка можно избежать, перейдя к величинам удельной (на одну особь) рождаемости и смертности:

$$b = \frac{\Delta N}{N \Delta t} \quad \text{и} \quad d = \frac{\Delta N}{N \Delta t}.$$

Чтобы избавиться от второго, интервал времени можно взять как угодно малым. При $t \rightarrow 0$ мы получим основное уравнение динамики численности в таком виде: $\frac{dN}{N dt} = i - e + b - d$,

а если при этом эмиграция и иммиграция равны нулю или друг другу, то оно примет вид:

$$\frac{dN}{N dt} = b - d.$$

Модель неограниченного роста

Очевидно, что ни одна популяция, существующая в реальном мире, не может увеличивать свою численность беспредельно. В то же время рассмотреть модель неограниченного роста популяции, широко известную как математическое выражение закона роста народонаселения Т. Мальтуса, совершенно обязательно. В истории биологии она занимает достойное место, поскольку работа Т. Мальтуса была одним из тех толчков, которые привели Ч. Дарвина к созданию теории естественного отбора. Кроме исторического интереса, эта модель важна еще и потому, что позволяет представить некоторые важнейшие характеристики популяций и видов.

Пусть мы имеем абсолютно изолированную популяцию, в которой нет ни эмиграции, ни иммиграции, существующую в условиях избыт-

ка пищи, отсутствия конкурентов и хищников, словом, в такой ситуации, когда изменения ее численности зависят только от соотношения рождаемости и смертности. Такой “идеальной” популяции, разумеется, не существует в природе, подобно тому, как не существует материальной точки или идеального газа, но идеализация в экологии оказывается не менее плодотворной, чем в физике. Коэффициент удельной скорости роста популяции определится тогда как разность $r = b - d$. Если $b > d$, численность популяции возрастает, если $b < d$, уменьшается, если они равны друг другу — остается постоянной. Таким образом, изменение численности можно описать так:

$$\frac{dN}{dt} = rN, \quad \text{откуда} \quad N_t = N_0 e^{rt},$$

где N_0 — численность популяции в начальный момент времени, N_t — ее численность через время t , e — основание натуральных логарифмов, r — коэффициент удельной скорости роста популяции.

При беспрепятственном размножении r будет всегда положительной величиной, и численность популяции будет возрастать по экспоненте (рис. 16). Величина r очень различна для разных видов. Так, для мучного хруща *Tribolium castaneum* она составляет 35,8 при температуре 28,5 °С и влажности 65%, для полевки *Microtus agrestis* — 4,5, человека — 0,0055 (Дажо, 1975). Поскольку эта величина непосредственно связана с плодовитостью и смертностью, естественно, что она будет зависеть как от наследственных свойств вида, так и от конкретных условий обитания данной популяции. Было бы поэтому неверно трактовать ее как “врожденную скорость роста популяции”, как это часто пишут.

При изучении динамики численности популяций чаще всего используется логарифмический масштаб. Помимо практического удобства это имеет и другой смысл. Поскольку при логарифмировании уравнения экспоненты мы получаем уравнение прямой $\log N_t = rt \log e + \log N_0$, любой прямой участок на графике изменения численности можно легко трактовать как период ничем не

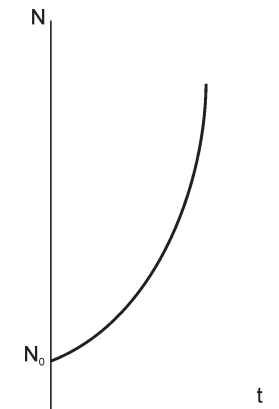


Рис. 16. Теоретическая кривая неограниченного роста численности (N) популяции.

N_0 — начальная численность популяции, t — время

сдерживаемого роста популяции. При переходе к натуральным логарифмам получаем $\ln N_t = \ln N_0 + rt$, позволяющее сравнительно легко определить величину r :

$$r = \frac{\ln N_t - \ln N_0}{t}.$$

Модель ограниченного роста

Понятно, что беспредельный рост численности популяции невозможен хотя бы уже в силу ограниченности площади поверхности нашей планеты. Он будет сдерживаться множеством факторов, как внешних, так и внутривидовых, совместное действие которых сейчас принято определять как “давление среды”, а Дарвин назвал “борьбой за существование”. Невозможен он, как показал в свое время Т. Мальтус, и для человека, за что и был этот великий ученый в свое время зачислен марксистами лысенковского толка в реакционеры и человеконенавистники.

Верхульст и Перл (Verhulst, 1838; Pearl, 1927) предложили описывать ограниченный рост популяции уравнением логистической кривой (рис. 17). Оно отличается от уравнения экспоненциального роста добавлением выражения $(K - N)/K$, отражающего давление среды, которое тем больше, чем ближе N будет приближаться к максимально возможной в данной ситуации величине K , — асимптоты, к которой величина N будет неограниченно приближаться. В наиболее удобной форме уравнение логистической кривой будет иметь вид:

$$\frac{dN}{dt} = r_{(max)} \cdot N \frac{K - N}{K}, \quad \text{или} \quad Nt = \frac{K}{1 + e^{-\alpha r_{max} t}},$$

где $\alpha = r/K$, а r_{max} — константа экспоненциального роста, т.е. роста при полном отсутствии конкуренции (теоретически при $N = 0$).

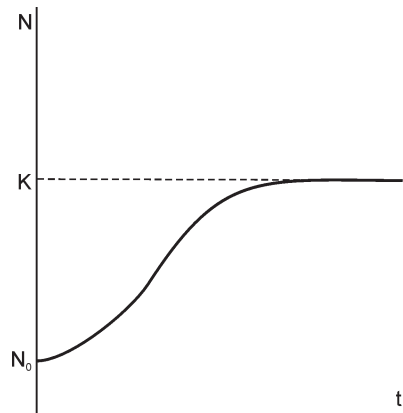


Рис. 17. Кривая ограниченного роста численности (N) популяции (логистическая кривая Верхульста-Перла). K — предельная численность популяции в данных условиях, остальные обозначения — см. рис. 16

Биологический смысл приведенных уравнений заключается в признании того обстоятельства, что скорость роста популяции будет зависеть от ее плотности, а именно будет тем меньше, чем больше плотность.

Следует иметь в виду, что на практике удобнее использовать не дифференциальные, а разностные уравнения, поскольку они соответствуют тем данным, с которыми исследователи имеют дело на практике, то есть величинам, полученным за дискретные промежутки времени. В этом случае модель ограниченного роста приобретает следующий вид:

$$N_t = N_0 e^{r(1 - N/K)}.$$

Несколько слов о практической ценности моделей

Описанные выше модели роста численности популяций представляют несомненную теоретическую ценность и сыграли важную роль в развитии экологии. Значительно более ограничена их практическая применимость, поскольку очень часто у исследователя при работе в природе нет никакой возможности получить надежные величины показателей, используемых в моделях. В то же время во многих случаях изучение динамики численности популяций невозможно вне определенных моделей, которые позволяют рассчитать такие важные величины, как рождаемость и смертность.

Изучение изменений численности природных популяций крайне трудоемко и требует большого объема рутинной работы; вероятно, поэтому экологи нечасто рискуют ставить перед собой такую задачу. К настоящему времени накоплено значительное количество данных об изменениях численности популяций в течение достаточно длительных промежутков времени, однако они касаются чаще всего крупных и хорошо заметных (см., например, данные, приведенные на рис. 18) или

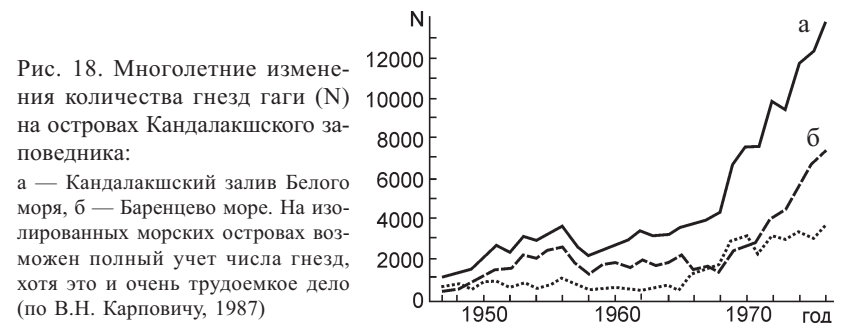


Рис. 18. Многолетние изменения количества гнезд гаги (N) на островах Кандалакшского заповедника: а — Кандалакшский залив Белого моря, б — Баренцево море. На изолированных морских островах возможен полный учет числа гнезд, хотя это и очень трудоемкое дело (по В.Н. Карповичу, 1987)

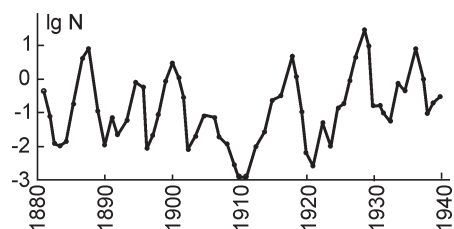


Рис. 19. Многолетние изменения плотности бабочки *Vipalus piniarius* в районе Лецдинģена (по Schwerdtfeger, 1941, из Р. Дажо, 1975)

видов, важных в практическом отношении (промысловые, сельскохозяйственные вредители — рис. 19). Большие успехи достигнуты в изучении динамики планктона, особенно пресноводного зоопланктона.

Практическая ценность изучения динамики численности отдельных популяций может быть двоякой. Во-первых, это позволяет связать колебания численности с колебаниями определенных климатических факторов, а часто и выяснить механизмы происходящих изменений. Во-вторых, дает возможность определить естественные границы колебаний численности, что совершенно необходимо для того, чтобы четко установить изменения, вызванные теми или иными антропогенными воздействиями. Только тогда, когда амплитуда колебаний выходит за пределы естественной величины, мы вправе искать причины катастрофических воздействий.

Стабильная сложная популяция

Под описанием сложной популяции мы подразумеваем все то же, что и для простой популяции, но с учетом того обстоятельства, что особи, ее составляющие, могут быть разного пола и возраста. Таким образом, к задаче определения границ популяции и общих показателей ее обилия добавляется еще и задача описания ее демографической структуры.

Соотношение полов в популяции

Обычно считают, что в большинстве популяций соотношение полов составляет 1 : 1. На практике такое случается, однако, достаточно редко, что может быть связано с несколькими причинами. Рассмотрим кратко некоторые из них.

В природе существуют полностью или почти полностью партеногенетические, т.е. размножающиеся без участия самцов, популяции. Таковы, скажем, бессамцовые популяции серебряного караса (*Carassius auratus*). При этом яйцеклетки стимулируются к дроблению спермой

других видов карповых рыб, а из икринок выходят исключительно самки. У некоторых представителей палочников (отряд Phasmoptera) преобладание самок в популяции также связано с тем, что часть из них развивается из неоплодотворенных яиц.

Структура “семей” многих перепончатокрылых (муравьи, пчелы) связана с резким преобладанием самок и своеобразным способом определения пола — гаплоидные самцы появляются из неоплодотворенных яиц.

Для некоторых видов преобладание того или иного пола может определяться другими механизмами, в частности, различной смертностью молодых животных разного пола. Естественно, что при полигамии, характерной, например, для многих куриных птиц, потребность популяции в самцах меньше, чем в самках. Напротив, у уток часто преобладают самцы, что, возможно, связано с участием молодых неразмножающихся селезней в охране выводков. Таким образом, изучение соотношения полов в популяции может пролить свет на многие стороны биологии вида.

Определение пола животных в условиях полевых исследований может быть очень простым, если для вида характерен более или менее четкий половой диморфизм (самцы и самки различаются по внешним признакам), а может оказаться и невозможным, если таковой отсутствует, и требуется уничтожение и вскрытие значительного числа особей.

Возрастная структура популяции

Изучение возраста организмов — задача не менее трудоемкая, чем определение их пола. Существует множество методов определения возраста. У деревьев его определяют по годовым кольцам на срезе дерева или на взятом из древесины керне, иногда по числу мутовок боковых ветвей (ель, сосна). Аналогичным образом определяют возраст рыб — по числу колец на чешуе или на спице отолита. Возраст некоторых млекопитающих удается довольно точно определить по степени сточенности зубов или спилу через зубы. По отшлифованным спилам раковины возможно выяснить возраст многих двусторчатых моллюсков. Перечислять все такого рода методы довольно долго, да и вряд ли это имеет большой смысл — приемы определения возраста специфичны для представителей каждой таксономической группы.

Для большинства мелких и средней величины беспозвоночных животных чаще всего применяют размерно-возрастной анализ. Он дает хорошие результаты для растущих путем линек членистоногих с короткой продолжительностью жизни, но его ценность весьма ограничена по

отношению к долгоживущим видам, у которых рост замедляется, а то и вовсе прекращается с возрастом.

Возрастные пирамиды и кривые выживания

Разным видам свойственно разное изменение смертности с возрастом. Так, у дрозофилы смертность близка к нулю до тех пор, пока насекомые не доживут до максимального возраста. После этого она резко возрастает. Сходная картина наблюдается у человека. У обычной пресноводной гидры вероятность погибнуть практически одинакова в любом возрасте. У многих беспозвоночных (в качестве примера можно взять таких обычных моллюсков, как устрицы или мидии), напротив, наиболее велика вероятность смерти в первые дни и месяцы жизни, после чего она существенно уменьшается и остается почти неизменной. На рисунке 20 приводятся основные типы кривых выживания, между которыми возможны любые промежуточные варианты.

Характер кривой выживания может зависеть от плотности популяции; обычно они тем более выпуклы, чем ниже плотность популяции и, следовательно, слабее внутривидовая конкуренция.

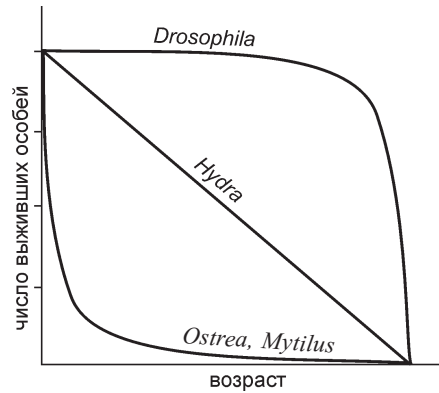


Рис. 20. Разные типы кривых выживания. На оси абсцисс — возраст, на оси ординат — доля особей, доживших до данного возраста

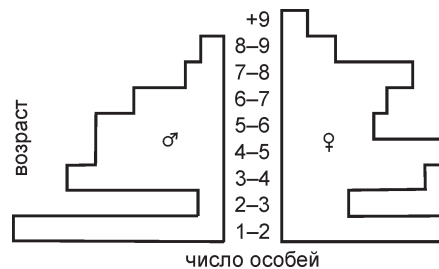


Рис. 21. Возрастная пирамида популяции муфлонов в заповеднике Бавелла на Корсике. Явный недостаток особей двух- и трехлетнего возраста связан с лесным пожаром, от которого больше всего пострадали самые молодые животные (по Pffefer, 1967; из Дажо, 1975)

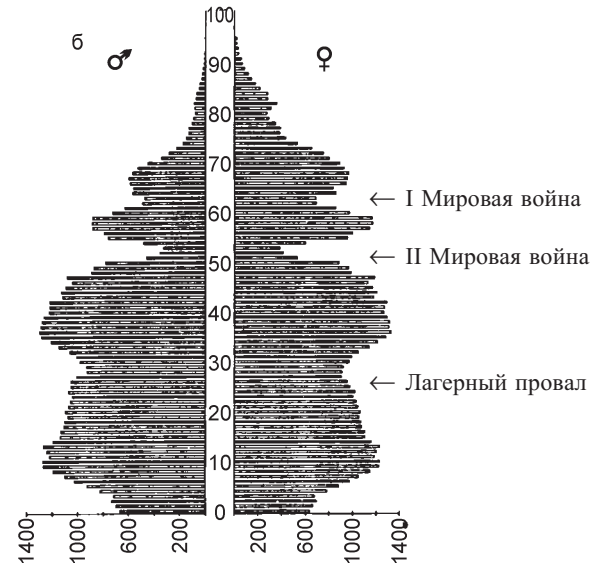


Рис. 22. Возрастная пирамида популяции человека. а — население Франции на 1 января 1967 г. (по Shrike et al., 1976; из А.М. Гилярова, 1990). Хорошо видны «провалы», связанные с понижением рождаемости во время мировых войн. б — население России на 1 января 1997 г. (из ежегодника «Россия в окружающем мире, 1998»). Помимо военного провала, можно увидеть «лагерный», приходящийся на конец 30-х — начало 40-х годов XX века. Видно и снижение рождаемости во время социальных катаклизмов конца 80–90-х годов

Много полезной информации можно извлечь из данных демографических таблиц или возрастных пирамид. В норме они должны отражать характер кривой выживания, свойственный каждому виду; интересны, однако отклонения, позволяющие часто реконструировать “биографию” популяции. Так, при рассмотрении возрастной пирамиды муфлонов, обитающих в заповеднике Бавелла на Корсике бросается в глаза заметно меньшее, чем можно было бы ожидать, количество особей в возрасте 2–3 лет (рис. 21). Похоже, что часть из них погибла в результате какой-то катастрофы. В данном случае это был лесной пожар, погубивший, естественно, в первую очередь самых молодых животных (Pfeffer, 1967).

Подобным образом на возрастной пирамиде человека четко прослеживаются спады рождаемости, связанные с периодами двух мировых войн. Можно сравнить картину, полученную при анализе состава населения Франции (рис. 22а), с аналогичной картиной для России (22б). Во втором случае мы наблюдаем ещё и «лагерный» провал: в течение долгого времени значительная часть населения России репродуктивного возраста была исключена из нормального процесса воспроизводства. Не зря эти данные при советской власти были строго засекречены!

Пример описания демографической структуры популяции

Попробуем в качестве примера привести описание сложной популяции бокоплавов *Atylus carinatus*, обитающих на заиленных мелководьях Белого моря (Иванюшина, 1984). Этот вид удобен для иллюстрации, поскольку самцы и самки имеют довольно четкие морфологические отличия; самки вынашивают икру и молодь в особой сумке на брюшной стороне тела. Вследствие этого самки хорошо различаются на разных стадиях репродуктивного цикла. Демографический состав популяции был таким (в процентах от общего числа особей):

Таблица 2

Категория особей	Зима	Лето
Молодь	4,9 ± 2,8	38,9 ± 3,7
Самки до нереста	34,3 ± 4,0	19,4 ± 2,9
Самки с эмбрионами	6,6 ± 3,2	0
Самки с молодьё	6,6 ± 3,2	0
Самки после нереста	0	10,9 ± 2,4
Самцы	47,6 ± 6,3	30,8 ± 3,9

Размерный состав популяции (рис. 23) сопоставленный с приведенной таблицей позволяет довольно точно определить сроки нереста,

продолжительность жизни самцов и самок, смертность в каждой возрастной и половой группе. Отметим, что описание демографической структуры популяции и ее анализ существенно расширяют наше представление о популяции вообще.

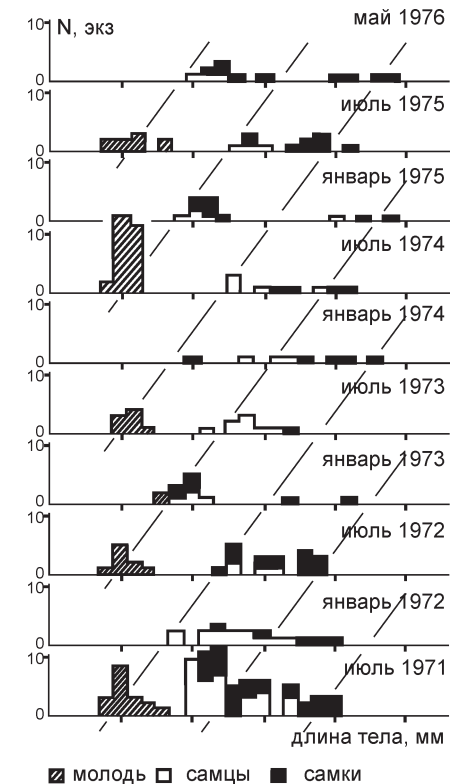


Рис. 23. Размерная структура популяции бокоплава *Atylus carinatus* в мелководном заливе Белого моря.

Пунктирные линии показывают переходы из одной возрастной группы в другую в течение ряда лет. На оси абсцисс — длина тела, мм (по Е.А. Иванюшиной, 1984)

Динамика сложной популяции

Изучение динамики сложной популяции представляет собой гораздо более трудную задачу, нежели изучение динамики простой популяции. В этом случае мы сталкиваемся с действием знакомых уже факторов: эмиграция, иммиграция, рождаемость и смертность, но обязаны учитывать, что эти показатели могут различаться в каждой возрастной группе.

Кажется очевидным, что для большинства видов максимум смертности приходится на самые ранние возраста, хотя это и не всегда так (вспомним, например, кривые выживаемости, приведенные на рис. 20). Столь же очевидно, что смертность особей, доживших до предельного для данного вида возраста, должна составлять 100%.

Показатели смертности могут различаться и у разных полов. Убедительный пример таких различий представляют общественные перепончатокрылые, у которых самцы живут считанные дни, тогда как самки — год и больше. Дополнительные сложности возникают в тех случаях, когда мы сталкиваемся с возрастным переопределением пола. Так, у многих видов креветок и некоторых двусторчатых моллюсков одна и та же особь в начале жизни функционирует как самец, а затем как самка.

Наконец, описывая динамику сложной популяции, нельзя не учитывать, что репродукционный период всегда меньше длительности жизни особей, причем обычно у молодых и старых особей плодовитость меньше, чем у особей “в расцвете сил”.

Указанные сложности делают невозможным применение элементарных моделей, описывающих динамику простой популяции. Они же превращают изучение динамики демографической структуры природных популяций в крайне трудоемкое, а подчас просто изнурительное занятие. В то же время проведение этого рода исследований дает возможность получать значительно более надежные прогнозы относительно будущей судьбы популяции и устойчивости ее структуры, чем упрощенные методы. Выбирая более простой или более сложный подход, эколог основывает свой выбор на том, насколько затраты труда и времени могут окупиться важностью результата, который он ожидает получить.

Попробуем рассмотреть уже известные нам модели в применении к сложной популяции, но с учетом уже известных нам величин — возраста (x), доли особей, доживших до данного возраста от численности предыдущего (l_x), и, наконец, плодовитости каждого возраста, т.е. среднего числа потомков на особь (m_x). Их удобно свести в таблицу примерно такого вида:

Таблица 3

x	l_x	m_x	$l_x m_x$
1	1,0	0	0
2	0,3	9	2,7
3	0,5	12	1,8
4	0	0	0

Таблица 3 означает, что популяция некоторого вида характеризуется тем, что продолжительность жизни не превышает 3 лет, репродуктивный период охватывает возраста от 2 до 3 лет, причем смертность и плодовитость различаются в разных возрастах. Сумма произведений

доли доживающих до определенного возраста особей на их среднюю плодовитость $R_0 = \sum l_x m_x$ будет характеризовать скорость воспроизводства популяции. Иными словами, величина R_0 показывает, во сколько раз популяция увеличит (уменьшит) свою численность за время, равное одному поколению. Так, в нашем примере за одно поколение популяция вырастает в 3,5 раза. Естественно, что величина R_0 , как и r , зависит как от врожденных свойств организма, так и от множества внешних обстоятельств.

Как правило, таблицы, подобные приведенной, составляются только для самок и плодовитость исчисляется как среднее число потомков женского пола на одну самку в популяции.

Разделение популяции на поколения и определение продолжительности жизни поколения не всегда легко удается. Если организмы размножаются раз в жизни и после этого погибают (многие насекомые) — все просто. Если же это не так, можно примерно определить продолжительность существования поколения по следующей формуле:

$$T = \frac{\sum l_{max} m_x x}{\sum l_x m_x} = \frac{\sum l_x m_x x}{R_0}.$$

Как соотносятся между собой величины давно знакомого нам показателя скорости роста популяции r и показателя R_0 ? Пусть в течение одного поколения рост численности популяции происходит по экспоненциальному закону. Такое предположение вовсе не столь крамольно, как может показаться, хотя бы потому, что на небольшом отрезке времени участок экспоненты достаточно хорошо аппроксимируется прямой, так что, даже если рост идет и линейно, можно считать его экспоненциальным. В этом случае численность популяции к концу времени T будет равна $N_t = N_0 e^{rT}$. Отсюда $N_t/N_0 = e^{rT}$. В то же время N_t/N_0 — это отношение численности популяции в последующем поколении к ее численности в предыдущем, т.е. не что иное, как R_0 . Значит, $R_0 = e^{rT}$, следовательно, $r = \ln R_0/T$.

Обычно принято различать (впрочем, конечно, довольно условно) виды с двумя типами репродукционной стратегии: r -стратегии и K -стратегии (при образовании этих терминов использованы соответствующие коэффициенты уравнений неограниченного и ограниченного роста). Первые — виды с очень большой плодовитостью, у которых нет никаких форм заботы о потомстве. Сохранение их популяций обеспечивается за счет очень высоких значений r , несмотря на высокую смертность ранних возрастных групп. В отличие от них, K -стратегии обладают сравнительно низкой плодовитостью, но в той или иной форме

заботятся о сохранении потомства, смертность которого сравнительно невелика.

Разумеется, критерии, по которым мы относим вид к той или иной группе, могут быть различными в разных систематических группах. Так среди рыб треску, откладывающую за нерест до 1 000 000 икринок, безусловно следует относить к *r*-стратегам. Африканская тилапия (*Tilapia mossambica*) инкубирует икру (не более 100–150 икринок) во рту. Более того, в первые дни после вылупления мальков последние при опасности прячутся во рту самки. Среди рыб тилапия должна быть отнесена к *K*-стратегам. В то же время среди млекопитающих мы относим к *r*-стратегам значительно менее плодовитых полевок (*Microtus* sp.). Самки полевок после примерно трехнедельной беременности рожают 5–15 детенышей, могут давать до 7 выводков в год. Таким образом, общая плодовитость может колебаться от 35 до 105 детенышей на самку в год. Период заботы о потомстве не превышает у полевок месяца. У таких типичных *K*-стратегов, каковы, например, высшие приматы и хоботные, плодовитость обычно 1–2 детеныша, беременность значительно продолжительнее, как и период совместной жизни родителей и потомства. Размножаются они лишь несколько раз в жизни.

Продукция популяции

Понятие продукции было впервые введено в науку Бойсен-Йенсеном в 1919 году. В отечественной литературе наиболее полно это понятие и связанные с ним термины рассматриваются в руководстве Г.Г. Винберга (1968). Как и обычно, в употреблении терминов среди специалистов нет согласия, и в дальнейшем я буду пользоваться системой понятий Г.Г. Винберга, вводя лишь те упрощения, которые необходимы для элементарного курса.

Под продукцией мы будем подразумевать прирост биомассы всех особей в популяции за некоторый период времени, включая особей, проживших от начала до конца периода, отродившихся за это время и элиминированных за то же время. Продукция измеряется в тех же единицах, что и биомасса, но отнесенных к определенному интервалу времени. Корректнее всего было бы измерять продукцию в единицах энергии, но это трудно достижимо из-за технической трудоемкости, поэтому чаще всего ее выражают в единицах массы или количестве органического углерода, отнесенных к некоторому промежутку времени. Различают соматическую (ростовую) и репродуктивную (т.е. образованную вновь родившимися особями) продукцию.

Оговорим, что в английской и американской литературе наше определение будет относиться только к валовой продукции (gross production), чистая же продукция (net production) определяется как разность между биомассой популяции в начале и в конце интересующего нас временного интервала.

Есть и еще одна терминологическая тонкость, о которой полезно упомянуть. В зарубежной литературе слова “продукция” и “продуктивность” употребляются чаще всего как синонимы (см., например, учебник Р. Дажо). Иногда понятие продуктивности (продукции) определяется как скорость продуцирования органического вещества. Так поступает Ю. Одум (1986), не различая при этом “продукцию” и “продуктивность”. В дальнейшем, вслед за Г.Г. Винбергом, под продуктивностью мы будем понимать способность производить продукцию, мерой которой служит скорость продуцирования продукции. Приведенное уточнение может показаться казуистическим, но на взгляд автора оно способствует большей однозначности смысла, к чему, безусловно, следует стремиться.

Чтобы закончить с терминологией, заметим, что понятие продукция имеет существенно разный смысл для автотрофных организмов, которые характеризуются первичной продукцией (primary production) и для гетеротрофов, продукция которых может быть только вторичной (secondary production). Понятно, что в одной и той же экосистеме первая всегда больше второй.

Первичная продукция и ее определение

Масса живого вещества, создаваемая продуцентами (автотрофными организмами), может образовываться двумя путями: благодаря фотосинтезу. Хемосинтезирующие бактерии в этом отношении исследованы мало, поэтому, хотя роль их в природе несомненна, ограничимся в дальнейшем рассмотрением только фотосинтезирующих растений.

Определение продукции наземных однолетних растений не вызывает существенных затруднений. В конце вегетационного сезона растения выкапываются или скашиваются (при втором способе возникает естественная недооценка величины продукции, но во многих случаях иначе поступить и не удастся, например, при изучении дерновинных злаков), после чего взвешиваются в сыром состоянии или же после высушивания. В результате мы получаем величину чистой продукции; оценка валовой продукции в этом случае затруднительна, и этим показателем обычно не пользуются.

Сложнее обстоит дело с измерением продукции многолетних растений, особенно деревьев и кустарников. Можно, конечно, спилить их

или даже выкорчевать, после чего сравнить биомассы деревьев разного возраста. При этом мы получим довольно примерную оценку чистой продукции за год. Изучение доли репродуктивной продукции и продукции элиминированных за тот же год растений потребует дополнительных исследований, которые достаточно трудоемки, но возможны. Возможна и оценка годового прироста по оценке утолщения стебля, массы годичных побегов и т.п.

Первичную продукцию фитопланктонных организмов и не очень крупных водных макрофитов измеряют с помощью опытов с темными и светлыми бутылками. Делается это следующим образом. В интересующем нас месте берутся две пробы воды с планктоном, одна из которых помещается в прозрачную бутылку, а другая — в бутылку темного стекла. Затем обе бутылки герметически закрываются и помещаются в водоем на соответствующую глубину. Очевидно, что в первой за счет фотосинтеза планктонных водорослей будет выделяться кислород, часть которого израсходуется на дыхание. В темной бутылке фотосинтез невозможен и количество кислорода уменьшится за счет дыхания. Измерив увеличение количества кислорода в светлой бутылке и приплюсовав к нему уменьшение количества кислорода в темной бутылке, мы сможем выяснить, сколько его произведено в ходе фотосинтеза фитопланктоном, содержащимся в определенном объеме. Воспользуемся суммарным уравнением фотосинтеза ($6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} = \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$), и без особых сложностей рассчитаем массу произведенного водорослями органического вещества.

Надо иметь в виду только одну тонкость. Если от явно нежелательного присутствия зоопланктона легко избавиться, профильтровав воду в бутылку через достаточно мелкий мельничный газ, добиться присутствия в опытных склянках водорослей только одного определенного вида невозможно. В этом случае мы вынуждены довольствоваться величиной продукции фитопланктона вообще, а о продукции популяции какого-то отдельного вида можем судить только по доле его в общей массе планктонных водорослей.

Вторичная продукция

Определение вторичной продукции сталкивается с множеством трудностей, поскольку получить ее величину, выполнив ряд измерений в начале и конце некоторого периода времени, не удастся. Рассмотрим эту проблему хотя бы в самых общих чертах.

Примем для простоты рассуждений, что в популяции животных нет ни иммиграции, ни эмиграции. Тогда валовая продукция популяции

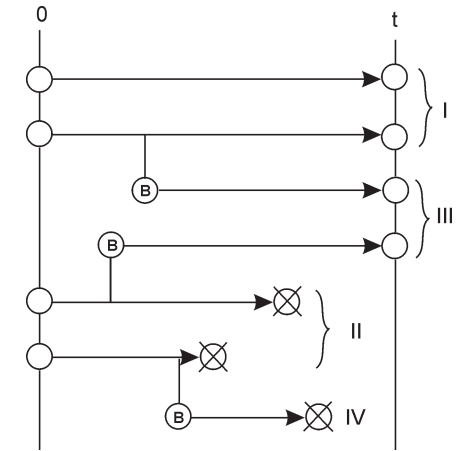


Рис. 24. Продукция популяции за интервал времени (0 — t) складывается из продукций четырех разных групп особей (пояснения в тексте).

Крестиками отмечены особи, погибающие в течение заданного интервала времени, а буквой «B» — родившиеся в тот же промежуток времени (по Л.В. Полищуку, 1986)

состоит из суммы продукций нескольких групп особей (рис. 24). I группа — особи, существовавшие в начале периода и дожившие до его конца. II группа — особи, существовавшие в начале, но тем или иным способом элиминированные (естественная смертность, выедание хищниками и т.п.) в течение заданного интервала времени. III группа — родившиеся и дожившие до конца особи. Наконец, IV группу составляют особи, успевшие и родиться и погибнуть за это время.

Продукция I группы будет равна разнице в их биомассе в начале и конце периода: $P_I = B_t - B_{I0}$. Для II группы продукция будет равна разнице между их биомассой в момент гибели и в начальный момент времени: $P_{II} = B_{II d} - B_{II 0}$. Для III группы продукция будет равной разнице между конечной биомассой и биомассой в момент рождения: $P_{III} = B_{III t} - B_{III b}$. Аналогично продукция IV группы состоит из разницы биомассы особей в момент смерти и рождения: $P_{IV} = B_{IV d} - B_{IV b}$. Очевидно, что к этому надо прибавить биомассу родившихся за весь интервал времени особей: $B_{III b} + B_{IV b}$. Валовая продукция популяции равна сумме продукций всех групп:

$$P = (B_t - B_{I0}) + (B_{II d} - B_{II 0}) + (B_{III t} - B_{III b}) + (B_{IV d} - B_{IV b}) + B_{III b} + B_{IV b}.$$

Поскольку биомасса популяции в начальный момент времени $B_0 = B_{I0} + B_{II 0}$, в конечный момент $B_t = B_t + B_{III t}$, а биомасса элиминированных особей $B_e = B_{II d} + B_{IV d}$, можно упростить формулу следующим образом:

$$P = B_t - B_0 + B_e.$$

где B_t — биомасса всех особей в конце временного интервала, B_0 — она же в начале, а B_e — биомасса элиминированных особей. Это ши-

роко известная формула Бойсон-Йенсена, по существу дела содержащая “формализованное определение продукции” (Полищук, 1986).

Стоит обратить внимание на то, что хотя определение продукции, как словесное, так и формализованное, не подразумевает каких-либо ограничений на величину интервала времени, подразумевается, что он достаточно велик для того, чтобы за это время некоторые особи успевали не только заметно увеличить свой вес, но какая-то их часть успевала погибнуть, какие-то особи — родиться и т.д. Иными словами, демографическая структура популяции успевает измениться. При этом исследователь, проводящий измерения лишь в начале и конце периода, получит заниженную величину продукции, поскольку не сможет учесть родившихся и погибших особей. Таким образом, на практике существуют определенные ограничения как на продолжительность периода времени, за который вычисляется продукция, так и на интервал отбора проб.

Поскольку продукционная экология к настоящему времени представляет собой чрезвычайно обширную область исследований, читателю, которого она специально заинтересует, следует обратиться к соответствующей литературе. Здесь мы сознательно ограничиваемся самым общим представлением о предмете.

Взаимоотношения между популяциями (система двух популяций)

Строго говоря, изучение взаимоотношений между популяциями — это предмет синэкологии, но отчасти по традиции, отчасти из-за применения сходного математического аппарата удобнее рассмотреть их в рамках демэкологии. Возможно, для системы из двух популяций стоило бы выделить специальный раздел экологии — диэкологию, но автор не решает на такое нововведение.

Не вызывает сомнений, что отношения между популяциями складываются из отношений между особями, однако эффект, наблюдаемый на уровне популяций далеко не всегда есть просто арифметическая сумма взаимоотношений между отдельными организмами. Отсюда следует очень важное обстоятельство: эффект популяционного взаимодействия часто сказывается с некоторым запозданием относительно времени самого взаимодействия. Даже в том случае, когда исследователь изучает статическое состояние системы, он должен иметь в виду, что имеет дело с динамическим процессом.

Изучение популяционных взаимоотношений возможно тремя традиционными путями: изучение моделей, эксперименты и наблюдения

в природе. Наиболее привлекательным представляется, конечно, третий путь, но в формировании современных представлений, пожалуй, большую роль сыграли модельно-математические и экспериментальные работы.

Классификация взаимоотношений между популяциями

Попыткам классифицировать отношения между популяциями разных видов, разложить их по полочкам — несть числа. Отметим сразу, что не существует никакой общепринятой классификации; более того, создать ее, по-видимому, невозможно. Дело в том, что каждое взаимодействие в природе настолько уникально и подчас многогранно, что свести их к каким-то простым схемам не удастся никакими силами. Неудивительно, что в разных разделах науки одни и те же термины применяются зачастую совершенно в разных смыслах. Так, с точки зрения зоолога нет ничего общего между плотоядным и травоядным животными, тогда как для биоценолога оба они потребители живых организмов, т.е. консументы (“хищники” в некоторых моделях). Дополнительные осложнения при попытках “навести порядок” в множестве взаимоотношений между видами могут возникать из-за того, что многие связи между популяциями разных видов, которые кажутся нам на первый взгляд прямыми, оказываются опосредованными. Так, успех или поражение в конкурентной борьбе часто могут зависеть от воздействия третьего вида — хищника, например.

В принципе возможны два подхода к классификации взаимоотношений между двумя популяциями. Первый основан на изучении механизмов взаимодействия, второй — на его конечном результате. Первый подход позволяет описывать существующие в природе связи гораздо более детально и точно. Достоинство же второго подхода — легкость формализации взаимоотношений, что позволяет создать наиболее общую и исчерпывающую классификацию.

Проиллюстрируем разницу между ними следующим примером. И хищник, и паразит наносят вред популяции жертвы (хозяина). В то же время хищник может существовать некоторое время без жертвы, тогда как паразит без хозяина сразу погибает, ибо последний для него не только источник пищи, но и та среда, в которой он непосредственно обитает.

Для паразитов различают среду первого порядка — непосредственно хозяина — и среду второго порядка — ту, в которой существует хозяин (Догель, 1927; Павловский, 1934). При этом на эндопаразитов среда второго порядка может влиять только через среду первого порядка, а на эктопаразитов обе среды оказывают непосредственное воздействие.

Результат воздействия хищников и паразитов в первом приближении одинаков — популяции жертвы или хозяина наносится вред. Хищник, однако, уничтожает жертву целиком (или хотя бы настолько значительную часть ее тела, что дальнейшая жизнь жертвы делается невозможной), тогда как паразит “заинтересован” в сохранении своей среды обитания — организма хозяина.

В экологии широко используется классификация взаимоотношений по результатам, скорее всего потому, что она дает хорошую основу для моделирования. Проще всего привести ее в виде таблицы 4.

Таблица 4

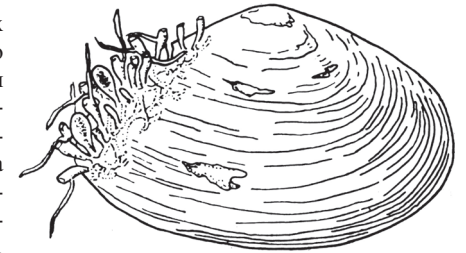
Воздействие вида А на вид В	Воздействие вида В на вид А	Тип взаимоотношений
0	0	нейтрализм
0	+	комменсализм
0	—	аменсализм
+	+	мутуализм, протокооперация
+	—	хищничество, паразитизм
—	—	конкуренция

Нейтрализм, как случай бессмысленный для рассмотрения (никаких взаимоотношений не существует), можно было бы опустить, хотя стоит заметить, что часто мы принимаем за нейтралистские такие взаимоотношения, о характере которых мы просто ничего не знаем. О других же типах связей стоит поговорить. Впрочем, это придется сделать с разной степенью подробности, поскольку изучены они далеко не равномерно.

Комменсализм

Комменсализм — явление не очень широко распространенное в природе. Хрестоматийным примером может служить обитание небольшой средиземноморской рыбы *Carapus acus* в полости тела некоторых голотурий, которых она использует как убежище. Многие виды лишайников поселяются на коре деревьев, используя их как субстрат и не принося им заметного вреда или пользы. В то же время многие из них далеко небезразличны к выбору субстрата. Так, лишайники рода *Xanthoria* предпочитают поселяться на коре осин и тополей, хотя встречаются и на других деревьях, на камнях.

Рис. 25. Гидроидный полип *Monobrachium parasitum* обитает исключительно на живых моллюсках *Macoma calcarea*. Локализация его также строго определена — рядом с сифонами моллюска. Все это заставляет предполагать, что он типичный комменсал, питающийся за счет перехватывания части пищевых частиц и, возможно, псевдофекалий моллюска (по Е.А. Нинбургу, 1975)



Не всегда легко провести грань между комменсализмом и паразитизмом (здесь мы используем понятие «паразитизм» в смысле В.А. Догеля, т.е. называем паразитом организм, для которого хозяин есть среда обитания). В ряде случаев комменсализм — первый эволюционный шаг к паразитизму. Так, например, беломорский гидроидный полип *Monobrachium parasitum* поселяется исключительно на заднем конце раковины двустворчатого моллюска *Macoma calcarea* рядом с сифонами. Своим единственным щупальцем он перехватывает, по-видимому, часть пищи и псевдофекалий моллюска (рис. 25). Строение полипа таково, что жить вне хозяина он явно не может, что позволяет считать его паразитическим животным. Поскольку, однако, моллюску при этом не наносится никакого урона, мы с полным основанием относим этого гидроида к комменсалам.

Увеличение численности популяции вида-хозяина (за неимением другого термина приходится воспользоваться принятым у паразитологов), несомненно, ведет к увеличению численности популяции вида-комменсала, но обратной связи здесь нет. Поскольку характер связи двух популяций здесь достаточно прост, большого интереса он не вызывает, и комменсализм не избалован вниманием исследователей-экологов.

Аменсализм

В этом случае одна популяция отрицательно воздействует на другую, не испытывая с ее стороны никаких ответных влияний. Отношения аменсализма складываются между деревьями в широколиственном лесу и растениями травянистого яруса в тех местах, где крона деревьев настолько густа, что травянистые растения погибают на стадии проростков. В то же время у нас нет оснований предполагать, что травы или кустарнички могут серьезно повлиять на деревья.

Следует отметить, что отношения, сходные с аменсализмом, часто наблюдаются при случайных, а не закономерных, контактах между особями двух видов. Так, губки иногда столь плотно обрастают раковины двустворчатых моллюсков, что лишают их возможности раскрыть створки или высунуть из них сифоны. В результате моллюски гибнут, но поскольку подобная степень обрастания достаточно редка, не приходится говорить о каком бы то ни было влиянии губок на численность популяции моллюсков. Лишь при достаточно высокой частоте обрастания можно считать это настоящим аменсализмом. В противном же случае влияние губок на численность популяции моллюсков настолько ничтожно, что его не стоит и обсуждать.

Мутуализм, протокооперация

Эти понятия обозначают такой тип взаимоотношений между популяциями, при котором обе популяции извлекают из них очевидную для себя пользу, но при мутуализме эти отношения носят облигатный, а при протокооперации — факультативный характер. Очень часто мутуализм называют симбиозом. Такое употребление термина “симбиоз”, дословно означающего “совместную жизнь”, неудобно, так как совместно могут существовать и паразит с хозяином.

Замечательный случай мутуализма — совместное существование жгутиконосцев подотряда *Hypermastigina* и термитов. Жгутиконосцы не могут существовать вне кишечника хозяина, но и термиты не могут жить без них! Дело в том, что единственная пища термитов — клетчатка, расщепить которую они не в состоянии из-за отсутствия соответствующих ферментов. Жгутиконосцы же вырабатывают целлюлазу, которая гидролизует клетчатку, расщепляя ее до низкомолекулярных сахаров, используемых непосредственно термитами. Искусственно дефаунизированные (т.е. лишённые жгутиконосцев) термиты довольно быстро погибают (Cleaveland, 1925).

Возможно, что сходную роль играют инфузории сем. *Ophryoscolecidae*, обитающие в рубце жвачных животных, и сем. *Suctorosthiidae* у лошадей, хотя опыты Ю.И. Полянского и А.А. Стрелкова (1935) по дефаунизации показали, что лишённые инфузорий животные чувствуют себя ничуть не хуже зараженных. Все же астрономические их количества (в одном кубическом сантиметре 1–4 миллиона инфузорий) позволяют предполагать, что они, подобно *Hypermastigina*, играют определенную положительную роль в жизни своих хозяев.

Подобрать примеры протокооперации не составляет никакого труда. Многие из них хорошо известны каждому. Вспомним муравьев, ко-

торые доят тлей, “пасут” их и даже заботятся об их зимовке. Можно напомнить сожительство актиний и раков-отшельников. В последнем случае мы можем найти у разных пар видов актиния-отшельник все переходы от случайной к более или менее регулярной протокооперации, а затем и к типичному мутуализму.

Естественно, что при мутуализме изменение численности двух популяций идет синхронно. В случае же протокооперации связь между численностью двух популяций выражена, конечно, гораздо слабее.

Отношения хищник-жертва

Прежде всего, оговорим еще раз, что под понятием “хищник” в данной ситуации подразумевается и собственно хищник, т.е. животное, поедающее других животных, и паразит, извлекающий из хозяина пищу, и, наконец, растительноядное животное. Исходя из принятой классификации межпопуляционных отношений, важно лишь то обстоятельство, что популяция хищника извлекает энергию, питаясь за счет популяции жертвы и нанося тем самым последней несомненный урон.

Ситуация “хищник-жертва” относится к числу хорошо изученных и очень популярных в экологической литературе. Скорее всего, это связано с тем воздействием, которое оказали на экологов работы Лотки и Вольтерра (Lotka, 1925; Volterra, 1931). Хотя эти работы и подвергались неоднократно критике (например, Уильямсон, 1978), они прочно заняли свое место в списке научной классики.

Уравнения Лотки-Вольтерра исходят из экспоненциальной модели роста численности, пренебрегая, таким образом, влиянием внутривидовой конкуренции в обеих популяциях. Предполагается, что численность хищников определяется исключительно численностью жертв, равно как и численность жертв зависит исключительно от численности хищников. При этом жертва обеспечена пищей в избытке, а ее смертность зависит только от пресса хищников. В свою очередь, поскольку хищник питается единственным видом жертв, рост его популяции зависит только от численности жертв. Нетрудно понять, что такие ограничения делают модель весьма условной; очевидно, что в реальной природе их выполнение невозможно.

Мгновенная скорость изменения численности популяции жертвы будет в этом случае описываться уравнением $dN_s/dt = r_s N_s - p N_s N_p$, где N_s — численность популяции жертвы, r_s — ее удельная мгновенная скорость роста, p — константа, связывающая смертность жертвы с численностью хищника N_p . Для популяции хищника соответствующее уравнение будет иметь вид: $dN_p/dt = p N_s N_p - d_p N_p$ (обозначения те же

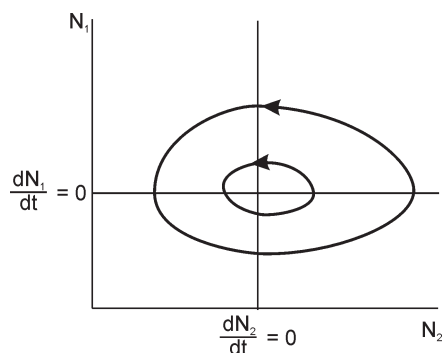


Рис. 26. Изоклины (линии, представляющие собой геометрическое место точек, где $dN/dt = 0$) численности хищника и жертвы для простой модели Лотки-Вольтерра. Векторы показывают направление изменений численности обоих видов, если они не строго равны равновесным (точка пересечения прямых). Суммируясь, они образуют замкнутые фигуры. N_1 — численность хищника, N_2 — численность жертвы (по А.М. Гилярову, 1990)

с добавлением p_p — константы, связывающей рождаемость в популяции хищников с численностью жертв, и d_p — удельной смертности в популяции хищников, которая принимается постоянной).

В какой ситуации система хищник-жертва будет находиться в равновесии?

Популяция жертв будет поддерживать постоянную численность, (мгновенная скорость роста будет равна нулю) при $p_s N_s N_p = r_s N_s$, т.е. при $N_p = r_s / p_s$ (рис. 26). Геометрическим местом точек, удовлетворяющих этому условию, будет прямая, параллельная оси численности жертвы (ось абсцисс на рисунке 26), пересекающая ось численности хищника (ось ординат на рисунке 26) в точке r_s / p_s . Аналогичным образом нетрудно видеть, что численность популяции хищников будет постоянной при условии, что $N_s = d_p / p_p$, которому удовлетворяют точки на линии, параллельной оси численности хищника, пересекающей ось численности жертвы в точке d_p / p_p .

При численности жертв ниже равновесной численность хищников будет уменьшаться, при более высокой — увеличиваться. Понятно, что с жертвой будет наблюдаться обратная картина: при численности хищника ниже равновесной численность жертв будет возрастать, при бо-

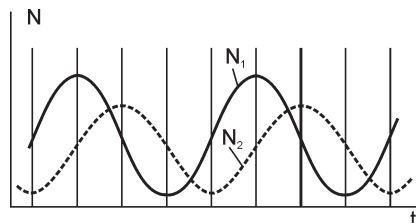


Рис. 27. Модель Лотки-Вольтерра предполагает периодические незатухающие во времени колебания системы хищник-жертва. N — численность, N_1 — численность хищника, N_2 — численность жертвы, t — время (по А.М. Гилярову, 1990)

лее высокой — уменьшаться. В точке пересечения прямых (их называют изоклинами) оба показателя будут постоянными, остальные же точки будут двигаться по замкнутой кривой, что соответствует периодическим устойчивым колебаниям системы (рис. 26 и 27).

Неоднократно предпринимались попытки экспериментально подтвердить справедливость модели Вольтерра-Лотки, но все они оказались безуспешными. Так, в известных опытах Г.Ф. Гаузе (Gause, 1934), где в качестве жертвы использовались популяции инфузорий *Paramecium caudatum*, а хищника — инфузории *Didinium nasutum*, хищники довольно быстро выедали всех жертв, после чего погибали сами.

Приведем еще одну популярную модель — модель Лесли (Leslie, 1948), которая имеет вид системы уравнений:

$$\frac{d \ln N_s}{dt} = \alpha_s - b_s N_s - c_s N_p,$$

$$\frac{d \ln N_p}{dt} = \alpha_p - \frac{b_p N_p}{N_s}.$$

Уравнения Лесли представляют собой уравнения логистического роста, в которые добавлено по одному члену. Для жертвы это $c_s N_p$, отражающий смертность жертв от хищников. Для хищников — $b_p N_p / N_s$, отражающий зависимость численности хищников от численности жертв. Опустив на сей раз решение уравнений (желающим это нетрудно проделать самостоятельно), отметим, что смысл их совершенно ясен: с возрастанием численности жертвы численность хищника возрастает, тогда как с возрастанием численности хищников численность жертв уменьшается. В этом случае изоклины имеют вид наклонных прямых (рис. 28). Точки, лежащие вне пересечения прямых, будут двигаться по спиралеобразной кривой, стремящейся к точке равновесия.

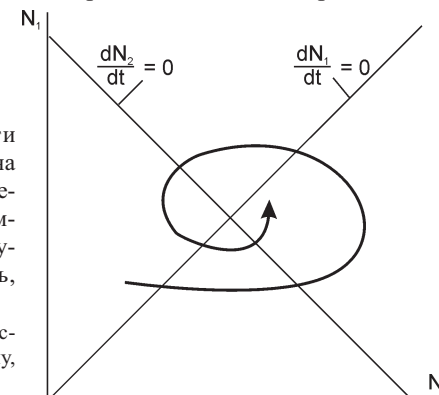


Рис. 28. Изоклины численности хищника и жертвы, основанные на модели П. Лесли, имеют вид пересекающихся наклонных кривых. Суммарный вектор системы в этом случае представляет собой спираль, сходящуюся к точке равновесия. N_1 — численность жертвы, N_2 — численность хищника (по М. Уильямсону, 1975)

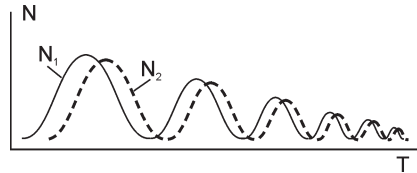


Рис. 29. Модель системы хищник-жертва, предложенная П. Лесли, означает периодические затухающие колебания системы. N — численность, N_1 — численность хищника, N_2 — численность жертвы, t — время (по М. Уильямсону, 1975)

Такая картина соответствует затухающим во времени колебаниям (рис. 29).

Насколько соответствуют реально наблюдаемые процессы эти модели? Априори кажется логичным, что в ходе длительной совместной эволюции хищник должен выработать столь совершенные приспособления к нападению, а жертва — к защите (морфологические, физиологические, поведенческие), что их совместное существование в природе возможно только при условии регулярных периодических колебаний численностей вокруг некоторых средних величин. Если это будет не так, то либо одна, либо другая популяция, либо обе должны погибнуть. Иными словами, наиболее приемлемой кажется картина, описываемая моделью Вольтерра-Лотки.

В то же время у нас нет достаточного количества данных, подтверждающих наличие таких колебаний в природе. Часто в качестве примера приводят знаменитую картину сопряженных колебаний численности рыси и зайца по данным заготовки шкурок Компанией Гудзонова залива (рис. 30). Действительно, корреляция между количеством рысей

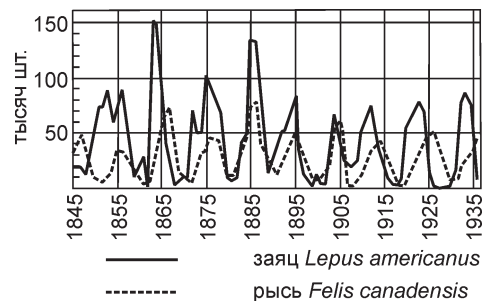


Рис. 30. Динамика численности популяций зайцев и рысей в Канаде. Можно предположить, что число заготовленных Компанией Гудзонова залива шкурок зайцев и рысей отражает их численность в природе. Хотя такое предположение очень легко раскритиковать, приведенные кривые — едва ли не единственные данные по динамике численности природных популяций за столь долгий срок, имеющиеся в распоряжении экологов (по MacLulich, 1937)

в каждый год и предшествовавшим количеством зайцев очевидна. Сама по себе высокая корреляция, однако, не может быть доказательством наличия причинно-следственной связи. Исследовавший эту конкретную ситуацию М. Джилпин (Gilpin, 1973) пришел к выводу, что сопряженные колебания численности этих двух видов хорошо объясняются, если принять такое парадоксальное предположение, что вовсе не рыси едят зайцев, а как раз наоборот — зайцы рысей! Возможное объяснение Джилпин видит в предположении, что зайцы переносят какую-то болезнь рысей, влияя тем самым на численность популяции хищника. К этому можно добавить, что регулярные колебания численности вовсе не обязательно связаны с воздействием другой популяции, а могут носить характер автоколебаний, как это многократно наблюдалось в экспериментах.

Заметим, впрочем, что отсутствие наблюдений в природе, подтверждающих модель Вольтерра-Лотки (или любую другую) говорит лишь о том, что модель исходит из такой идеализации межпопуляционных отношений, которая не может осуществляться в реальности. Действительно, мы знаем, что хищник, питающийся только одним видом жертвы — редчайшее исключение, и не знаем ни одного вида жертв, которого бы поедал только один вид хищников. К числу таких исключений относится гребневик *Beroe cucumis*, который питается исключительно другим гребневиком — *Bolinopsis infundibuliformis*, в то же время последнего наверняка могут поедать и рыбы.

Кроме того, на численность обеих популяций, без сомнений, оказывают влияние внутривидовые и межвидовые конкурентные отношения и разнообразные абиотические факторы среды. Естественно, что реально численность каждого вида не может зависеть исключительно от одного единственного фактора, даже такого важного, как жертва для хищника или хищник для жертвы.

Отношения паразит-хозяин

Насколько можно применить модели взаимоотношений хищник-жертва к взаимоотношениям паразит-хозяин — вопрос сложный. Хотя К. Кеннеди (1978) вполне справедливо считает, что динамика численности популяций паразитов и их хозяев может быть описана моделями неограниченного и ограниченного роста, сопоставить их для двух популяций чрезвычайно трудно.

Численность хозяев оказывает влияние на численность паразитов не только как обилие пищевого ресурса (несомненно, положительное), но и как мощность иммунного воздействия (столь же несомненно, от-

рицательное влияние). Таким образом, популяция хозяина оказывается одновременно в роли и “жертвы”, и “хищника”, что делает, конечно, невозможным применение простой системы двух уравнений.

Кроме того на отношения паразит-хозяин огромное влияние оказывают факторы внешней среды, среды второго порядка, что было блестяще показано работами В.А. Догеля и исследователей его школы. Во многих случаях эти влияния гораздо существенней, чем влияние непосредственно паразито-хозяйственных отношений.

Нельзя упускать из виду и то обстоятельство, что паразиты сравнительно редко заражают нового хозяина непосредственно. Чаще всего заражение происходит через промежуточного (или промежуточных) хозяина. Так, например, заражение широким лентецом (*Diphyllobothrium latum*) происходит через плохо проваренную или прожаренную рыбу, которая, в свою очередь, должна была при жизни съесть зараженного веслоногого рачка. Таким образом, следует моделировать уже не двух-, а трех- или четырехвидовую систему. Ясно, что задача оказывается чересчур сложной, и более приемлемым и интересным при анализе совместной динамики популяций паразита и хозяина оказывается подход, основанный не на изучении результата, а на изучении механизмов их взаимодействия.

Конкуренция

Конкуренцией мы будем называть такие отношения между двумя популяциями, в результате которых они взаимно снижают численность друг друга. Это связано с тем, что и той и другой популяции необходим один и тот же ресурс (пища, влага, убежища и т.д.), количество которого ограничено. При этом не имеет значения, вступают ли особи в контакт между собою, или просто расходуют ресурс, отнимая его у конкурента. Более того, именно “бескровная”, не связанная с непосредственным контактом, конкуренция оказывается наиболее острой.

Пожалуй, ни один другой тип взаимоотношений между популяциями не может похвастаться столь обширной литературой, ему посвященной, как конкуренция. В числе этих работ хорошо разработанные математические модели, экспериментальные данные и результаты наблюдений в природе. Это не вызывает удивления, поскольку именно конкуренции Ч. Дарвин отвел в свое время исключительно важную роль в процессе естественного отбора и видообразования. Впрочем, не следует забывать, что для естественного отбора гораздо большую роль играет внутривидовая, а не межвидовая конкуренция, которой, собственно, посвящена эта глава.

Из определения конкуренции вовсе не следует, что конкурирующие популяции действуют друг на друга с одинаковой интенсивностью. По-видимому, такая ситуация скорее исключение, правилом же следует считать случаи, когда один из конкурентов “сильнее” другого.

Рассмотрим сначала теорию взаимоотношений двух конкурирующих популяций. Моделей таких отношений достаточно много, но наиболее популярна из них модель Лотки-Вольтерра, видоизмененная Г.Ф. Гаузе (1934). Она исходит из логистических уравнений роста каждой из популяций, но учитывает помимо влияния на рост популяции собственной численности еще и влияние численности конкурента. Кроме уже известных обозначений (N — численность, K — максимально возможная численность, r — константа экспоненциального роста) введем еще две величины. Пусть α_{12} — степень влияния 2-го вида на 1-й; α_{21} — степень влияния 1-го вида на 2-й. Коэффициент α показывает, сколько особей вида-конкурента действуют на численность популяции как одну особь своего вида. Так, если $\alpha_{12} = 0,5$, это означает, что одна особь вида 2 также снижает численность популяции вида 1, как 2 особи своего же вида, т.е. конкуренция внутривидовая в два раза сильнее межвидовой. Логично умножить коэффициент α на численность конкурирующей популяции и ввести в числитель логистического уравнения с отрицательным знаком. Уравнение для 1-го и 2-го видов будут тогда следующими:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2}{K_1} \quad \text{и} \quad \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \frac{K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1}{K_2}.$$

Если коэффициент $\alpha_{12} < 1$, межвидовая конкуренция слабее внутривидовой, если $\alpha_{12} > 1$, межвидовая конкуренция сильнее внутривидовой. Сравнивая величины коэффициентов α_{12} и α_{21} , можно определить более и менее конкурентоспособную популяцию. Когда коэффициенты равны, конкуренты с равной силой воздействуют друг на друга.

Важно не упускать из вида существенное ограничение модели Лотки-Вольтерра-Гаузе, которое состоит в том, что рост численности каждого из двух конкурентов ограничивается только численностью своей популяции и популяции конкурента. Никакие другие факторы в расчет не принимаются.

При каких условиях численность популяции вида 1 будет постоянной, иными словами $dN/dt = 0$? Понятно, что тогда:

$$r_1 N_1 = \frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2}{K_1} = 0.$$

Поскольку величины r , N и K не могут быть равны нулю, остается принять, что

$$K_1 - N_1 - \alpha_{12}N_2 = 0, \text{ т.е. } N_1 = K_1 - \alpha_{12}N_2.$$

Полученное уравнение есть не что иное, как уравнение прямой, которую можно рассматривать как изоклину, изображающую равновесную численность популяции вида 1. Нанесем ее на график, отложив по оси абсцисс численность вида 1 N_1 , а по оси ординат — численность вида 2 N_2 (рис. 31а). Изоклина пересечет ось абсцисс ($N_2 = 0$) в точке K_1 , а ось ординат ($N_1 = 0$) в точке K_1/α_{12} . Слева от изоклины численность вида 1 будет увеличиваться ($dN_1/dt > 0$), а справа — уменьшаться ($dN_1/dt < 0$), стремясь к равновесной (горизонтальные векторы на рис. 31а).

Пользуясь аналогичными рассуждениями, можно в той же системе координат построить изоклину равновесной численности вида 2. Она пересечет ось ординат в точке K_2 , а ось абсцисс — в точке K_1/α_{12} (рис. 31б). Векторы, отражающие стремление к равновесному состоянию, будут направлены вниз при численности, превышающей равновесную, и вверх при численности меньше равновесной.

Изобразив обе изоклины совместно (рис. 32), мы можем получить четыре варианта их взаимного расположения, при которых будут наблюдаться разные исходы конкурентной борьбы.

В первых двух случаях (рис. 32а и б) изоклины не пересекаются. Победителем в конкурентной борьбе в этих ситуациях оказывается тот вид, чья изоклина располагается дальше от начала координат. Такой исход конкуренции естественно следует из того, что “наружный” вид может наращивать численность тогда, когда для конкурента это уже невозможно, так что его влияние на конкурента становится со временем все сильнее. В случае, представленном на рисунке 32а, побеждает вид 1, а в случае, представленном на рисунке 32б — вид 2. Заметим, что в обоих случаях невозможно достижение равновесного состо-

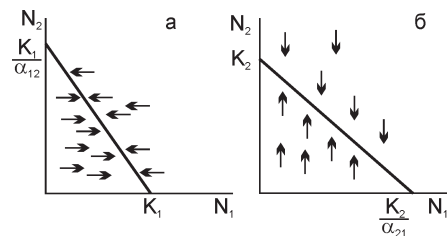
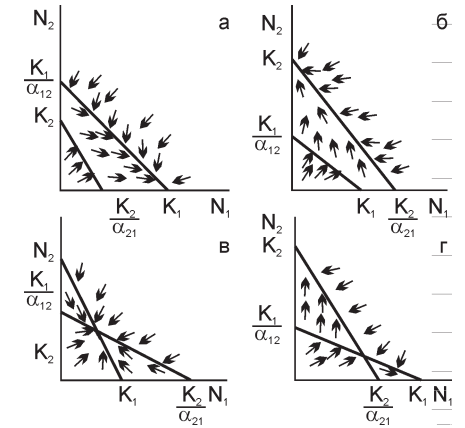


Рис. 31. Изоклины равновесных состояний численности (N_1 и N_2) двух конкурирующих видов (модель Лотки-Вольтерра-Гаузе). Векторы отражают направление изменений численности при величинах выше и ниже равновесной K_1 и K_2 (по А.М. Гилярову, 1990). Пояснения в тексте

Рис. 32. Четыре возможных случая конкуренции.

а — вид 1 вытесняет вид 2. б — вид 2 вытесняет вид 1. в — неустойчивое равновесие: сосуществование возможно только в точке пересечения изоклин, но результирующие векторы «разбегаются» от нее. г — устойчивое равновесие: при любых значениях N_1 и N_2 результирующие векторы стремятся к точке равновесия (по А.М. Гилярову, 1990). По осям — численности популяций N_1 и N_2 конкурирующих видов 1 и 2, K_1 и K_2 — равновесные численности популяций этих видов



яния системы, другими словами, длительное сосуществование двух популяций исключается.

Если изоклины пересекаются (рис. 32в, г), сосуществование двух популяций делается возможным. Эти случаи стоит рассмотреть подробнее.

На рисунке 32в представлен случай неустойчивого равновесия. Длительное сосуществование конкурентов оказывается возможным только при строго определенных значениях N_1 и N_2 (точка пересечения двух прямых). Поскольку ясно, что численность любой популяции не может оставаться строго постоянной, равновесное состояние системы вскоре нарушится, и выживет вид с большей численностью. Совсем другая ситуация изображена на рисунке 32г. Здесь векторы изменения численности направлены к точке пересечения изоклин, и если система будет выведена из состояния равновесия, она будет стремиться вернуться к нему. В этом случае как $\alpha_{12} < 1$, так и $\alpha_{21} < 1$, т.е. роль межвидовой конкуренции меньше, чем роль внутривидовой.

Таким образом, лишь в одном из четырех возможных случаев возможно длительное сосуществование конкурирующих популяций, тогда как в трех случаях происходит вытеснение одной из конкурирующих популяций. Этот единственный случай замечателен тем, что для обоих видов напряженность внутривидовой конкуренции больше, чем конкуренции между ними.

Так дело обстоит в теории. А как на практике?

Первой экспериментальной проверкой модели была известная работа Г.Ф. Гаузе (1934), посвященная инфузориям *Paramecium caudatum* и *Paramecium aurelia*. Инфузории выращивались на искусственной сре-

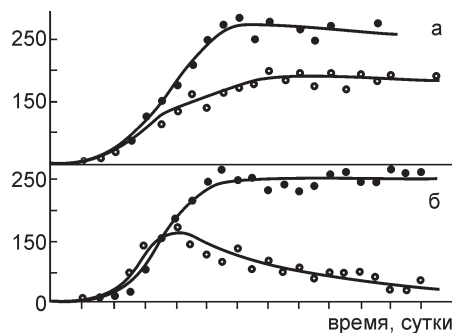


Рис. 33. Динамика численности двух видов инфузорий в опытах Г.Ф. Гаузе:

а — при раздельном культивировании *Paramecium aurelia* и *P. caudatum* численность обоих видов растет по логистической кривой; б — при совместном выращивании *P. aurelia* полностью вытесняет *P. caudatum*. На оси ординат — число инфузорий в 0,5 мл среды (по G. Gause, 1934)

де, причем кормом для них служили бактерии *Pseudomonas aeruginosa*, которые не могли расти на этой среде; их ежедневно добавляли в культуру с помощью платиновой петли. Подобная методика обеспечивала для конкурирующих видов инфузорий ограниченное количество корма. Поначалу численность обоих видов увеличивалась, но затем *P. caudatum* резко снижала свою численность, тогда как численность *P. aurelia* достигала некоторой постоянной величины, впрочем, заметно меньшей, чем при раздельном культивировании двух видов (рис. 33). Важно отметить, что успех в конкурентном соревновании не есть какое-то врожденное свойство вида. При смене вида корма, например, на *Saccharomyces exiguus*, победителем в опыте оказывались *P. caudatum*. Объяснение здесь сравнительно простое: *P. caudatum* не выносит накопления в среде продуктов метаболизма бактерий *Pseudomonas aeruginosa*, зато в отсутствие вредных метаболитов скорость ее размножения выше.

Аналогичные данные были получены в классических опытах Т. Парка (Park, 1954) с мучными хрущами *Tribolium confusum* и *T. castaneum*. Меняя температуру и относительную влажность, Парк выяснил, что при низких значениях обоих показателей *T. confusum* вытесняет *T. castaneum*, а при высоких победителем оказывается *T. castaneum*. При промежуточных значениях температуры и влажности результаты опытов были разными, но всегда один вид вытеснял другой.

Г.Ф. Гаузе впервые сформулировал положение, согласно которому длительное сосуществование двух полных конкурентов (т.е. видов, занимающих строго одну и ту же экологическую нишу) невозможно, один вид всегда вытесняет другой. Это положение принято называть принципом конкурентного исключения, или принципом Гаузе. Иногда его называют законом конкурентного исключения, теоремой Гаузе и т.п. Принцип конкурентного исключения оказал громадное влияние на раз-

витие экологии и сейчас, пожалуй, мало найдется экологов, которые сомневались бы в его справедливости.

Как и всегда, очень трудно подтвердить наблюдениями в природе результаты, полученные при рассмотрении математических моделей и экспериментов. Во-первых, непосредственно наблюдать конкуренцию практически невозможно. Во-вторых, мы никогда не найдем в естественных условиях такой идеальной ситуации, которую мы можем задать логически или создать в эксперименте. Трудно представить себе случай, когда бы две популяции разных видов использовали только один ресурс, количество которого ограничено, еще труднее предположить, что никто другой не пользуется тем же ресурсом. Понятно, что данные по конкуренции в естественных условиях могут быть только косвенными, так же как понятно, что конкуренция никогда не ограничивается двумя видами.

К числу редких случаев, когда наличие конкурентных отношений не вызывает сомнений, относится вытеснение обыкновенной белки (*Sciurus vulgaris*) завезенной из Америки каролинской белкой (*Sciurus carolinensis*) в Англии. Строго говоря, уменьшение численности одного вида и увеличение численности близкородственного еще не есть доказательство наличия конкуренции между ними, но ничем другим объяснить это невозможно. Здесь уместно заметить, что требование получить “прямые” доказательства конкуренции в природе, для того, чтобы установить ее наличие, по меньшей мере, наивно. В самом деле, как, собственно, исследователь может наблюдать ее в природе? Если один вид более интенсивно использует какой-либо ресурс, создавая тем самым дефицит его для другого вида, процесс этот в принципе не наблюдаем.

Другим хорошо известным примером конкурентного вытеснения может служить сокращение ареала широкопалого рака (*Astacus astacus*) в Европе начиная с конца позапрошлого века и одновременное расширение ареала длиннопалого рака (*Astacus leptodactylus*). Дополнительным аргументом в пользу конкурентных отношений между двумя видами речных раков может быть то обстоятельство, что они почти никогда не встречаются совместно в одном и том же водоеме. Предполагаемая причина вытеснения широкопалого рака длиннопалым заключается в том, что последний более устойчив к рачьей чуме, заболеваемости, от которого сильно страдает широкопалый рак.

О вытеснении в России крупного черного таракана *Periplaneta orientalis* мелким рыжим тараканом *Blattella germanica* упоминал в “Происхождении видов” еще Ч. Дарвин. Студенты и преподаватели

Ленинградского университета могли наблюдать, как в ближайшей столовой — Академической — черные тараканы, хозяйничавшие там в пятидесятые годы, к середине шестидесятых были полностью вытеснены пруссаками.

Чаще всего в природе мы можем наблюдать не процесс конкуренции, а ее результат: если близкие виды сосуществуют в одном и том же месте долгое время, их экологические ниши всегда различаются. При этом часто где-то в другом месте, где обитает только один из пары конкурентов, он живет в таких условиях, в которых не встречается при совместном существовании.

Справедливости ради отметим, что в трактовке подобных фактов следует быть крайне осторожным. В Белом море живут два близких вида двустворчатых моллюсков рода *Macoma* — *M. balthica* и *M. calcarata*. Первый обитает преимущественно на литорали, опускаясь лишь до глубины 2–2,5 м, второй — в сублиторали, никогда не поднимаясь выше 1 м. В Балтийском море *M. balthica* распространена на глубине до 100 м. Казалось бы, логичнее всего объяснить распределение двух видов маком в Белом море тем, что в результате конкуренции они заняли практически неперекрывающиеся глубинные ниши. В Балтийском же море, где конкурент отсутствует, *M. balthica* может селиться в очень широком диапазоне глубины. Скорее всего, однако, такое объяснение неверно; более вероятно, что в Белом море сравнительно теплолюбивая *M. balthica* просто не может существовать глубже 2–2,5 м из-за чересчур низкой температуры воды. Впрочем, одно объяснение, разумеется, не исключает другого, и на распределение моллюска в Белом море действуют в той или иной степени оба фактора — температура и пресс конкурента. В подобных случаях важно оценить вклад каждого из вероятных воздействий на популяцию. Только исключив влияние остальных факторов как несущественное, можно с уверенностью говорить о том, что дивергенция экологических ниш появилась именно в результате конкуренции.

СИНЭКОЛОГИЯ (ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ)

“Необычайное разнообразие природных сообществ, трудности, связанные с их изучением, предопределили отсутствие к настоящему времени единой точки зрения по ряду принципиальных вопросов их организации”.

И.В. Бурковский, “Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ”. 1992

Основные понятия синэкологии. Причины разногласий

Пожалуй, нигде в экологии нет таких разночтений в понимании терминов и понятий, как в синэкологии, и это не случайно.

Причина, с одной стороны, в том, что экология сообществ имеет дело с самыми сложными природными системами, включающими в себя как биотические, так и абиотические составляющие. Ранг этих систем может быть очень различен — от кочки на болоте до биосферы планеты. Несомненная сложность объекта изучения лишает исследователя возможности воспользоваться сравнительно простыми моделями, вынуждает очень часто работать с подробными вербальными описаниями, плохо, а то и вовсе не поддающимися формализации. Понятно, что в такой ситуации определения не могут не носить самого общего характера, откуда и следует малая степень их конкретности.

С другой стороны, не меньшее значение имеет и то обстоятельство, что основные концепции синэкологии только-только начинают складываться; несмотря на обилие литературы, посвященной природным сообществам, почти нет работ обобщающего плана. Как это всегда бывает при становлении новой области научного знания, одни и те же понятия и термины каждый автор понимает немного по-своему, вкладывая в них свой смысл. Часто это зависит даже не от принципиально разных воззрений на существо предмета, а от разных задач исследования.

Надо заметить, что любой исследователь, работающий с природными сообществами, даже если это и не оговаривается особо, признает за ними важную особенность — эмерджентность. Проще говоря, наличие у них свойств, отнюдь не вытекающих из свойств составляющих

систему элементов, которыми оказываются входящие в ее состав популяции разных видов организмов.

Можно бы было посвятить терминологическим и понятийным разногласиям по меньшей мере специальное исследование. Возможно, это даже было бы полезно и интересно, но это предмет особого разговора, на который не следует сейчас отвлекаться. Поэтому попробуем ограничиться рассмотрением основных терминов и понятий синэкологии, дать им более или менее непротиворечивое толкование. Я позволю себе в этом случае обойтись без особой формальной строгости определений, поскольку это неизбежно привело бы к некоторому сужению возможностей ими пользоваться. Снова, не в первый уже раз, отмечу, что во многих случаях сказанное будет отражать точку зрения автора, которая не претендует ни на универсальность, ни на то, чтобы быть истиной в конечной инстанции.

Поскольку при существующем положении вещей нечего и думать о том, чтобы сговориться о едином понимании даже основных понятий, не стоит делать из этого трагедию. В конечном счете важно, чтобы в каждой конкретной работе читатель однозначно воспринимал употребляемые автором понятия. Достигнуть этого можно без больших сложностей — всякий раз оговаривать, в каком именно смысле используется тот или иной термин.

Формулировка основных понятий

Биоценоз. Дискретный и континуальный подходы

Термин “биоценоз” широко используется в отечественной литературе; в англоязычной литературе вместо него чаще употребляются термины “community” или “assemblage”. Вообще, говоря о терминологии, я имею в виду преимущественно те термины, которые приняты в русскоязычной научной литературе. Читателю, который обратится к работам иностранных авторов, я надеюсь, будет не так уж сложно разобраться в их терминологии

Понятие биоценоза было введено в науку К. Мёбиусом (K. Möbius) в 1877 г. при изучении населения устричной банки. Его определение звучит так: “Биоценоз — объединение живых организмов, соответствующее по своему составу, числу видов и особей некоторым средним условиям среды, объединение, в котором организмы связаны взаимной зависимостью и сохраняются благодаря размножению в определенных местах... Если бы одно из условий отклонилось бы на некоторое вре-

мя от обычной средней величины, изменился бы весь биоценоз... Биоценоз также претерпел бы изменение, если бы число особей данного вида увеличивалось бы или уменьшалось... или же один вид полностью исчез из сообщества, или, наконец, в его состав вошел новый...” (цит. по Р. Дажо, 1975).

Пространная авторская цитата понадобилась нам потому, что в дальнейшем понятие “биоценоз” приобрело широчайшую популярность, и значение термина, как это часто бывает, заметно расширилось. Прежде чем говорить о расширительном понимании биоценоза, отметим, однако, основные особенности определения Мёбиуса.

Во-первых, Мёбиус включает в биоценоз все живые организмы от бактерий и простейших до высших позвоночных. Во-вторых, он подчеркивает прямую связь биоценоза с конкретными условиями окружающей среды. В-третьих, определение Мёбиуса подразумевает взаимозависимость видов в биоценозе. Наконец, по Мёбиусу, биоценоз — система, которая достаточно устойчива во времени.

Именно особенности авторского определения вызвали в дальнейшем разные подходы к понятию биоценоза: списочно-видовой, структурный (подвижно-равновесный) и биотопический (под биотопом обычно подразумевают комплекс физических, химических, геологических условий существования в конкретном местообитании). Каждый автор обращал внимание на ту сторону определения Мёбиуса, которая больше соответствовала кругу его интересов, развивал именно ее, приходя таким образом к новым определениям. К сожалению, многие при этом не отдавали себе отчета в том, что рассматривается лишь одна сторона явления, которую нельзя абсолютизировать. Результатом такой абсолютизации оказалось множество определений, не имеющих друг с другом ничего общего. Поскольку практика (таксация лесов, землеустройство, заповедное дело и т.д.) нередко требовала составления биоценологических карт и, соответственно, разграничения и классификации биоценозов (особенно фитоценозов — их растительных составляющих), это неизбежно привело к появлению упрощенных описаний. Нетрудно вообразить, какая возникла путаница. В результате само слово “биоценоз” стало среди исследователей считаться чем-то неприличным, а его использование воспринималось как признак дурного тона.

Более того, исследователи, которых интересовала какая-то определенная систематическая группа, напридумывали соответствующие термины. Так, сообщество моллюсков получило название “малакоценоз”, насекомых — “инсектоценоз”, птиц — “орнитоценоз” и т.п. В действительности более корректно было бы говорить о таксоценах моллюсков,

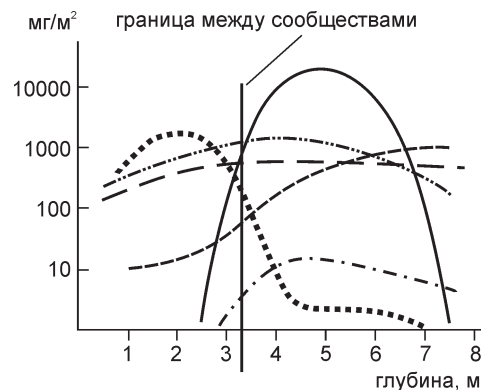


Рис. 34. В маленьком заливе Белого моря биомасса (В) отдельных видов бентоса плавно меняется по мере увеличения глубины, что создает впечатление континуума. В то же время анализ всего населения дна приводит нас к необходимости выделить два биоценоза бентоса, граница между которыми проходит на глубине около 3 м. Характерно, что именно на этой глубине кривые значений биомассы основных видов (разная штриховка) обладают заметным перегибом (по Д.А. Александрову и Е.А. Нинбургу, 1985)

насекомых или птиц, вкладывая в понятие “таксоцен” смысл “сообщество организмов, входящих в конкретный биоценоз, близких систематически и экологически”.

Естественно, что в сложившейся ситуации появились и исследователи, полностью отрицающие реальность существования биоценозов, считающие, что те сравнительно однородные единицы биотического покрова, которые мы так называем, есть не что иное, как “результат простого совпадения ареалов..., а не наличия какой-либо особой структуры, характеризующей сообщество” (Clarke, 1946). Подобных взглядов придерживался и крупный русский геоботаник Л.Г. Раменский (1924, 1938, 1952). Сторонники концепции биотического континуума, отрицающие реальность существования биоценозов, довольно многочисленны и среди экологов, изучающих население водоемов, хотя обычно не формулируют своих взглядов в явной форме. Всех их объединяет полное отрицание эмерджентных свойств биоценоза; те характеристики, которые мы ему обычно даем (суммарная биомасса, величина продукции, уровень видового разнообразия), они считают искусственными и вводимыми исключительно для удобства исследователя.

Спор между “дискретниками” и “континуалистами” тянется не одно десятилетие. Истина, на взгляд автора, как всегда, где-то посере-

дине. Дело в том, что, как это убедительно показала В.Д. Александрова (1965, 1966), речь в этом споре идет по существу дела о разных подходах к одному и тому же явлению. Континуальность и дискретность биотического покрова есть две стороны одной медали. Отдельные виды меняют показатели своего обилия в пространстве в соответствии с изменением значения тех или иных факторов среды, т.е. ведут себя континуально. В то же время наложение ряда распределений отдельных видов друг на друга приводит к появлению более или менее дискретных единиц биотического покрова — биоценозов. Хорошей иллюстрацией к сказанному могут быть данные, приведенные на рисунке 34.

Сообщество

Часто трудно (или невозможно) определить границы биоценозов, нередко он нас интересует не полностью, а лишь в какой-то своей части. Еще чаще нам важно знать характеристики не одного конкретного биоценоза, а всех ему подобных, т.е. характеристики ассоциации, «типа биоценозов». Поэтому бывает удобно воспользоваться более нейтральным, чем “биоценоз”, термином. Таким термином может быть “сообщество”.

В дальнейшем под сообществом мы будем подразумевать любую многовидовую систему независимо от ее ранга. Так, сообществом можно назвать и сравнительно простую систему, такую, как население старого пня, и биоценоз, и биосферу. Такой подход, при всей его нестрогости, позволяет использовать слово “сообщество” в тех случаях, когда мы не знаем точного ранга обсуждаемой системы. Например, сообществом можно считать и биоценоз, и группу сходных биоценозов — ассоциацию; можно использовать слово “сообщество” и в том случае, когда исследователь заведомо уверен, что описывает не всю систему в целом, а только ее часть. Поэтому расплывчатость термина, совершенно недопустимая в иных случаях, в этом может оказаться весьма полезной.

В экологической литературе слову “сообщество” часто придается и более конкретный смысл. Скажем, Э. Макфедьен (1965) склонен использовать его как синоним понятия “биоценоз”. М. Бигон, Дж. Харпер и К. Таунсенд (1989) утверждают, что “под сообществом имеют в виду некую единицу живой природы, которую можно охарактеризовать в соответствии с признаками, представляющими для нас интерес”. С другой стороны, те же авторы пишут, что под сообществом “понимают совокупность популяций разных видов, сосуществующих в пространстве и времени”. Р. Даждо сообществами называет объединения особей одного вида, противопоставляя их, по существу, многовидовым систе-

мам. На практике такое разнообразие в употреблении одного и того же слова не создает особых трудностей до тех пор, пока автор достаточно четко формулирует смысл, в котором оно употребляется.

Биогеоценоз и экосистема

Оба эти термина представляются мне некоторым излишеством, поскольку не прибавляют ничего существенного к уже имеющимся. В то же время в экологической литературе они пользуются широким распространением и популярностью (“биогеоценоз” используется только в русской литературе), так что обойти их молчанием невозможно.

Термин “экосистема” был введен в науку А. Тэнсли (Tansley, 1935), а термин “биогеоценоз” — В.Н. Сукачевым (1940). По существу они равнозначны, ибо имеют в виду сумму биотической (биоценоз) и абиотической (биотоп) составляющих:

биогеоценоз = экосистема = биотоп + биоценоз.

Ничего нового в наши представления добавка “гео-” не вносит; ведь еще Мёбиус подчеркивал неразрывность связи живых организмов биоценоза со “средними условиями среды”, вовсе не пытаясь отрывать одно от другого, а уж тем более противопоставлять эти компоненты биоценоза друг другу. Таким образом, сукачевское уточнение термина Мёбиуса оказывается сугубо формальным. Единственное его достоинство видится в том, что в некоторых текстах оно позволяет четко разделить биотическую и абиотическую составляющие. Окупает ли это то, что слово “биогеоценоз” столь труднопроизносимо?

Несколько иначе дело обстоит со словом “экосистема”, в котором подчеркивается то обстоятельство, что биоценоз не есть простая сумма популяций разных видов, а структурирован, организован в систему, элементы которой связаны между собой определенным образом. В этом отношении термин Тэнсли дает экологу стимул стремиться к раскрытию и расшифровке этих связей.

В современной литературе чаще других применяется термин “экосистема”. В дальнейшем мы будем употреблять его как синоним понятия “биогеоценоз” или “биоценоз”, подразумевая как живую так и неживую его составляющие. Впрочем, я не могу представить себе “биоценоз” в строгом понимании этого слова, поскольку представление о сообществе живых организмов вне условий их обитания лежит далеко за пределами возможностей моего воображения.

Не вдаваясь далее в терминологические тонкости, заметим только, что часто термины, не отражающие адекватно реальные явления, мо-

гут оказаться удобны в использовании. Так, если исследователь сосредоточит свое внимание не на всей экосистеме, а только на входящих в ее состав живых организмах и их взаимоотношениях, ему попросту удобнее говорить о биоценозе. Если же его интересуют только входящие в состав биоценоза моллюски, почему бы не воспользоваться термином “малакоценоз”?

Модель энергетической структуры идеальной экосистемы

Схема пищевой цепи. Движение вещества и энергии

Предположим, что мы имеем вполне замкнутую экосистему (биоценоз), т.е. такую, в которую не поступает вещество извне и из которой оно никуда не уходит. Энергия в нашу идеальную экосистему поступает только в виде энергии солнечных лучей. Понятно, что такая экосистема будет замкнутой и в смысле потоков информации, ибо носителями информации в живых системах являются химические вещества (ДНК, РНК), а круговорот вещества в согласии с принятым нами условиями замкнут в пределах экосистемы. Вполне ясно, что такого идеала нет и не может быть в природе, но идеализация представлений часто бывает очень полезной. Примеров тому множество — от понятия точки или линии до понятия идеального газа.

Солнечная энергия преобразуется фотосинтезирующими автотрофными организмами в энергию химических связей макромолекул белков, жиров, углеводов, других веществ, иначе говоря, запасается в виде органического вещества растений и некоторых микроорганизмов. Поскольку они продуцируют органические вещества из минеральных, эти организмы в экологии называются продуцентами. С экологической точки зрения не имеет значения, как продуцент выглядит и к какой таксономической группе принадлежит: и микроскопическая планктонная водоросль, и гигантская секвойя — это продуценты.

В ходе своей жизнедеятельности продуценты потребляют воду, углекислый газ, минеральные соли, из которых за счет энергии солнца и синтезируют органические вещества. Побочным результатом фотосинтеза оказывается кислород, который они выделяют в атмосферу или воду. Конечно, в ходе дыхания продуцентов мы наблюдаем прямо противоположный процесс расщепления органики до минеральных солей, воды и углекислого газа, но поскольку общий баланс всегда заметно сдвинут в пользу фотосинтеза, результатами процесса дыхания можно пренебречь.

На следующем трофическом (пищевом) уровне находятся животные, которые не продуцируют, а только потребляют органическое вещество, почему и называются консументами (от латинского *consumo* — потребляю). Растительоядные животные образуют первый этаж этой группы организмов. Их называют консументами I порядка. Их, в свою очередь, поедают хищники — консументы II порядка и т.д. Все консументы потребляют энергию, питаются организмами предыдущего трофического уровня, кислород, необходимый для расщепления макромолекул пищи, и выделяют углекислый газ и органические продукты обмена.

Экскременты животных, остатки животных и растений минерализуются за счет деятельности организмов-деструкторов, или редуцентов (иногда их называют микроконсументами). Это бактерии и некоторые грибы. Минерализуя органику, редуценты возвращают в круговорот такие биогенные элементы, как азот, фосфор, сера и другие, делая их вновь доступными для растений.

На рисунке 35 показано движение вещества и перенос энергии в идеальной экосистеме.

При условии замкнутости экосистемы (напомню, что мы приняли его для идеальной экосистемы априорно) должно выполняться следующее важное условие. Продуценты должны потреблять ровно столько углекислого газа, сколько его выделяют консументы, которые, в свою очередь, должны использовать ровно столько кислорода, сколько было выделено продуцентами. Такое же равновесие должно соблюдаться между количеством минеральных веществ, потребляемых продуцентами и выделяемых во внешнюю среду редуцентами. Понятно, что реально

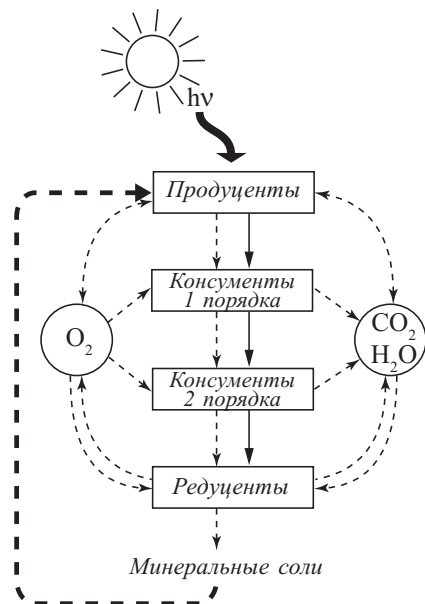


Рис. 35. Схема переноса энергии и вещества в идеальной экосистеме. Сплошными линиями показан поток энергии, штриховыми — круговорот вещества

в природе для минеральных веществ, воды, кислорода и углекислого газа существуют специальные депо (склады): атмосфера, природные воды, почва, так что для реальных экосистем это правило может и не соблюдаться. Однако, его выполнение в масштабе биосферы планеты служит важнейшим условием сохранения ее биогеохимического равновесия.

Пищевые цепи, подобные только что описанной, получили название пастбищных. Для них характерно непосредственное использование растительной массы консументами I порядка. Примерами пастбищных пищевых цепей могут служить пищевые цепи луговых или степных экосистем, в которых растения потребляются грызунами, насекомыми, копытными млекопитающими и т.д.

В природе встречается и другой тип пищевых цепей — детритные. В этом случае лишь незначительная часть растительной массы поедается консументами, большая же ее часть разлагается и превращается в органическое вещество почвы или дна водоема. Именно это органическое вещество — детрит — используется консументами. В качестве примера можно привести пищевые цепи лесных экосистем, где пищей служат не столько непосредственно листья, сколько органика, возникшая при перегнивании листового опада. Другой хороший пример — экосистемы морских побережий, где огромная биомасса водорослей становится доступной для использования донными животными лишь после превращения ее в детрит.

Сделаем еще одно уточнение. В идеальной экосистеме можно себе представить массу параллельных, непересекающихся пищевых цепей. В реальности же мы наблюдаем совершенно другое. Одни и те же виды растений поедаются обычно разными видами животных, точно так же как редкий хищник ограничивается только одним видом жертвы. В результате пищевые цепи многократно пересекаются друг с другом, образуя сложные и подчас чрезвычайно запутанные пищевые сети.

Закон трофической пирамиды

Очевидно, что не вся солнечная энергия используется продуцентами для фотосинтеза. 99,2% ее отражается, расходуется на испарение, ветер, осадки и т.п., рассеивается в виде тепла (Hulbert, 1971; цит. по Ю. Одуму, 1976). Лишь 0,8% ее в масштабе всей планеты в ходе фотосинтеза превращается в энергию макромолекул. Конечно, в разных экосистемах доля солнечной энергии, расходуемой на фотосинтез, может различаться, но различия эти не так велики. Таким образом, “коэффициент полезного действия” продуцентов чрезвычайно низок.

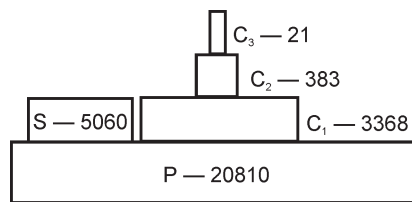


Рис. 36. Трофическая (энергетическая) пирамида, отражающая потоки энергии (ккал/м² в год) в экосистеме ручьев Силвер-Спрингс во Флориде, США (из Ю. Одума, 1975).

P — продуценты; C₁, C₂, C₃ — консументы первого, второго и третьего порядка; S — редуценты (сапрофаги)

Большая часть энергии, запасенной продуцентами, расходуется на поддержание их жизнедеятельности. Эмпирически установлено, что консументы I порядка могут использовать не более 10% энергии продуцентов. Аналогичным образом консументы II порядка используют не больше 10% энергии консументов I порядка и т.д. Поскольку при переходе от более низких к более высоким трофическим уровням энергия, содержащаяся в них, падает экспоненциально, понятно, что число уровней трофической пирамиды не может быть слишком большим — максимум четыре — пять. Для уровней более высокого порядка просто не остается энергии.

Эта эмпирическая закономерность, которая, впрочем, легко может быть выведена логически как следствие второго начала термодинамики, получила в экологии название закона трофической пирамиды (рис. 36), пирамиды энергий. Ее частным и, конечно, приближительным отражением могут быть пирамиды численностей или биомасс (рис. 37).

Надо заметить, что между пирамидой энергий и пирамидами биомасс или численностей есть принципиальная разница: если первая всегда представляет из себя пирамиду, поставленную “с ног на голову”, т.е. вершиной книзу, а основанием кверху, то последние могут быть инвертированы, поставлены на основание. В озере, например, биомасса рыб, питающихся планктоном, может быть значительно больше биомассы планкто-

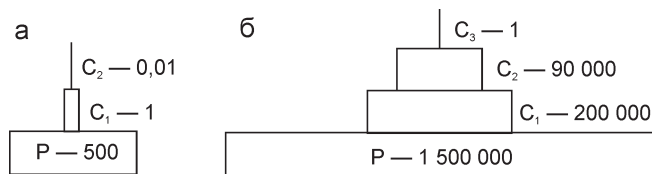


Рис. 37. (А) Пирамида биомасс (сухой вес в г/м²) в экосистеме залежи в Джорджии, (США) и (Б) пирамида численностей (число особей / 0,1 га) в степной экосистеме (из Ю. Одума, 1975) лишь приближенно отражают энергетическую пирамиду.

Обозначения — см. рис. 36

на, хотя, на первый поверхностный взгляд, это неестественно. Если, однако, взять не величины биомассы, а величину продукции за сезон, то окажется, что она у планктона как минимум раз в 10 выше, чем у рыб.

Энергетический баланс в идеальной экосистеме

Энергия, запасенная продуцентами в виде органических макромолекул (первичная продукция экосистемы) большей частью расходуется на поддержание жизнедеятельности самих продуцентов, в меньшей же части переходит в энергию консументов I порядка. Обозначим продукцию P, а траты на поддержание жизнедеятельности R (от respiration — дыхание). Тогда предыдущее утверждение можно записать следующим образом:

$$P_p = R_p + P_{cl}$$

В свою очередь энергия консументов I порядка расходуется как на их дыхание, так и переходит в энергию хищников — консументов второго порядка, и так далее вплоть до микроконсументов (редуцентов):

$$P_{cl} = R_{cl} + P_{clI}$$

$$P_{clI} = R_{clI} + P_{clII}$$

Поскольку число трофических уровней в пищевой цепи не может быть большим, то продукция консументов четвертого-пятого порядка — величина пренебрежимо малая. Следовательно, суммируя приведенные выше равенства получаем:

$$P_p = R_p + R_{cl} + R_{clI} + \dots + R_{cn}$$

или, обозначив через R суммарное дыхание организмов всех трофических уровней:

$$P = R.$$

Иными словами, в идеальной равновесной замкнутой экосистеме должно производиться ровно столько энергии, сколько расходуется. Понятно, что вряд ли в природе существует биоценоз, где строго соблюдается это условие. Единственное сообщество, где должно безоговорочно выполняться уравнение энергетического равновесия — биосфера планеты.

Чаще экосистема функционирует по автотрофному (преобладают продуценты) или гетеротрофному (преобладают консументы) типу. В этих случаях условия равновесия будут описываться равенствами:

$$P - E = R \quad \text{и} \quad P + E = R,$$

где E — энергия приносимая в систему или выносимая из системы.

Система будет находиться в равновесии в том случае, если из нее постоянно удаляется часть произведенной энергии, или, наоборот, в нее поступает энергия из других экосистем. Примером автотрофной системы может служить сообщество пойменного луга, из которого часть органического вещества, а значит, и энергии, уносится дождями и талыми водами. Экосистема реки демонстрирует классический тип гетеротрофной системы, в которую энергия поступает не столько от собственных продуцентов, сколько за счет смыва в реку листового опада и других органических остатков. Крайними случаями гетеротрофности можно считать биоценозы пещерных водоемов или абиссальных глубин моря, где вообще не образуется собственная первичная продукция и $E = R$. В подобных случаях существуют устойчивые каналы поступления энергии извне. Например, в пещерные водоемы поступает детрит за счет дождевого стока или связи их с наземными водоемами.

Таким образом, для сохранения устойчивости природных сообществ очень важно сохранение тех каналов, по которым поступает в систему или выходит из нее энергия.

Видовая структура экосистемы

Нереалистичность простой модели

Казалось бы, простейшая экосистема может состоять из трех-четырех видов организмов: одного вида продуцентов, одного-двух видов консументов и одного вида-редуцента. В то же время повседневный опыт говорит нам о том, что в природе такие “схематичные” экосистемы отсутствуют. Более того, попытки искусственно создать устойчивую маловидовую систему (аквариум, замкнутая система космического корабля) ни разу не оканчивались удачей.

Любому аквариумисту хорошо известно, что помимо рыб и водных растений в аквариуме всегда формируется незапланированная флора и фауна — диатомовые, зеленые и синезеленые водоросли, простейшие, коловратки, нематоды, мшанки и т.д. Если ее не будет, вода довольно быстро “загниет”, т.е. размножатся бактерии, возникнет дефицит кислорода, погибнут рыбы, а за ними — и водные растения. Устойчивое равновесие в аквариуме может поддерживаться только при наличии множества представителей самых разных таксономических групп.

Очевидно, что понять, в чем дело, можно только сравнив состав природных экосистем с упрощенной моделью. Итак, как же обстоит дело в природе? Составление полного списка видов, входящих в состав

какого-то природного биоценоза, задача, по-видимому, пока нереальная. Обычно исследователь ограничивается либо какой-то таксономической, либо размерной, либо трофической группой организмов. Даже и при таком — весьма ограниченном — подходе задача составления полного списка видов оказывается практически невыполнимой. Существуют методы определения потенциально полного списка видов (об этом подробнее мы поговорим в главе “Принципы описания биоценозов”).

В то же время к настоящему времени мы располагаем огромным множеством данных по видовому составу отдельных природных экосистем. Во всех случаях они оказываются достаточно многовидовыми. Это настолько широко известно, что, наверное, не требует специальных доказательств. Однако объяснить видовое многообразие природных сообществ, исходя только из энергетических представлений об экосистеме, невозможно.

Распределение видов в экосистеме по обилию. Роль редких видов

Если сопоставить виды и их обилие, вырисовывается парадоксальная на первый взгляд картина. В большинстве природных экосистем преобладают один-два-три вида, через которые и идет основной поток энергии; сравнительно немногие виды оказываются более или менее обычными, тогда как большинство видов — редкие или очень редкие. Эта закономерность одинаково хорошо прослеживается при анализе и сообществ лесной подстилки (рис. 38а) и биоценозов морского дна (рис. 38б).

Нет никаких сомнений, что редкие и очень редкие виды не могут играть существенной роли в пищевых цепях, т.е. в переносе энергии. В то же время их так много, что они должны играть какую-то роль; было бы несправедливо называть их, как это иногда делают в описаниях того или иного биоценоза, “случайными”. Какой же может быть эта роль?

Кажется справедливым следующее рассуждение. Если вследствие какого-то резкого изменения того или иного экологического фактора резко снизится обилие массового вида (или нескольких видов), его (их) место смогут занять виды, бывшие ранее в числе редких. Чем больше этих редких видов входит в экосистему, тем больше шансов, что среди них окажутся такие, которые по своим биологическим особенностям способны занять освободившееся пространство.

Ю. Одум (1968) иллюстрирует это соображение таким примером. В районе Лонгайленда на восточном побережье Соединенных Штатов когда-то процветал устричный промысел. После появления крупных утиных ферм в воде резко возросла концентрация растворенного орга-

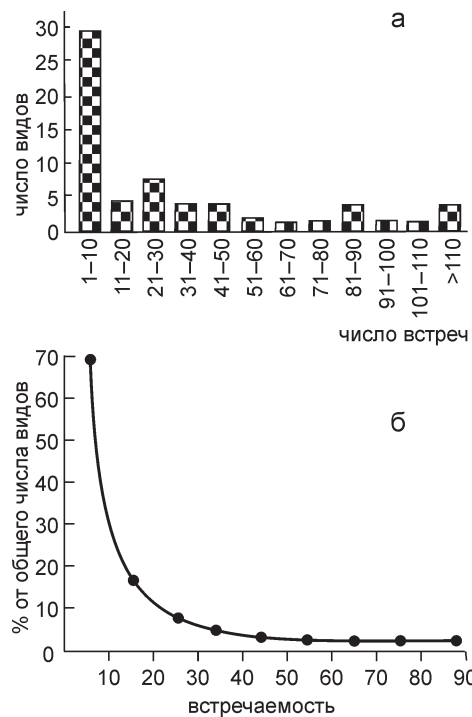


Рис. 38. Число видов, имеющих разные показатели обилия (видовая структура экосистемы): а — встречаемость 60 видов орбитидных клещей в 215 пробах соснового леса в штате Теннеси (по Е.Одуму, 1968); б — встречаемость 262 видов бентосных животных в дражных пробах, взятых в вершине Кандалакшского залива Белого моря (по Е.А.Нинбургу и др., 1975)

нического вещества. Для массовых форм фитопланктона это изменение оказалось фатальным, тогда как некоторые редкие формы смогли использовать новый источник питательных веществ и стали массовыми. В результате продуктивность системы не только не уменьшилась, но даже возросла. Правда, устрицам это не помогло. Новые виды планктонных водорослей оказались для них пищей неподходящей, и устричные банки Лонгайланда прекратили свое существование.

Можно предположить, таким образом, что значительное число редких видов “выгодно” экосистеме, ибо обеспечивает ее устойчивость. Хотя прямых доказательств этому мы и не имеем, косвенным аргументом в пользу нашего утверждения может служить широко известный факт гораздо большей уязвимости биоценозов, бедных видами (островные сообщества, биоценозы тундры), по сравнению с более многовидовыми под прессом антропогенного воздействия. Справедливости ради отметим, что вопрос этот не так прост и нуждается в дополнительных исследованиях. Например, нам известны случаи, когда такого рода замена происходит за счет видов, мигрировавших из соседних экосистем.

Показатели разнообразия

Если принять, что система тем устойчивее, чем выше её видовое разнообразие, возникает соблазн охарактеризовать это разнообразие (а значит и устойчивость экосистемы) каким-либо числовым показателем. Хотя к настоящему времени предложено и используется множество показателей разнообразия, проблема далека от окончательного решения. Дело чаще всего в том, что используемые исследователями показатели разнообразия обычно не имеют ясного биологического смысла и оказываются в той или иной степени формальными. Кроме того, часто их используют весьма бездумно, не учитывая условия, ограничивающие их применимость.

В связи с последним хотелось бы заметить, что любой показатель разнообразия корректно применять не для всего богатства видов, а только для определенного таксоцена, т.е. группы таксономически и экологически близких видов, входящей в состав экосистемы. При таком подходе можно, скажем, говорить об индексе разнообразия грызунов или птиц соснового леса, насекомых лесной подстилки, травянистых растений и т.п., но нельзя рассчитывать никаких показателей для всех видов растений и животных, обитающих в сосняке.

Поскольку эколог никогда не изучает биоценоз целиком, а основывает свои суждения на материале того или иного количества описаний пробных площадей, общее количество найденных видов не может характеризовать разнообразие сообщества; очевидно, что оно должно быть соотнесено с числом этих площадей (проб) или числом просмотренных экземпляров. Тут следует учесть одно обстоятельство. Чем больше мы имеем описаний пробных площадей, тем полнее будет выяснен список видов экосистемы. В некоторых случаях степень изученности видового состава сообщества может повлиять на значение показателя разнообразия.

В качестве простейших индексов разнообразия Ю. Одум (1968) предлагает следующие:

$$k = \frac{S_{cum}}{n^{-2}} \quad \text{или} \quad k = \frac{S_{cum}}{\log n},$$

где S_{cum} — накопленное число видов, а n — число подсчитанных экземпляров. Понятно, что в знаменателе употребляется корень или логарифм с целью замедлить сравнительно быстрый рост числа экземпляров по отношению к сравнительно медленному росту накопленного числа видов. Вместо числа экземпляров вполне можно использовать число описанных проб или площадей, что иногда удобнее, например,

при работе с модулярными организмами. Ничем по существу не отличается коэффициент видового богатства Симпсона:

$$d = \frac{S-1}{N}.$$

Недостатком этих показателей оказывается их зависимость от степени изученности сообщества, т.е. от величины n . Чем лучше мы изучим то или иное сообщество, тем ниже получим показатель разнообразия. Эта зависимость особенно может сказаться, если мы сравниваем два сообщества с разной степенью изученности.

Указанного недостатка лишен другой показатель — среднее число видов в пробе, но, в свою очередь, он будет страдать зависимостью от объема выборки (размеров пробной площади).

Ряд показателей разнообразия характеризует не столько видовое обилие, сколько характер распределения видов по обилию в сообществе. Чрезвычайной популярностью пользуется энтропийный показатель Шеннона-Уивера (речь здесь идет об энтропии не в ее физическом, конечно, смысле, а в том, который придается этому понятию в теории информации):

$$H = \sum p_i \log p_i = - \sum \frac{n_i}{N} \log \frac{n_i}{N},$$

где p_i — доля каждого вида в общей численности, n_i — число экземпляров i -го вида, а N — суммарное число экземпляров всех видов. В некоторых случаях вместо числа экземпляров используется их вес в отношении к суммарному весу всех изученных видов. Хотя функция Шеннона-Уивера перекочевала в экологию из теории информации без всякого критического осмысления, применение ее иногда приводит к достаточно интересным результатам (рис. 39а).

К той же группе показателей относится индекс Пиелу:

$$e = \frac{H}{\log S}.$$

Несколько особняком стоит показатель, предложенный Р. Маргалевом (Margalef, 1968), представляющий собой отношение энтропии системы к максимально возможной энтропии:

$$\frac{E}{E_{max}} = \frac{\log \left(\frac{N!}{N_1! N_2! N_3! \dots N_1! \dots N_s!} \right)}{\log N!},$$

где N — общее число экземпляров, а N_1, N_2, \dots, N_i — число экземпляров каждого вида. Поскольку минимально мыслимое разнообразие

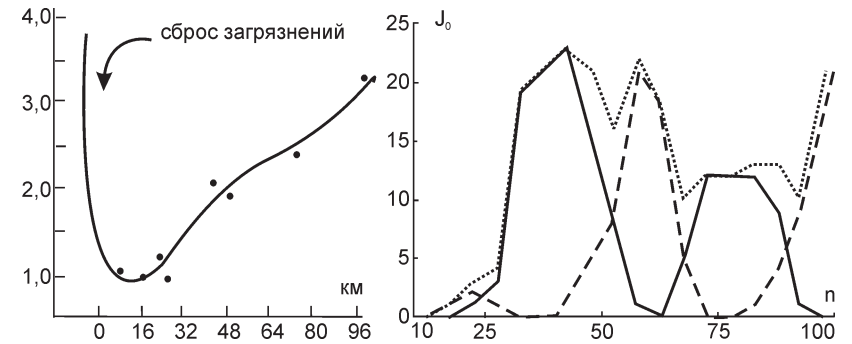


Рис. 39. Удачные примеры использования индекса Шеннона-Уивера и индекса олигомиксности.

а — изменения индекса разнообразия Шеннона-Уивера (H) для бентосных сообществ небольшой реки на разных расстояниях от места сброса бытовых и промышленных сточных вод иллюстрируют эффект хронического загрязнения (по Ю. Одуму, 1975). б — показатель олигомиксности (I_o) позволяет выделить четыре комплекса бентосных сообществ в Белом море; n — число бентосных проб (по А.Д. Наумову, 1991)

мы будем иметь в том случае, когда все экземпляры относятся к одному виду, очевидно, что числитель дроби в этом случае окажется равным нулю. Напротив, максимума разнообразие достигает в той ситуации, когда каждый вид представлен лишь одной особью. В этом случае числитель и знаменатель оказываются равными 1 и $E/E_{max} = 1$. Таким образом, показатель Маргалева всегда больше нуля и меньше единицы, что представляет несомненно очень удобным для оценки разнообразия даже и в том случае, когда мы изучаем отдельное сообщество, а не сравниваем их между собой. Конечно, точное значение показателя, особенно при больших N , рассчитать практически невозможно, однако приближенные подсчеты не составляют большого труда.

Два последних показателя отличаются от предыдущих тем, что характеризуют “выровненность” системы, иными словами они тем больше, чем более равномерным оказывается распределение видов по обилию.

А.Д. Наумов (1991) предложил индекс олигомиксности (“слабоперемешанности” в дословном переводе). Достоинством этого показателя следует считать то, что он выводится из четких статистических рассуждений. Индекс олигомиксности (I_o) определяется как

$$I_o = \frac{\sigma_B}{B} \sqrt{S},$$

где B — суммарная биомасса всех видов, σ_B — среднее квадратичное отклонение биомассы S видов. I_o есть не что иное, как отношение ре-

ально полученного квадратичного отклонения к тому, которое будет характеризовать минимальное разнообразие (вся биомасса сосредоточена в одном виде, остальные $S - 1$ видов имеют массы, не отличимые от нуля). Таким образом, $1 > I_o > 0$. Применение индекса олигомиксности позволило А.Д. Наумову на материале бентоса трех разных морей (Белое, Баренцево, Азовское) выделить четыре группы сообществ (рис. 39б): экотонные (переходные между биоценозами), у которых I_o колеблется примерно от 0,2 до 0,3, полимиксные ($I_o \approx 0,6$), мезомиксные ($I_o \approx 0,8$) и олигомиксные ($I_o \approx 0,95$).

Р. Уиттекер (1980) предлагает различать α -разнообразие (разнообразие внутри сообщества, о котором только и шла, по существу, выше речь), β -разнообразие (разнообразие между местообитаниями) и γ -разнообразие (разнообразие для обширных биомов региона).

Нетрудно видеть, что, приложив немного фантазии, можно изобрести как угодно много показателей разнообразия, причем вновь изобретенные будут ничем не хуже уже существующих, как, впрочем, и ничуть не лучше.

В заключение необходимо заметить, что мнение о непосредственной связи устойчивости сообщества и его видового разнообразия, справедливость которого склонен принять автор, совсем не общепризнано. Можно привести немало примеров сообществ, которые оказываются весьма устойчивыми, хотя они вовсе не богаты видами. Обычно это бывает в экстремальных условиях среды (например, в засушливых или полярных районах), когда роль биотических взаимодействий ничтожна по сравнению с непосредственным воздействием мощных абиотических факторов.

Пространственная структура экосистемы

Сложности, возникающие при конкретных исследованиях

Несмотря на то, что общие принципы структуры и функционирования экосистем (биоценозов) исследованы достаточно хорошо, эколог, работающий в природе, с первых шагов сталкивается с массой трудностей. Дело в том, что экосистема вовсе не представляет собой что-то монотонное, составляющие ее особи и популяции размещаются в пространстве далеко не равномерно и далеко не независимо друг от друга. В биоценозе есть свои скопления особей и свои разреженные пространства, часто более или менее четко выражены определенные вертикальные ярусы.

Пищевые связи между популяциями почти никогда не бывают простыми. В сложных и разнообразных сообществах число пищевых объектов популяции одного вида может достигать десятков, а то и сотен. Благодаря этому образуются сложнейшим образом сплетенные пищевые сети. Маловероятно, чтобы у кого-нибудь хватило времени и сил для того, чтобы исчерпывающим образом описать подобную сеть хотя бы в одном-единственном биоценозе.

Конкурентные отношения чаще всего не проявляются столь явно, что бы мы могли счесть их бесспорными. Еще сложнее обстоит дело с отношениями взаимного или одностороннего притяжения между видами. В каждом конкретном случае выяснение причин, по которым два вида чаще встречаются совместно, чем порознь, оказывается для исследователя трудной, подчас неразрешимой загадкой.

К сказанному добавим, что биотоп вовсе не так однообразен, как представляется с первого взгляда. Так, например, песчаный пляж морского берега представляется нам совершенно однообразным биотопом, но, изучая распределение живущих в песке организмов, следует иметь в виду, что на разных участках пляжа в песке могут преобладать частицы разной величины, могут различаться расстояния между частицами, и это оказывает существенное влияние на его обитателей.

Естественной необходимостью оказывается хотя бы беглое описание пространственного устройства биоценоза.

Консорции

Понятие “консорция” было впервые введено в экологию В.Н. Беклемишевым и Л.Г. Раменским в начале 50-х годов. Под консорцией понимается комплекс организмов, тесно связанных между собой топически или трофически, причем чаще всего эта связь осуществляется через вид-эдификатор, то есть средообразующий вид.

В качестве примера можно взять любой вид деревьев в лесу совместно с приуроченными к нему организмами. Так, на стволе березы почти непременно обитают лишайники рода *Parmelia*, грибы-трутовики *Fomes* sp., под корой часто встречаются жуки — березовые заболонники (*Scolytus rutzeburgi*). На листьях поселяются четырехногие клещи *Eriophyes lionotus*, образующие характерные узелковые галлы, и *Aceria rudis*, чьи повреждения имеют вид красно-малиновых войлочков. Иногда мы встречаем листья, свернутые в трубку, внутри которой живут гусеницы листовертки *Epiblema solandiana* или листья, свернутые “фунтиком”, в которых обитают личинки жука-трубковерта *Deporaus betulae*. Разумеется, разные экземпляры берез будут демонстрировать нам не-

сколько различные по видовому составу и характеру взаимоотношений между видами консорции, однако все они будут в некоторых отношениях сходны, что позволяет заниматься их типизацией и классификацией.

Особенно важно изучение состава и структуры консорций у морских донных организмов, для которых подчас очень важны топические связи. Часто при этом на виде-эдификаторе поселяются консорты первого порядка, на них — консорты второго, на которых, в свою очередь, обитают консорты третьего порядка.

Консорции могут совершенно отсутствовать в сообществе (например, в сообществах прибрежных песчаных пляжей или илистого дна). В других ситуациях (сообщества каменистых россыпей морского дна) они представляют собой основную структурно-функциональную единицу биоценоза. Понятно, что в последнем случае исчерпывающее описание функционирования экосистемы невозможно без детального изучения структуры консорций и характера связей между видом-эдификатором и видами-консортами.

Синузии

Под синузией понимается группа видов, относящихся к одной или близким жизненным формам, к одному ярусу, которые встречаются совместно. Понятие синузии, изначально введенное геоботаниками (Гамс, 1918), было успешно применено в гидробиологии (Александров, 1984), так что может рассматриваться как общеэкологическое.

Сообщество соснового леса, например, можно рассматривать как сумму синузий сосны, брусничника, эпигейных лишайников и т.д. Характеристика конкретного фитоценоза при таком подходе будет определяться наложением синузий друг на друга. Скажем, если в одном месте нижний ярус соснового леса может быть представлен брусничкой и сопутствующими ей видами (“сосняк-брусничник”), то на некотором расстоянии он может оказаться состоящим из лишайников родов *Cladonia* и *Cladonia* (“сосняк лишайниковый”). Границы синузий, таким образом, вовсе не обязательно совпадают с границами фитоценоза; синузии ведут себя как самостоятельные единицы растительного покрова, наложение которых и приводит к появлению относительно дискретных единиц — фитоценозов.

Аналогичную картину мы наблюдаем при внимательном анализе населения морского дна. На рисунке 40 приведены данные по распределению синузий донных водорослей и животных на прибрежном склоне не дна Белого моря. По мере увеличения глубины синузии закономерно сменяются, а их наложение создает характерный облик биоценозов.

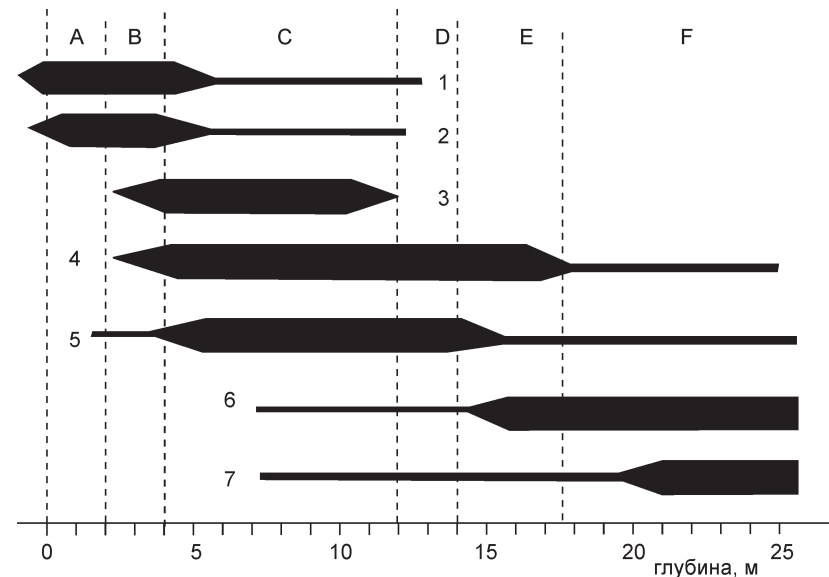


Рис. 40. Распределение синузий донных водорослей и животных на прибрежном склоне (Кибринские луды, Белое море; по Д.А. Александрову, 1984). Наложение нескольких синузий друг на друга позволяет достаточно четко выделить ассоциации бентосных организмов

1 — фукоиды; 2 — зеленые и бурые нитчатки; 3 — *Laminaria saccharina*; 4 — кустистые багрянки; 5 — многощетинковые черви *Nereis pelagica*, *Pista maculata*; 6 — морские желуди *Balanus balanus*, моллюски *Hiatella arctica*, брахиоподы *Hemithyris psittacea*; 7 — губки, гидроиды, мшанки, актинии.

Ассоциации: А — *Fucus serratus* + *Cladophora rupestris*; В — *Laminaria saccharina* + *Fucus serratus* + *Phyllophora* sp. + *Cladophora rupestris*; С — *Laminaria saccharina* + *Phyllophora* sp. + *Pista maculata* + *Caprella linearis*; D — *Phyllophora* sp. + *Pista maculata* + *Caprella linearis*; E — *Phyllophora* sp. + *Balanus balanus* + *Hiatella arctica*; F — *Balanus balanus* + *Porifera*, *Actinaria*

Отметим, что понятие синузии оказалось легко применимо к морскому бентосу в первую очередь потому, что здесь, как и в наземном растительном покрове, преобладают неподвижные модулярные организмы.

Подвижные организмы в экосистеме

При разграничении и нанесении на карту природных экосистем, будь то на суше или в море, обычно учитываются неподвижные или малоподвижные организмы. Это и понятно — именно они создают

в первую очередь лицо биоценоза, его физиономический облик. Кроме того, многие активно передвигающиеся животные не приурочены строго к одному биоценозу и могут свободно перемещаться из одного сообщества в другое. Перемещения связаны с питанием, поисками убежищ, суточными или сезонными миграциями и с десятками других причин, перечислить которое нет никакой возможности. В каждом сообществе животное оказывается достаточно активным и влияет на его функционирование, хотя влияние это может оказываться различным.

Так, морские птицы заметно воздействуют на прибрежную часть суши, где они строят гнезда. Обогащая почву пометом, они вызывают подчас появление специфичной орнитогенной растительности. В то же время море служит для них источником пищи, а часто убежищем и местом отдыха. Входя полноправным членом как в наземные, так и в морские экосистемы, они играют в них совершенно разную роль, занимают разные экологические ниши (понятие “экологическая ниша” нам еще предстоит обсудить более обстоятельно).

Важнейшая функция подвижных организмов состоит в переносе энергии и вещества из одной экосистемы в другую. Это настолько очевидно, что вряд ли требует подробных разъяснений или иллюстраций.

В заключение отметим, что если подвижные организмы зачастую не фигурируют в описаниях конкретных экосистем, то это вовсе не потому, что их роль незначительна. Скорее, дело тут в чисто методологических причинах: в особенностях методики их учета и значительных затрат времени на изучение их роли в той или иной экосистеме, которая, к тому же, может быть различной в разное время (скажем, роль птиц во время гнездования и подготовки к перелету по отношению к окружающим видам совершенно различна).

Разграничение и картирование сообществ

Некоторые сложности проблемы

Подобно большинству понятий, используемых в науке, понятие биоценоза (экосистемы) есть не что иное, как модель, т.е. идеализация, применение которой к решению практических задач сопряжено с определенными ограничениями. Если сугубо теоретические исследования чаще всего не принимают во внимание эти ограничения, то при составлении биоценологических карт их учет чрезвычайно важен. Это связано с двумя моментами. Во-первых, процедуре картирования должна пред-

шествовать процедура классификации первичных описаний биоценозов, объединения сходных биоценозов в группы, “типы биоценозов”, которые обычно называют ассоциациями. Во-вторых, возникает необходимость проведения границ между ассоциациями, которые в природе могут быть выражены очень нечетко. Из-за этого некоторые первичные описания биоценозов не удастся отнести к той или иной ассоциации, или же делать это придется произвольно.

Необходимо, наконец, иметь в виду, что первичное описание никогда не охватывает всего видового богатства и разнообразия сообщества; исследователь всегда ограничивается изучением нескольких систематических или экологических групп организмов. Так, при выполнении геоботанического описания полностью выпадает животная компонента сообщества, не учитывается население почвы, лесной подстилки и т.д. Гидробиолог может ограничить свою работу описанием только макробентоса (под макробентосом обычно подразумевают организмы, которые после промывки грунта остаются на сите с ячейей 1 мм), зоо- или фитопланктона. Понятно, что адекватность выбранного способа описания сообщества конечной задаче исследования очень важна.

Не будем возвращаться еще раз к спору “дискретников” и “континуалистов”, отметим только его сугубо теоретический характер. Практика все равно вынуждает ученых составлять лесоустроительные карты, карты луговых угодий или бентосных сообществ моря, на которых изображение сообществ не может не носить дискретного характера.

Вопросам выделения и картирования сообществ посвящена обширнейшая литература. Особенно часто и интенсивно они обсуждают в геоботанике, которая первой столкнулась со сложностью этой проблемы (Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969; Миркин, 1985; Миркин, Наумова, 1998). Сходные проблемы обсуждаются в почвенной зоологии и в гидробиологии. Ниже мы остановимся на некоторых положениях, выработанных в ходе многолетних дискуссий. Часть из них не вызывает особых споров, тогда как другие остаются предметом острой полемики.

Основные требования к первичному описанию

Считается более или менее бесспорным, что первичные описания (описания пробных площадей, планктонных, бентосных или почвенных проб и т.п.) принадлежат к одной и той же ассоциации в том случае, если они достаточно сходны по видовому составу и показателям обилия отдельных, особенно наиболее обычных и обильных видов. Эти описания, с которыми непосредственно работает исследователь, назо-

вем для краткости операбельными биоценотическими единицами (ОБЕ). Таким образом, весь комплекс ОБЕ представляет собой первичную матрицу, где первый столбец представляют виды, а первую строку — номера ОБЕ. Остальные элементы матрицы, представляют собой некоторые показатели обилия (включая нулевые) каждого вида в каждой из ОБЕ.

Этими показателями могут быть частота, проективное покрытие, плотность, биомасса, произведение двух последних величин или квадратный корень из него, или, наконец, просто данные о наличии или отсутствии видов. Получение последнего показателя требует меньше всего затрат, но он и наиболее несовершенный из всех — ясно, что роль вида в сообществе определяется не столько его наличием, сколько обилием.

Составление первичной матрицы данных — далеко не механический процесс. Прежде всего, из нее следует исключить виды, показатели обилия (или наличия) которых неадекватны методам сбора или наблюдений. Так, например, при сборе материала дночерпателем не следует учитывать крупные подвижные организмы, которые попадают в это орудие лова довольно редко, но из-за крупных размеров могут вызвать неоправданный “отскок” соответствующих ОБЕ. Некоторые таксономические группы не удастся определить до вида; тогда их либо надо не учитывать вовсе, либо учитывать по суммарным показателям обилия, что кажется предпочтительным. Если в материале представлены только данные по наличию и отсутствию видов, не следует учитывать виды, встреченные во всей серии ОБЕ; неинформативность таких видов очевидна.

Некоторые исследователи считают возможным редуцировать список за счет видов редких с низкими показателями обилия (Lie, Kelley, 1970; Lie, 1974). В самом деле, результаты группировки ОБЕ полного и редуцированного списка оказываются достаточно сходными. В то же время исключение из анализа какой-то таксономической или экологической группы организмов полностью иногда резко искажает конечный результат. По крайней мере, так происходило при работе автора с сообществами морского бентоса.

Опыт показал, что на результаты анализа практически не влияют виды, встреченные менее чем в 10–15% ОБЕ. Подобная редукция может значительно сократить затраты труда и времени исследователя, но и таит в себе известную опасность. Дело в том, что некоторая ассоциация может быть реально представлена двумя-тремя ОБЕ, а потому доминирующие в ней виды при достаточно большом общем количестве

ОБЕ окажутся в числе редких, и мы рискуем убрать из анализа целую ассоциацию только по причине того, что она занимает малую площадь. Как и во многих других случаях, в описанном остается надеяться на опыт и интуицию исследователя, которые только и могут предотвратить ошибки подобного рода.

При использовании количественных показателей обилия часто необходимо их логарифмирование (или применение ф-преобразования Фишера). Это связано с тем, что многие методы объединения ОБЕ в группы используют модели, основанные на нормальном распределении исходных вариантов, тогда как у эколога чаще всего нет никаких сведений о характере этого распределения. Логарифмирование позволяет, по крайней мере, приблизить распределение исходных данных к нормальному.

Классификация и ординация

Возможны (и применяются) два различных подхода к группировке ОБЕ. При первом — классификационном — все описания разделяются на четкие группы без всяких переходов и, соответственно, подбирается метод группировки. Понятно, что классификация дает результаты, удобные для дальнейшего картирования, но понятно и то, что жесткость классификационного подхода не позволяет достаточно адекватно отобразить реально существующую в природе картину. Очень редко ассоциации разграничены столь резко, что ни одно описание не попадает в зону экотона — переходную между сообществами.

При втором подходе — ординационном — выбираются менее жесткие методы группировки, предусматривающие наличие переходных между двумя или более группами ОБЕ. Очевидно, что такой подход более биологичен, но и оказывается более сложным при оценке полученного результата.

Следует заметить, что при любой технике группировки какие-то ОБЕ оказываются вне выделенных групп. Это может быть связано с двумя причинами. Первая — случайный отскок данной выборки, данного описания, связанный, как правило, с несовершенством методики описания или взятия проб. Второе — пробная площадь пришлась на экотон и несет в себе признаки разных экосистем, причем эти признаки могут быть слабо выражены. Можно считать нормальным случай, когда не поддаются группировке около четверти включенных в анализ ОБЕ. Если их доля оказывается больше, исследователю стоит задуматься, адекватны ли друг другу способ формирования ОБЕ и выбранный метод группировки.

Оценка сходства между разными ОБЕ

Начнем с простейшего случая – использования качественных, а не количественных данных. Как я уже упоминал, такой исходный материал — не лучший для анализа и выделения сообществ, но во многих случаях другой материал получить трудно, а иногда и невозможно. Так, если проводится исследование сообществ морского дна с помощью драг или тралов, то любые количественные оценки обилия того или иного вида могут быть только очень приблизительными и отражать не столько его реальное обилие на дне, сколько особенности работы орудия лова, его “уловистость”.

Группировка ОБЕ, содержащих лишь сведения о наличии и отсутствии видов, производится с помощью составления диагональной матрицы коэффициентов попарного сходства всех ОБЕ друг с другом. Для этого можно использовать широко распространенные показатели видового сходства, которые основаны на отношении числа общих видов в двух списках и общего числа видов в них. Реже применяются отношения общего числа видов к числу видов в одном из них, обычно в большем из двух (коэффициенты включения). В литературе описано множество таких показателей, причем все они основаны на одних и тех же исходных величинах, вследствие чего их применение дает приблизительно одинаковые результаты. По этой причине для практического применения можно рекомендовать наиболее простые из них.

Широкой популярностью пользуется коэффициент Жаккара:

$$k_i = \frac{S_0}{S_i + S_k - S_0},$$

где S_0 — число общих в двух списках видов, S_i и S_k — числа видов в двух разных списках. Достоинства этого показателя состоят в его простоте и понятности смысла — доля (или процент) общих видов в двух описаниях. Близок по смыслу и тоже очень прост коэффициент Сёренсена-Чекановского:

$$k_s = \frac{2S_0}{S_i + S_k},$$

Упомянем еще коэффициент Кульчинского, который представляет собой отношение числа общих в двух списках видов к числу видов, встреченных только в одном из двух списков:

$$k_k = \frac{S_0}{S_i + S_k - 2S_0}.$$

Все перечисленные и многие другие показатели сходства учитывают только те виды, которые встретились в двух ОБЕ, и игнорируют

сходство по отсутствию видов, встреченных во всей серии ОБЕ. Приведем один из показателей, учитывающий и такие виды, который достаточно часто используется, — индекс Сокала и Майченера:

$$k_{SM} = \frac{S_0 + S_N}{S_i + S_k},$$

где S_N — число видов, не встреченных в паре сравниваемых ОБЕ, но входящих в общий видовой список серии. Заметим, что против такого подхода сразу же возникает серьезное возражение. Если показатель сходства учитывает отсутствующие в сравниваемых ОБЕ виды, он в слишком большой степени зависит от редких видов, роль которых в экономике экосистемы незначительна, да и отсутствие какого-то редкого вида в конкретной выборке может быть чисто случайным.

Не будем задерживаться дальше на использовании индексов сходства, основанным на качественных данных, тем более что на русском языке опубликован прекрасный обзор Ю.А. Песенко (1982), специально посвященный этому предмету.

Естественно, что в экологических исследованиях, в отличие от флористических или фаунистических, предпочтение отдается индексам общности, основанным на данных об обилии видов. Методы разграничения, основанные на количественных данных, не менее разнообразны, чем основанные на данных качественных.

Если у геоботаников есть возможность объединять описания пробных площадей в один фитоценоз или фитоценозов — в одну ассоциацию на основании “физиономического сходства”, то при изучении населения водоемов или почвы исследователь работает вслепую и вынужден обращаться к тем или иным методам формального объединения ОБЕ. Впрочем, эти методы широко применяются и экологами-ботаниками. Ниже мы опишем некоторые из таких более или менее формальных методов, заранее оговорив, что выбрать из них “самый лучший” невозможно.

Большой популярностью пользуется метод В.П. Воробьева (1949), состоящий в том, что описания объединяются в одно сообщество на том основании, что в них доминирует один и тот же вид. В ботанических работах и во многих работах гидробиологов такой подход отражен даже в названиях выделенных ассоциаций, которые включают у геоботаников, например, названия доминант, относящихся к разным растительным ярусам: “сосняк-брусничник”, “ельник-кисличник” и т.д. Аналогичным образом принято называть ассоциации у гидробиологов: “*Macoma balthica* — *Scoloplos armiger*”, с той только разницей, что второй вид в названии — субдоминант.

Метод выделения сообществ по виду-доминанту привлекает своей простотой и легкостью, но страдает очевидными недостатками. Во-первых, вид может оказаться в пробе доминантом из-за небольшого объема выборки, тогда как в действительности им не является. Этот недостаток особенно существенен при работе с почвенными животными или донными гидробионтами, поскольку в это случае размер пробных площадей неизбежно мал. Во-вторых, возможен случай полидоминантных сообществ, в которых количественные различия между доминирующими видами не выходят за пределы случайных. При “доминантном” подходе нередко случается, что результаты двух следующих друг за другом съемок оказываются совершенно различными, причем различия не поддаются никакому разумному объяснению.

Более привлекательной выглядит группировка ОБЕ с помощью различных методов многомерной статистики.

Один из таких методов — измерение эвклидова расстояния между ОБЕ в многомерном пространстве. Пусть у нас имеется две ОБЕ, различающиеся по обилию (выбор показателя обилия в этой ситуации зависит исключительно от исследователя) одного лишь вида. Тогда на числовой оси они будут изображены точками с координатами x_1 и x_2 , а расстояние между ними будет $R_{12} = x_1 - x_2$. Заметим, что возможна ситуация $x = 0$, что не должно смущать. Теперь возьмем случай, когда они отличаются по двум видам: x и y . Нанесем значения обилия вида у на ось ординат. Тогда наши ОБЕ будут заданы на плоскости точками с координатами x_1, y_1 и x_2, y_2 , а расстояние между ними составит

$$R_{12} = \sqrt{(x_1 - x_2)^2 + (y_1 - y_2)^2}.$$

При добавлении вида z ОБЕ оказываются точками в пространстве, а расстояние между ними:

$$R_{12} = \sqrt{(x_1 - x_2)^2 + (y_1 - y_2)^2 + (z_1 - z_2)^2}.$$

Продолжая рассуждать точно так же, выведем общую формулу для расстояния между двумя ОБЕ в пространстве обилий s видов:

$$R_{12} = \sqrt{\sum_{i=1}^s (x_{i1} - x_{i2})^2}.$$

Далее ОБЕ объединяются в группы с минимальными расстояниями между всеми членами группы, оценивается экологичность полученной группировки. Заметим, что ранг полученных групп может оказаться

разным в зависимости от очень многих причин, и никакая математическая процедура не может помочь его определить.

Логичность описанного метода, не вызывает, на первый взгляд, никаких сомнений. В самом деле, чем вид обильнее в пробе, тем сильнее он “оттягивает” свою ОБЕ по соответствующей оси. Напротив, чем ниже обилие вида, меньше его тем значение для группировки. В то же время у этого метода очень велика зависимость результата от выбора показателя обилия. В некоторых случаях обилие вида-доминанта настолько превышает обилие остальных, что конечный результат зависит только от него. В этом случае громоздкая процедура подсчета эвклидова расстояния приводит к тем же результатам, что и простейшая группировка по доминантам.

Можно осуществить группировку ОБЕ, подсчитав коэффициенты множественной корреляции между ними, принимая за признаки показатели обилия каждого вида (как и в предыдущем случае, включая нулевые). Описания, наиболее сильно коррелирующие между собой, образуют корреляционные плеяды (термин П.В. Терентьева), которым мы и придаем значение сообществ того или иного ранга.

Можно, наконец, воспользоваться и более мощными методами многомерной статистики, такими, как, например, метод главных компонент. В нашу задачу не входит их описание; достаточно подготовленный читатель может найти их описание в соответствующей литературе. Если он к тому же располагает тем или иным пакетом статистических программ, у него есть возможность получить результат без больших затрат времени.

Отметим одну опасность использования любых методов многомерной статистики, которая часто недооценивается. Высокое сходство между ОБЕ может возникать за счет обилия в каждом из описаний нулевых значений обилия видов, иначе говоря, в одно сообщество попадают описания по признаку не наличия, а отсутствия в них многих видов. Понятно, что такое «сходство» — чисто математическое, и с биологической же точки зрения ценность его невелика.

Заключая эту главу, я хотел бы сделать следующее замечание. При выделении, описании и картировании биотических сообществ никакой, даже самый сложный и совершенный математический аппарат не гарантирует получение приемлемых результатов, если исследователь нечетко поставил задачу или тщательно не продумал процедуру формирования исходной матрицы данных. Для эколога более важным представляется та идеология, которая лежит в основе его работы, чем тот математический аппарат, которым он будет пользоваться.

Опыт показывает, что всегда есть ОБЕ, которые образуют компактные, “хорошие” группы, но всегда найдется и какое-то количество таких, которые образуют расплывчатые облака точек вокруг этих четко очерченных групп. Изменение способа группировки не изменит этой ситуации, поскольку она, вероятнее всего, отражает естественную закономерность: в какой-то области биоценоз более или менее однороден и обладает в разных ее точках сходными статистическими показателями (число видов, видовой состав, показатели обилия массовых и наиболее обычных видов и т.п.). Это ядро сообщества. Вокруг ядра располагаются ОБЕ, не обладающие всеми свойствами сообщества. Они составляют его периферическую зону (последние фразы не следует, конечно, воспринимать строго геометрически!). Более того, некоторые из них могут обладать характерными чертами не одного, а двух или даже трех сообществ, относясь, таким образом, к переходным между сообществами зонам. Сам по себе этот факт не должен смущать и приводить к мысли, что при нечетких границах возникает сомнение в реальности существования самих биоценозов. Дело в том, что биоценозы следовало бы уподоблять не организмам, как это нередко делается, а скорее государствам, самостоятельное существование которых не зависит от того, отмечены ли границы между ними колочей проволокой.

Экологическая ниша

Общее понятие об экологической нише

Под экологической нишей вида подразумевается его роль в экосистеме. Если говорить об экологической нише вообще, то она включает в себя и расположение особей вида в пространстве, и его трофические связи, и его взаимоотношения с хищниками, конкурентами, паразитами и т.д. Ю. Одум очень удачно сравнил экологическую нишу вида в природе с положением человека в обществе. Это роль его на работе, в семье, взаимоотношения с соседями и все такое прочее. В то же время нередко понятие экологической ниши сужается. Часто говорят: “трофическая ниша”, топическая ниша”. Обычно по контексту хорошо понятно, о многомерной или одномерной нише идет речь. Хотя понятие “экологическая ниша” сформировалось еще в первой четверти прошлого века благодаря работам Джозефа Гринелла и Чарлза Элтона, её наиболее строгое определение было дано лишь сравнительно недавно Д. Хатчинсоном (Hutchinson, 1965), который предложил рассматривать нишу как некий объем внутри многомерного пространства всех воздей-

ствующих на популяцию факторов — как абиотических, так и биотических. Как важное достоинство такого подхода Ю. Одум отмечает возможность количественного описания ниши, пригодного для математических манипуляций. Правда, эта возможность всегда будет ограничена числом факторов, воздействие которых на популяцию удалось изучить.

Считается, что в одной экосистеме не может существовать двух или большего числа видов, занимающих строго одну и ту же нишу. Собственно, это утверждение можно рассматривать как следствие принципа конкурентного исключения (теоремы Гаузе). Вероятнее всего, если возникает впечатление, что два вида организмов в одной и той же экосистеме занимают одну и ту же нишу, оно может быть следствием недостаточной степени изученности биологии этих видов.

Фундаментальная и реализованная ниши

Принято различать фундаментальную и реализованную экологические ниши. Под фундаментальной нишей Хатчинсон подразумевает наибольший возможный для заселения объем многомерного пространства, “наибольший гиперобъем”. Естественно, что фундаментальная ниша может быть заполнена только при отсутствии конкурентов, врагов, при максимально благоприятных значениях всех факторов, то есть в том случае, если бы экосистема состояла из единственного вида соответствующего трофического уровня. Нечто близкое, впрочем, с множеством оговорок, мы можем наблюдать при выращивании культурных растений на больших площадях, когда о благополучии растений постоянно заботится человек, уничтожающий конкурентов (сорняки) и врагов (насекомые-вредители и т.п.). Реализованная ниша соответствует тому объему многомерного пространства, который популяция реально занимает в экосистеме, вернее, который ей удастся занять в тех или иных конкретных обстоятельствах.

Структура ниш в сообществе

Обычно виды, относящиеся к одному таксоценозу (гильдии), то есть такие, которые близки между собой таксономически и роль которых в сообществах достаточно близка, сосуществуют в одной экосистеме благодаря тому, что их ниши расходятся по какому-то одному или нескольким факторам.

Примеров такого рода расхождения экологических ниш множество. Так, обычные в наших хвойных лесах большой пестрый дятел и желна ведут очень сходный образ жизни; конкуренция между ними снижа-

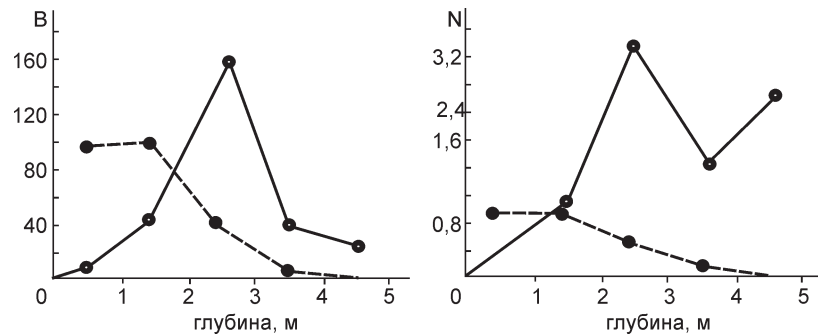


Рис. 41. Разделение экологических ниш двух видов Priapulida в верхней сублиторали Белого моря по глубине.

Сплошная линия — *Priapulid caudatus*, пунктирная — *Halicriptus spinulosus*; а — биомасса (В, миллиграммы на станцию), б — плотность (D, число экземпляров на станцию). На оси абсцисс — глубина в метрах

ется за счет разного способа питания. Если большой пестрый дятел (*Dendrocopus major*) питается насекомыми, обитающими под корой, и семенами хвойных, желна (*Dryocopus martius*) предпочитает муравьев, особенно крупных муравьев-древоточцев *Camponotus herculeanus*. Два вида приапулид (Priapulida), обитающие в Белом море, двигаются и питаются практически одинаково. В то же время *Halicriptus spinulosus* начинает встречаться с нижней литорали, дает пик обилия на глубине 0–2 м, а глубже 4 м не встречается. Другой вид, *Priapulid caudatus*, встречается только в сублиторали, достигая максимального обилия на глубине 2–3 м (рис. 41).

В пределах одной гильдии экологические ниши входящих в ее состав видов могут либо не перекрываться и не соприкасаться друг с другом, либо не перекрываться, но соприкасаться, либо, наконец, перекрываться. Понятно, что в первом случае экологическое пространство сообщества не заполнено и возможно вселение новых видов. Во втором случае вселение нового вида возможно лишь благодаря вытеснению кого-то из “старожилов” более конкурентоспособным пришельцем. В третьем случае налицо конкуренция между входящими в состав таксоцена видами и вселение новых видов представляется маловероятным. Естественно, что виды одного таксоцена не могут не быть в той или иной степени конкурентами, поэтому первый вариант невозможен, а второй маловероятен. В процессе длительного отбора любое сообщество “стремится” к минимизации конкуренции и максимальному запол-

нению экологического пространства, иначе говоря, к реализации второго из перечисленных вариантов.

Модель, представляющую достаточно строгое математическое описание второго варианта (ниши соприкасаются и не перекрываются), предложил в 1957 г. американский эколог Р. Мак-Артур. Его модель “разломанной палки” (broken stick model) исходит из предположений, что а) ресурс одномерен; б) ресурс используется в сообществе полностью и в) конкурентная способность видов — величина случайная, а следовательно и обилия видов распределены случайно. Ресурс можно представить себе в виде палки, разделенной при S видах на $S-1$ частей. Если разломать палку по границам ниш, их размеры будут задаваться рядом:

$$p_r = \frac{N}{S} \sum_{i=1}^r \frac{1}{S-i+1},$$

где S — число видов, N — число особей, i — место вида в последовательном ряду от наименее к наиболее обильным, r — место вида с относительным обилием p_r в этом ряду. Оказалось, что реальные данные могут хорошо соответствовать модели Мак-Артура, а могут не соответствовать вовсе.

Ограниченность модели несомненно связана с довольно жесткими и не всегда реалистическими исходными ограничениями. Особенно неприемлемым следует считать представление об одномерности ресурсов, что по существу означает конкуренцию за один-единственный ресурс, тогда как все остальные имеются в избытке. Ясно, что это почти невероятный случай.

Из приведенных рассуждений следует любопытное обстоятельство — в сообществе может оказаться свободная, никем не занятая экологическая ниша. Если согласиться с этим утверждением, экологическая ниша перестает быть характеристикой популяции определенного вида в определенном сообществе и приобретает черты некоего абстрактного понятия. Иной раз в таком смысле и употребляют этот термин: “свободная экологическая ниша”, например. Естественно, при удачном стечении обстоятельств она может быть заполнена.

Попробуем разобрать два примера подобного заполнения пустующих ниш.

В 1948 году в Черном море неподалеку от Новороссийска был обнаружен крупный дальневосточный брюхоногий моллюск *Rapana thomasi*. Вскоре он стал попадаться все чаще и чаще, а уже к концу 50-х годов стал одним из самых обычных видов на мелководьях

моря. Предполагается, что он был завезен на днище какого-то судна (или судов) в виде кладки. До появления рапаны в Черном море не было крупных улиток-хищников, в то же время потенциальная пища — устрицы и мидии — имела в избытке, тогда как хищников, которые достаточно крупны и сильны, чтобы питаться рапанами, не оказалось. Можно ли в этом случае говорить о том, что рапана заняла пустовавшую в Черном море нишу крупного хищного брюхоногого моллюска? Думаю, что нет. Наверное, правильнее было бы считать, что рапана появилась в Черном море вместе со своей нишей, расширив таким образом его экологическое пространство ещё на одну нишу.

Другой пример. В ходе многолетних наблюдений автора и его коллег за донным населением небольшого островного заливчика на Белом море было отмечено своеобразное явление. Некоторые виды детритофагов, устойчивых к сероводороду, отсутствовавшие или крайне немногочисленные в бентосе этого водоема в предыдущие годы, в 1989–95 годах резко увеличили свою численность, демонстрируя характерную картину экспоненциального роста (рис. 42). Взрывной рост численности этих видов был связан с увеличением содержания органики в прибрежной части водоема, т.е. с эвтрофикацией. Причины эвтрофикации нас сейчас не интересуют, важно то, что возник избыток пищевого ресурса, который не мог быть использован видами, обитавшими здесь ранее. Иначе говоря, возникли условия для возникновения новой экологической ниши, которая и была заполнена видами-пришельцами. По мере исчерпания ресурса, некоторые из этих видов резко снизили свое обилие (рис. 42а и 42в). В этом случае мы сталкиваемся с ситуацией, когда появление в сообществе новых видов с новыми экологическими нишами было вызвано изменением во внешней среде, что можно расценивать скорее как изменение характера экологического пространства, чем как его расширение.

Приведенных примеров, видимо, достаточно, чтобы убедить читателя в том, что экологическая ниша — понятие, которое нельзя отделить от популяции, ее занимающей. Конечно, ничего крамольного в употреблении таких словосочетаний, как “свободная ниша”, “пустующая ниша”, “потенциальная ниша”, нет: читателю всегда понятно, о чем идет речь.

Следует иметь в виду, что для разных видов экологическая ниша может быть ограничена разными пространственными рамками. Так, очевидно, что крупный подвижный хищник не ограничивается пребыванием в одной экосистеме, тогда как экологическая ниша малоподвижных и неподвижных видов может быть ограничена пределами одной

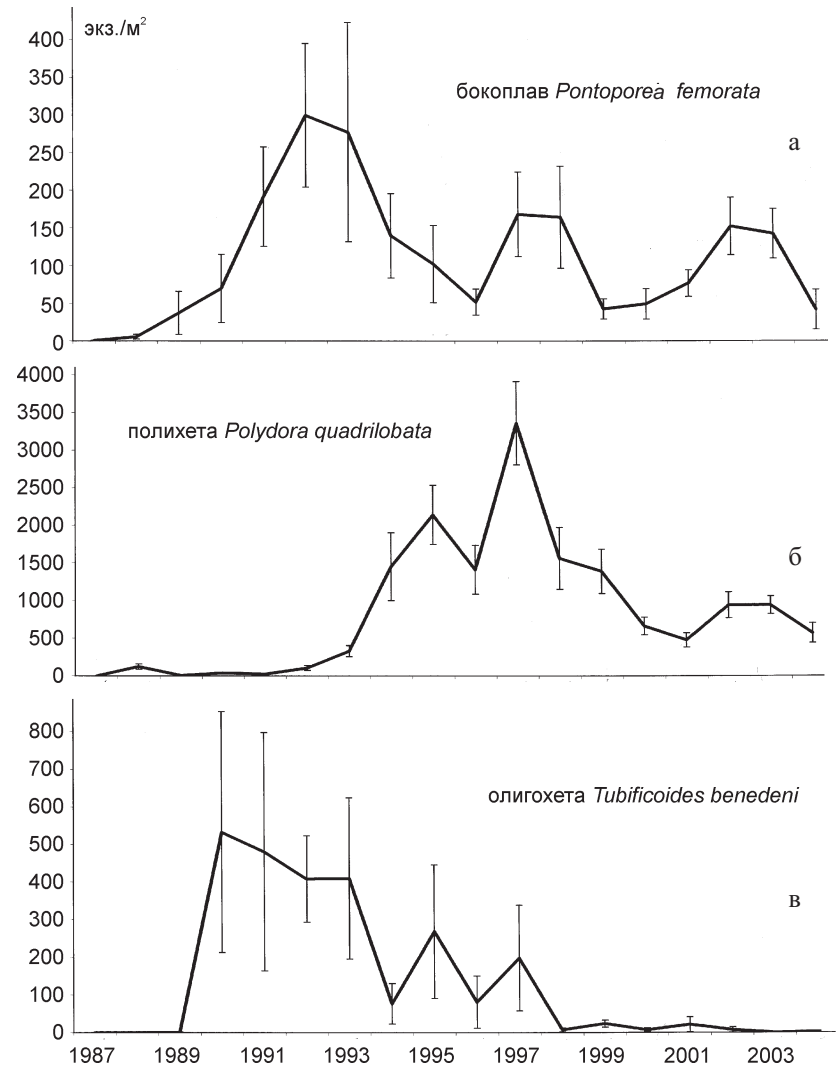


Рис. 42. Динамика плотности (D, экз./м²) некоторых видов детритофагов в Илистой губе острова Горелого (Белое море) в 1987–95 гг.:

а — бокоплав *Pontoporeia femorata*, б — многощетинковый червь *Polydora quadrilobata*, в — малощетинковый червь *Tubificoides benedeni*

небольшой консорции. Эта особенность хорошо иллюстрируется сравнением Ю. Одума экологических ниш с профессиями человека. Если разнорабочий может найти себе работу (нишу) повсюду, то учитель — только в населенном пункте, пусть небольшом, а юристу или университетскому профессору нужен уже город довольно значительного размера. Сходным образом экологические ниши ряда видов могут охватывать не одно, а несколько различных сообществ, у других — помещаться в пределах сообщества, у третьих — занимать лишь незначительную его часть.

Изучение ширины экологических ниш, их перекрывания (или неперекрывания) в сообществе есть не что иное, как изучение связей между популяциями, составляющими сообщество, изучение его структуры. Не будет преувеличением сказать, что ни для одного природного биоценоза эта структура не изучена полностью; более того, эта задача кажется практически невыполнимой. Тем не менее, если мы признаем за сообществом любого ранга свойство структурированности, а не считаем его всего лишь статистическим описанием, к выполнению этой задачи надо стремиться, ибо важен каждый шаг, приближающий нас к познанию структуры сообщества.

Изменения в экосистемах

Понятие о климаксе и колебаниях в экосистемах

Все, что до сих пор говорилось о природных экосистемах, оказывается справедливым только при том условии, если система оказывается в состоянии равновесия, или климакса. В этом случае создаваемая в ней продукция расходуется полностью или же существуют стабильные каналы, по которым она поступает из других экосистем или наоборот — уходит в другие экосистемы. Видовой состав и видовая структура экосистемы при климаксе стабильны. В климаксном сообществе накапливается максимально возможная в данном биотопе и географической местности энергия.

Существует две концепции климакса. Согласно одной из них, в каждой конкретной местности возможно только одно климаксное сообщество, все же остальные, которые мы наблюдаем, есть разные стадии приближения к нему. Другая концепция исходит из признания возможности нескольких климаксных сообществ в одной и той же местности, что зависит от различий в условиях окружающей среды. Как справедливо отметил Ю. Одум (1986), вторая концепция представляется более реалистичной.

Полезно заметить, что признание климакса совершенно не подразумевает отсутствия каких-либо колебательных процессов внутри экосистемы. Самый распространенный пример таких колебаний — сезонные изменения сообществ умеренного пояса. Амплитуда колебаний в этом случае столь велика, что меняется самый тип функционирования экосистем — автотрофный летом и гетеротрофный зимой.

В некоторых случаях мы сталкиваемся с известными трудностями в применении понятия климакса. В первую очередь, речь идет о системах, которые могут существовать только при условии регулярных катастроф. Таким катастрофическим фактором для биоценозов сухих и жарких районов может служить пожар (Одум, 1969). В сухом климате бактерии и грибы перестают справляться с минерализацией органики, что приводит к истощению почвы и гибели растительности. Если бы не периодические пожары, разрушающие органические вещества, такие экосистемы быстро бы истощились и сменились сообществами пустынного типа. Другим примером может служить сообщество штормовых выбросов на берегу моря. В выброшенных морем водорослях начинаются процессы гниения, что дает возможность поселиться олигохетам, личинкам некоторых мух, которые служат пищей многочисленным насекомым и паукам. Время от времени выбросы смываются штормом и на их месте появляются новые. Если этого не происходит, водоросли высыхают и не могут уже служить пищей олигохет, вслед за которыми исчезает и остальное население выбросов.

В только что приведенных примерах катастрофический фактор выступает как чисто внешний по отношению к сообществу, но возможно и эндогенное происхождение колебаний. Красивый пример внутреннего механизма колебаний приводят В.В. Луканин, А.Д. Наумов и В.В. Федяков (1986, 1990) для сублиторальных мидиевых банок в Белом море. После оседания личинок образуется плотное поселение моллюсков, скрепленных между собой и прикрепляющихся к субстрату бирусными нитями. В относительно стабильных и благоприятных условиях сублиторали выживаемость моллюсков довольно велика, размер моллюсков постепенно увеличивается, банка “старееет”. Молодым особям здесь не поселиться, поскольку мидии — фильтраторы, поэтому они препятствуют оседанию любых планктонных личинок, в том числе и собственного вида. Не исключено также, что взрослые особи выделяют какие-то вещества, отпугивающие личинок. Одновременно в банке происходит накопление органики за счет продуктов жизнедеятельности моллюсков. После гибели моллюсков от старости на месте

банки остается ил, в котором идут процессы сероводородного брожения. Возобновление поселения становится возможным только после того, как придонные течения размоют ил и сделают возможным оседание новых личинок. Продолжительность цикла, таким образом, оказывается равной продолжительности жизни моллюсков плюс некоторое время, затраченное на вымывание ила. В случае с мидиями трудно выделить стадию климакса, хотя описанные циклы повторяются с завидным постоянством.

Таким образом, в ряде ситуаций равновесным следует признавать не статическое, а колебательное состояние экосистемы.

Общее представление о сукцессии

В отличие от колебательных процессов процесс направленного изменения экосистем называют сукцессией. Считается бесспорным, что сукцессия — достаточно четко запрограммированный процесс, включающий в себя серию стадий, которые возможно предсказать заранее. Каждая из стадий имеет свой срок существования, причем достаточно продолжительный. По этой причине во многих конкретных случаях нам трудно отличить климаксное сообщество от какой-либо из подобных сериальных стадий.

Принципиально возможны три варианта сукцессии. При первичной сукцессии экосистема возникает на “пустом месте”:

$$0 \rightarrow X.$$

При вторичной сукцессии происходит замена одной экосистемы на другую:

$$X \rightarrow Y.$$

Наконец, третья возможность, специального названия не имеющая, — гибель экосистемы и замена ее “пустым местом”:

$$X \rightarrow 0.$$

Как эти варианты реализуются на практике? Есть ли какие-то общие закономерности сукцессионных процессов? Ответить на эти вопросы достаточно сложно, поскольку в природе процесс сукцессии занимает гораздо больше времени, нежели продолжается человеческая жизнь, а сами вопросы возникли сравнительно недавно, так что мы не можем воспользоваться опытом предыдущих поколений. Сложившуюся, казалось бы, тупиковую, ситуацию несколько помогает прояснить известная простая экспериментальная модель сукцессии.

Маргалефова модель сукцессии

Р. Маргалеф, предложивший простую модель сукцессии (рис. 43), исходил из того обстоятельства, что механизм сукцессии включается при нарушении энергетического баланса ($P = R$). В старую устоявшуюся *in vitro* культуру планктонных организмов, которая характеризовалась высоким видовым разнообразием и низким значением отношения валовой продукции к биомассе (P/B), он добавил некоторое количество питательной среды. Далее в течение примерно трех недель отслеживалось изменение показателей видового разнообразия, разнообразия пигментов и отношения P/B .

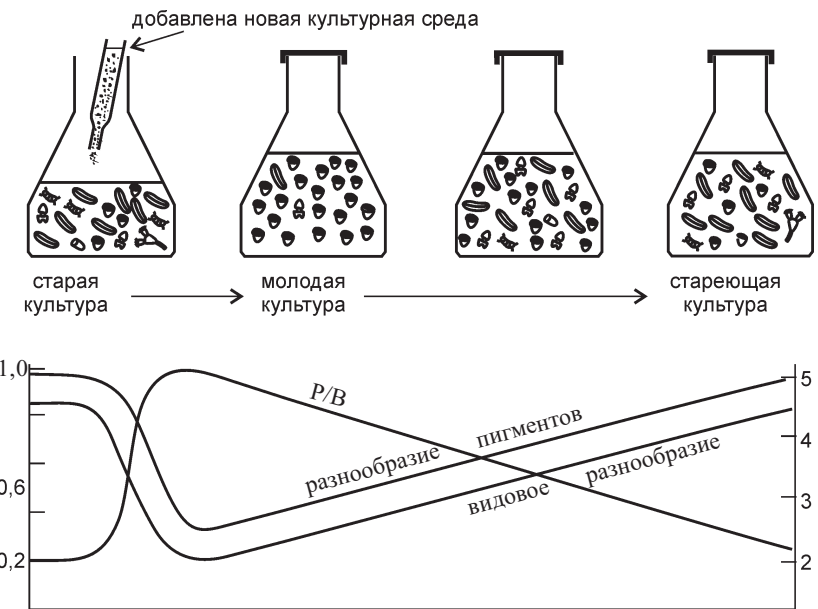


Рис. 43. Маргалефова модель сукцессии (из Е. Одум, 1969). Старая культура (слева) характеризуется разнообразием видов и пигментов, но невысоким отношением чистой продукции к биомассе. Добавление некоторого количества свежей среды переводит сукцессию в движение. Первая, или молодая стадия характеризуется доминированием немногих видов (следовательно, малым разнообразием) и относительно высоким темпом чистой продукции. По мере старения (на протяжении трех недель) разнообразие понижается, а продукция возрастает.

На осях ординат слева — отношение продукции к биомассе (кривая 1), справа — разнообразие (кривая 2). Но оси абсцисс — время

В исходном состоянии отношение P/B невелико, поскольку создаваемое в системе вещество расходуется почти полностью и чистая продукция невелика. В то же время достаточно велико как видовое, так и биохимическое (пигментное) разнообразие. При появлении дополнительного количества пищевого ресурса картина меняется. В силу некоторых биологических особенностей поначалу новым ресурсом могут воспользоваться очень немногие виды, которые и дают вспышку численности. В результате резко возрастает продукция сообщества, а, стало быть, и коэффициент P/B , тогда как видовое разнообразие снижается за счет возрастания доли доминирующих видов. В этот момент сукцессии продукция сообщества превышает его дыхание и отношение P/R превышает единицу. Система приобретает явно выраженный автотрофный характер. Затем по мере “старения” культуры виды, завоевавшие поначалу доминирующее положение, постепенно вытесняются другими, видовое и биохимическое разнообразие повышаются, а отношение P/B уменьшается. Постепенно эти показатели стабилизируются и сообщество приобретает черты климаксного. При этом его видовой состав, виды-доминанты могут оказаться иными, нежели в начале эксперимента. Естественно, что при сукцессии возможен и иной путь: на начальной стадии может резко возрасти доля гетеротрофных организмов.

Можно спорить, насколько удачно общий характер сукцессии отражается моделью Маргалефа; нельзя, однако, не признать, что полученная им картина хорошо совпадает с тем, что нам удастся наблюдать в природе.

Первичная сукцессия

Представим себе процесс зарастания голых скал (хорошей моделью такой первичной сукцессии служит зарастание каменных построек, например, стен старинных крепостей, развалин и т.п.). Первыми поселенцами в умеренной климатической зоне оказываются корковые лишайники (например, *Xanthoria* sp.) и некоторые мхи (*Andreaea rupestris*, *Hedwigia ciliata*, *Racomitrium* sp). Со временем эти растения отмирают, и в щелях увеличивается содержание органики. Почвой это назвать еще нельзя, но тем не менее создаются условия для прорастания случайно залетевших семян. Обычно первыми цветковыми растениями оказываются злаки, за ними следуют колокольчики (*Campanula* spp.), разные виды гераней (*Geranium* spp.), гвоздичных (*Caryophyllaceae*), лютики (*Ranunculus* spp.) и другие. Постепенно они начинают теснить лишайники и мхи. С появлением цветковых растений появляются и их непременные спутники — насекомые. На более поздней ста-

дии сукцессии могут появиться не только травянистые, но и древесные растения, скажем, береза. Разумеется, виды могут быть и иные — приведенная картина относится к умеренной и северной части России, но общий ход процесса будет везде одинаков.

Возможна ли первичная сукцессия в природе? Ведь, казалось бы, все подходящие местообитания уже заняты (“Природа не терпит пустоты!”).

Свободная для заселения площадь может возникнуть в результате катастроф (землетрясения, извержения вулканов), под воздействием менее броских механизмов выветривания, поднятия или опускания суши, отступления ледника. Так, крупные куски скал часто отламываются от основного монолита из-за замерзания в трещинах воды, образуя свободное для заселения пространство. Можно наблюдать (иногда даже в течение жизни одного поколения людей) как при поднятии суши возникают новые острова, постепенно заселяющиеся растениями и животными.

Конечно, в настоящее время первичная сукцессия — явление не частое, но наблюдать ее все-таки удастся. При этом надо иметь в виду, что поскольку при первичной сукцессии происходит не только смена биотических составляющих экосистем, но и формирование собственно биотопа, процесс это длительный, по продолжительности намного превышающий человеческую жизнь. В то же время, поскольку одновременно мы можем наблюдать разные стадии процесса первичной сукцессии, ход процесса удастся реконструировать достаточно точно.

Вторичная сукцессия

Если под первичной сукцессией мы подразумеваем процесс возникновения новой экосистемы, который, строго говоря, должен оканчиваться появлением климаксного сообщества, вторичной сукцессией мы называем смену экосистем. Начальной причиной такой смены может служить нарушение энергетического баланса, часто связанное с изменениями пропускной способности каналов, по которым вносится в систему или выносится из нее энергия. Возможным толчком к началу сукцессии могут служить изменения климата или географической обстановки. Как и при первичной, при вторичной сукцессии сообщество проходит серию строго определенных стадий, последняя из которых представляет собой климаксную. Иногда удастся непосредственно наблюдать этот процесс, но чаще приходится реконструировать временной ряд сменяющих друг друга стадий на основании изучения этих стадий, сменяющих друг друга в пространстве.

Примером такой реконструкции может служить эволюция речных стариц (описание этого процесса приводится по работе Г.К. Лепиловой (1934) с некоторыми изменениями). Сначала они соединены с основным водным массивом реки и их население мало отличается от речного. По мере обособления старицы в ее населении увеличивается масса зоо- и фитопланктона (чему способствует увеличение прогревания воды) становится меньше реофильных (приспособленных к проточной, сравнительно прохладной и богатой кислородом воде) и больше лимнофильных (предпочитающих стоячую воду, более теплую и менее богатую кислородом). Ускоряется процесс осадконакопления и глубина уменьшается.

Когда накопление осадков приводит к господству глубины 5–6 метров, развиваются “подводные луга”. В средней полосе России они представлены чаще всего водяными мхами (*Scorpidium* sp., *Calliergon* sp.), харовыми водорослями (*Chara* sp.) и элодеей (*Elodea canadasiensis*). Увеличение обилия водной растительности приводит к ускорению накопления органики на дне и обмелению старицы до 3–5 метров.

В результате стадия “подводных лугов” сменяется стадией растений, погруженных в воду, но с воздушными репродуктивными органами: рдестов *Potamogeton perfoliatus* и *P. lucens*, урути (*Myriophyllum* sp.). Начинается отмирание планктона, которое объясняется уменьшением освещенности в толще воды.

Следующая стадия — плавающих растений. Это кубышка (*Nuphar* sp.), кувшинка (*Nymphaea* sp.), рдест (*Potamogeton natans*) и некоторые другие. От стадии к стадии беднеет животное население водоема, совершенно выпадают реофильные виды, практически исчезают рыбы.

Вскоре паводковых вод оказывается недостаточно для поддержания водоема в течение всего лета, так что на месте старицы возникает сообщество камышей (*Scirpus lacustris*), тростников (*Phragmites communis*), рогозов (*Typha* sp.). На этой стадии водные животные уступают место наземным, приуроченным, однако к местам с сильным увлажнением.

Отмирая, эти крупные растения окончательно превращают остатки водоема в сушу, так что на следующей стадии господствуют осоки (*Carex* sp.). За стадией осок следует стадия заливного луга, потом — ивняка, наконец, ольшаника. Итогом этого процесса оказывается климатическое сообщество, характерное для данных конкретных условий.

Не будем описывать здесь соответствующие изменения животной составляющей сообщества. Нетрудно себе представить, что смена растительных стадий описанной серии неизбежно ведет к смене животного населения.

Антропогенная сукцессия

Не вызывает сомнений, что деятельность человека как чрезвычайно мощный фактор воздействия на природу может дать начало самым различным сукцессионным процессам. Так, вырубка тропических лесов в Индии и Африке привела к появлению на их месте саванн. Аналогично произошли многие сообщества и целые ландшафты в Европе и Америке. Примеров такого рода настолько много, что нет смысла останавливаться на них сколько-нибудь подробно.

Интересным представляется другое обстоятельство. По-видимому, в природе не происходит сукцессия по схеме $X \rightarrow 0$. Если исключить катастрофы, например, извержения вулканов, естественный процесс не может привести к полному исчезновению жизни ни на суше, ни в водоемах. Во всяком случае, мне не удалось отыскать ни одного описания естественного процесса такого типа. В то же время есть основания подозревать, что по крайней мере некоторые барханные пустыни постепенно возникли на месте степей из-за перевыпаса при кочевом скотоводстве (Средняя и Центральная Азия). Вероятнее всего, то же происхождение имеют такыры — растрескавшиеся глиняные почвы пустынь.

Автору довелось видеть участок морской литорали, совершенно лишенный населения, возникший под влиянием накопления древесных опилок на берегу неподалеку от лесопильного завода. Мощное воздействие на гидрохимический режим прибрежной зоны (изменение реакции среды, накопление фенолов) сделало невозможным существование на этом участке. Даже удивительно выносливые малощетинковые черви семейства *Tubificidae* там отсутствовали.

В описанных случаях процесс исчезновения биотических сообществ и возникновения на их месте пустоты не мог быть мгновенным. Скорее всего, он продолжался достаточно долго, вероятно, проходя ряд вполне определенных стадий. Это дает право относить его к ряду сукцессионных. Мне кажется справедливым назвать такую сукцессию антропогенной.

К сожалению, о том, как она протекает, каковы её сериальные стадии, мы совершенно ничего не знаем. Вероятно, стоило бы изучить её специально, может быть, путем экспериментов, поставленных в природе, и/или достаточно надежных реконструкций на основании одновременных наблюдений. Если такая работа будет проделана, она даст возможность делать прогнозы и — в случае надобности — вовремя воспрепятствовать полному исчезновению живых сообществ там, где такая угроза реальна.

БИОСФЕРНАЯ ЭКОЛОГИЯ

Возможно, что целесообразно выделить науку о биосфере в самостоятельную область экологии наряду с ауто-, дем- и синэкологией. В пользу этого говорит глобальность изучаемых процессов (в первую очередь — биогеохимические циклы), захватывающих и атмосферу, и гидросферу, и литосферу планеты. Кроме того, многие проблемы, встающие перед человечеством, носят общепланетарный характер, и их невозможно решить на уровне отдельно взятого региона, государства или материка. И дело здесь не во введении новой классификации научных дисциплин или во введении нового термина. Дело в существовании предмета и методов его изучения. Ниже я постараюсь обосновать свою точку зрения.

Общее представление о биосфере

Создатель учения о биосфере — великий русский ученый В.И. Вернадский — обладал замечательной способностью выражаться языком, труднодоступным не только для современников, но и для потомков. Тем не менее, именно потомки по достоинству оценили его идеи и их глобальную, я бы сказал, философскую, значимость. “Складывая проявления всех однородных живых веществ — совокупностей одного и того же вида для всех видов, — мы получим общее представление организмов в земной коре, то явление, которое сказывается нам в *биосфере*”. (Вернадский, “Живое вещество”, изд. “Наука”, 1978, с.20). Под биосферой он понимал “поверхностную пленку земной коры” (стр. 24), включающую всю массу живых организмов и ее производных.

Нижеследующая небольшая глава не претендует на подробное изложение учения о биосфере и проблем ее изучения. Во-первых, подобная работа может быть по силам лишь большому коллективу авторов — первоклассных специалистов по глобальным проблемам. Во-вторых, с моей точки зрения, изучение биосферы выходит далеко за традиционные рамки экологии. Со временем, возможно, сформируется особая наука — “биосферология”, но пока о ней говорить рано. Мы ограничимся только экологическими аспектами этой науки будущего.

Чаще всего под понятием “биосфера” имеют в виду живую оболочку нашей планеты и ее производные. В отличие от атмосферы, лито-

сферы и даже гидросферы, биосфера дискретна, поскольку состоит из огромного множества отдельных живых существ, как существующих в настоящее время, так и существовавших ранее, и их производных.

Геологическая роль живых существ очень велика. Множество химических соединений, входящих в состав веществ земной коры, атмосферы и гидросферы так или иначе связаны с деятельностью бактерий, простейших, животных, растений и грибов. Считается, что атмосферный кислород на нашей планете появился в результате деятельности растений и фотосинтезирующих прокариот. Многие бактерии в результате своей деятельности концентрируют железо, серу и другие составляющие литосферы. Простейшие (радиолярии) и одноклеточные водоросли (диатомовые) накапливают в своем скелете оксид кремния. Отмирая, они образуют мощные запасы кремнезема. Корненожки фораминиферы, коралловые полипы, мшанки, моллюски приводят к накоплению извести. Нефть и каменный уголь тоже имеют органическое происхождение. Живые организмы не только существуют во внешней среде, но и способствуют поддержанию ее в пригодном для жизни состоянии. Именно огромная роль жизни в формировании атмосферы, гидросферы и литосферы привела В.И. Вернадского к созданию представления об еще одной оболочке Земли — биосфере.

Биогеохимические циклы

Жизнедеятельность организмов, населяющих Землю, невозможна без постоянного круговорота веществ. Пути этого круговорота достаточно строго определены, причем обязательно включают своеобразный резервуар-накопитель тех или иных веществ. Резервуар может быть глобального и локального масштаба.

Так, автотрофы выделяют кислород и потребляют углекислый газ, а гетеротрофы потребляют кислород и выделяют углекислый газ. Депо, в котором хранятся запасы этих газов, представлено атмосферой и гидросферой планеты. Ветры и течения делают запасы кислорода и углекислого газа общими для всех континентов и морей, так что кислород, выделенный, к примеру, растениями Сибири, могут вдыхать животные, обитающие в Европе.

Возможен другой вариант круговорота, при котором миграция некоторых веществ ограничена пределами определенной территории или акватории. Примером может служить круговорот фосфора, который лишь частично переходит из живых существ в растворенные фосфаты, а в значительной степени отлагается в осадках. Природные депо фос-

фора обычно строго локальны. Вспомним, например, образование залежей гуано на побережье Перу. На птичьих базарах Мурмана мы наблюдаем несколько иную ситуацию. Помет птиц попадает большей частью в море, где биогенные вещества способствуют концентрации фитопланктона. Это приводит к увеличению массы зоопланктона, беспозвоночных и рыб. Колониальные морские птицы, таким образом, обеспечивают себе устойчивую кормовую базу на довольно ограниченном пространстве.

Наконец, многие продукты биогенного происхождения выводятся из биогеохимического круговорота на чрезвычайно длительное время. Таковы, скажем, каменный уголь, торф, известняк. Между их образованием и использованием живыми организмами могут проходить миллионы лет, причем нередко возможно лишь техногенное их использование человеком (каменный уголь).

Довольно беглое изложение здесь вопроса о биогеохимических циклах объясняется не пренебрежением автора к этому разделу экологии, а самой структурой книги. Нет сомнений в том, что изучение путей миграций химических веществ и элементов, проходящих через живые организмы, имеет огромное как теоретическое, так и практическое значение.

Ноосфера

Человек прошел длинный путь эволюционного развития, прежде чем стал таким, каков он есть сегодня. На начальных этапах, когда его эволюция носила практически чисто биологический характер, человек по своей экологической роли мало чем отличался от других видов. Хотя его роль в экосистемах постепенно увеличивалась, она оставалась в рамках роли всего лишь одного из видов, входящих в экосистемы. Отличия, пожалуй, сводились только к двум, казалось бы, незначительным обстоятельствам.

Во-первых, ареал вида *Homo sapiens* захватывал все континенты, кроме Антарктиды, все климатические зоны, так что он входил в состав множества совершенно непохожих друг на друга систем. Среди наземных животных нет другого, столь же широко распространенного вида. Во-вторых, человек оказался единственным видом животных, способным использовать огонь. Горение есть процесс, химически идентичный дыханию, а потому костры наших первобытных предков были началом накопления в атмосфере углекислого газа и уменьшения содержания в ней кислорода. При этом существующая масса растений не

увеличивалась, а скорее уменьшалась, так что восстановления газового баланса не происходило. Так был нанесен первый удар по природному равновесию, удар, впрочем, столь слабенький, что природа его не заметила.

По мере развития цивилизации удары, наносимые природе, становились все чаще, а результаты их — все ощутимее. Вытаптывание пастбищ, истощение почв, вырубка лесов — это (и многое другое) наносило природным экосистемам непоправимый вред. Люди, однако, до поры до времени ничего не замечали. В антропоцентрической картине мира, господствовавшей на протяжении десятков веков, не было места природе, а тем более — опасениям за нее. Ситуация изменилась лишь после научно-технической революции, которая была осознана людьми только в двадцатом веке.

Осознание особой роли человека в природе привело В.И. Вернадского к разработке понятия ноосферы. Термин “ноосфера” принадлежит Э. Леруа и П. Тейяру де Шардену (1927), однако именно В.И. Вернадскому принадлежит идея неизбежности превращения биосферы в ноосферу. По его представлениям наряду с естественными регуляторными механизмами в биосфере должны появиться механизмы, управляемые разумом человека. Понятие биосферы расширяется при этом за счет включения в ноосферу всего, что произведено человеком. В 1944 г. В.И. Вернадский написал: “Ноосфера есть новое геологическое явление на нашей планете. В ней впервые человек становится крупнейшей геологической силой”. Остается надеяться, что человек оправдает свое видовое название, и “новая геологическая сила” окажется и в самом деле разумной.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭКСПЕРТИЗА И ЭТИКА ЭКОЛОГИИ

“Беда, коль пироги начнет печи сапожник,
А сапоги тачать пирожник”.

И.А. Крылов, 1813

Смысл экологических экспертиз и оценок

Человек стал беспокоиться о сохранении окружающей его природной среды только тогда, когда она оказалась видоизмененной и загрязненной настолько, что это стало угрожать его здоровью и самому существованию.

Справедливости ради надо сказать, что законы об охране отдельных видов животных начали появляться довольно давно. В Англии закон об охране лосося был принят еще в XIV веке, в Исландии охота на гаг была запрещена в 1702 году. Можно было бы привести и другие примеры. Во всех случаях, однако, речь шла лишь об отдельных видах, имеющих промысловое значение.

Пока о необходимости сохранения всего разнообразия природных сообществ, всех видов живых существ, говорили профессионалы-экологи, никто, по правде говоря, толком их не слушал. О том, что последствия многих наших действий могут оказаться непредсказуемыми, мало кто задумывался.

Только когда общество потрясли новости о появлении заболеваний, связанных с загрязнением, когда на неподготовленных к этому людей обрушился поток устрашающих газетных статей и телепередач, общественное мнение всколыхнулось. И (вероятно иначе и быть не могло) — бросилось в другую крайность. Нас почти всерьез стали призывать вернуться чуть ли не к первобытному образу жизни. Нет худа без добра. На волне урагана устрашений и сформировались представления о необходимости перед тем, как принять решение по какому-нибудь проекту (промышленному, строительному, сельскохозяйственному), оценить его возможные экологические последствия. Кроме того, в случае обнаружения резких изменений в природных сообществах важно определить, вызваны ли они естественными причинами, или какими-то антропогенными воздействиями.

Такие оценки и составляют суть экологической экспертизы. В необходимости экологических оценок тех или иных наших действий, необходимости проведения экологических экспертиз сейчас никто не сомневается.

Сложилась, однако, парадоксальная ситуация. Попробуем пояснить ее такой аналогией. У вас заболел живот. Может быть, это гастрит, может, язва, может — аппендицит, а может — многое другое. Трудно представить себе, чтобы за консультацией вы обратились в часовую или авторемонтную мастерскую. В то же время выполнять экологическую экспертизу сплошь и рядом поручают людям, не представляющим даже основ этой науки. К сожалению, слово “эколог” чаще всего обозначает не профессию, а самоназвание. Экологом может объявить себя любой человек; никому даже в голову не придет проверить его квалификацию. Ситуация не только парадоксальная, но, увы, реальная. Первая кафедра “экологии” в городе Санкт-Петербурге открылась не где-нибудь, а в Технологическом институте целлюлозной и бумажной промышленности (!). Мне известны случаи, когда “экологами” оказывались инженеры, врачи и даже люди, не сумевшие окончить обычную среднюю школу.

В России положение осложняется еще и тем, что еще двадцать лет тому назад публикации результатов исследований, посвященных оценке состояния окружающей среды, были даже не “закрытыми”, а попросту запрещенными. Ясно, что специалистам по подобным исследованиям взяться было неоткуда. Сейчас их только-только начинают готовить.

Но экологические оценки и экспертизы должны исходить от специалистов — иначе этим оценкам грош цена! Даже специалист чаще всего не может дать стопроцентно верное заключение — слишком многие параметры изучаемого явления оказываются ему неизвестными. Понятно, что его выводы всегда будут носить вероятностный характер; профессионал, однако, хотя бы отдает себе в этом отчет.

Оценивая тот или иной проект, необходимо учитывать не только экологическую, но и экономическую, юридическую, технологическую и многие стороны вопроса. Осуществление проекта может повлиять на живую составляющую экосистемы не непосредственно, а через изменение абиотических факторов. Естественно, что в экспертизе должна участвовать группа специалистов разного профиля (юристы, экономисты, техники, геологи и т.д.), хотя для простоты мы и пользуемся термином “экологическая экспертиза”. В каждом конкретном случае набор специалистов будет специфичным. Принципы, из которых должны исходить эксперты, достаточно подробно изложены в замечательной книге Н.Ф. Реймерса (1994). Приводить их здесь в конспективном изложе-

нии нецелесообразно. Тем, кому придется заниматься этими проблемами профессионально, следует обратиться к оригиналу.

Смысл экологической экспертизы или отдельных экспертных оценок не в том, чтобы с порога отвергнуть любой предлагаемый проект, к чему почти рефлекторно стремится любой натуралист, или осудить виновных в нарушении равновесного состояния природных экосистем, а в том, чтобы дать квалифицированные ответы на четко поставленные вопросы: “Что изменится, если...?”, “Из-за чего произошло такое-то событие, изменение?”.

Экспертиза должна быть не только квалифицированной, но и независимой. Работа экспертов, к примеру, не должна оплачиваться предприятием-загрязнителем или авторами проекта. В этих ситуациях эксперты не могут быть объективны: кто платит деньги, тот и заказывает музыку. Идеальным был бы вариант, когда экспертиза производится на средства центральной (но не местной!) власти или общественных организаций. В мировой практике, однако, сложился такой порядок вещей, когда работа экспертов оплачивается заказчиком (фирмой, предприятием, организацией). Даже в этом случае предпочтительно, чтобы общественные организации или центральная власть выполняли бы роль финансового посредника при расчетах заказчика и экспертов. Если все же экспертиза оплачивается непосредственно автором проекта или загрязнителем, то ею ограничиваться нельзя: необходима параллельная независимая экспертиза, а значит и своеобразная конкуренция выводов двух групп специалистов, работавших независимо друг от друга, которая позволит принять наиболее обоснованное решение.

Роль описательных работ для экологической экспертизы

Широко бытует мнение, что в нынешнее время чисто описательные работы, не претендующие на широкие теоретические обобщения, лишены ценности. Оставим в стороне вопрос о том, следует ли публиковать работы такого рода; у них есть объективный недостаток — большой объем. Здесь пойдет речь об их роли для экспертных оценок, которая несомненна. Можно привести множество примеров того, как отсутствие описания конкретного сообщества приводило к неверным оценкам, или требовало колоссальных затрат для получения адекватного описания и оценки ситуации.

Я позволю себе остановиться подробно на одном случае, который, к сожалению, не получил достаточного освещения в научной литературе, но имел широкий и несправедливый общественный резонанс.

В мае 1991 года в ряде российских газет появилось сообщение о том, что на берегу Белого моря произошла экологическая катастрофа. На песчаный пляж было выброшено несколько миллионов морских звезд, причем на довольно большом участке — около 20 км береговой линии. Кадры с выброшенными звездами (*Asterias rubens*) были показаны по центральному телевидению. Тут же предлагались версии и выдвигались обвинения. Наибольшей популярностью пользовались две версии. Первая: выброс звезд произошел вследствие отравления ипритом, который якобы сбрасывали в море военные моряки лет сорок тому назад. Правда, в архивах штаба Северного флота данных о таких захоронениях не оказалось, но кто ж в такой ситуации поверит морякам, да еще военным! Вторая: осенью того же года на северном берегу моря при аварийном всплытии подводная лодка вынуждена была выбросить в море 16 тонн ракетного топлива. Вот источник отравления, вот и виновники — те же военные моряки.

Специалистов — беломорских гидробиологов — сообщение застало врасплох. Дело в том, что в районе “катастрофы” морских звезд вида *Asterias rubens* никогда не бывало; нам были известны находки единичных экземпляров, буквально двух или трех. Откуда взялись миллионы, оставалось совершенно непонятным. Непонятно было и то, каким образом могли пострадать животные, занимающие верхушку трофической цепи, тогда как продуценты и консументы низших порядков не пострадали. Была создана правительственная комиссия, в состав которой вошли авторитетные ученые, большинство из которых, правда, не были специалистами по экосистемам Белого моря. Они, в свою очередь, привлекли к работе гидробиологов Беломорской биологической станции Зоологического института Российской Академии Наук.

“Ипритовая” версия отпала сразу. Иприт при температуре около 12° становится твердым и практически нерастворимым веществом. На большой глубине, где, якобы, были захоронения, температура воды в Белом море не поднимается выше нуля круглый год. Не подошла и версия о виновности подводной лодки. Не говоря уже о том, что основу выброшенного топлива составляет азотная кислота, которая могла только обогатить море, где всегда наблюдался дефицит азота, основное течение в море направлено против часовой стрелки, так что катастрофа должна была сперва затронуть северо-западное, потом юго-западное, и только затем — южное побережье моря. В Кандалакшском и Онежском заливах, однако, никаких катастроф никто не наблюдал. Оставалось свалить все на радиоактивность, но повышения радиационного фона тоже не было.

Версия о естественности произошедшего всерьез даже не обсуждалась. В то же время то обстоятельство, что кроме морских звезд, никто не пострадал, заставляло предполагать, что события развивались естественным образом. Трудно представить себе яд со столь высокой избирательностью действия. Ещё труднее — что радиация губит лишь морских звезд.

В район “катастрофы” было направлено судно биостанции, которое после нескольких рейсов позволило специалистам составить достаточно полную и убедительную картину произошедшего. Пока население запугивали со страниц газет и экранов телевизоров, гидробиологи провели тщательные исследования района выброса, проанализировали метеорологические данные за несколько десятилетий, и пришли к выводу, что произошло вполне нормальное, хотя и редкое событие. Что же выяснилось?

Вдоль линии выброса морских звезд на глубине 4–8 м было обнаружено ранее неизвестное плотное поселение самых обычных беломорских моллюсков — мидий (*Mytilus edulis*) и множество морских звезд. В силу естественной цикличности мидиевых банок, которая, к счастью, к этому времени была уже основательно изучена на Белом море благодаря работам В.В. Луканина, В.В. Федякова и А.Д. Наумова, поселение в 1991 г. было представлено старыми крупными моллюсками. Морские звезды, основная пища которых — мидии, вынуждены были концентрироваться по краям поселения. Дело в том, что при питании морская звезда выворачивает наружу свой желудок, обволакивая им моллюска. В центральной части плотного поселения, где мидии располагаются вплотную друг к другу, звездам сделать это не удастся. Иное дело с краем. В то же время с края поселения их легче смывает штормовая волна.

Весна 1991 года отличалась двумя особенностями. Примерно на две недели раньше обычного море освободилось ото льда. Одновременно было много больше, чем в другие годы, сильных штормов, которые особенно свирепы на этом участке побережья с обширными мелководьями и широкой полосой обнажающегося в отлив песчаного пляжа. Только сочетание раннего схода льда и частых штормов могло привести к выбросу на берег массы морских звезд, не очень прочно удерживающихся на краю мидиевого поселения. Подсчитано, что сочетание такое возможно в редчайших случаях, примерно один раз лет в семьдесят.

Характерно, что в силу присущего обществу “экологического экстремизма” (термин Н. Ф. Реймерса) аргументированную и хорошо на-

писанную статью сотрудников Беломорской биостанции В. Ю. Бурякова и А. Д. Наумова рискнул напечатать лишь журнал “Природа” (№ 6 за 1991 год) да парочка провинциальных районных газет. Остальные средства массовой информации печатать статью отказались.

Осталось ответить на тот вопрос, ради которого, собственно, и было приведено столь подробное описание этой истории. Откуда взялись морские звезды? Или — почему об их существовании никто раньше не знал? Ответ очень прост. Никогда никакие гидробиологические работы на мелководьях Двинского залива Белого моря не проводились. Глубина менее 10 м практически недоступна для любого научно-исследовательского судна. Сильное волнение и прибой затрудняют работу со шлюпок. Из-за волнения не может удержаться на одном месте у дна и водолаз. Работа здесь была столь трудна, что всегда казалось, что ее результаты не окупят затрат. В то же время затраты на работу правительственной комиссии, несколько рейсов судна оказались куда как более значительными. Если бы о существовании огромного мидиевого поселения и морских звезд в прибрежной части Двинского залива знали заранее, версия “катастрофы” могла бы быть отвергнута специалистами, которые бы провели всю работу, не покидая собственных кабинетов. Иными словами, экономя средства на исследования, мы вынуждены тратить во много раз больше на расследования.

Естественно, что для установления факта аномальности любого явления надо хорошо представлять себе норму. Для того чтобы говорить о катастрофических изменениях любого сообщества, надо знать его естественное состояние, причем не только в статике, но и в динамике. Сказанное, на мой взгляд, достаточно объясняет ценность конкретных экологических описаний тех или иных сообществ для проведения экологических оценок. Аналогичная ситуация всем хорошо известна: трудно себе представить работу патологоанатома, который плохо знает нормальную анатомию.

Этика эколога

Наиболее старые и почтенные биологические дисциплины — систематика животных и систематика растений — первыми выработали определенный свод этических норм. Они даже закреплены юридически в “Кодексе зоологической номенклатуры” и “Кодексе ботанической номенклатуры”. Существуют и соответствующие международные комиссии, разбирающие спорные случаи и возникающие конфликты. Выполнение “Кодексов” и решения комиссий считается обязательным.

Зоология и ботаника, однако, исчисляют свою историю тысячелетиями, их истоки восходят по крайней мере к Аристотелю. Было время для проб и ошибок, для выработки определенных, четко сформулированных, правил, нарушать которые не позволено никому, и этических рекомендаций, выполнение которых дело научной совести каждого исследователя. Отметим, что этика поведения врача начала формироваться в глубокой древности и сформулирована предельно четко в знаменитой клятве Гиппократова.

Экология молода, но уже в первом столетии своего существования она столкнулась с рядом этических проблем, которые ставят экологов в положение, скорее близкое к медикам, чем к зоологам, ботаникам или, например, физиологам.

Нередко возникает ситуация, когда высказывание эколога значит не меньше, чем диагноз врача, заключение эксперта-криминалиста, обвинительная речь прокурора или речь защитника на суде. Это вынуждает уже сейчас многих задумываться над этическими основами поведения и работы профессионального эколога. Возникает желание как-то попытаться сформулировать хотя бы самые общие и самые важные принципы экологической этики. Автор далек от мысли, что ему удастся даже на доли процента выполнить эту задачу. Я стремился только поставить ее, решать же предстоит всему научному сообществу. Пусть многим дальнейшее покажется спорным и даже неприемлемым; уже начало обсуждения проблемы принесет несомненную пользу.

Первым этическим принципом экологии следовало бы, наверное, назвать принцип профессионализма. Совершенно недопустимо оценивать те аспекты проблемы, которые выходят за рамки профессиональной компетенции специалиста. Речь идет, с одной стороны, о том, что эколог не вправе высказываться, а тем более давать оценку тем сторонам проблемы, которые выходят за рамки его специальности. Имеется в виду как его широкая специальность — биология, так и его узкая специализация в области экологии. Морской эколог (гидробиолог), например, не вправе судить об оценке состояния лесного массива, которую дал эколог-лесовед, и наоборот.

Конечно, как и любой гражданин, эколог вправе устно или в печати высказать свое мнение по любому волнующему его вопросу. Никто его в этом не может ограничить. Следует только четко различать для себя случаи, когда ты высказываешься как всего лишь один из членов общества, и когда ты выступаешь как специалист, которому общество доверяет больше, чем другим, в силу уважения к его профессии, квалификации.

Вторым принципом поведения эколога я бы назвал принцип неучастия в широкомасштабных общественных или политических акциях в защиту природы в иной роли, нежели роль эксперта (см. ограничения, накладываемые предыдущим принципом). Тем более неприемлемым кажется выступление специалиста в роли обвинителя. Его дело — объективная оценка ситуации, а кто прав и кто виноват — пусть решают суды или те или иные общественные органы. Надо, однако, сказать, что обвинения у последних нередко принимают крайне уродливые формы, недопустимые для порядочных людей.

Большинству экологов наиболее привлекательным в их работе кажется образ жизни полевого исследователя. И, как всякому человеку, близкому к природе, неприятно любое новое строительство, запашка целины, рубка леса или иные грубые вмешательства в природу. Эмоциональное состояние его можно понять, но профессионал должен отдавать себе отчет в том, что, не вмешиваясь в природу, человечество жить не может. Эмоции не должны преобладать над расчетом. Это очевидное правило должно руководить поступками специалиста при формулировке любых оценок, каких бы проблем они ни касались.

Принцип третий сводится к необходимости максимально осторожного отношения как к результатам своих исследований, так и исследований коллег. Как правило, эколог может учесть очень небольшое число воздействующих на экосистему факторов и далеко не все составляющие систему биотические и абиотические элементы. Это неизбежно снижает надежность его заключений. Отсюда следует, что даже при идеально тщательном проведении исследования всегда сохраняется риск получить неточные и даже ошибочные результаты. Еще более аккуратными следует быть при формулировке практических выводов и рекомендаций из проведенных исследований.

Наглядным примером подобной неосторожности может служить рекомендация запашки целинных земель, в своё время казавшаяся бесспорной. Урожай первых двух лет оказались столь велики, что вызвали эйфорию. В то же время почвы северного Казахстана оказались быстро истощены, началась эрозия и пылевые бури; урожай резко упал, и выращивание зерновых стало нерентабельным. Отступить, однако, было поздно. На целину приехали сотни тысяч людей, были созданы новые поселки со всей социальной инфраструктурой. Вероятно, таких последствий можно бы было избежать, проявив разумную осторожность и проверив данные специалистами, казалось бы, безупречные, рекомендации поначалу на сравнительно небольших площадях. Когда режут не семь, а только пару раз отмерив, результат часто оказывается плачевным.

Четвертый принцип, близкий к предыдущему, но не идентичный ему, сводится к гражданской ответственности эксперта-эколога. Природоохранное законодательство существует сейчас во всем мире, в том числе и в России. За его нарушение полагаются разного рода наказания — от штрафов до запрещения определенного рода деятельности и тюремного заключения виновников. Понятно, что от решения тех или иных судебных инстанций, основанных на данных экспертизы, зависит работа, судьба, благосостояние огромного числа людей. Это и те люди, которые прямо или косвенно страдают от нарушения экологического баланса, и те, по чьей вине нарушение возникло. Эколог-эксперт, формулируя свое заключение, берет на себя ответственность не меньшую, чем берет на себя врач, принимая то или иное решение. Во многих случаях эта ответственность значительно больше, поскольку затрагивает не одного человека, а множество людей. Как и врач, эксперт должен в первую очередь руководствоваться принципом “не навреди”.

Наконец, пятый принцип, которому должен бы следовать и эколог-теоретик, и прикладник, состоит в признании презумпции аутогенности, или, шире, естественности любых наблюдаемых процессов до тех пор, пока не будет строго доказано, что причины связаны с той или иной деятельностью человека. Этот принцип может кому-то показаться спорным. В то же время, коль скоро вопрос переходит из области чистой экологии в область юридическую, представляется логичным воспользоваться опытом юристов, применяющим принцип презумпции невиновности еще со времен Английской революции. Опыт этот показал, что нет более мощного механизма для того, чтобы обвинение было доказано неоспоримо. К сожалению, на практике “экологический экстремизм” зачастую приводит к презумпции антропогенности, что с точки зрения науки методически неверно и юридически несправедливо.

Ответственность эколога перед обществом в современном мире столь велика, что может стоить при получении им диплома произносить особую клятву, подобно клятве Гиппократа, которую дает врач перед тем как приступить к практике. Мой коллега А.Д. Наумов предложил назвать ее именем Дарвина. Название кажется мне удачным не только потому, что именно Чарлз Дарвин был первым натуралистом с типично экологическим мышлением, но и потому что его имя стало символом основательности, тщательности и безусловной честности исследователя.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мне хотелось бы, чтобы все, написанное выше, читатель рассматривал не как бесспорные истины, а только как материал к размышлению. Об этом нелишне напомнить, поскольку я рассчитывал на сравнительно молодого и неискушенного читателя, личный научный опыт которого еще невелик.

Можно сколько угодно сокрушаться по этому поводу, но факт от этого не перестанет быть фактом: обучение нашей молодежи как в средней школе, так и в высших учебных заведениях построено таким образом, что учащиеся вынуждены очень многое запоминать, но не научены пользоваться своими знаниями, а уж тем более подвергать сомнению внушаемые им истины. Достаточно знать законы Ньютона, но вовсе не обязательно знать те ограничительные условия, в рамках которых они действуют. Можно вызубрить то или иное определение экосистемы, но вовсе не обязательно уметь применить его к реальной действительности. Увы, запоминание (часто попросту зазубривание) требуется от учащихся и в самых элитных школах и университетах. Спору нет, любому человеку важно помнить очень многое, но еще более важно научиться думать, сомневаться. Ведь любая учеба — это прежде всего обучение навыкам, методам, а не набиение суммы сведений, часто вполне бесполезных впоследствии. Надеюсь, что читатель прочел книгу критически, и если он не везде согласился с автором, тем лучше. Значит, труд автора не пропал зря.

Развитие экологии в последнее время напоминает экспоненциальный рост численности популяции. Сейчас бурно развиваются экологические теории, интенсивно накапливаются факты. То, что вчера казалось несомненным, сегодня вызывает сомнения, а завтра станет всего лишь достоянием истории науки. Это естественный процесс развития. Понятно, что привыкнув к одному подходу, к одним представлениям об окружающем нас мире, психологически очень трудно от них отказаться — даже и в том случае, если накопились факты, опровергающие старые подходы и представления. Тем не менее, другого выхода нам не дано. Возможно, что пройдет не так уж много лет, и многое здесь написанное безнадежно устареет, появятся новые подходы, новые методы и идеи.

Я дописываю последние строки на Карельском перешейке среди соснового леса на берегу прекрасного озера Зеркального. Это одно из

тех мест, где поселения человека гармонично вписываются в окружающую среду, не разрушая ее и предоставляя в то же время людям все блага современной цивилизации. Остается надеяться, что у экологов хватит умения найти такие решения, которые позволят сделать эту гармонию повсеместной, а у тех, кто стоит у власти и, в конечном счете, принимает решения, достанет ума их послушаться.

ОСНОВНЫЕ УЧЕБНИКИ И РУКОВОДСТВА ПО ЭКОЛОГИИ НА РУССКОМ ЯЗЫКЕ

В список литературы вошли лишь те книги, с которыми чаще всего может столкнуться начинающий. Он не включает отдельных статей и оригинальных работ по экологии, хотя среди них много таких, которые содержат фундаментальные идеи и концепции. Автор сознательно не стремился к исчерпывающе полному списку литературы, но считал небесполезным хотя бы кратко прокомментировать каждую из приводимых в списке книг.

Биологический энциклопедический словарь. 1986. М.: Советская энциклопедия. 831 с.

Вероятно из-за того, что это первая попытка издания подобного словаря на русском языке, он далек от совершенства по крайней мере в отношении экологических терминов и понятий. Тем не менее “Словарь” может быть полезен как справочник, особенно для начинающих.

Бродский А.К. 1992. Краткий курс общей экологии. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского университета. 152 с.

Очень сжатый и краткий курс, рассчитанный на достаточно широкий круг читателей. Книга очень хороша для первого знакомства с экологией.

Бигон М, Харпер Дж., Таунсенд С. 1989. Экология. Особи, популяции, сообщества. М.: Мир. В двух томах, 667 и 477 с.

Обстоятельный, подробный и современный учебник с хорошо подобранными примерами, иллюстрациями. Название книги точно отражает ее построение, благодаря которому она легко читается и может служить учебником очень высокого уровня.

Вернадский В.И. 1978. Живое вещество. М.: Наука. 358 с.

Чтение трудов основателя учения о биосфере нельзя назвать легким. Своеобразный язык, терминология, постоянное обращение к философским аспектам проблемы, присущий только В.И. Вернадскому стиль мышления, делают чтение его работ весьма трудным занятием. Не стоит, однако, жалеть труда, ибо знакомство с работами В.И. Вернадского обязательно для любого естествоиспытателя, какой бы областью естествознания он ни занимался.

Гиляров А.М. 1990. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ. 191 с.

Пожалуй, самая удачная книга по популяционной экологии на русском языке. Несмотря на небольшой объем содержит исчерпывающую информацию об основах популяционной экологии. Хорошо подобраны примеры и иллюстрации. Особенно ценно то, что четко и понятно вводятся те или иные математические модели.

Дажо Р. 1975. Основы экологии. М.: Прогресс. 415 с.

Очень хорошо построенный учебник. По четкости и ясности изложения — один из самых лучших учебников на русском языке. Хорош для первого серьезного знакомства с экологией.

Дарвин Ч. 1991. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. СПб.: Наука. 539 с.

В сущности, именно Ч. Дарвина надо считать основоположником не только современного эволюционного учения, но и экологии как науки о взаимосвязях в природе. По этой причине знание основополагающего труда Дарвина обязательно для любого биолога, в том числе и для эколога. Последнее издание “Происхождения видов” отличается от предыдущих более точным переводом и обширными, часто очень интересными комментариями.

Дедю И.И. 1990. Экологический энциклопедический словарь. Кишинёв: Гл. редакция Молдавской Советской Энциклопедии. 406 с.

Словарь полностью оправдывает свое название. Он содержит около 8 000 статей, причем многие из них не касаются непосредственно экологических терминов, закономерностей и понятий, но очень полезны для эколога. В “Приложении” приводятся ПДК загрязняющих атмосферу веществ, основные канцерогены, законы и правила природопользования и охраны природы, перечень организаций, имеющих отношение к охране природы, перечень редких и исчезающих видов. Эта часть Словаря, неизбежно устаревшая, тем не менее, очень полезна как для теоретиков, так и прикладников. Отметим, однако, что книга не для начинающих.

Джиллер П. 1988. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир. 184 с.

Несмотря на малый объем, очень емкая по содержанию книга. Автор подробно обсуждает проблемы соотношения конкуренции и ниши, механизмы возникновения видовой разнообразия структуры сообществ. Написана книга нелегко и рассчитана на уже основательно подготовленного читателя.

Дрѐ Ф. 1976. Экология. М.: Атомиздат. 168 с.

Книга удачно сочетает малый объем и доступность с достаточной корректностью. Очень хороша для первого знакомства с предметом, так что ее можно рекомендовать школьникам и студентам младших курсов.

Кеннеди К. 1976. Экологическая паразитология. М.: Мир. 230 с.

Очень интересная обзорная работа. Один из редких случаев, когда западный автор широко использует русскую литературу. Интересна не только для паразитологов, но и для всех, кого интересуют взаимоотношения между популяциями.

Макфедьен Э. 1965. Экология животных. Цели и методы. М.: Мир. 375 с.

Очень объемная и насыщенная книга Э. Макфедьена представляет собой не столько учебник, сколько превосходную монографию, без знакомства с которой не может обойтись не только человек, обучающийся экологии, но и любой профессиональный эколог. Сжатый стиль изложения делает трудным чтение подряд, но при этом манера изложения такова, что вполне можно читать только отдельные, интересующие читателя главы.

Миркин Б.М. 1986. Что такое растительные сообщества? М.: Наука, серия “Человек и окружающая среда”. 160 с.

Новиков Г.А. 1979. Основы общей экологии и охраны природы. Л.: Изд. Ленингр. университета. 350 с.

Автор явно старается избегать даже упоминания о математических моделях и обо всем, что с ними связано, что создает впечатление некоторой “облегченности” учебника. К числу достоинств следует отнести прекрасный язык и насыщенность книги массой оригинальных примеров, относящихся преимущественно к птицам и млекопитающим.

Одум Е. 1968. Экология. М.: Просвещение. 168 с.

Небольшая книжка крупнейшего американского эколога не претендует на полноту, но хороша тем, что постоянно заставляет читателя думать и обсуждать те или иные идеи и концепции современной экологии. Несмотря на различия в инициалах, он же автор двух следующих работ.

Одум Ю. 1975. Основы экологии. М.: Мир. 740 с.

Монографическая сводка, замечательная по обилию фактического материала, широте охвата литературы и интересным идеям самого автора. Для тех, кто выбирает экологию своей специальностью знакомство с монографией Юджина Одума обязательно.

Одум Ю. 1986. *Экология*. М.: “Мир”. 1986. В двух томах, 328 и 376 с.

Это не просто переработанный текст предыдущей книги; скорее это написанный на ее основе учебник, отличающийся большей цельностью и стройностью изложения. Как и все работы Ю. Одума, книга очень насыщена фактическими данными и идеями автора.

Песенко Ю.А. 1982. *Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях*. М.: Наука. 287 с.

Название не должно вводить в заблуждение — все описанные методы (а книга содержит очень обстоятельный, подробный критический анализ количественных методов) применяются и в экологии. Может служить прекрасным доказательством неразрывности фаунистических (флористических) и экологических исследований. Вполне может быть справочником.

Пианка Э. 1981. *Эволюционная экология*. М.: Мир. 399 с.

В монографии подробно рассматривается экология популяций и сообществ, в частности структурные особенности и характеристики популяций и сообществ. Автор постоянно стремится связать воедино проблемы экологии, эволюции и биогеографии, что делает его книгу достаточно оригинальной. Легко читается.

Пономарева И.Н. 1975. *Общая экология*. Л. 161 с.

Книга, которую не следует читать, по крайней мере тем, кто еще не знаком с серьезными учебниками и монографиями. В то же время достаточно искушенному человеку чтение может доставить немало веселых минут, поскольку текст изобилует ошибками, а автор, похоже, умеет переварить даже самые простые понятия.

Разумовский С.М. 1981. *Закономерности динамики биоценозов*. М.: Наука. 231 с.

Сравнительно небольшая книга принадлежит перу одного из самых оригинальных наших геоботаников. С идеями С.М. Разумовского можно соглашаться, а можно и возражать. Знать их, однако, обязательно любому, кто занимается биоценологией. В чтении трудновата для читателя — геоботаника.

Реймерс Н.Ф. 1988. *Основные биологические термины и понятия*. М.: Просвещение. 319 с.

Словарь вполне соответствует своему названию. Хорош при первом знакомстве с предметом и как справочник для начинающих.

Реймерс Н.Ф. 1994. *Экология (Теории, законы, правила, принципы и гипотезы)*. М.: Россия молодая. 367 с.

Очень интересная книга, но для хорошо подготовленного читателя. Обилие вновь вводимой терминологии сильно затрудняют ее чтение. Хотя я не могу согласиться со столь расширительным представлением об экологии, при котором в числе экологических законов оказался даже периодический закон Д.И. Менделеева, читал ее с интересом. Наиболее ценной мне кажется вторая половина книги, посвященная взаимоотношениям человечества и природы. Обладая огромной эрудицией, эмоциональностью и литературным даром, автор по существу дела вырабатывает строгую идеологию этих взаимоотношений, причем делает это на высочайшем профессиональном и эстетическом уровне.

Риклефс Р. 1979. *Основы общей экологии*. М.: Мир. 424 с.

Достаточно обширный и подробный учебник, автор которого явно стремился не усложнять его восприятие студентами чрезмерной математизацией и рассмотрением не очень ясных и спорных проблем, отдавая предпочтение фактологической стороне дела.

Смуров А.В., Полищук Л.В. 1989. *Количественные методы оценки основных популяционных показателей: статический и динамический аспекты*. М.: Изд-во МГУ. 208 с.

Очень сжатое, но при этом достаточно ясное учебное пособие. К сожалению, качество печати часто затрудняет чтение формул.

Стадницкий Г.В., Родионов А.И. 1995. *Экология*. СПб.: Химия. 240 с.

Учебник предназначен для студентов технических вузов. Общая экология излагается конспективно. Более подробны и ценны разделы “Химия окружающей среды” и “Управление качеством окружающей среды”. Полезна для тех, кого интересуют в первую очередь прикладные проблемы экологии.

Сукачев В.Н. 1915. *Введение в учение о растительных сообществах*. Петроград: Изд-во А.С. Панафидиной. 128 с.

Из громадного литературного наследия крупнейшего нашего геоботаника я выбрал небольшую работу, в которой формулируются основные принципы фитоценологии. Представления о современной геоботанике она, конечно, не дает, но ее идейная насыщенность и прекрасный язык делают знакомство с ней удовольствием.

Уильямсон М. 1975. *Анализ биологических популяций*. М.: Мир. 271 с.

Очень важная книга, которая, однако, написана (или переведена) довольно трудным языком. Рассматриваются вопросы динамики популяций и взаимодействия между ними. Читателю надо иметь в виду, что

многие аспекты обсуждаемых проблем отражают точку зрения автора, не всегда совпадающую с точкой зрения других исследователей.

Федоров В.Д. и Гильманов Т.Г. 1980. Экология. М.: Изд-во МГУ. 464 с.

Один из обстоятельных и тяжелейший для чтения учебник. На одних только обозначениях разных величин истрачены, по крайней мере, три алфавита. Чтение на любителя тяжелых текстов.

Чернова Н.М., Былова А.М. 1981. Экология. М.: "Просвещение".. 255 с.

Книга, очень далекая от экологии в ее современном понимании, но достаточно логичная и интересная по фактическому материалу. Доступна широкому кругу читателей, но начинать с нее я бы не советовал.

Шварц С.С. 1974. Экология и эволюция. М.: Знание. 64 с.

Популярная брошюра одного из крупнейших советских биологов-эволюционистов, написанная прекрасным языком. Хороша для первого знакомства с проблемами эволюционной экологии.

Элтон Ч. 1934. Экология животных. М.: Биомедгиз. 83 с.

Одна из первых в мире книг по экологии, вызывающая, однако, не только исторический интерес. Чарлз Элтон — один из создателей современной экологии; идеи его книги и до сих пор не устарели и могут подтолкнуть к появлению новых.

Элтон Ч. 1960. Экология нашествий животных и растений. М.: Изд-во иностр. литературы. 230 с.

Сравнительно частная проблема массовых вспышек размножения приобретает в изложении автора общеэкологический интерес. Книга еще и увлекательно написана.

От автора:

В список не вошли книги последних 9–10 лет, поскольку рукопись была завершена довольно давно. Любой автор решает, где ему поставить точку, иначе его работа будет бесконечной. Надеюсь, это соображение оправдывает краткость и неполноту настоящего списка.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
ПРЕДМЕТ И МЕТОДЫ ЭКОЛОГИИ	6
АУТОЭКОЛОГИЯ ИЛИ ЭКОЛОГИЯ ОСОБИ	12
Понятие экологического фактора	12
Действие экологических факторов	14
Стенобионтность и эврибионтность	18
Взаимодействие факторов и закон ограничивающего фактора	20
Экотипы	23
ДЕМЭКОЛОГИЯ ИЛИ ЭКОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИЙ	26
Понятие о популяции	26
Стабильная простая популяция	28
Определение характера распределения особей в пространстве	37
Динамика численности простой популяции	40
Стабильная сложная популяция	44
Динамика сложной популяции	49
Продукция популяции	52
Взаимоотношения между популяциями (система двух популяций) ..	56
СИНЭКОЛОГИЯ (ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ)	73
Основные понятия синэкологии. Причины разногласий	73
Формулировка основных понятий	74
Модель энергетической структуры идеальной экосистемы	79
Видовая структура экосистемы	84
Пространственная структура экосистемы	90
Разграничение и картирование сообществ	94
Экологическая ниша	102
Изменения в экосистемах	108
БИОСФЕРНАЯ ЭКОЛОГИЯ	116
Общее представление о биосфере	116
Биогеохимические циклы	117
Ноосфера	118
ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭКСПЕРТИЗА И ЭТИКА ЭКОЛОГИИ	120
Смысл экологических экспертиз и оценок	120

Роль описательных работ для экологической экспертизы	122
Этика эколога	125
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	129
Основные учебники и руководства по экологии на русском языке	131