

Е.Н. Букварева, Г.М. Алещенко

ПРИНЦИП ОПТИМАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ БИОСИСТЕМ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Программа фундаментальных исследований ОБН РАН
“Живая природа: современное состояние и проблемы развития”

Букварева Е.Н.
Алешенко Г.М.

ПРИНЦИП ОПТИМАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ БИОСИСТЕМ



Москва
2013

Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. Принцип оптимального разнообразия биосистем. Товарищество научных изданий КМК. 2013. 522 с.

Научный редактор: А.С. Северцов

Рецензенты: А.В. Марков, д.б.н., ПИН им. А.А. Борисяка РАН;
Н.Н. Марфенин, д.б.н., проф., Биологический факультет
МГУ им. Ломоносова.

В книге изложен оригинальный принцип оптимального разнообразия биосистем, предполагающий, что разнообразие является оптимизируемым параметром. При оптимальном разнообразии биосистемы имеют максимальные показатели эффективности функционирования и максимальную вероятность выживания. Основное внимание уделено разнообразию на двух иерархических уровнях – популяционном (фенотипическое разнообразие внутри популяции) и ценотическом (число видов сообществе). Представлены оригинальные математические модели, которые подтверждают возможность возникновения оптимальных значений разнообразия в ходе взаимодействия биосистем популяционного и ценотического уровней. На основе моделирования показано, что оптимальные значения разнообразия биосистем зависят от количества ресурса в среде, степени ее стабильности и эволюционного уровня организмов.

На основе анализа данных мировой литературы о взаимозависимости показателей разнообразия и функционирования биосистем, а также о закономерностях распределения биоразнообразия в разных условиях среды показано, что положения принципа оптимального разнообразия не противоречат основному массиву эмпирических данных, а в ряде случаев подтверждаются ими. Это дает возможность принять принцип оптимального разнообразия в качестве рабочей гипотезы. На основании этого предложены возможные механизмы оптимизации разнообразия в ходе экологических, микроэволюционных и эволюционных процессов.

Заключительный раздел книги посвящен значению принципа оптимального разнообразия для разработки стратегии устойчивого природопользования и сохранения биологического разнообразия.

Книга представляет интерес для специалистов в области теории биоразнообразия и практики его использования и сохранения

*Монография утверждена в печать на заседании
Ученого совета ИПЭЭ им. Северцова РАН*

ISBN 978-5-87317-911-4

© Е.Н. Букварева, Г.М. Алещенко, 2013

© ИПЭЭ РАН, 2013

© ООО «КМК», издание, 2013

ОГЛАВЛЕНИЕ

1. ВВЕДЕНИЕ.....	9
2. ПРИНЦИП ОПТИМАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ БИОСИСТЕМ.....	15
2.1. Общая формулировка принципа оптимального разнообразия биосистем	17
2.2. Модели оптимального разнообразия биосистем	25
2.2.1. Два типа систем и два комплекса свойств в биологической иерархии	27
2.2.1.1. Два типа систем в биологической иерархии	27
2.2.1.2. Разнообразие в статистических и структурных системах.....	30
2.2.2. Модель структурной системы (экологическое сообщество одного трофического уровня)	33
2.2.3. Модель статистической системы (популяция)	37
2.2.4. Двухуровневая иерархическая модель (популяции – сообщество)	45
2.2.4.1. Модель сообщества без расхождения популяций по нишам	45
2.2.4.2. Модель сообщества с возможностью расхождения популяций по разным нишам	49
2.3. Результаты моделирования.....	53
3. СООТВЕТСТВИЕ ПРИНЦИПА ОПТИМАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ ДРУГИМ ТЕОРЕТИЧЕСКИМ ПРЕДСТАВЛЕНИЯМ И ЭМПИРИЧЕСКИМ ДАННЫМ	67
3.1. Интерпретация моделей: ограничения и основные вопросы для верификации моделей на качественном уровне.....	69
3.2. Факторы среды, влияющие на формирование биоразнообразия	75
3.2.1. Основные факторы среды и градиенты биоразнообразия	77
3.2.2. Ресурсы и энергия	85
3.2.2.1. Гипотезы о связи числа видов с количеством доступных для организмов ресурсов.....	85
3.2.2.2. Мета-анализы эмпирических данных о корреляции между продуктивностью и числом видов в природных сообществах.....	89

3.2.2.3. Глобальный и континентальный масштаб: подтверждение гипотезы «виды-энергия»	93
3.2.2.4. Локальный и региональный масштаб: унимодальная форма корреляции между числом видов и продуктивностью	97
3.2.3. Стабильность среды	142
3.2.3.1. Стабильность среды и число видов.....	144
3.2.3.2. Стабильность среды и ширина экологической ниши	147
3.2.3.3. Стабильность среды и сопряженные изменения числа видов и ширины их ниш	150
3.2.4. Выводы: данные о влиянии факторов среды на биоразнообразие и принцип оптимального разнообразия	158
3.3. Соотношение показателей разнообразия биосистем	161
3.3.1. Сопряженные изменения числа видов и ширины экологических ниш	163
3.3.2. Соотношение показателей генетического и видового разнообразия.....	171
3.3.3. Закономерности распределения биологического разнообразия, связанные с эволюционным уровнем таксонов	176
3.3.4. Выводы: соотношение показателей разнообразия природных биосистем и принцип оптимального разнообразия	179
3.4. Биоразнообразие как фактор экосистемного функционирования	181
3.4.1. Второе рождение «новой» парадигмы	183
3.4.1.1. Биоразнообразие и условия среды: что от чего зависит?	183
3.4.1.2. Развитие исследований по теме «биоразнообразие – экосистемное функционирование»	185
3.4.1.3. Что такое экосистемное функционирование?	187
3.4.1.4. Эксперименты по теме «биоразнообразие – экосистемное функционирование»	190
3.4.2. Влияние видового разнообразия на мощность экосистемных функций	196
3.4.2.1. Гипотезы о характере зависимости мощности экосистемных функций от видового разнообразия.....	196
3.4.2.2. Результаты экспериментов	202
3.4.2.3. Данные обследований природных сообществ.....	227
3.4.3. Влияние видового разнообразия на стабильность экосистемного функционирования	238
3.4.3.1. Теоретические представления о взаимосвязи видового разнообразия и устойчивости сообществ и популяций	238
3.4.3.2. Данные экспериментов.....	242
3.4.3.3. Данные о природных сообществах	247

3.4.3.4. Устойчивость сообществ к болезням, вредителям и инвазиям ..	253
3.4.4. Видовое разнообразие или свойства отдельных видов – что важнее?.....	257
3.4.5. Влияние внутривидового разнообразия на экосистемное функционирование	263
3.4.5.1. Внутривидовое разнообразие в контексте парадигмы «биоразнообразие – экосистемное функционирование»	263
3.4.5.2. Влияние внутривидового разнообразия на характеристики популяций	267
3.4.5.3. Влияние внутривидового разнообразия на характеристики экологических сообществ и экосистем	275
3.4.6. Влияние условий среды на характер взаимосвязи экосистемного функционирования и биоразнообразия	280
3.4.6.1. Соотношение значимости факторов среды и биоразнообразия для показателей экосистемного функционирования	280
3.4.6.2. Влияние количества ресурса	282
3.4.6.3. Влияние пространственной гетерогенности среды и нарушения сообществ	285
3.4.6.4. Влияние антропогенных нарушений сообществ	295
3.4.7. Выводы: биоразнообразие как фактор экосистемного функционирования и принцип оптимального разнообразия .	297
3.5. Что от чего зависит? Экосистемные функции и биоразнообразие в контексте факторов среды.....	301
3.5.1. Эксперименты и исследования природных сообществ: два подхода к исследованию биоразнообразия	303
3.5.1.1. Различия экспериментальных и природных сообществ	304
3.5.1.2. Два подхода в исследованиях биоразнообразия: эксперименты с сообществами в выбранных условиях среды и сравнение сообществ, сформировавшихся в разных условиях среды.....	305
3.5.1.3. Разное понимание «продуктивности».....	307
3.5.1.4. Объединение положительной, отрицательной и унимодальной зависимостей.....	309
3.5.2. Двухнаправленные связи между разнообразием и функционированием в контексте внешних факторов	314
3.6. Выводы о соответствии принципа оптимального разнообразия имеющимся теоретическим представлениям и эмпирическим данным.....	319

4. ПРОЦЕССЫ И МЕХАНИЗМЫ ОПТИМИЗАЦИИ РАЗНООБРАЗИЯ НАДОРГАНИЗМЕННЫХ БИОСИСТЕМ.. 325

4.1. Общая схема формирования биоразнообразия в ходе экологических, микроэволюционных и эволюционных процессов 327

4.2. Оптимизация разнообразия в ходе экологических и микроэволюционных процессов..... 339

4.2.1. Изменение оптимальных значений разнообразия в ходе сукцессии 341

4.2.1.1. Изменение эффективности использования ресурсов и стабильности сообществ в ходе сукцессии..... 342

4.2.1.2. Сукцессия как аналог серии сообществ, оптимальных в разных средах..... 345

4.2.1.3. Изменение соотношения видовых свойств в ходе сукцессии..... 349

4.2.1.4. Различные траектории сукцессий и принцип оптимального разнообразия..... 350

4.2.2. Механизмы формирования видового разнообразия: конкуренция, «нейтральные» взаимодействия видов и оптимизация 356

4.2.2.1. Формирование структуры сообществ в результате взаимодействия видов..... 356

4.2.2.2. Соотношение оптимизации с нишевыми и нейтральными механизмами формирования сообществ..... 365

4.2.3. Механизмы оптимизация ширины популяционных ниш и разнообразия симпатрических внутривидовых форм 373

4.2.3.1. Внутри- и межфенотипический компоненты оптимизации ширины популяционной ниши..... 373

4.2.3.2. Оптимизация в ходе экологических процессов 378

4.2.3.3. Оптимизация в ходе микроэволюционных процессов..... 384

4.2.3.4. Оптимизация как дополнительный механизм формирования ширины ниш..... 386

4.2.4. Формирование симпатрических внутривидовых форм как путь оптимизации разнообразия на популяционном и ценотическом уровне..... 388

4.3. Механизмы оптимизации разнообразия надорганизменных биосистем 397

4.3.1. Механизмы, позволяющие биосистемам достигать оптимального разнообразия 400

4.3.2. Механизмы реализации оптимальными биосистемами их преимуществ..... 402

4.3.2.1. Механизмы влияния биоразнообразия на экосистемные функции, выявленные в экспериментах.....	402
4.3.2.2. Оптимизация как дополнительный механизм влияния разнообразия на функции биосистем.....	413
4.3.2.3. Какие механизмы могут заменить «отбор» на надорганизменном уровне? Гипотезы о механизмах реализации оптимальными биосистемами их преимуществ	414
4.4. Изменение оптимальных значений разнообразия в ходе эволюционных процессов	417
4.4.1. Изменение параметров оптимальности при повышении эволюционного уровня организмов.....	420
4.4.2. Изменение параметров оптимальности в ходе эволюции сообществ	425
4.5. Оптимизация разнообразия как возможный фактор усложнения иерархии биосистем.....	431
4.6. Выводы: оптимизация как фактор формирования разнообразия биосистем на разных иерархических уровнях	445
5. ПРИНЦИП ОПТИМАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ И ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЕ.....	451
5.1. Жизнеобеспечивающие функции живой природы и экологоцентрическая концепция природопользования.....	453
5.2. Некоторые выводы из принципа оптимального разнообразия для стратегии природопользования.....	465
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	481

A decorative border made of stylized vines, leaves, and flowers, forming a rectangular frame around the text. The border is composed of several segments: a top horizontal segment, a right vertical segment, a bottom horizontal segment, and a left vertical segment. Each segment features intricate floral and leaf patterns. The top and bottom horizontal segments have a central square knot-like motif. The right vertical segment is particularly detailed with many small leaves and flowers. The left vertical segment is simpler, with a few leaves and flowers.

1. ВВЕДЕНИЕ

*Самая поразительная черта Земли – жизнь.
Самая поразительная черта жизни – ее разнообразие.
Главная особенность современного этапа развития
Земли – быстрое сокращение биологического
разнообразия*

Tilman, 2000.

Беспрецедентно высокие темпы развития мировой экономики и глобальных изменений среды в XX в. радикально изменили мир на глазах ныне живущего поколения людей. С 1960 по 2000 г. население мира удвоилось с 3 до 6 млрд., а глобальный ВВП за тот же период вырос почти в 6 раз. Производство энергии и продовольствия также росло быстрее численности населения: первичной энергии за это время стали производить в 2.9 раза больше, а продовольствия – в 2 - 2.5 раза больше.

Рост мировой экономики во второй половине XX века во многом был достигнут за счет истощения природных ресурсов и деградации природных экосистем. За последние 50 лет люди изменяли экосистемы быстрее и сильнее, чем в любой другой период истории цивилизации. К сегодняшнему дню человек уничтожил или сильно изменил большую часть продуктивных экосистем суши. От 20 до 50% территории благоприятных для жизни человека биомов трансформированы и используются им, в наиболее комфортных биомах лесов и травяных сообществ умеренных широт, а также лесов средиземноморского типа изменено не менее $\frac{3}{4}$ территории (Оценка экосистем..., 2005). В целом, человек существенно нарушил экосистемы на большей половине суши, где может произрастать растительность. Если с карты мира убрать пустыни, ледники, высокогорья, а также измененные человеком экосистемы, то становится очевидно, что продуктивных природных экосистем на Земле осталось совсем мало (Павлов, Букварева, 2007).

Одновременно с сокращением площади живого покрова Земли происходит его радикальное упрощение и гомогенизация. Последний обобщающий доклад, подготовленный Секретариатом Конвенции по сохранению биоразнообразия (Секретариат..., 2010), в очередной раз предостерегает: богатство жизни сокращается на всех уровнях организации – от генетического разнообразия внутри отдельных популяций до разнообразия видов¹ и экосистем в биосфере, причем темпы этого разрушительного процесса не снижаются. По последним данным Всемирного союза охраны природы 25% видов млекопитающих, 13% видов птиц, 41% видов земноводных и 41 % видов голосеменных растений находятся под угрозой вымирания (для оценки других таксономических групп пока недостаточно данных)². Темпы исчезновения видов живых организмов из-за деятельности человека сегодня на порядки превышают так называемый «фоновый» темп вымирания, характерный для стабильных периодов развития биосферы (Оценка экосистем..., 2005; Dirzo, Raven, 2003; Pimm et al., 1995). Численность сохраняющихся на Земле видов также сокращается. С 1970 по

¹ Сегодня описано 1,7-2 млн видов. Общее число видов составляет около 13-14 млн. (Dirzo, Raven, 2003; Secretariat..., 2001).

² Данные за 2012. http://www.iucnredlist.org/documents/summarystatistics/2012_2_RL_Stats_Table_1.pdf.

2006 г. численность популяций позвоночных животных сократилась в среднем по миру почти на треть и в настоящее время продолжает снижаться.³ (Секретариат..., 2010; Living..., 2012).

Распространение видов на Земле становится более гомогенным. Во-первых, более быстрыми темпами происходит исчезновение видов, являющихся уникальными для тех или иных районов. Во-вторых, ускоряются темпы инвазий и интродукций видов в новые ареалы (Оценка экосистем..., 2005). Например, средняя доля адвентивных видов растений в флорах разных районов мира составляет 16%, на материках – 11%, на островах – 31% (Миркин, Наумова, 2002).

Таким образом, биосфера разрушается в двух направлениях, взаимно усиливающих друг друга. С одной стороны, живая оболочка планеты становится меньше по площади и объему – природные экосистемы замещаются антропогенными территориями, уменьшаются численность и ареалы видов и популяций, снижается биомасса сообществ. С другой стороны, нарушается структура оставшихся природных систем, утрачивается видовое и внутривидовое разнообразие, происходит упрощение и гомогенизация живого покрова.

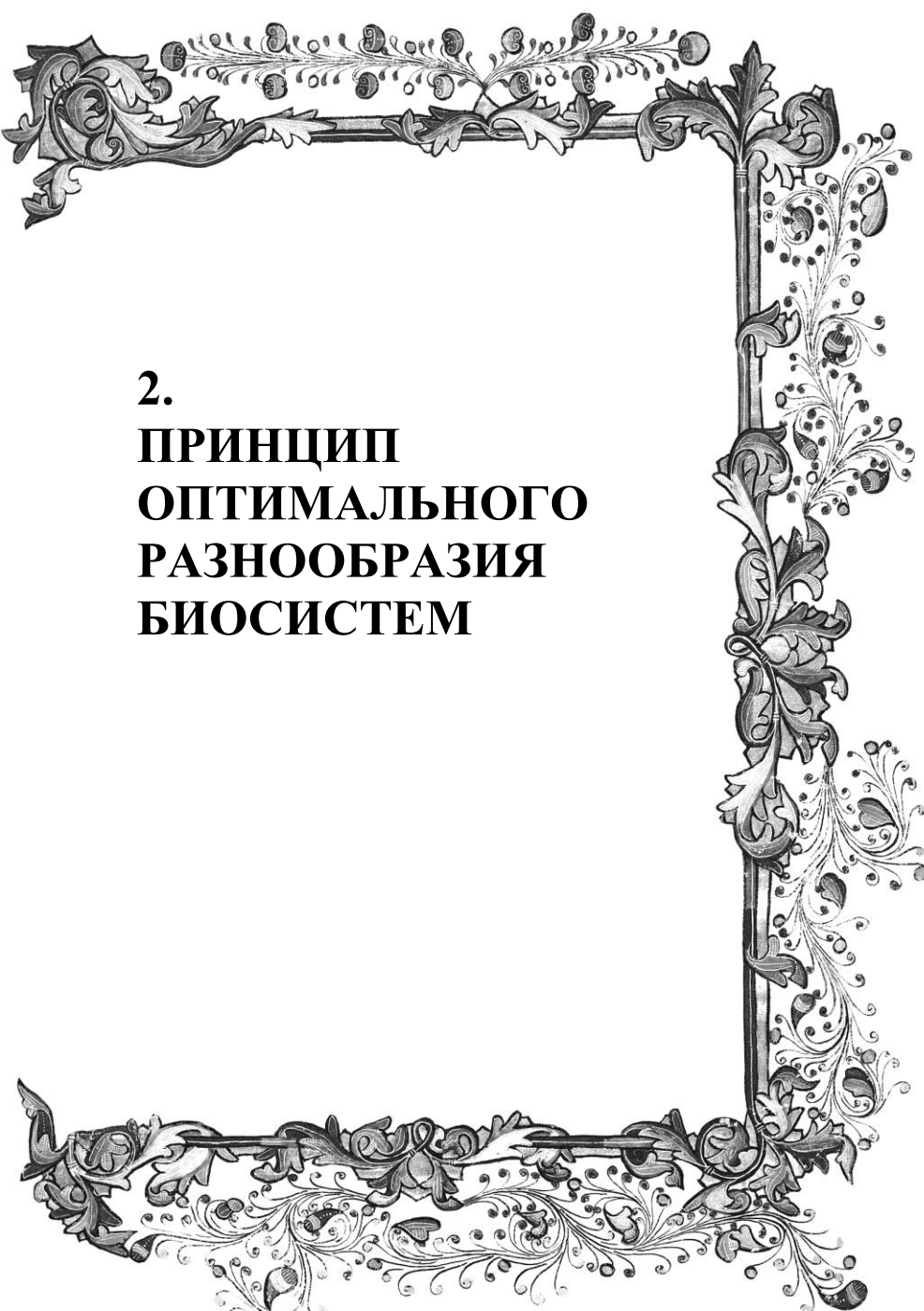
Масштабное сокращение площади природных экосистем, сопровождающееся уничтожением биологического разнообразия на планете, неизбежно ведёт к ослаблению механизмов экосистемной и биосферной регуляции среды. Если раньше последствия антропогенных нарушений экосистем приводили к экологическому ущербу в локальном и региональном масштабах, то сегодня становятся очевидными глобальные последствия этого процесса (Оценка..., 2005; Foley et al., 2005). Одна из главных угроз для будущего человечества – деградация климаторегулирующих экосистемных функций, которые играют ключевую роль в формировании и стабилизации климата в глобальном и региональном масштабах (Букварева, 2010 а). Ущерб от дестабилизации среды в результате уничтожения природных экосистем становится важным фактором экономики и экологической безопасности (см.: Павлов, Букварева, 2007; Павлов и др., 2009, 2010).

Человек продолжает разрушать природные экосистемы в то время как заменить естественные глобальные механизмы биосферной регуляции ему нечем. Нынешний научно-технический уровень человеческой цивилизации не позволяет решать задачу полномасштабной замены природных регуляторных механизмов среды искусственными аналогами. До сих пор не создана замкнутая система жизнеобеспечения даже для нескольких человек, о чем говорит опыт создания космических станций и неудача проекта «Биосфера 2». Биосфера Земли – единственная возможная система жизнеобеспечения человека сегодня и в обозримом будущем, альтернативы которой у человечества нет.

³ В умеренной зоне состояние популяций стабильное и даже происходит некоторое восстановление численности. Ухудшение суммарных показателей определяется сильным сокращением численности видов в тропической зоне.

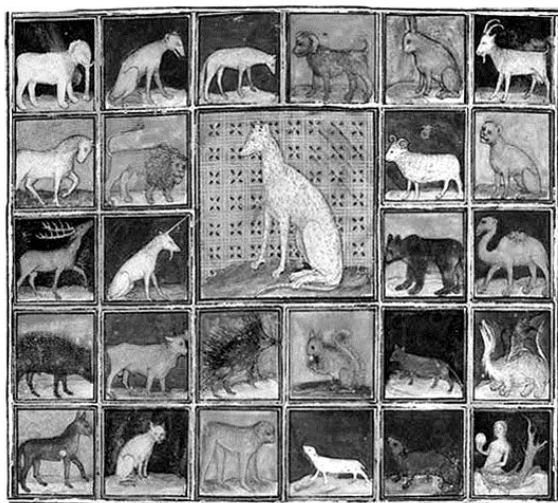
Никогда раньше экология не играла такой критической роли в решении главных социальных и экономических проблем. И центром всех проблем, связанных с окружающей средой, являются задачи сохранения биологического разнообразия. Сценарии будущего отдельных стран и Земли в целом, во многом, зависят от того, как человечество распорядится природными экосистемами и биологическим разнообразием (Оценка экосистем..., 2005).

Чтобы преодолеть современный экологический кризис, человечеству следует принципиально изменить свое отношение к живой природе. Сегодня ключевым условием устойчивого развития человеческой цивилизации является поддержание механизмов регуляции среды, осуществляемой природными экосистемами и биосистемами. Проблема предотвращения экологической катастрофы и нарушений биосферного баланса должна решаться прежде всего путем сохранения и восстановления функций биоразнообразия. Среди жизнеобеспечивающих ресурсов биосферы наиболее важным следует считать всю природную биоту планеты, обеспечивающую поддержание стабильных и благоприятных для человека условий среды. Необходим переход к новой экологоцентрической концепции природопользования, учитывающей приоритетную ресурсную ценность средообразующих функций биологического разнообразия (Павлов и др., 2009, 2010). Для этого необходимо глубокое и точное понимание процессов, происходящих в живой природе. Предлагаемый в этой книге принцип оптимального разнообразия биосистем является одним из возможных подходов к исследованию закономерностей формирования и функционирования биологического разнообразия.

A detailed black and white decorative border featuring intricate floral and vine motifs. It includes acanthus leaves, scrolling vines, and clusters of small berries or flowers, framing the central text.

2. ПРИНЦИП ОПТИМАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ БИОСИСТЕМ

2.1.
Общая формулировка
принципа
оптимального
разнообразия биосистем



Исследования, основанные на использовании экстремальных принципов функционирования и развития систем, в настоящее время широко распространены в разных областях биологии (см.: Фурсова и др., 2003; Ханин и др., 1978). Согласно этим принципам, предполагается, что в каждый момент времени вектор развития биосистемы направлен к определенному состоянию, в котором значение ее некоторой жизненно-важной характеристики является *экстремальным* (максимальным или минимальным). Параметры других характеристик системы, которые обеспечивают максимизацию (или минимизацию) жизненно важной характеристики, являются *оптимальными*.

Представления об оптимальности параметров биосистем прочно обосновались в таких областях биологии, как физиология и морфология. В экологии понятие оптимальности возникает чаще всего при обсуждении условий существования организмов, например, при определении оптимальных абиотических условий (температуры, влажности, солености и т.п.), оптимальных характеристик необходимых ресурсов, например, размера жертвы (пример на рис. 2.1-1), а также при определении оптимальных характеристик особей или популяций, позволяющих им максимизировать время жизни, численность, биомассу (примеры см: Суховольский, 2004).

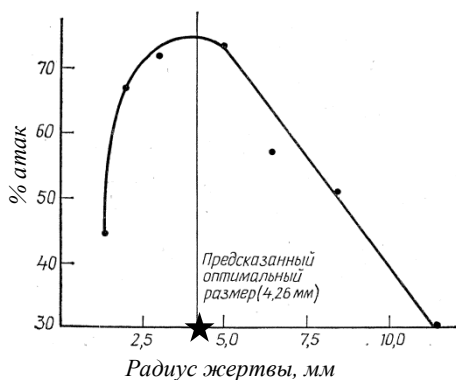


Рис. 2.1-1. Пример оптимального размера жертвы: процент атак богомолами моделей жертв разного размера. Звездочкой показан оптимальный размер жертвы для богомола (Пианка, 1981).

Примером экологической концепции, использующей представление об оптимальности самих биосистем, может быть гипотеза оптимального фуражирования, предполагающая, что параметры кормового поведения животных оптимальны. Одум (1986) приводит пример оптимизации стратегии добывания пищи по числу видов жертв и числу охотничьих участков (рис. 2.1-2). Если особи питаются только одним видом жертв, то им надо затрачивать много усилий на поиски именно этого вида, но при увеличении числа видов жертв начинают уве-

личиваться затраты на преследование, поскольку некоторых трудно поймать, а другие слишком малы. Минимум затрат получается при охоте на некоторое среднее число жертв (обозначено звездочкой).



Рис. 2.1-2. Образование минимума затрат при охоте на оптимальное число видов жертв (Одум, 1986).

Еще один пример оптимизационного подхода – гипотеза оптимального распределения усилий при выращивании потомков (см., например, Пианка, 1981). В классической серии работ об экологии птиц Lask показал, что существует некоторый оптимальный размер кладки, при котором число выживших птенцов максимально. Это позже неоднократно подтвердили другие исследователи. В малых кладках число выживающих птенцов оказывается низким по причине их случайной гибели. Но в чрезмерно больших кладках оно также снижается из-за того, что родители не в состоянии выкормить большое число птенцов, поэтому средний вес слетка в больших гнездах снижается. Бигон и др. (1989) приводят в качестве примера эксперимент со стрижами. В гнездах, куда подкладывали лишние яйца сверх обычных для этого вида 2-3-х яиц, выживало меньше птенцов (рис. 2.1-3)

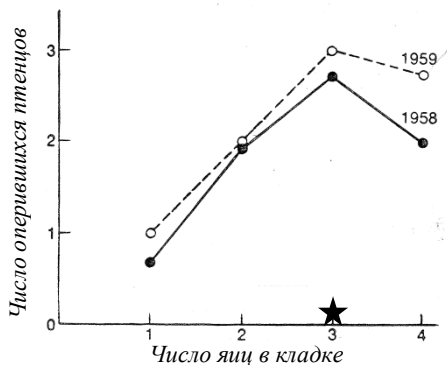


Рис. 2.1-3. Результат эксперимента со стрижами. Звездочкой обозначено оптимальное число яиц в кладке (Бигон и др., 1989).

Математизированная концепция «эволюционной оптимальности» предполагает, что биосистемы, обладающие оптимальными признаками, выживают с максимальной вероятностью. Модели эволюционной оптимальности чаще всего описывают признаки организма (см. например, Пасеков, Овсянников, 1988; Овсянников, Пасеков, 1990), но также формально могут быть распространены и на уровень популяций и сообществ (см. например: Свирижев, Логофет, 1978; Семеновский, Семенов, 1982; Разжевайкин, 2010).

Показатели *разнообразия биосистем* надорганизменных уровней (в данной работе мы рассматриваем, прежде всего, популяции и сообщества) также можно исследовать на основе экстремальных принципов и представлений об оптимальности. При этом возможны два основных подхода.

1. Принципы экстремального разнообразия, предполагающие, что максимизируется или минимизируется само разнообразие элементов биосистемы (ее сложность) при установленных ограничениях. В рамках этого подхода были предложены принципы, предполагающие, что *разнообразие стремится к максимуму*, например, принцип максимума обобщенной энтропии для сообществ (Левич, 2004; Левич и др., 1993; Левич, Алексеев, 1997), принцип максимального разнообразия распределения биомассы особей в популяции (Lurie et al., 1983; Wagensberg, Valls, 1987). В первом случае предполагается максимизация сложности сообщества при установленных предельных объемах потребления ресурсов разными видами, во втором – максимизация показателя разнообразия в распределении особей популяции по их массе при установленной предельной суммарной биомассе популяции. Обнаружено соответствие данным принципам некоторых экспериментальных и природных популяций и сообществ (лабораторные поликультуры фитопланктона, сообщества фитопланктона в озерах разных регионов мира, эксперименты с удобрением озер, распределение рыб по весам в уловах). Пузаченко (2009) на основе термодинамической модели, дополненной положениями теории информации, доказывает, что при целевой функции максимизации длительности жизни организмов будет происходить рост их разнообразия.

Волвенко (2012) упоминает также *принцип минимального разнообразия*, хорошо обоснованный с точки зрения физики. Однако, этот принцип, на наш взгляд, не соответствует наблюдаемому разнообразию жизни. Видимо, поэтому он не стал популярным среди биологов.

2. Принцип оптимального разнообразия (Букварева, Алещенко, 2005), предполагающий, что разнообразие элементов (сложность) биосистемы является оптимизируемым (регулируемым) параметром, который позволяет экстремизировать (максимизировать или минимизировать) ее другие жизненно-важные характеристики. В соответствии с нашим подходом жизнеспособность биосистемы максимальна при определенном уровне разнообразия, который является оптимальным (рис. 2.1-4). То есть, критерием оптимизации (целевой функцией) является максимальная жизнеспособность (максимальная вероятность выживания), оптимизируемым параметром – разнообразие. Уменьшение или увеличе-

ние разнообразия биосистемы по сравнению с оптимальным значением ведет к снижению ее жизнеспособности.

Предлагаемый нами принцип предполагает, что в каждый момент времени вектор развития системы направлен в сторону состояния с максимальной жизнеспособностью и оптимальным разнообразием. Если система достигает этого состояния, но какой-то внешний фактор нарушает его, она восстанавливает свое оптимальное разнообразие. При изменении условий среды положение оптимума может измениться, и система будет вынуждена «подстраивать»⁴ свои параметры к новому оптимуму. Это предположение требует выявления механизмов оптимизации разнообразия на популяционном и ценотическом уровне, которые рассмотрены разделе 4.

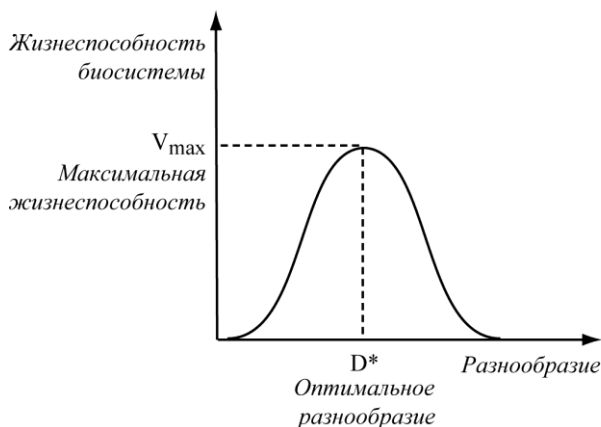


Рис. 2.1-4. Оптимальное разнообразие как условие максимальной жизнеспособности биосистемы.

Мы привели здесь формулировку принципа оптимального разнообразия лишь в самом общем виде. Очевидно, что показатели разнообразия биосистем разных иерархических уровней и масштабов будут различными. Так, в частности, в этой книге мы далее рассматриваем, прежде всего, биосистемы двух соседних уровней — популяционного и ценотического, и показатели разнообразия в них — внутривидовое фенотипическое разнообразие и число видов в сообществе.

Самостоятельным важнейшим вопросом является выбор критерия оптимизации (целевой функции)⁵. В наиболее общей формулировке принципа мы используем понятие «жизнеспособность» как термин, отражающий вероятность

⁴ В дальнейшем, при использовании в отношении биосистем таких выражений как «система настраивает свои параметры» или «система стремится достичь оптимального состояния» мы далеки от их отождествления с разумными объектами и не приписываем им желаний и стремлений, а имеем в виду лишь тенденции их развития.

⁵ Стоит отметить, что понятия оптимальности в биологии и инженерии существенно различаются. Если критериями оптимальности живых систем служат их приспособленность, жизнеспособность, выживаемость, то в инженерии, как правило, ставится задача максимизации тех или иных необходимых свойств или качеств изделий и конструкций (Vilagrova, 2002).

выживания (существования) биосистемы. Волвенко (2012) воспринимает «жизнеспособность» как бинарную характеристику (жизнеспособна/нежизнеспособна), что считает препятствием к развитию принципа оптимального разнообразия. Однако мы считаем этот показатель многозначным и непрерывным. Прямо измерить жизнеспособность таких систем как популяции и экологические сообщества практически невозможно, поэтому для ее оценки необходимо привлекать другие показатели, непосредственно связанные с вероятностью существования биосистем.

В качестве таких показателей для надорганизменных биосистем наиболее часто используются оценки вещественно-энергетических потоков через них. Вещественно-энергетические критерии оптимальности можно разделить на две основные группы:

- максимизация общей *интенсивности* вещественно-энергетических потоков через биосистему;
- максимизация *эффективности* использования вещества и энергии биосистемой.

Первая группа критериев берет начало от гипотезы А. Лотки, развитой Г. Одумом и другими исследователями, о том, что развитие биосистемы направлено на увеличение суммарного потока используемой биосистемой энергии (Одум, 1986; Печуркин, 1982). Вторая группа также берет начало из работ классиков экологии. Одум (1986) в качестве основного направления развития сообщества в ходе сукцессии рассматривает максимизацию биомассы (сложности, информации) на единицу доступного потока энергии. К этой группе также можно отнести критерии максимизации замкнутости круговоротов вещества в экосистеме и минимизации потерь полезного вещества (Горшков, 1985; Красилов, 1986). Очевидно, что критерии интенсивности и эффективности вещественно-энергетических процессов не противоречат друг другу. Как пишут Одум, Одум (1978), в соперничестве с другими системами выживают те, которые используют большее количество энергии и потребляют ее наиболее эффективным образом. Аналогичную сопряженную пару критериев предлагает Печуркин (1982): максимизация использованного потока энергии на единицу биоструктуры, локальные максимумы достигаются в стационарных состояниях (энергетический принцип экстенсивного развития); максимизация отношения захваченной энергии к тратам на поддержание биомассы (энергетический принцип интенсивного развития).

В наших моделях (см. раздел 2.2) в качестве критерия оптимальности используется максимальная биомасса, которую система может поддерживать при имеющемся потоке доступного ресурса, или минимальные затраты ресурса на поддержание единицы биомассы, которые, по сути, являются показателями *эффективности биосистем* (также о критериях оптимизации в наших моделях см. раздел 2.3, пункт 2).

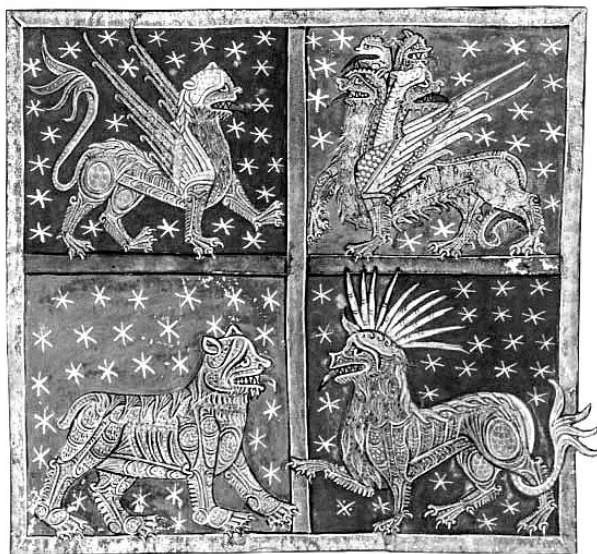
Развивая представления об оптимальности структуры сообществ, Волвенко (2012) предлагает включить в число оптимизируемых параметров, наряду с показателями разнообразия, также численность и биомассу организмов в сообществе, то есть показатели, которые в наших моделях максимизируются (являются целевой функцией). По мнению автора, процессы оптимизации всех этих показателей тесно взаимосвязаны, и необходимым условием существования биоценологических систем является не экстремизация любого из их параметров, а оптимизация соотношения этих параметров. Целью системы в данном случае является минимизация ее удаления от оптимального соотношения параметров. Такой подход, несомненно, заслуживает внимания, однако в его исследовании сразу возникает трудноразрешимая проблема: оптимальные соотношения параметров биосистем нам неизвестны, но и целевая функция, которая бы могла своим экстремумом обозначить эти оптимальные значения, также неизвестна, поскольку представляет собой удаленность системы от неизвестного оптимального состояния. Поэтому мы, все же, считаем целесообразным начать исследование оптимальности разнообразия как оптимизируемого параметра при максимизации таких показателей как суммарная биомасса (численность) и эффективность использования ресурсов системой.

К представлениям об оптимальности биоразнообразия близок принцип его авторегуляции в биосфере, выдвинутый Левченко и Старобогатовым (Левченко, 2003), говорящий о том, что биосфера постоянно «стремится» к поддержанию такого уровня биоразнообразия, который необходим при существующем в данный момент времени уровне непостоянства условий на планете.

В отношении генетического разнообразия идея оптимальности была сформулирована Алтуховым с соавторами в форме концепции оптимального генного разнообразия (оптимальных уровней средней гетерозиготности и полиморфизма) как важнейшего условия благополучного существования популяций в нормально колеблющейся природной среде (Алтухов, 2003; Алтухов и др., 1997; см. также раздел 3.4.5.2).

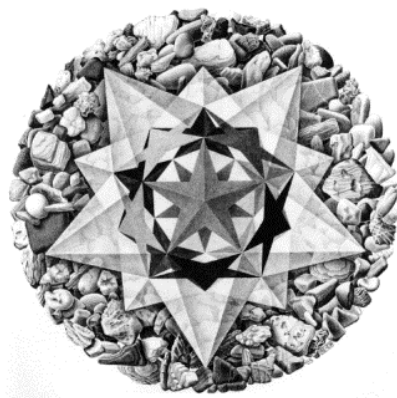
Можно упомянуть, что термин «оптимальное биоразнообразие (optimal biodiversity)» использовал Thompson (1999), рассуждая о соотношении экономических затрат и выгод при планировании политики в области сохранения биоразнообразия (см. раздел 5), однако эта работа относится, скорее, к социально-экономическим, а не биологическим системам и выходит за рамки проблем, рассматриваемых в данной книге.

2.2.
Модели
оптимального
разнообразия
биосистем



2.2.1.

Два типа систем и два комплекса свойств в биологической иерархии



2.2.1.1. Два типа систем в биологической иерархии

Среди объектов на разных уровнях биологической иерархии можно выделить два крайних типа систем и два комплекса свойств, характеризующих степень целостности (интегрированности) систем, тип взаимодействия их элементов и способ образования управляющей системы верхнего уровня (Ляпунов, 1980; Макрушин, 1996; Малиновский, 2000), которые мы, в соответствии с обозначением Ляпунова, условно называем статистическими и структурными.

Статистические системы слабоинтегрированы и состоят из функционально однотипных элементов, обладающих небольшими отличиями друг от друга (например, ткань из однотипных клеток, элементарная неструктурированная популяция или группа особей, выполняющих одинаковую функцию в структурированной популяции). Их состав и поведение описываются статистическими закономерностями, что и нашло отражение в их названии. *Структурные системы* состоят из функционально различных элементов и обладают в силу этого четкой функциональной структурой (что и отражает их название) и высокой степенью интегрированности (например, клетка, многоклеточный организм, популяция с социальной структурой, биоценоз). Малиновский (2000) для обозначения этих двух типов систем использует другие термины – дискретные и «жесткие» системы, однако термины, предложенные Ляпуновым, нам представляются более образными, поэтому мы используем их. Различия некоторых существенных характеристик систем этих двух типов показаны в таблице 2.2.1.1.

Иерархия биосистем построена таким образом, что статистические системы состоят из множества однотипных структурных систем предыдущего иерархического уровня, а сами являются подсистемами структурных систем следующего уровня (рис. 2.2.1.1), то есть наблюдается чередование типов систем на разных иерархических уровнях.

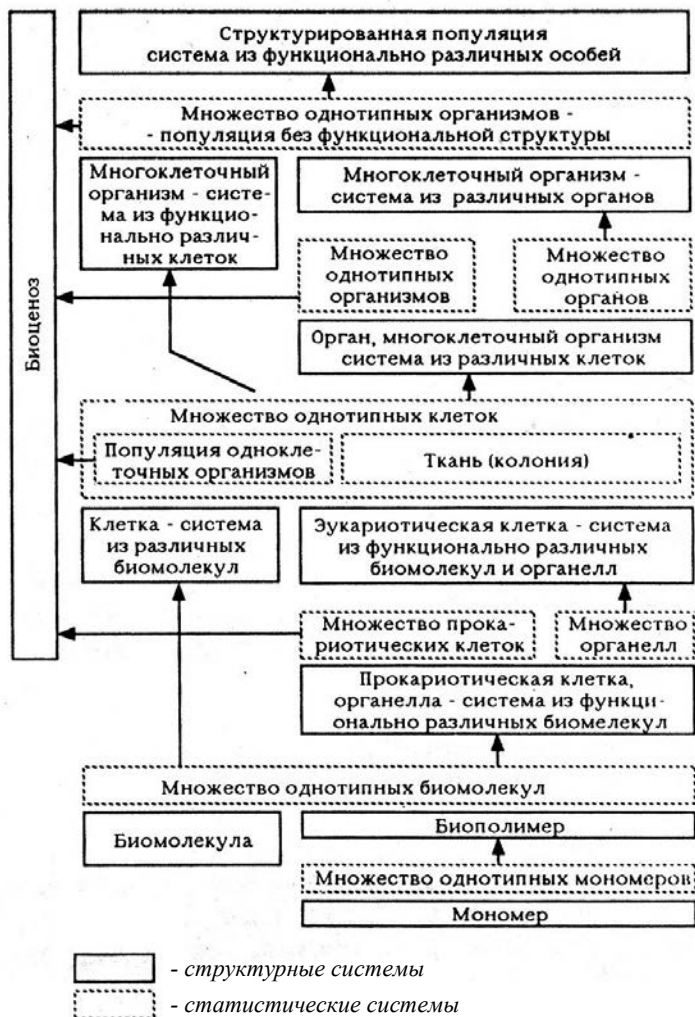


Рис. 2.2.1.1. Системы двух типов в биологической иерархии. Стрелками показаны направления функциональной дифференциации и интеграции в составе структурных систем следующего уровня.

Таблица 2.2.1.1. Основные характеристики двух типов систем в биологической иерархии (Букварева, Алещенко, 1997).

Показатели	Статистические системы	Структурные системы	
Структура	Система из однотипных, взаимодействующих элементов, не связанных между собой непосредственно, а объединенных лишь общим отношением к среде Элементы взаимодействуют случайным образом Нет специального запоминающего устройства	Высокоинтегрированная система из функционально различных элементов, связанных друг с другом существенными связями Формируется управляющая система верхнего уровня Есть специальное запоминающее устройство	
Свойства и поведение системы	Слабо отличаются от суммы элементов и почти не имеют по сравнению с ними новых свойств Поведение определяется вероятностными, статистическими законами	Система имеет новые свойства по сравнению с суммой элементов Поведение определяется кибернетическими закономерностями взаимодействия элементов	
Устойчивость и надежность	Высокая надежность за счет дублирования и взаимозаменяемости элементов	Устойчивость за счет регулирования и обратной связи. Снижение надежности, так как выпадение одного элемента может привести к нарушению функционирования	
Скорость реакции	Сильное снижение быстродействия системы в целом по сравнению со скоростью реакции элементов	Скорость реакции системы определяется быстродействием элементов	
Примеры биосистем	Популяция (колония) прокариот, множество однотипных органелл Популяция (колония) одноклеточных эукариот, ткань из однотипных клеток Популяция многоклеточных организмов	Прокариотическая клетка Органелла Эукариотическая клетка Многоклеточный организм Популяция с социальной структурой	Прокариотное экологическое сообщество Экологическое сообщество одноклеточных эукариот Экологическое сообщество многоклеточных организмов

В конкретных биосистемах статистические и структурные свойства сочетаются в разных соотношениях. Например, у животных можно найти популяции, не подразделенные на какие-либо функциональные группы, и популяции со сложной и устойчивой социальной структурой. Другой пример – колонии из однотипных организмов и колонии с сильной функциональной дифференциацией особей. Однако все это не делает попытку выделения указанных типов систем бессмысленной. В зависимости от преобладания тех или иных свойств одной системы более адекватно могут быть описаны как структурные, другие – как статистические.

Механизмы ответа систем разных типов на изменения среды различны. Ответ статистической системы носит стохастический (статистический) характер и проявляется в изменении долей элементов разных типов, активно функционирующих в данных условиях. Эти изменения могут происходить в результате следующих процессов:

- а) дифференциального функционирования, т.е. повышения интенсивности работы наиболее эффективных в данных условиях элементов;
- б) дифференциального выживания и размножения элементов, т.е. отбора;
- в) случайных колебаний частот функционирующих элементов (например, дрейфа генов в популяции).

Оперативный ответ структурной системы носит детерминированный (кибернетический) характер и определяется скоростью реакции его элементов и эффективностью их связей друг с другом. В долговременном плане в структурной системе могут изменяться функциональные характеристики ее элементов (статистических подсистем), происходить их специализация, дифференциация (разделение) или редукция. Изменение функциональной характеристики статистической подсистемы происходит в результате изменения частот типов ее элементов, т. е. отбора тех или иных элементов, или их дифференциального функционирования. Долговременные (сохраняющиеся) изменения в структурных системах осуществляются благодаря процессам отбора в их статистических подсистемах. Отбор одного типа элементов соответствует сохранению или изменению функции статистической подсистемы (развитию структурной системы следующего уровня без усложнения). Отбор двух или более типов элементов соответствует разделению функции статистической подсистемы, ее дифференциации на две или более подсистем, то есть развитию структурной системы следующего иерархического уровня с усложнением (см. раздел 4.5).

2.2.1.2. Разнообразие в статистических и структурных системах

Традиционно разнообразие понимается как число типов систем данного класса (например, число типов зданий в городе, число видов деревьев в лесу), а сложность – как число элементов системы и их связей друг с другом (Флейшман, 1982). Разнообразие любой биологической системы в общем виде можно определить через число различных типов ее элементов, частоту элементов разных типов и силу связей между элементами. Конкретное содержание этого понятия на разных уровнях биологической иерархии различно: в клетке – это разнообразие типов органелл и биомолекул (и их функций – биохимических процессов); в популяциях одноклеточных и тканях – разнообразие генотипов и фенотипов клеток; в многоклеточном организме – разнообразие тканей и органов (и физиологических процессов); в простой популяции многоклеточных организмов – разнообразие генотипов и фенотипов особей; в структурированной популяции – разнообразие функциональных групп особей (например, каст у общественных насекомых, уровней социальной иерархии в популяциях высших

позвоночных); в биоценозе – разнообразие видовых популяций и биоценологических связей.

Разнообразием внутри структурной системы можно считать число функционально различных элементов. Это, например, число типов молекул в клетке (в частности, сложность ее ферментативной системы), число функционально различных органов в организме (сложность его морфологического строения), число видов в биоценозе. Иерархическая соподчиненность систем разных уровней ведет к тому, что для биосистем структурного типа понятия разнообразия и сложности практически совпадают: разнообразие систем низшего уровня (элементов) определяет сложность системы высшего уровня (разнообразие элементов клетки определяет ее сложность, разнообразие видовых популяций определяет сложность структуры биоценоза и т.п.).

Как можно определить разнообразие внутри статистической системы, если мы определяем ее как систему из функционально однотипных элементов? Элементы, составляющие статистическую систему, функционально однотипны, но не абсолютно идентичны, их различия имеют характер флуктуаций. Показателями разнообразия в статистических системах могут быть параметры распределений их элементов по выбранным признакам - например, форма и ширина распределения элементов по признаку.

Роль разнообразия различна в функционировании и эволюции биосистем разных типов. В системах статистического типа разнообразие их элементов определяет диапазон условий, в которых функционирует система, а также служит материалом для отбора и определяет его скорость и эффективность. В системах структурного типа разнообразие соответствует таким характеристикам, как степень сложности и уровень организации. Сложность и организованность системы определяют ее способность к поддержанию гомеостаза и стабильность, что в свою очередь позволяет идти дальше процессу дифференциации и специализации составляющих систему элементов.

Разная роль разнообразия в функционировании и эволюции биосистем разных типов, очевидно, должна определять и разные подходы к его изучению и моделированию, а также к оценке значимости разнообразия в функционировании биосистем и к разработке стратегии его сохранения в биологических системах разных типов.

Нами была предпринята попытка выявить на качественном уровне в наиболее общем виде роль разнообразия в функционировании биосистем двух описанных выше типов в среде со случайными колебаниями параметров. Затем была создана двухуровневая иерархическая модель, объединяющая нижний уровень, представленный статистическими системами, которые можно интерпретировать как популяции, и верхний – структурный уровень, включающий статистические системы в качестве элементов, который можно интерпретировать как сообщество одного трофического уровня. В качестве дополнения к двухуровневой модели была разработана ее версия с возможностью расхождения статистических систем

на градиенте условий среды, что можно интерпретировать как расхождение популяций в сообществе по экологическим нишам.

В этой книге мы рассматриваем в качестве статистических и структурных систем, прежде всего, два соседних иерархических уровня – популяции и состоящее из них экологическое сообщество одного трофического уровня. Однако, на наш взгляд, общие выводы, полученные в отношении закономерностей формирования разнообразия на этих уровнях, допускают их интерпретацию и на других иерархических уровнях (см. раздел 4.5).

2.2.2.

Модель структурной системы (экологическое сообщество одного трофического уровня)



Для общего анализа процесса формирования и роли разнообразия в системе структурного типа, которую в избранном нами диапазоне иерархических уровней биосистем можно интерпретировать как экологическое сообщество одного трофического уровня, была исследована аналитическая модель системы из функционально различных элементов одного иерархического уровня (Алещенко, Букварева, 1991 а). Основными параметрами модели являются разнообразие системы (число функционально различных элементов) и затраты ресурса, необходимые для ответа системы на изменения внешней среды.

В моделях оптимального разнообразия на данном этапе исследований мы рассматриваем один вид ресурса. Его можно интерпретировать как наиболее важный, лимитирующий ресурс, или некий обобщенный показатель, интегрирующий доступность ряда жизненно-важных ресурсов, например, общее количество энергии, которое организмы могут поглотить в данной среде (для растений такой показатель зависит от количества света, влаги, минеральных веществ в почве и температуры).

Ресурс, который система тратит при существовании в среде, складывается из двух частей: ресурс, затрачиваемый элементами системы на свое поддержание и нормальное функционирование в постоянных условиях среды (R_0), и ресурс, затрачиваемый на адаптацию к изменениям внешних условий (R_a). Таким образом, $R = R_0 + R_a$.

Модель учитывает два противоположных процесса.

1. С ростом числа элементов происходит рост суммарных затрат ресурса на их самоподдержание (R_0). Зависимость величины затрат на самоподдержание от

числа элементов системы (N) имеет вид $R_o = r_o N^{q_0}$, где r_o — затраты ресурса, необходимые для самоподдержания одного элемента системы, q — скорость роста затрат при увеличении числа элементов. В модели принимается, что рост затрат на самоподдержание элементов при увеличении их количества выражается просто в сложении ресурсов, потребляемых ими, т. е. $q = 1$, и указанная зависимость является линейной (R_{o1} и R_{o2} на рис. 2.2.2-1).

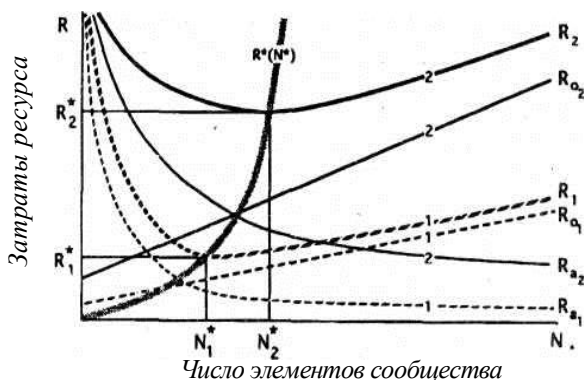


Рис. 2.2.2-1. Затраты ресурса в модели сообществ 1 и 2, адаптированных к средам с разной степенью стабильности. Сообщество 1 состоит из популяций, адаптированных к более стабильной среде ($\sigma^R = 0,5$), сообщество 2 — из популяций, адаптированных к менее стабильной среде ($\sigma^R = 2,5$). R_{o1} и R_{o2} — затраты элементов на самоподдержание, R_{a1} и R_{a2} — затраты элементов на адаптацию, R_1 и R_2 — суммарные затраты, R^*_{1} и R^*_{2} — минимальные затраты ресурса соответственно для сообществ 1 и 2. N^*_{1} и N^*_{2} — оптимальное число элементов в сообществах 1 и 2. $R^*(N^*)$ — зависимость затрат ресурса от числа элементов в сообществах, адаптированных к разным средам.

2. Вместе с этим рост числа элементов с одновременной их специализацией ведет к уменьшению затрат ресурса на адаптацию всей системы к изменениям условий среды (R_{a1} и R_{a2} на рис. 2.2.2-1). В биосистеме из N элементов, существующей в I -мерном пространстве факторов, каждый элемент биосистемы (если речь идет об организме — это орган или функциональная группа клеток, если о биоценозе — популяция организмов какого-то вида) обеспечивает адаптацию системы к флуктуациям параметров среды в определенной области I -мерного пространства. Допустим, в этой области пространства каждый из факторов среды колеблется с амплитудой σ_i . Обобщенный размах колебаний σ в данной области

можно определить как модуль вектора $c = (\sigma_1, \sigma_2, \dots, \sigma_i, \sigma_l)$, т. е. $\sigma = \sqrt{\sum \sigma_i^2}$. Дифференциация элементов может происходить двумя путями: через разделение диапазонов изменений одного фактора на несколько зон, в каждой из которых действует отдельный элемент, и через разделение факторов среды, т. е. измерений I -мерного пространства, на изменения которых отвечает элемент (легко показать, что этот процесс является частным случаем первого). В обоих случаях происходит уменьшение амплитуды колебаний факторов σ , на которые должен отвечать элемент: $\sigma > \sigma'$; $\sigma > \sigma''$ (рис.2.2.2-2).

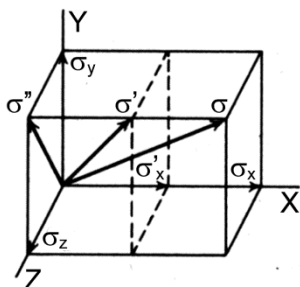


Рис. 2.2.2-2. Уменьшение амплитуды колебаний параметра среды, воспринимаемых элементами системы при их функциональной дифференциации.

Для организма в качестве иллюстрации первого процесса можно привести дифференциацию клеток базальной мембраны в ухе позвоночных на зоны, каждая из которых воспринимает звуковые колебания в своем диапазоне волн. Примером второго процесса может служить дифференциация жаберных дуг у предков позвоночных животных. В этом случае первичный орган совмещал функции питания и дыхания и, следовательно, отвечал за адаптацию, по крайней мере, к двум факторам среды: условиям питания и условиям дыхания. Функциональное разделение на челюсти и жаберные дуги соответствует разделению сфер деятельности новых органов по разным измерениям I -мерного пространства факторов среды. Если в качестве биосистемы рассматривать биоценоз, то дифференциация элементов будет соответствовать разделению ниш в пространстве экологических факторов.

Если обобщенное воздействие среды σ (обобщенное среднее квадратичное отклонение для всех факторов среды) распределяется между элементами системы равномерно (j -й элемент воспринимает колебания величиной $\sigma_j = \sigma/N$) и расходы каждого элемента системы на адаптацию растут нелинейно с ростом среднего квадратичного отклонения колебаний фактора, на которые он должен отвечать, то расходы одного элемента на адаптацию равны $r_{aj} = \beta \sigma_j^q = \beta (\sigma/N)^q$, где $q > 1$. Нелинейный рост затрат элементов сообщества (популяций) был подтвержден в ходе исследования модели популяции (см. раздел 2.3, вывод 5).

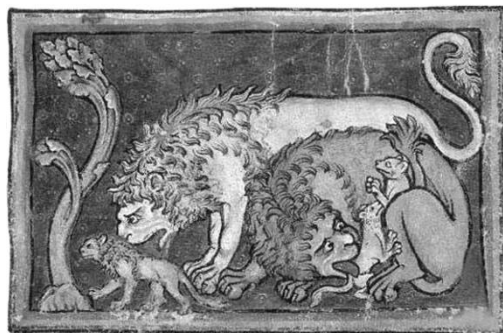
Параметры β и q характеризуют скорость роста затрат, т.е. эффективность процессов адаптации на уровне элементов системы. Ресурс, затрачиваемый на адаптацию всей системой, равен $R_a = \sum r_{aj} = \beta N (\sigma/N)^q = \beta \sigma^q N^{1-q}$, т.е. с ростом числа элементов системы происходит снижение суммарных затрат на ее адапта-

цию к изменяющимся условиям среды. Величина суммарных затрат системы $R = R_o + R_a = r_0 N + \beta \sigma^q N^{(1-q)}$ (R_1 и R_2 на рис. 2.2.2-1) имеет минимум при некотором числе элементов системы (N^*_1 , N^*_2), которое и можно считать оптимальным по этому критерию уровнем разнообразия. Оптимальный уровень разнообразия элементов, как видно из формулы, определяется степенью стабильности среды и характеристиками элементов систем.

Таким образом, может существовать оптимальное число элементов структурной системы, т. е. оптимальный уровень ее разнообразия, при котором затраты ресурса минимальны.

2.2.3.

Модель статистической системы (модель популяции)



Модель статистической системы в избранном нами диапазоне иерархических уровней биосистем можно интерпретировать как модель изолированной элементарной популяции (Алещенко, Букварева, 1991б). Основной задачей построения и исследования модели являлся качественный анализ влияния уровня фенотипического разнообразия внутри популяции на ее стабильность и эффективность при существовании во внешней среде со случайно меняющимися параметрами.

Среда в модели характеризуется интенсивностью потока ресурса и степенью стабильности. Условия среды можно разделить на ресурсные, то есть то, что потребляется организмами, и регулирующие, то есть факторы, регулирующие возможности существования организмов и потребления этих ресурсов, например, температура, сила ветра, давление воды на глубине и т.п. (Huston, 1994). Для целей нашего исследования мы считаем допустимым объединить эти два типа факторов. В каждый момент времени реализуется некоторое значение параметра среды, который можно интерпретировать как характеристику самого ресурса (например, как длину световой волны, размер добычи и т.п.) или как любой фактор среды, регулирующий его потребление. Ширина распределения реализующихся значений σ^R определяет степень стабильности среды.

Популяция состоит из особей различных фенотипов. Фенотипический признак – способность особей размножаться при реализации различных значений параметра среды (рис. 2.2.3-1). Значительное число фенотипических классов, использованное в модели, соответствует моделированию полигенных

признаков, изменчивость которых может иметь вид нормального распределения (Новожинов, 1989).

Динамика численности популяции формируется логистическим законом, который определяется значениями постоянного коэффициента смертности, максимальной скорости роста численности популяции и максимально возможной численности популяции (последнее можно считать емкостью среды для этой популяции или максимальным доступным ей объемом ресурса).

В каждый момент времени размножается группа фенотипов вокруг реализованного значения среды (f^* на рис. 2.2.3-1), которое является для них благоприятным, и каждый из них воспроизводит вокруг себя группу потомков. Эти два показателя – разнообразие размножающихся фенотипов σ^A и разнообразие рождающихся фенотипов σ^B (оцениваются по дисперсии соответствующих распределений) – формируют в ходе эксперимента общее фенотипическое разнообразие популяции σ^X . Разнообразие рождающихся фенотипов является наиболее лабильным параметром, который позволяет популяции быстро «настраивать» свое разнообразие в соответствии с условиями среды. Поэтому этот показатель в ходе вычислительного эксперимента являлся той степенью свободы, которой могли «оперировать» популяции, адаптируясь к условиям среды.

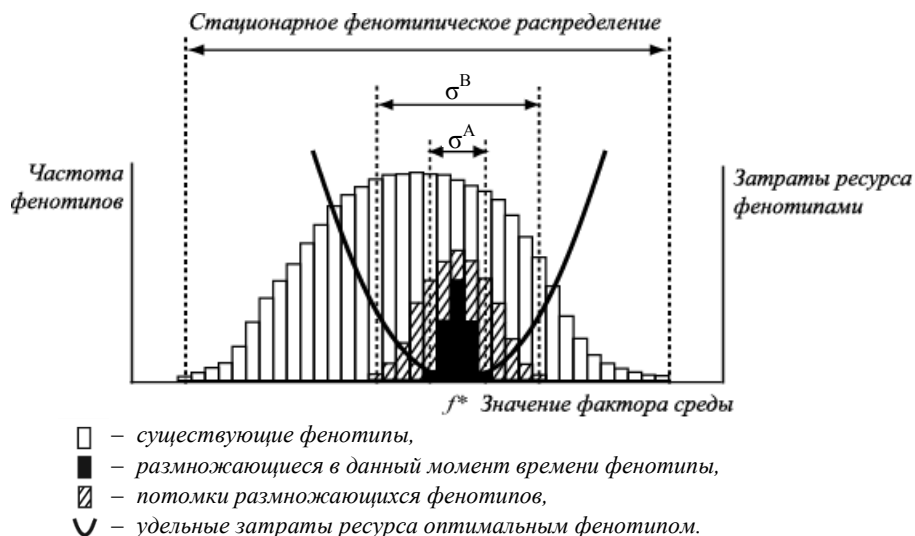


Рис. 2.2.3-1. Характеристики фенотипического разнообразия популяции и затраты ресурса фенотипами. f^* – реализованное в данный момент времени значение параметра среды. A – разнообразие размножающихся фенотипов; B – разнообразие их потомков.

В данной модели мы не рассматриваем механизмы соотношения генетического и фенотипического разнообразия, являющиеся самостоятельной обширной областью исследований. В модели связи между генофондом популяции и ее фенотипическим разнообразием в скрытом виде заключены в параметрах популяции (σ^A , σ^B , r_{mas} , d), которые представляют собой комбинацию видовых характеристик и генетического разнообразия (рис.2.2.3-2). Разнообразие фенотипов, размножающихся в каждый момент времени (σ^A), зависит от уровня генетического разнообразия популяции (чем оно выше, тем больше генетическое разнообразие фенотипов в каждом столбике и они могут размножаться в более широком диапазоне условий) и ширины зоны индивидуальной толерантности к условиям среды. Разнообразие потомков (σ^B) также зависит от уровня генетического разнообразия популяции (чем больше генетическое разнообразие фенотипов в каждом столбике, тем больше разнообразие их потомков) и от характерной для популяции средней ширины нормы реакции⁶ (чем шире норма реакции, тем выше фенотипическое разнообразие потомков).

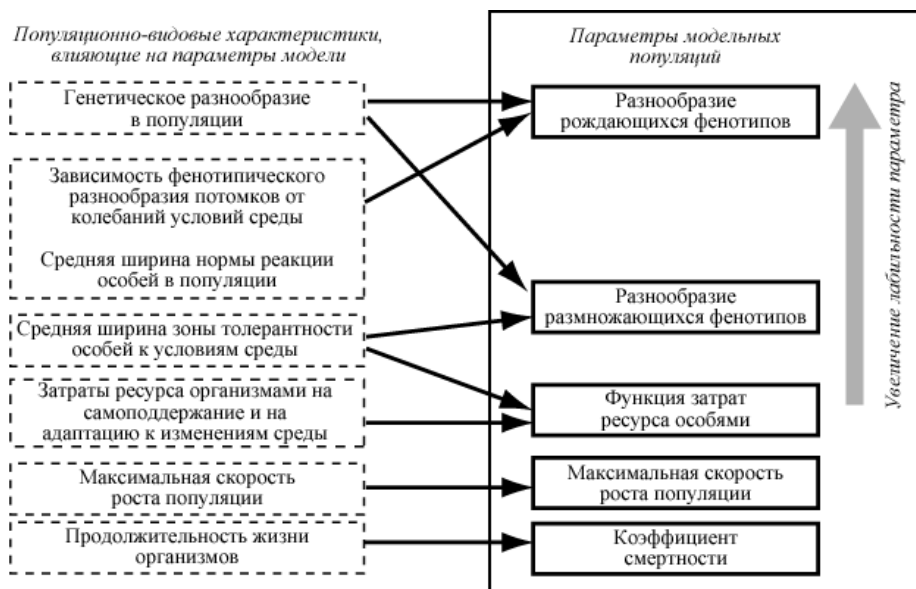


Рис. 2.2.3-2. Интерпретация параметров модельных популяций как комбинации видовых характеристик и уровня генетического разнообразия внутри популяций.

На обеспечение своего существования и размножения особи тратят ресурс. Чем дальше реализованное в каждый момент времени значение параметра среды от оптимального для данного фенотипа, тем больше он тратит ресурса на

⁶ Норма реакции – пределы, в которых фенотип может изменяться под действием среды без изменения генотипа (Северцов, 2005).

существование и размножение (черная параболa на рис. 2.2.3-1). В данном случае речь идет о затратах ресурса «на единицу полезного действия», что в нашей модели соответствует существованию одной особи или одному произведенному потомку. Правомoрность использования нелинейно возрастающей функции затрат по мере удаления реализованных условий от оптимальных можно проиллюстрировать данными о росте потребления кислорода в разных классах млекопитающих при отклонении температуры от оптимальных значений (Зотин, Зотин, 1999; рис. 2.2.3-3). Очевидно, такой вид зависимости имеет достаточно общий характер и его можно применить также и к отдельным фенотипам.

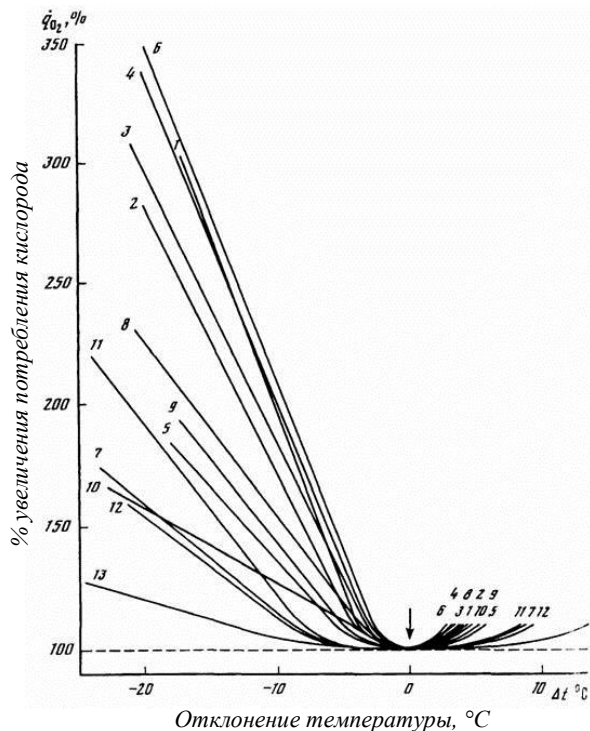


Рис. 2.2.3-3. Кривые терморегуляции в разных отрядах млекопитающих. Потребление кислорода в % от критической точки, где интенсивность дыхания принята за 100%.

- 1 - ехидны;
 - 2 - сумчатые;
 - 3 - насекомоядные;
 - 4 - рукокрылые;
 - 5 - приматы;
 - 6 - неполнозубые;
 - 7 - зайцеобразные;
 - 8 - грызуны;
 - 9 - хищные;
 - 10 - ластоногие;
 - 11 - даманы;
 - 12 - парнокопытные;
 - 13 - непарнокопытные
- (Зотин, Зотин, 1999).

В ходе вычислительного эксперимента популяция вымирает или выходит в статистически стационарный режим с определенной средней численностью, распределением фенотипов и уровнем потребления ресурса. На рис. 2.2.3-4 показан пример перехода популяции от начальных условий к стационарному состоянию. Дисперсия численности популяции, т.е. показатель величины колебаний ее численности σ^N , при существовании на больших временных интервалах была использована в качестве критерия стабильности популяции

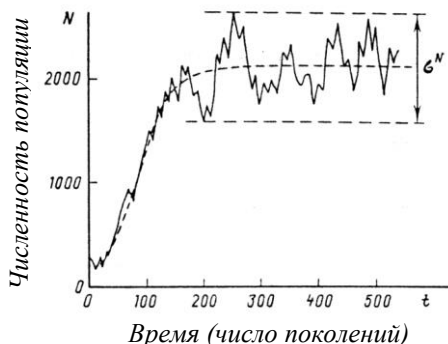


Рис. 2.2.3-4. Пример перехода популяции в стационарное состояние.

В результате большого количества отдельных событий размножения разных фенотипов (черные столбики на рис. 2.2.3-1) после выхода популяции в стационарный режим формируется общее фенотипическое распределение, которое после этого практически не меняется. Ширина распределения фенотипов в стационарном состоянии (белые столбики на рис. 2.2.3-1) является показателем реализованного в данных условиях внутривидового фенотипического разнообразия. Его можно сопоставить с шириной экологической ниши популяции, разнообразие рождающихся потомков – с межфенотипическим компонентом, а разнообразие размножающихся фенотипов (показатель ширины зоны индивидуальной толерантности) – с внутривидовым компонентом (см., например, Пианка 1981; рис. 2.2.3-5).

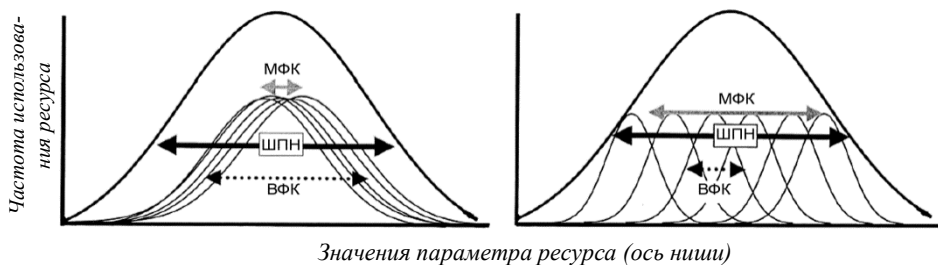


Рис. 2.2.3-5. Схема формирования суммарной ширины популяционной ниши (ШПН) за счет двух компонентов – межфенотипического (МФК) и внутривидового (ВФК). Левая популяция состоит из особей-генералистов с небольшими отличиями друг от друга, то есть ВФК велик, а МФК – мал. Правая популяция состоит из специализированных особей, существенно отличающихся друг от друга, то есть ВФК – мал, МФК – велик (Bolnick et al., 2003).

В качестве целевой функции (критерия оптимизации) для популяции используется максимум ее численности при установленном объеме доступного ресурса (что эквивалентно задаче минимизации удельных затрат ресурса при установленной численности). Для достижения максимальной численности при данном потоке ресурса (или минимизации потребления ресурса при установленной численности) популяция должна иметь оптимальное внутреннее разнообразие, которое дает эту возможность. Показатель разнообразия рождающихся в каждый момент времени потомков в ходе вычислительного эксперимента рассматривался как степень свободы, которой может «оперировать» популяция, адаптируясь к условиям среды.

Формальное описание модели

Имеются два множества $S = \{s_i\}$ и $F = \{f_i\}$ ($i = 1, 2, \dots, I$), элементы которых поставлены во взаимоднозначное соответствие. Множество S представляет собой набор значений параметра среды, множество F — выделенный набор фенотипов.

На множестве S задана функция распределения вероятности выбора s -го значения параметра среды $V(s, c^R)$, удовлетворяющая условиям нормирования

$$\forall s \in S : V(s, c^R) \geq 0; \sum_{s \in S} V(s, c^R) = \rho_\mu \quad (1)$$

В задаче данного уровня ρ_μ неизменно и поэтому может быть принято равным 1.

В каждый момент времени параметр среды принимает новое значение в соответствии с заданным законом распределения вероятностей $V(s, c^R)$. Дисперсия σ^R этого распределения характеризует степень нестабильности среды

Множество F интерпретируется как множество фенотипов. В каждый момент времени число особей популяции равно $N(t)$. Все особи распределены по F фенотипам (фенотипическим классам). Количество особей f фенотипа равно $n(t, f)$, т.е. $N(t) = \sum n(t, f)$ (белые столбики на рис. 2.2.3-1)

В качестве основного фенотипического признака использована способность особей размножаться при определенном значении параметра среды. Каждому реализующемуся в момент времени t элементу s множества S (параметру среды) соответствует свой элемент f множества F (фенотип), для особей которого данные условия среды наиболее благоприятны в процессе размножения.

При реализации в момент времени t элемента s^* множества S размножается группа фенотипов вокруг фенотипа f^* , в наибольшей степени соответствующего реализованным условиям среды (черные столбики на рис. 2.2.3-1). Предположив, что близким (по евклидовой мере) значениям параметра среды соответствуют близкие фенотипы, можно определить долю особей каждого фенотипа, участвующих в размножении при реализации в момент t элемента s^* в виде некоторой функции $A(f, s^*, c^A)$, определенной для всех элементов $s^* \in S$ и удовлетворяющей условиям

$$\forall f \in F, s^* \in S : 0 \leq A(f, s^*, c^A) \leq 1; A(f^*, s^*, c^A) = 1 \quad (2)$$

Распределение $A(f, s^*, c^A)$ можно трактовать двояко, по мере удаления фенотипа от f^* либо снижается плодovitость размножающихся особей, либо снижается доля особей, участвующих в размножении. Значение дисперсии распределения размножающихся фенотипов σ^A можно интерпретировать как показатель ширины зоны толерантности отдельных особей в популяции, аналогичный внутрифенотипическому компоненту.

Особь каждого размножающегося в фиксированный момент времени фенотипа производят потомков различных фенотипов. Потомство каждого размножающегося фенотипа f^* (заштрихованные столбики на рис.2) распределяется по фенотипам в соответствии с функцией $B(q, f^*, c^B)$, ($\forall f^* \in F$), определенной на множестве F и удовлетворяющей условиям нормирования, аналогичным (2), т.е.

$$\forall f^*, q \in F : \sum_{q \in F} B(q, f^*, c^B) = 1; B(q, f^*, c^B) \geq 0; \quad (3)$$

Таким образом, значение $B(q, f^*, c^B)$ задает долю особей фенотипа q в потомстве размножающегося фенотипа f^* . Векторы c^R , c^B и c^A в (1) - (3) являются параметрами соответствующих распределений.

Значение дисперсии распределения по фенотипам рождающихся особей σ^B , задаваемое одним из компонентов вектора c^B , является в модели наиболее существенным параметром, влияющим на уровень фенотипического разнообразия, воспроизводимого популяцией на каждом шаге своего развития. Это обстоятельство определило при проведении вычислительных экспериментов использование параметра σ^B в качестве одного из аргументов полученных зависимостей

Смертность задается в модели экспоненциальной зависимостью с постоянным коэффициентом смертности d , т.е. количество погибших за время Δt особей определяется как $N(t)d\Delta t$.

Механизм регулирования рождаемости моделируется логистическим законом с коэффициентом размножения $b(t)$, монотонно уменьшающимся с ростом численности популяции:

$$b(t, N) = b_{\max} \left(\frac{1 - N(t)}{N_{\max}} \right) \quad (4)$$

$b_{\max}$, $N_{\max}$ — константы, задающие соответственно максимальные значения коэффициента размножения и численности популяции.

Предположим, что размножение особей происходит в дискретные моменты, а воздействие внешней среды остается неизменным между последовательными моментами размножения. Процесс моделирования существования популяции, состоящей из особей разных фенотипов, можно представить следующим образом.

На каждом шаге моделирования ($t = 1, 2, \dots$) с помощью генератора случайных чисел и в соответствии с распределением вероятностей значений параметра среды $V(s, c^R)$ определяется реализованное значение параметра среды s^* . Для

полученного элемента s^* рассчитывается в соответствии с распределениями (2), (3) и зависимостью (4) распределение потомков по фенотипам, т.е. величины

$$b(t, N) \sum_{f \in F} A(f, s^*, c^A) B(q, f, c^B) n(t, f) (\forall q \in F)$$

Распределение погибших на t -м шаге особей определяется величинами $n(t, q) d (\forall q \in F)$.

Таким образом, на начало $t+1$ -го шага моделирования распределение общего количества особей по фенотипам определяется выражением

$$n(t+1, q) = n(t, q) + b(t, N) \sum_{f \in F} A(f, s^*, c^A) B(q, f, c^B) n(t, f) - n(t, q) d \quad (5)$$

Система (5) является основной системой рекуррентных уравнений, определяющей динамику общей численности популяции и распределения особей по фенотипам. Пошаговый анализ уравнений (5) для заданных начальных условий $n(0, q)$ осуществлен в соответствии со схемой метода статистических испытаний. Результат одной из серий испытаний показан на рис. 4.

Результаты моделирования численности популяции $N(t)$ на стационарном режиме при варьировании параметра σ^B показывают существование оптимального значения его математического ожидания, т.е. существует такое значение параметра σ^B , при котором величина математического ожидания $N(t)$ достигает своего максимального значения N^* . Значение N^* и соответствующее ему значение параметра σ^B зависят также стабильности среды σ^R . На этом уровне эту задачу формально можно записать в виде

$$N^*(\sigma^R) = \max \{N(\sigma^R, \sigma^B)\} \quad (6)$$

Очевидно, что значение максимальной численности (6), также должно зависеть от величины доступного ресурса, которая в задаче этого уровня была принята равной 1, а в задаче следующего уровня соответствует значению параметра ρ_μ .

2.2.4.

Двухуровневая иерархическая модель (модель «популяции – сообщество»)



Двухуровневая иерархическая модель состоит из статистических систем (популяций), объединенных в структурную систему (экологическое сообщество), то есть на нижнем иерархическом уровне модели имеются популяции, на верхнем – экологическое сообщество (Алешенко, Букварева 1991 б, 1994, 2010; Букварева, Алешенко, 2005). Популяции делят один и тот же ресурс, то есть представляют один трофический уровень. На данном этапе моделирования принимается, что все популяции одинаковы по своим параметрам, то есть явления доминирования не рассматриваются. Еще одним упрощением является то, что под популяциями в модели понимаются ценопопуляции, то есть части реальных популяций, которые обитают в пределах данного сообщества. Очевидно, что при этом не рассматривается их оптимизация как частей подразделенной видовой популяции.

2.2.4.1. Модель сообщества без расхождения популяций по нишам

На нижнем уровне иерархической модели использована модель статистической системы (популяции), существующей в флуктуирующей среде, описанная в разделе 2.2.3. Предполагается, что в среде могут существовать несколько таких популяций, деля между собой общий ресурс. При этом критерием для выделения самостоятельных популяций является не экологическая ниша (которая в данной модели у всех популяций одинакова), а единство процесса размноже-

ния внутри отдельных популяций (все фенотипы размножаются только «внутри» своей популяции).

На уровне сообщества в качестве целевой функции (критерия оптимизации) использован максимум суммарной биомассы всех популяций при установленном объеме доступного ресурса, что эквивалентно задаче минимума затрат на содержание популяций при условии полного поглощения доступного ресурса.

Формирование оптимальных уровней разнообразия в ходе взаимодействия двух иерархических уровней представляет собой итерационный процесс, схема которого показана на рис. 2.2.4.1.

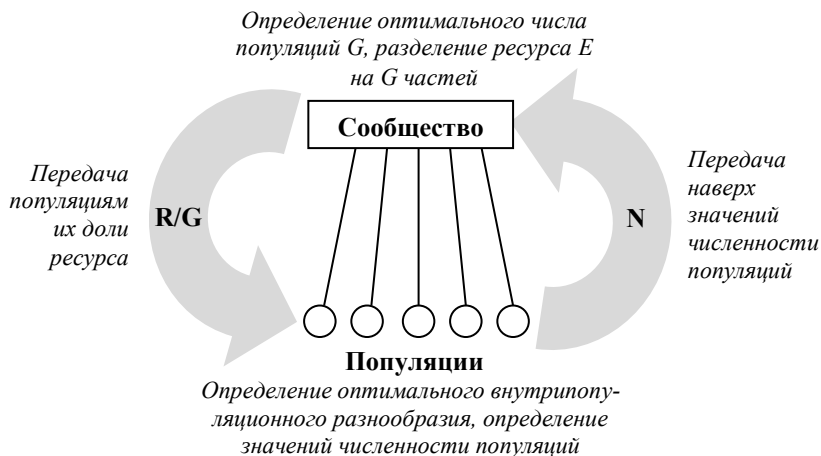


Рис. 2.2.4.1. Схема итерационного процесса формирования оптимальных уровней разнообразия в иерархической системе.

Каждая из популяций может достигнуть максимальной численности (или плотности в фиксированном объеме среды), установив для этого свое внутреннее разнообразие на оптимальном уровне. При существовании в данной среде одной популяции, она потребляет весь доступный ресурс, имеет оптимальное внутреннее разнообразие и достигает максимально возможных в данной среде значений численности $n^*(R, \sigma)$. В этих «комфортных» условиях при отсутствии конкуренции с другими популяциями затраты популяции на содержание каждой особи (удельные затраты) минимальны. При вселении в данную среду других популяций, ресурс делится между ними, из-за чего численность (плотность) каждой из них становится ниже максимально возможной. При этом удельные затраты растут за счет дополнительных затрат на конкуренцию и на компенсацию отклонений численности (плотности) от оптимальных значений (например, из-за того, что особи должны тратить

дополнительные силы на поиски полового партнера или компенсацию других изменений параметров популяции при ее разрезении).

На уровне сообщества учитываются установленные на нижнем уровне значения численности популяций и определяется такое число популяций (число видов) G , чтобы суммарная численность (биомасса) особей всех популяций была максимальной при заданном объеме доступного ресурса.

На двух иерархических уровнях решается оптимизационная задача. Оптимизируемым параметром на уровне популяций является фенотипическое разнообразие, на уровне сообщества – число видов. В качестве критерия оптимальности на обоих уровнях использован максимум суммарной биомассы (численности) при установленном объеме доступного ресурса, что эквивалентно задаче минимизации затрат ресурса на единицу биомассы. По сути, речь идет о максимальной эффективности использования ресурса биосистемами (далее для краткости критерий оптимальности обозначен как «эффективность»).

Такая постановка задачи принципиально отличается от описанных выше моделей оптимального разнообразия одного иерархического уровня.

В поставленной нами иерархической задаче мы сталкиваемся со случаем игры с непротивоположными интересами (Гермейер, 1976). Анализ такой модели в настоящее время возможен лишь с использованием принципа «строгой подчиненности» (Фаткин, 1972), в соответствии с которым подсистемы, имея свои целевые функции и не имея возможности предугадывать решения верхнего уровня, вынуждены экстремизировать свои параметры в условиях, определяемых верхним уровнем. Задача верхнего уровня является задачей всей системы, задачи нижнего уровня решаются ее подсистемами.

Реализовать принцип строгой подчиненности возможно в виде итерационного процесса:

1. Каждая из популяций потребляет весь ресурс, выделенный ей верхним уровнем, и развивается в сторону состояния с максимальной численностью, устанавливая для этого свое внутреннее разнообразие на оптимальном уровне.

2. Значения численности популяций, выбранные на нижнем уровне, передаются на верхний уровень (сообщества).

3. Верхний уровень, учитывая установленные на нижнем уровне значения численности популяций, определяет такое число популяций M , при котором затраты на их поддержание минимальны.

4. В соответствии с выбранным числом популяций M , общий ресурс делится на M частей и каждой популяции достается $1/M$ от общего количества ресурса.

5. Возвращение к шагу 1.

Формальное описание модели

Сообщество Ω состоит из набора популяций ω_μ ($\mu=1,2,\dots,M$) и существует в случайно изменяющейся среде, характеризующейся объемом поступающего в нее ресурса R и параметром σ^R , определяющим степень нестабильности среды. Каждая популяция получает часть ресурса ρ_μ . Каждая из подсистем ω_μ , исполь-

зуя внутренний параметр σ_{μ}^B , максимизирует свою численность (см. уравнение 6 из раздела 2.2.3):

$$N_{\mu}^*(\rho_{\mu}, \sigma^R) = \max\{N_{\mu}(\rho_{\mu}, \sigma^R, \sigma_{\mu}^B)\} \quad (7)$$

где ρ_{μ} – ресурс, выделяемый Ω для ω_{μ} .

На верхнем уровне рассмотрим задачу минимизации системой Ω затрат на «содержание» своих подсистем ω_{μ} , при условии поглощения ими всего имеющегося ресурса R . При этом предполагается, что у Ω имеются два свободных параметра: M – количество подсистем (то есть число популяций) и N_{μ} – численность популяции ω_{μ} , которая всегда ниже максимально возможной численности N_{μ}^* (6) из-за того, что популяция получает лишь часть доступного ресурса.

Система верхнего уровня (сообщество) определяет количество подсистем M и делит ресурс R , выделяя каждой из подсистем его долю ρ_{μ} ($\sum_{\mu=1}^M \rho_{\mu} = R$); це-

левая функция системы Ω учитывает «пожелания» подсистем об их оптимальной численности (7).

Условие полной переработки ресурса R может быть записано в следующем виде

$$\sum_{\mu=1}^M \rho_{1\mu} N_{\mu} = R, \quad (8)$$

где $\rho_{1\mu}$ – количество ресурса, перерабатываемое одной особью μ -й популяции.

Целевая функция системы верхнего уровня Ω может быть представлена в виде

$$E = \sum_{\mu=1}^M \beta_{1\mu} N_{\mu} + \sum_{\mu=1}^M \varphi_{\mu}(N_{\mu}, N_{\mu}^*) \quad (9)$$

где $\beta_{1\mu}$ – затраты на «содержание» одной особи μ -й популяции; φ_{μ} – функция «штрафа» за отклонение от оптимальной численности μ -й популяции (ее комфортных условий).

Таким образом, задача системы может быть сформулирована следующим образом: минимизировать целевую функцию (9) при выполнении ограничения (8).

В такой постановке решение данной проблемы весьма затруднительно. Поэтому, руководствуясь желанием получить хотя бы качественную оценку поведения системы и ее подсистем, предлагается упростить поставленную задачу верхнего уровня.

Пусть каждая из подсистем получает одинаковое количество ресурса $\rho = R/M$ и, соответственно, устанавливает оптимальную численность $N^*(\rho, \sigma^R)$. При этом ограничение (8) может быть переписано в виде

$$\rho M N = R, \quad (10)$$

а целевая функция (3) примет вид: $E = M(\beta_1 N + \varphi(N, N^*))$, где N – численность каждой популяции, которую «хочет» установить Ω , а N^* – оптимальная численность для каждой из подсистем.

Функция «штрафа» равна 0 при $N = N^*$ и возрастает при отклонении значения N от N^* поэтому без нарушения общности в постановке задачи и в предположении, что решение будет находиться в квадратичной окрестности N^* , функцию $\varphi(N, N^*)$ можно представить в виде $\varphi(N, N^*) = \beta_2(N^* - N)^2$.

Таким образом, целевая функция верхнего уровня может быть записана в виде

$$E = M(\beta_1 N + \beta_2(N - N^*(\rho, \sigma^R))^2) \rightarrow \min_{M, N} \quad (11)$$

Теперь задача функционирования рассматриваемой двухуровневой системы может быть сформулирована так: нижний уровень максимизирует численность

$$N^*(R/M, \sigma^R) \rightarrow \max_{\sigma^B} N(R/M, \sigma^R, \sigma^B),$$

а верхний уровень минимизирует «затраты» - целевую функцию E (11) при ограничении (10).

Решение в такой двухуровневой задаче без использования итерационных процедур может быть получено лишь в случае известной функции $N^*(R/M, \sigma^R)$.

Предварительные исследования стохастической модели популяции (см. раздел 2.3) дают нам такую информацию. Однако для простоты решения данной задачи мы без потери общности можем предположить линейность функции N^* относительно ее переменных, то есть

$$N^* = \alpha_1 R/M - \alpha_2 \sigma^R \quad (12)$$

Используя соотношение (12) в (11), получим задачу оптимизации верхнего уровня только в терминах этого уровня, что без особых трудов дает возможность найти ее решение.

В данном случае получим $M^* \sim R/\sigma^R$, где M^* - оптимальное количество групп.

Необходимо отметить, что возможны и другие эквивалентные постановки задач как верхнего, так и нижнего уровней. Например, для верхнего уровня возможно использование ограничения (8) или (10) в качестве целевой функции, а целевую функцию (9) или (11) в качестве ограничения. Легко показать, что решения эквивалентных задач будут функционально одинаковы.

Анализ двухуровневой модели проведен с помощью комбинации данных о поведении стохастической модели популяции, полученных методом статистических испытаний (метод Монте-Карло), и аналитического решения оптимизационной задачи верхнего уровня (уровень сообщества).

2.2.4.2. Модель сообщества с возможностью расхождения популяций по разным нишам

Данная модель позволяет видам располагаться в разных частях диапазона доступного ресурса, что можно интерпретировать как распределение их экологических ниш на оси ресурса.

Как и в предыдущих моделях, среда представлена градиентом параметра ресурса. Ось ресурса образует кольцо, чтобы избежать краевых эффектов. В каждый момент времени в несколько точек на оси поступает ресурс. Точки поступ-

ления ресурса выбираются на каждом шаге моделирования случайным образом (рис. 2.2.4.2).

Степень стабильности среды определяется числом ячеек, в которые поступает ресурс на каждом шаге – чем в большее число точек поступает ресурс, тем более стабильна среда. Количество ресурса и стабильность среды – независимые параметры (установленное количество ресурса делится на установленные число ячеек).

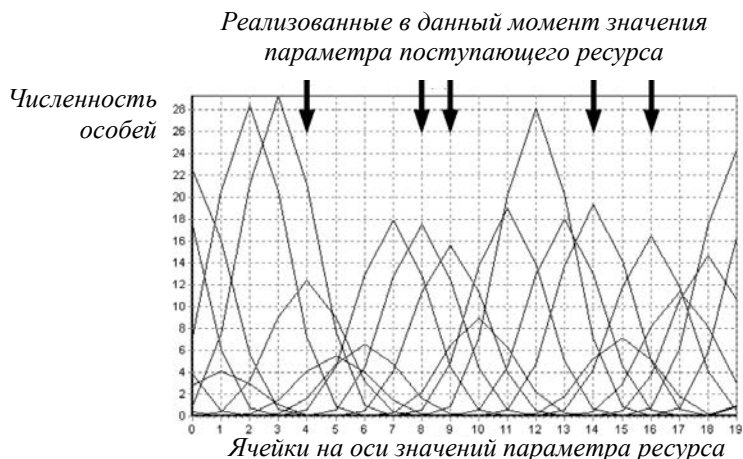


Рис. 2.2.4.2. Распределение видов на оси параметра ресурса в некий момент времени (вариант модели с 20 ячейками).

В этой среде существует несколько видов, каждый из которых состоит из различных фенотипов. Как и в других моделях, фенотипический признак – способность размножаться при реализации данного значения параметра ресурса. Механизмы смертности, размножения и распространения фенотипов в соседние ячейки также сходны с таковыми в других моделях. Изначально виды размещаются в каждой ячейке на оси ресурса. Через несколько поколений система переходит в стационарное состояние или все виды вымирают⁷. Ширина фенотипического распределения вида интерпретируется как ширина его экологической ниши. Ниши видов могут перекрываться.

⁷ Комбинации параметров, при которых все виды вымирают, находятся за границами зоны устойчивого существования системы

Формальное описание модели

Рассмотрим сообщество одного трофического уровня состоящее из I популяций. Сообщество существует в среде, характеризующееся градиентом параметра обобщенного ресурса (этот параметр среды может быть как характеристикой самого ресурса, так и любым параметром среды, который определяет возможность использования этого ресурса, например, температура, влажность и т.д.). Каждая популяция состоит из J фенотипов, определяемых по их способности размножаться при реализации данного значения параметра среды.

Обозначим $N_{ij}(t)$ - число особей i -й популяции j -го фенотипа в момент времени t ($i \in I, j \in J, t = 1, 2, \dots$).

Составим систему рекуррентных балансовых уравнений

$$N_{ij}(t+1) = N_{ij}(t) - \bar{N}_{ij}^-(t) + N_{ij}^+(t), \quad (13)$$

где $\bar{N}_{ij}^-(t)$ - количество особей умерших за интервал времени $(t, t+1)$, а $N_{ij}^+(t)$ - количество особей появившихся в j -м фенотипе i -й популяции.

$$\text{Пусть } \bar{N}_{ij}^-(t) = d_i N_{ij}(t), \quad (14)$$

$$N_{ij}^+(t) = r_{ij} \beta_{jj} N_{ij}(t) + r_{ij-1} \beta_{j-1j} N_{ij-1} + r_{ij+1} \beta_{j+1j} N_{ij+1}(t). \quad (15)$$

В (14) и (15) d_i - коэффициент смертности для i -го вида, r_{ij} - коэффициент рождаемости для соответствующего фенотипа i -й популяции, β_{nm} - доля особей рожденных в m -м фенотипе и перешедших в фенотип n . В соответствии с условием (15) предполагается, что рождаются могут только особи данного фенотипа и соседних с ним фенотипов. На параметры β_{nm} наложено ограничение

$$\beta_{jj} + \beta_{j+1j} + \beta_{j-1j} = 1$$

Определим коэффициенты $r_{ij}(t)$ следующим образом. Пусть

$$r_{ij}(t) = r_{\max} \left(1 - \frac{K_j(t)}{R_j(t)} \right) \left(1 - \frac{S(t)}{R} \right), \quad (16)$$

где $r_{\max}$ - максимально допустимый коэффициент размножения;

$K_j(t) = \sum_i N_{ij}(t)$ - сумма всех особей, потребляющих ресурс, характеризующийся j -м значением; $S(t) = \sum_j K_j(t)$ - общая численность особей в момент времени t ; $R_j(t)$ - случайная величина, определяющая количество j -го ресурса, реализовавшееся в момент времени t ; $R = \text{const}$ - количество ресурса, подлежащее случайному распределению между типами особей ($\sum_j R_j(t) = R$).

В ходе вычислительного эксперимента виды либо вымирают, либо выходят в стационарный режим существования. В дальнейшем анализировались параметры популяций и сообществ, достигавших стационарного режима.

2.3. Результаты моделирования



Исследование моделей структурной, статистической систем и двухуровневой систем позволило сделать следующие выводы (Алещенко, Букварева, 1991 а, б; 1994; Букварева, Алещенко, 2005).

1. Оптимальные значения разнообразия существуют как в структурной, так и в статистической системах, то есть, в выбранном нами диапазоне иерархических уровней разнообразия – на популяционном и ценотическом уровнях.

В зависимости от используемого критерия оптимальности, при оптимальном фенотипическом разнообразии достигается максимум численности популяции или минимум удельных затрат ресурса.

Пример возникновения в модельной популяции разнообразия, оптимального по критерию максимальной численности, показан на рис. 2.3-1.

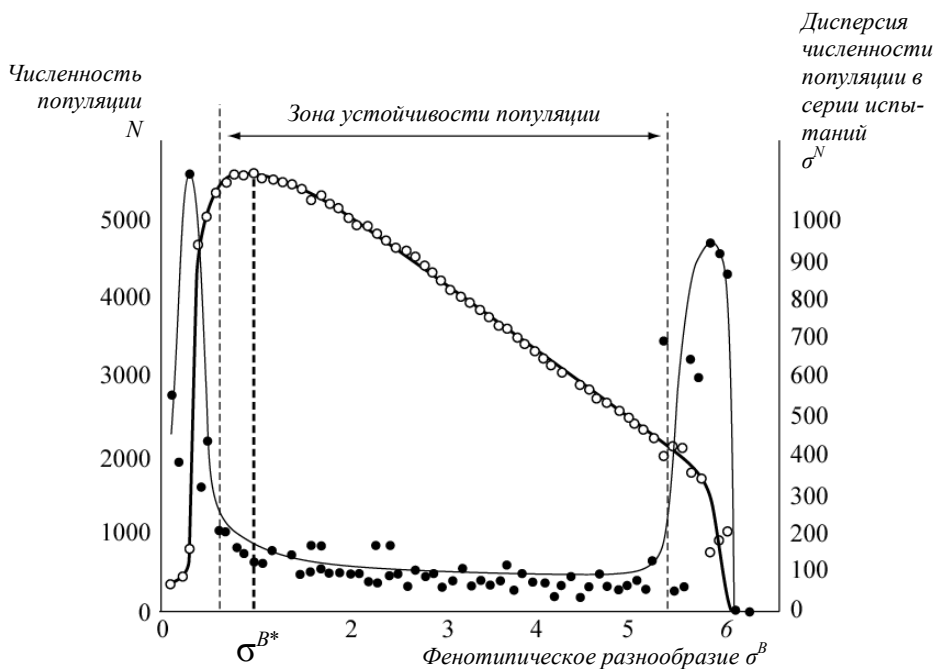


Рис. 2.3-1. Пример возникновения оптимального значения фенотипического разнообразия (σ^{B*}) в серии испытаний. Белые кружки – средние значения численности популяции, черные кружки – дисперсия численности популяции (показатель амплитуды колебаний численности в разных сериях испытаний).

Зависимость средней численности популяции (белые точки на рис. 2.3-1) от значения дисперсии распределения рождающихся фенотипов σ^B имеет максимум, т.е. существует оптимальный по критерию максимальной численности популяции уровень разнообразия возникающих в ней фенотипов σ^{B*} . Как снижение, так и увеличение σ^B ведет к снижению средней численности популяции.

Пример возникновения оптимальных значений фенотипического разнообразия по критерию минимальных удельных затрат ресурса и минимумов функции зависимости удельных затрат ресурса от значений фенотипического разнообразия показан на рис. 2.3-5. То есть, отклонение фенотипического разнообразия от оптимальных значений ведет к росту удельных затрат ресурса.

Поскольку разнообразие рождающихся фенотипов σ^B линейно связано с общим фенотипическим разнообразием в стационарной популяции σ^X , эти выводы можно распространить и на общее фенотипическое разнообразие популяции (пример показан на рис. 2.3-5).

На ценотическом уровне возникают оптимальные значения числа видов, при которых максимальна суммарная биомасса/численность сообщества или минимальны удельные затраты ресурса на единицу биомассы/особь (в зависимости от выбранного критерия оптимизации).

Оптимальные значения внутривидового и видового разнообразия устанавливаются при взаимодействии популяционного и ценотического уровней в конкретных условиях среды;

2. Критерии оптимизации, использованные в моделях, соответствуют максимальной эффективности биосистем. На нижнем (популяции) и верхнем (сообщества) уровнях используются, по-сути, одинаковые критерии оптимизации. Максимизация численности (биомассы) при установленном объеме доступного ресурса и минимизация затрат на поддержание популяций при условии полного поглощения ресурса сводятся к одному – минимизации затрат на создание и поддержание единицы численности (биомассы). То есть, при оптимальном внутреннем разнообразии эффективность использования ресурсов популяциями и сообществами максимальна. Такой критерий оптимизации для биологических систем представляется довольно правдоподобным, так как он непосредственно связан с жизнеспособностью биосистем. Можно ожидать, что уменьшение затрат ресурса на поддержание единицы численности (биомассы) системы будет увеличивать вероятность ее выживания в среде (жизнеспособность).

Как показано ниже (см. раздел 4.2.1.1), этот критерий оптимизации можно сопоставить с показателями эффективности поддержания биомассы биосистем и термодинамической упорядоченности по Одуму (1986), а процесс оптимизации сообщества – с экологической сукцессией. Ряд исследователей считают, что экстремальной величиной является количество энергии, проходящей через биосистемы. Так, Одум предложил «закон максимума энергии в биологических системах» (1986). В наших моделях на данном этапе исследований

возможности изменения потока энергии, проходящей через биосистемы, не рассматриваются, однако можно отметить, что суммарная биомасса системы (например, фитомасса) может служить косвенным показателем количества энергии, которое через нее проходит.

Таким образом, оптимальные значения разнообразия на популяционном и ценотическом уровнях соответствуют максимальной эффективности использования ресурса популяциями и экологическими сообществами, то есть способности поддерживать максимальную биомассу/численность на единицу доступного ресурса.

3. Существуют области значений параметров популяции, при которых популяции устойчивы.

Существуют области значений разнообразия потомков σ^B и общего фенотипического разнообразия σ^X , при которых популяция устойчива в данной среде. При выходе значений разнообразия из этих областей как в сторону уменьшения, так и в сторону увеличения, популяция становится неустойчивой. На рис. 2.3-1 приведены результаты, показывающие зависимость статистической оценки дисперсии общей численности популяции σ^N при стационарных значениях численности для различных значений дисперсии рождающихся фенотипов σ^B (черные точки). Данная зависимость характеризуется ярко выраженной зоной малых значений дисперсии численности популяции, что соответствует зоне устойчивого существования популяции.

Оптимальные значения σ^B находятся вблизи от минимальных значений этого параметра, обеспечивающих устойчивость популяции. Если предположить, что природные популяции имеют уровень фенотипического разнообразия, близкий к оптимальному, то данный вывод подчеркивает особую опасность снижения внутрипопуляционного разнообразия. Даже незначительное снижение по тем или иным причинам уровня фенотипического разнообразия, воспроизводимого популяцией, может привести к утрате ее стабильности в данной среде.

Причины утраты популяций устойчивости при снижении значений σ^B очевидны: при малых значениях дисперсии рождающихся фенотипов уменьшается вероятность реализации условий среды, благоприятных хотя бы для одного фенотипа. Утрату устойчивости при росте σ^B можно объяснить тем, что при чрезмерно больших значениях дисперсии распределения рождающихся фенотипов в каждый фенотипический класс попадает слишком мало особей, из-за чего вероятность вымирания популяции также увеличивается.

На рис. 2.3-2 показаны области устойчивости популяции в пространстве параметров r_{max} , d , σ^A при разной степени стабильности среды σ^R . Области устойчивости популяции, построенные в отношении показателей разнообразия потомков σ^B и общего фенотипического разнообразия популяции σ^X имеют качественно сходный характер с областями устойчивости, построенными в отношении показателя разнообразия размножающихся потомков σ^A , показанными на рис. 2.3-2.

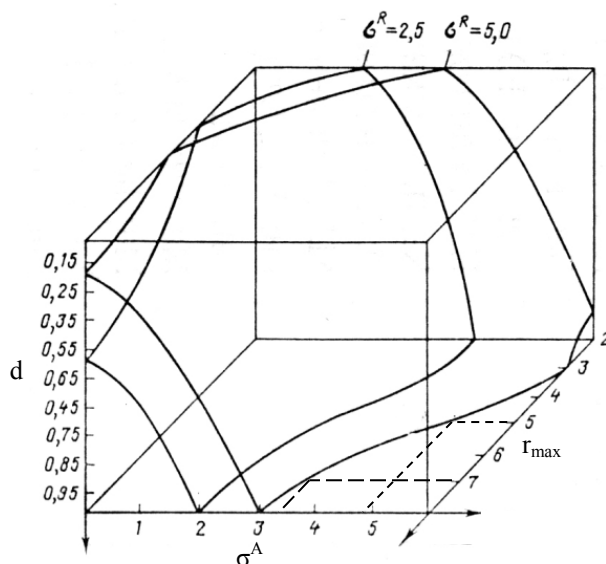


Рис. 2.3-2. Границы областей существования популяций в двух средах с разной степенью нестабильности (популяция устойчива в зоне куба, обращенной к нам).

4. При росте нестабильности среды область устойчивого существования популяции сокращается за счет состояний с низкими значениями максимального коэффициента, высокими коэффициентами смертности и низкими показателями фенотипического разнообразия. На рис. 2.3-2 видно, что увеличение значения σ^R , соответствующее уменьшению стабильности среды, уменьшает размер зоны устойчивости.

Устойчивость в нестабильной среде может достигаться либо увеличением скорости роста популяции, либо расширением внутривидового разнообразия и/или индивидуальной зоны толерантности, как показано на рис. 2.3-2, что можно интерпретировать как баланс между г- и К- стратегиями.

Прогрессивные изменения любого параметра популяции (увеличение рождаемости, сокращение смертности, сокращение затрат ресурса, например, за счет совершенствования физиологических или поведенческих механизмов), а также увеличение разнообразия размножающихся фенотипов при прочих равных условиях расширяют диапазон условий среды, при которых популяция устойчива.

5. Оптимальные значения разнообразия зависят от характеристик среды — степени стабильности и интенсивности потока ресурса. Реакции популяционно-

го и ценотического уровней на изменения степени стабильности среды противоположны (рис. 2.3-3).

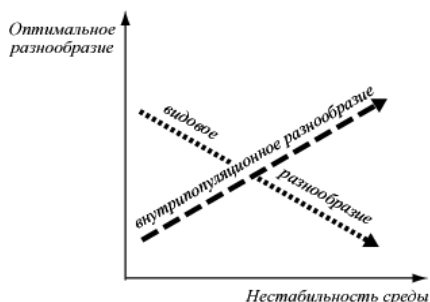


Рис. 2.3-3. Изменения оптимальных значений разнообразия и эффективности на популяционном и биоценотическом уровнях при дестабилизации среды.

Увеличение нестабильности среды (σ^R) ведет к росту оптимальных значений уровня фенотипического разнообразия рождающихся фенотипов (σ^{B*}) и общего фенотипического разнообразия (σ^{X*}) в популяции. Другими словами, для достижения максимальной численности в менее стабильной среде популяция вынуждена поддерживать более высокое фенотипическое разнообразие. Одновременно снижается максимальная численность, которую популяция может поддерживать в данной среде (рис. 2.3-4).

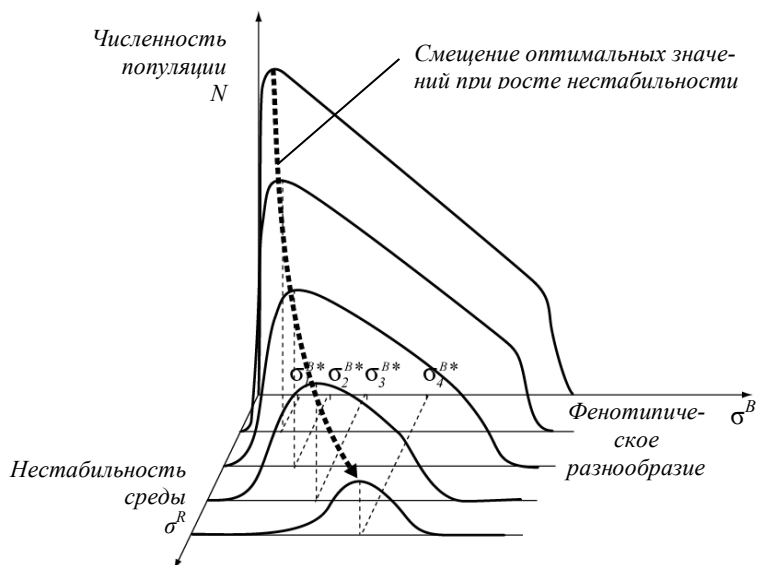


Рис. 2.3-4. Увеличение оптимальных значений внутрипопуляционного разнообразия и снижение максимальной численности популяции при росте нестабильности среды.

Аналогично изменяются также и оптимальные значения по критерию минимальных удельных затрат, при этом затраты растут при дестабилизации среды (рис. 2.3-5).

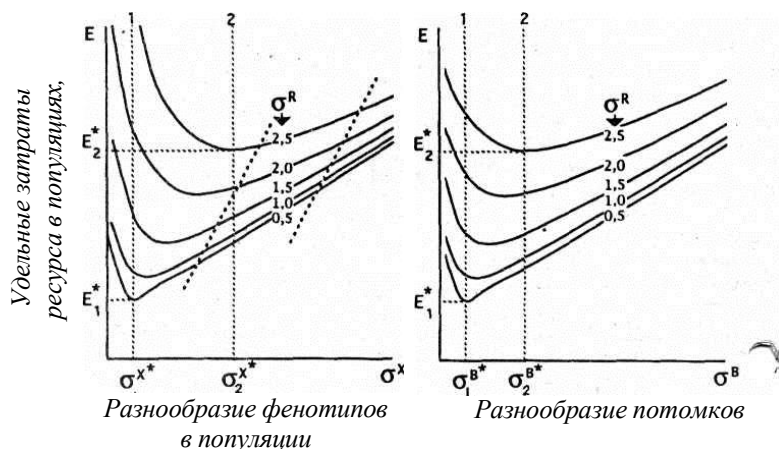


Рис. 2.3-5. Удельные затраты ресурса популяциями в средах с разной степенью стабильности (σ^R) в зависимости от общего фенотипического разнообразия в популяции (σ^X) и от фенотипического разнообразия потомков (σ^B). Популяция 1 имеет оптимальные значения σ_1^{X*} и σ_1^{R*} в более стабильной среде ($\sigma^R = 0,5$), популяция 2 – в менее стабильной среде ($\sigma^R = 2,5$). E_1^* и E_2^* — минимальные затраты ресурса популяциями 1 и 2 соответственно.

При неизменном уровне фенотипического разнообразия потомков популяция достигает в менее стабильных средах большего фенотипического разнообразия (пунктирные линии на левом графике рис. 2.3-5 соединяют популяции с равными значениями σ^B).

На ценотическом уровне оптимальные значения числа видов (популяций) в сообществе изменяются противоположным образом – при уменьшении степени стабильности среды оптимальное число видов уменьшается. Однако суммарная численность (биомасса) сообщества при дестабилизации среды снижается так же, как и у популяций.

Таким образом, при увеличении нестабильности среды эффективность популяций и сообществ снижается (при том же потоке ресурса они могут поддерживать меньшую биомассу).

При увеличении степени стабильности среды все происходит наоборот: оптимальное внутрипопуляционное разнообразие сокращается, оптимальное число видов растет, эффективность биосистем увеличивается.

Увеличение интенсивности потока ресурса не влияет на оптимальные значения внутрипопуляционного разнообразия и увеличивает оптимальное число видов в сообществе.

В модели с расхождением популяций по нишам качественный характер изменения оптимальных значений разнообразия на популяционном и ценотическом уровнях в зависимости от степени стабильности среды аналогичен: в менее стабильных средах оптимальное внутрипопуляционное разнообразие (ширина ниш) увеличивается, а оптимальное число видов в сообществе – сокращается. В более стабильных средах наоборот – оптимальное число видов растет, ширина ниш сужается (рис. 2.3-6).

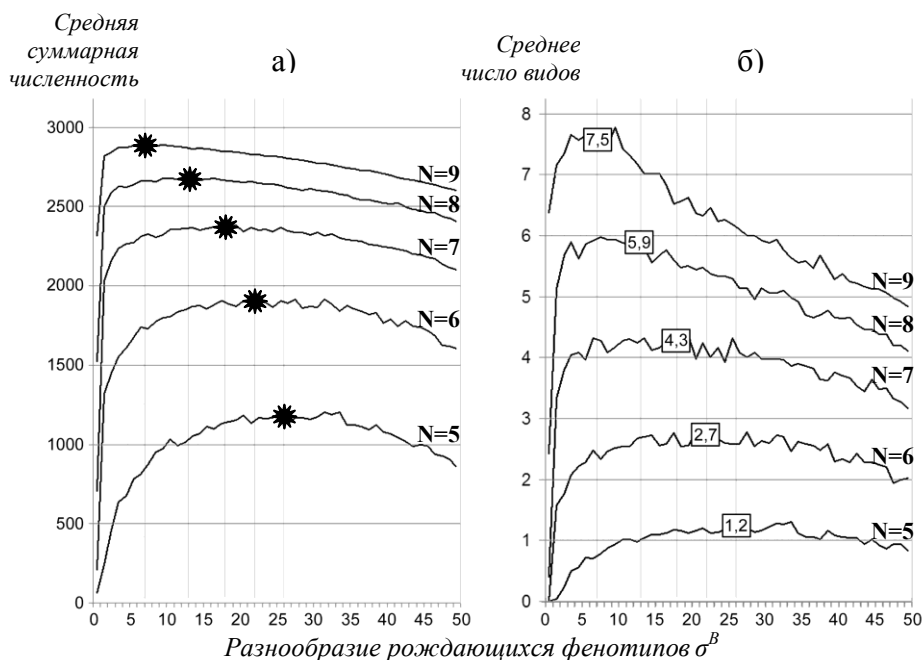


Рис. 2.3-6. Изменение оптимальных значений внутрипопуляционного разнообразия (звёздочки на рис. а) и числа видов (числа в рамках на рис. б) в модели с расхождением видов по нишам. N – число ячеек, в которые поступает ресурс (является показателем степени стабильности среды – чем в большее число ячеек в каждый момент времени поступает ресурс, тем более стабильна среда).

На основании противоположной реакции оптимальных значений разнообразия на популяционном и ценотическом уровнях при изменении степени стабильности среды можно сделать предположение о разной роли разнообразия на этих двух уровнях: внутрипопуляционное разнообразие является основой адап-

тации популяций и сообществ к нестабильности среды; видовое разнообразие позволяет сообществу в целом более эффективно использовать ресурсы за счет дифференциации ниш.

6. Удельные затраты ресурса в популяции с фиксированными параметрами по мере роста нестабильности среды нелинейно увеличиваются, что соответствует ранее принятому характеру роста затрат элементов в модели структурной системы (раздел 2.2.2). Скорость этого роста различна у популяций, адаптированных к разным средам. На рис. 2.3-7 кривая «1» показывает рост удельных затрат ресурса в популяции, имеющей параметры, оптимальные в относительно стабильной среде (σ_1^{B*} на рис. 2.3-5). Кривая «2» принадлежит популяции, оптимальной в менее стабильной среде (σ_2^{B*} на рис. 2.3-5). Величина затрат популяций в стабильной среде (при $\sigma^R = 0$ на рис. 2.3-7) соответствует затратам элементов сообщества на самоподдержание (r_{01} и r_{02}). У популяции «1», адаптированной к более стабильной среде, эти затраты меньше, чем у популяции «2», адаптированной к менее стабильной среде. Затраты, превышающие значения r_{01} и r_{02} , являются затратами популяций (т. е. элементов сообщества) на адаптацию и растут нелинейно с увеличением нестабильности среды, причем затраты популяции «1», оптимальной в более стабильной среде, растут быстрее. В стабильной среде особи этой популяции тратят меньше, чем особи популяции «2», в нестабильной среде, наоборот, больше.

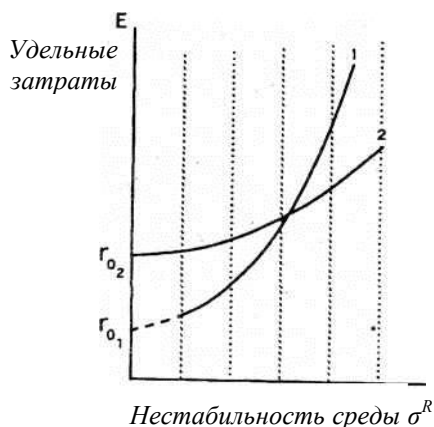


Рис. 2.3-7. Рост удельных затрат ресурса (E) популяциями 1 и 2 в зависимости от степени нестабильности среды (σ^R).

Популяции «1» и «2» можно интерпретировать как популяции вида-специалиста и вида-генералиста. Таким образом, результаты моделирования свидетельствуют, что виды-специалисты в стабильной среде тратят меньше ресурсов (более эффективны), чем генералисты, но в нестабильной среде специалисты вынуждены тратить больше ресурсов (становятся менее эффективными), чем генералисты.

7. Оптимальные значения разнообразия зависят от параметров модельных популяций:

- разнообразия размножающихся в каждый момент времени фенотипов, то есть ширины зоны экологической толерантности особей (показатель разнообразия потомков рассматривался как степень свободы в ходе вычислительного эксперимента);
- максимальной скорости роста популяции и коэффициента смертности;
- величины затрат ресурса фенотипами и скорости роста затрат по мере удаления реализованных значений фактора среды от оптимальных значений.

Прогрессивные изменения любого из этих параметров (расширение зоны индивидуальной толерантности, увеличение максимальной скорости роста популяции, снижение смертности, снижение затрат ресурса) ведут к качественно одинаковому результату – снижению значений оптимального внутривидового разнообразия, увеличению эффективности популяций (рис. 2.3-8), и, следовательно, – к росту оптимальных значений видового разнообразия и увеличению эффективности сообществ.

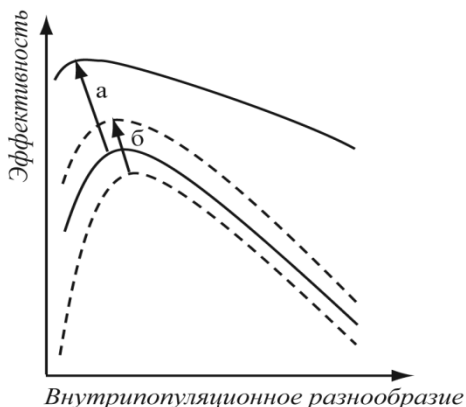


Рис. 2.3-8. Изменения оптимального уровня внутривидового разнообразия и эффективности популяции:

*а – при увеличении максимальной скорости роста популяции;
б – при расширении зоны экологической толерантности особей.*

Прогрессивные изменения указанных выше параметров модельных популяций при сохранении неизменными остальных характеристик можно интерпретировать как повышение степени автономизации организмов от среды и увеличение эффективности использования ресурсов в результате совершенствования физиологических или поведенческих механизмов. Другими словами, такие изменения можно сопоставить с повышением эволюционного уровня организмов (подробнее см. раздел 4.4.1). Таким образом, повышение эволюционного уровня организмов ведет к росту оптимальных значений видового разнообразия и снижению значений оптимального внутривидового разнообразия.

Еще одним следствием является то, что для поддержания численности увеличение нестабильности среды может быть компенсировано разными путями: а) снижением коэффициента смертности или расширением зоны индивидуальной

толерантности особей к колебаниям факторов среды (что можно интерпретировать как признаки К-стратегии); б) ростом максимального коэффициента размножения (что можно интерпретировать как признак г-стратегии).

Одновременное разнонаправленное изменение популяционных параметров, когда «улучшение» одного компенсируется «ухудшением» другого (например, увеличение скорости роста популяции сопровождается сужением зоны индивидуальной толерантности), можно интерпретировать как разные варианты репродуктивных (г- и К-), экологических (виоленты – пациенты – эксплеренты) или ценотических (ценофобы – ценофилы) стратегий. В этом случае характер изменения оптимальных значений разнообразия предсказать трудно, так как он зависит от конкретного соотношения параметров популяций.

8. В целом, анализ двухуровневой модели взаимодействующих популяционного и биоценотического уровней позволяет сделать следующие выводы об изменении параметров популяций и экологических сообществ в зависимости от условий среды:

- оптимальные значения числа видов и соответствующие ему значения суммарной численности (биомассы) растут по мере увеличения стабильности среды и интенсивности поступления в среду ресурса (табл.2.3.1).
- оптимальные значения внутривидового разнообразия снижаются по мере стабилизации среды и не зависят от интенсивности поступления ресурса;
- максимальная численность популяции растет при стабилизации среды и увеличении потока ресурса;
- затраты ресурса в популяции, приходящиеся на 1 особь, снижаются при стабилизации среды;
- суммарные затраты ресурса популяцией растут при увеличении потока ресурса (так как растет численность)

Таблица 2.3.1. Связь между характеристиками модельных биосистем и среды: «+» - положительная связь, «-» - отрицательная связь; «0» – нет связи; «?» - связь не известна.

Характеристики среды		Стабильность среды	Интенсивность потока ресурса
Характеристики биосистем			
Сообщество	Число видов	+	+
	Максимальная суммарная биомасса	+	+
Популяция	Внутривидовое разнообразие	-	0
	Макс. численность (биомасса)	+	+
	Удельные затраты	-	0
	Общие затраты	?	+

9. В соответствии с результатами моделирования, ненарушенные природные сообщества, существующие в стабильных средах с большим количеством ресурса (далее мы будем называть их «богатыми» для краткости), должны состоять из большого числа видов при низком уровне внутривидового разнообразия, сообщества существующие в «бедных» нестабильных средах – из малого числа видов с высоким внутривидовым разнообразием, в «богатых» нестабильных средах – из среднего числа видов с высоким внутривидовым разнообразием, в «бедных» стабильных средах – из среднего числа видов с низким внутривидовым разнообразием (рис.2.3-9).

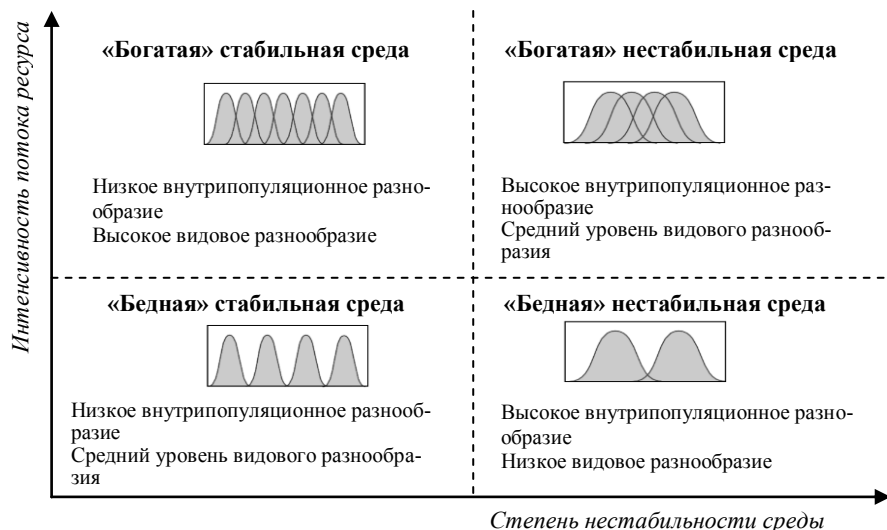


Рис. 2.3-9. Предполагаемые уровни внутривидового разнообразия и число видов в сообществах, адаптированных к различным средам.

10. Дополнительные замечания

Можно предположить, что результаты, полученные для одного трофического уровня, качественно верны (в рамках моделируемых механизмов) и для биоценоза в целом. Если рассматривать все трофические уровни, то для каждого из них (после продуцентов) максимальное доступное для потребления количество ресурса определяется биомассой предыдущего уровня. При стабилизации среды максимальная биомасса на каждом уровне увеличивается, следовательно, при увеличении числа трофических уровней суммарный эффект усиливается – общее число видов растет еще сильнее. Важно и то, что при этом само число трофических уровней может увеличиваться, так как рост максимальных значений биомассы на каждом трофическом уровне при стабилизации среды соответствует сокращению потерь энергии при переходе с

одного уровня на другой. Однако в дальнейшем в данной книге мы не рассматриваем трофические отношения и трофическую структуру сообществ.

Можно предположить, что к оптимальным значениям разнообразия наиболее близки ненарушенные природные системы, находящиеся в состоянии равновесия (для биоценозов это соответствует климаксу). Популяции и сообщества, подвергающиеся антропогенным воздействиям (эксплуатации, загрязнению и др.), а также находящиеся в условиях частых природных нарушений (например, в зонах нестабильных русел рек, оползней, штормовых разрушений и т.п.), очевидно, находятся в стороне от оптимальных значений разнообразия. К числу систем, которые находятся в субоптимальном состоянии, также можно отнести изолированные местообитания с обедненным видовым богатством (см. раздел 3.3.1.1).

**3.
СООТВЕТСТВИЕ
ПРИНЦИПА
ОПТИМАЛЬНОГО
РАЗНООБРАЗИЯ
ДРУГИМ
ТЕОРЕТИЧЕСКИМ
ПРЕДСТАВЛЕНИЯМ
И ЭМПИРИЧЕСКИМ
ДАНЫМ**

3.1.

Интерпретация моделей: ограничения и основные вопросы для верификации моделей на качественном уровне



*Наиболее точной моделью биосистемы
является сама биосистема*

Ограничения моделей оптимального разнообразия, представленных в книге

При интерпретации представленных в разделе 2.3. результатов моделирования необходимо учитывать ряд серьезных ограничений.

1. Модельные популяции не имеют внутренней структуры (возрастной, половой, социальной и др.), кроме параметров фенотипического распределения, и не подразделены на субпопуляции.

2. Рассматриваемые в модели популяции (виды, входящие в сообщество) в каждой серии моделирования имеют идентичные демографические параметры. То есть, модельные сообщества состоят из видов с одинаковыми демографическими характеристиками. В разных сериях моделирования видовые параметры могут изменяться, что дает возможность сравнения сообществ, состоящих из видов с разными характеристиками.

3. Модели не учитывают явления доминирования видов в сообществе. В модели без расхождения видов по нишам все популяции в сообществе имеют одинаковые численности. В модели с расхождением по нишам популяции имеют в стационарном сообществе разные численности, но на данном этапе оценка характера ранговых распределений в модельном сообществе нами не ставилась. Таким образом, доминирование видов и характер ранговых распределений видов в сообществе мы не рассматриваем в числе факторов, влияющих на жизнеспособность и эффективность сообщества.

4. Моделируются изолированные популяции и сообщества, пространственная структура популяций и сообществ, процессы миграции особей и видов из соседних популяций и сообществ не учитываются.

5. Анализируются параметры популяций и биосистем, которые находятся в стационарном состоянии, то есть процессы развития популяций и сообществ в динамике (колебания численности популяций и сукцессии экологических сообществ) не рассматриваются.

6. Моделируется сообщество одного трофического уровня (популяции делят один ресурс), трофические взаимодействия видов и трофическая структура сообществ не рассматривается.

Таким образом, представленные модели описывают поведение некоторых идеальных экологических сообществ одного трофического уровня без доминирования тех или иных видов, состоящих из изолированных элементарных популяций организмов одного эволюционного уровня. Все популяции используют один и тот же ресурс. Сообщества находятся в стационарном состоянии, что можно интерпретировать как состояние климакса (если использованы все возможности существующей биоты) или как различные варианты

субклимаксов или других стационарных состояний (если достижение климакса в данный момент невозможно). Очевидно, что такие популяции и сообщества в природе реально не существуют. Возможно, наиболее близкой аналогией с моделируемыми системами можно считать фитопланктонное сообщество – сосуществующие в однородной среде виды со сходными потребностями, простым жизненным циклом, использующие малое число одних и тех же лимитирующих ресурсов.

Кроме того, в наших моделях на данном этапе исследования предполагается, что популяции целиком входят в сообщество. В природе же, за исключением хорошо обособленных небольших местообитаний (например, небольших озер), в сообщества входят лишь части популяций (ценопопуляции), в то время как популяции могут быть распространены на гораздо более обширной территории за пределами сообщества. Стоит, однако, отметить, что выделение популяций в природе во многом условно и операционально и зависит от задач и объектов исследования (Северцов, 2005). Не менее условно и выделение экологических сообществ, которое, кроме всего прочего, определяется приверженностью автора концепции дискретности или континуальности сообществ (см., например, Миркин и др., 1997).

Делают ли эти упрощения выводы, полученные в ходе анализа моделей бесполезными? По нашему мнению, нет. Любая модель является упрощенным (генерализованным) представлением моделируемой системы. Модель, абсолютно точно повторяющая моделируемую систему, сама окажется именно этой системой. Значит, если мы не отвергаем метод моделирования в принципе, нам никогда не удастся добиться абсолютно точного отражения природной системы в структуре модели. Более того, важна не степень генерализации модели как таковая (отсутствие деталей в структуре модели с разных точек зрения можно расценивать и как ее недостаток, и как достоинство), а адекватность интерпретации результатов моделирования степени генерализации системы. Иногда упрощенная модель, наоборот, позволяет в более явной форме сформулировать вопрос и искать ответ на него. Например, Хатчинсон сформулировал вопрос о сосуществовании видов в однородной среде (планктонный парадокс) на примере наиболее простой ценотической системы – фитопланктонного сообщества.

Внутрипопуляционное разнообразие как показатель ширины экологической ниши

В наших моделях в качестве фенотипического признака рассматривается способность особей размножаться при реализации того или иного значения фактора среды. Как мы отмечали выше, фактор среды можно интерпретировать как некий ресурс или регулирующий параметр среды (например, температуру или влажность), который позволяет особям потреблять ресурс, имеющийся в среде. То есть, ширина фенотипического распределения популяции соответствует диапазону факторов среды, в которых существует данная популяция, или диапазону параметра ресурса, который она потребляет. Поэтому в дальнейшем мы интер-

претируем ширину распределения фенотипов в популяции как ширину ее реализованной экологической ниши на оси фактора среды или ресурса.

Поскольку, как отмечено выше, мы не рассматриваем пространственную структуру популяций и сообществ и процессы развития в динамике, то, очевидно, что говоря о нишах, мы не рассматриваем пространственные и временные экологические ниши.

Вопросы для верификации моделей на качественном уровне

Верификация представленных моделей оптимального разнообразия биосистем на данном этапе исследований может быть проведена лишь на качественном уровне. Задача количественной верификации нами пока не ставилась.

Чтобы принять предлагаемый в данной книге принцип оптимального разнообразия в качестве рабочей гипотезы, мы должны показать, что наблюдаемые в природе и в экспериментах закономерности не противоречат результатам моделирования. В соответствии с результатами моделирования, изложенными в разделе 2.3, мы должны показать, что поведение реальных биосистем не противоречит следующим утверждениям.

Влияние факторов среды на биоразнообразие:

- увеличение количества ресурса в среде ведет к росту числа видов;
- увеличение степени нестабильности среды ведет к росту внутривидового разнообразия (ширины экологической ниши) и снижению числа видов;

Взаимосвязь показателей биосистем:

- снижение числа видов может сопровождаться увеличением внутривидового разнообразия (ширины экологической ниши);
- повышение эволюционного уровня организмов может вести к увеличению числа видов и сокращению межфенотипического компонента их экологических ниш и наоборот, снижение эволюционного уровня ведет к уменьшению числа видов и повышению их внутренней фенотипической гетерогенности;

Влияние разнообразия на экосистемное функционирование:

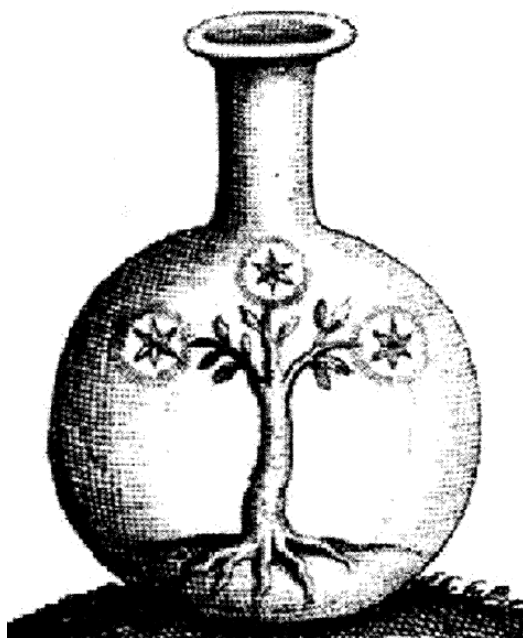
- максимальные показатели экосистемного функционирования наблюдаются при оптимальном внутривидовом и видовом разнообразии (не минимальном и не максимальном);
- популяции наиболее устойчивы при оптимальном внутривидовом разнообразии, при его сокращении или увеличении они утрачивают устойчивость.

Возможные причины несоответствия результатов моделирования эмпирическим данным

Учитывая перечисленные выше ограничения моделей, возможные случаи несоответствия между результатами моделирования и поведением реальных биосистем могут определяться следующими факторами:

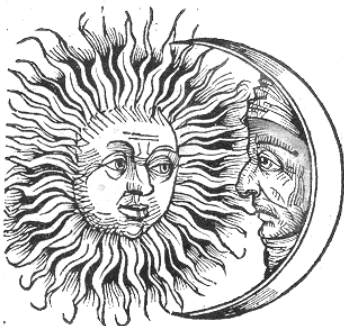
- нестационарным состоянием сообщества, если оно принадлежит какой-то сериальной стадии сукцессии и находится в процессе развития;
- существенными антропогенными нарушениями сообщества;
- любыми другими факторами, которые не позволяют сообществу достичь оптимального стационарного состояния (например, недостатком видов в региональном пуле);
- ключевой ролью в формировании структуры сообщества факторов, которые не учитываются в наших моделях, например, если сообщество формируется, прежде всего, потоком мигрирующих из соседних сообществ и популяций особей, или гетерогенностью среды.

3.2.
Факторы среды, влияющие
на формирование биоразнообразия



3.2.1.

Основные факторы среды и градиенты биоразнообразия



Выявление факторов формирования биологического разнообразия – традиционная задача экологических исследований. Вопрос о том, почему в одних сообществах больше видов, а в других – меньше, всегда был одним из центральных в экологии сообществ. Исследования зависимости биоразнообразия (прежде всего, числа видов) от условий среды и от продуктивности как интегрального показателя этих условий можно считать одним из основных направлений экологии.

Можно сказать, что любой параметр среды и самой биосистемы влияет на биоразнообразие – время, пространство, физические и химические характеристики, межвидовые взаимодействия, особенности видов и популяций. Учебники по экологии обычно имеют раздел, посвященный факторам, влияющим на биоразнообразие (как правило, под этим понимается, прежде всего, видовое разнообразие). Можно выделить следующие основные группы факторов⁸:

- 1 – количество доступной для организмов энергии;
- 2 – степень стабильности среды;
- 3 – степень пространственной гетерогенности среды;
- 4 – экологический и эволюционный возраст сообществ и экосистем.

Ниже мы рассмотрим лишь две первые группы факторов – количество доступной для организмов энергии (см. раздел 3.2.2) и степень стабильности среды (раздел 3.2.3), так как именно они моделируются в наших моделях оптималь-

⁸ Иногда в качестве самостоятельной группы факторов формирования биоразнообразия выделяют также биологические взаимодействия (конкуренция, хищничество, мутуализм), что на наш взгляд является некоторой тавтологией, так как получается, что разнообразие формирует само себя.

ного разнообразия. Гетерогенность среды и возраст сообществ и экосистем мы будем учитывать лишь как факторы, модифицирующие интересующие нас закономерности.

Факторы, формирующие биоразнообразие, проявляются, прежде всего, в массивах данных о географических закономерностях распределения видового разнообразия, которые прочно вошли в учебники по экологии (см. например, Бигон и др., 1989; Лебедева, Криволуцкий, 2002).

Самая известная закономерность распределения видового разнообразия – его *широтные градиенты*, о которых натуралисты пишут уже более 200 лет (см. Hernandez Fernandez, Vrba, 2005; Turner, 2004). На примере многих групп наземных и водных растений и животных показано, что число видов растет в направлении от полюсов к экватору (рис. 3.2.1-1)⁹.

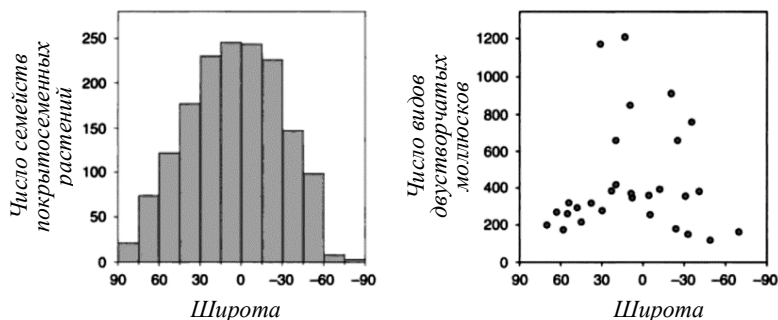


Рис. 3.2.1-1. Примеры глобальных широтных градиентов видового разнообразия. Северная широта обозначена отрицательными значениями (из Clarke, Crame, 2003).

Недавние обзоры (Hillebrand, 2004; Willig et al., 2003) подтверждают практически универсальный характер широтных градиентов видового разнообразия для большинства исследованных групп эукариотических организмов. Последний наиболее полный анализ данных о распределении 11567 океанических видов планктона, растений, беспозвоночных, рыб и млекопитающих показал, что разнообразие прибрежных видов имеет четкий широтный градиент, а разнообразие видов открытого океана сосредоточено в широтах между 20° и 40° во всех океанах (Tittensor et al., 2010). Анализ распространения 9505 видов птиц также подтвердил наличие глобального широтного градиента, на котором, однако, хорошо видны различия в распределении видового разнообразия в северном и южном полушариях¹⁰ (рис. 3.2.1-2, Orme et al., 2006),

⁹ Интересно, что таким же образом изменяется число локальных культур и языков у человека (Pagel, Mace, 2004).

¹⁰ Один только широтный градиент, конечно, сильно упрощает картину. Максимальное видовое разнообразие сосредоточено в тропических горных регионах (Анды, Гималаи, африканская рифто-

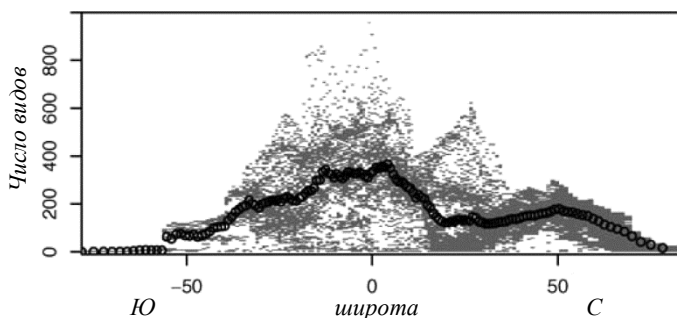


Рис. 3.2.1-2. Число видов птиц в квадратах $1 \times 1^\circ$ в зависимости от географической широты. Серые точки – значения для отдельных квадратов, кружки – средние значения для данной широты. (Orme et al., 2006).

Конечно, имеются исключения из этого правила. Например, не подчиняется «правилу широтного градиента» видовое разнообразие паразитов, водных макрофитов, некоторых групп зоопланктона, ос-ихневмонид, ластоногих, некоторых групп морских птиц (Willig et al., 2003). Но такие исключения часто находят специфические объяснения, не опровергающие глобальные широтные градиенты. Например, смещение пика видового разнообразия брюхоногих моллюсков на американской части шельфа Тихого океана с экватора на север на 20° с. ш. (при этом на 20° ю. ш. оказывается минимальное число видов) можно объяснить особенностями распределения коралловых рифов, которые определяются рельефом дна и течениями (Rex et al., 2005).

Анализ палеобиологических баз данных показывает, что широтный градиент разнообразия родов морской биоты существовал на протяжении всего фанерозоя (при этом зона максимального разнообразия закономерно смещалась в силу изменения площади океанического шельфа и климата) (Наймарк, Марков, 2010).

Очевидно, что сама по себе географическая широта не может быть фактором, влияющим на биоразнообразие. Изменения видового разнообразия вызваны какими-то факторами среды или истории, связанными с широтой. Высказаны десятки гипотез, объясняющие рост видового разнообразия в тропиках. Willig et al. (2003) приводят более 30 гипотез (см. также: Hernanadez Fernandez, Vrba, 2005; Hillebrand, 2004). Среди них – практически все факторы, которые вообще могут влиять на уровень видового разнообразия: особенности геометрии земной поверхности, большая площадь тропических биомов по сравнению с более северными, увеличение доступной для организмов энергии и продуктивности в тропиках; средовой стресс в высоких широтах; увеличение климатиче-

вая долина) и число видов снижается во все стороны от этих центров биоразнообразия (Orme et al., 2006).

ской стабильности и пространственной гетерогенности среды в тропиках; более интенсивное видообразование в тропиках; эволюционная «молодость» биомов умеренных и высоких широт. Как иронизирует Turner (2004), сегодня имеется консенсус, что причина широтных градиентов разнообразия найдена, есть лишь разногласия по поводу того, какая именно это причина.

«Нулевой гипотезой» может служить объяснение широтного градиента видового разнообразия геометрическими земной поверхности. Одно из них основано на увеличении площади климатических зон при движении от полюсов к экватору, так как на сферической поверхности площадь, куда попадает определенное количество света, максимальна в экваториальной зоне и сокращается к полюсам. Кроме того, неэкваториальные зоны разорваны на северные и южные части. Хорошо известно, что на большей площади имеется больше возможностей для видообразования и разнообразия местообитаний, поэтому там обитает больше видов. Некоторые исследования показывают, что изменения числа видов лучше объясняются площадью местообитаний, чем температурой или продуктивностью (см. Vermeij, 2005). Например, число видов птиц в колумбийских Андах в значительной степени определяется площадью высотных поясов (Kattan, Franco, 2004). Однако многие другие работы опровергают эти выводы. Так, показано, что площадь сама по себе не объясняет широтные градиенты числа видов гнездящихся птиц в Северной Америке, Палеарктике, Австралии и Африке (см. например, Hawkins, Porter, 2001). Кроме того, этой гипотезе противостоят многочисленные факты обнаружения большего числа видов на малой площади в тропиках, чем на обширной площади в умеренных и северных регионах.

Другое «геометрическое» объяснение географических градиентов видового разнообразия – так называемый «mid-domain effect» (см.: Hillebrand, 2004), который опирается на эффекты случайного распределения ареалов на ограниченной поверхности. Для глобальных градиентов роль ограничителей играют северный и южный полюса, для континентальных и региональных – границы континентов, крупных островов, природных зон и т.п. Многие эмпирические данные подтверждают эту гипотезу (см. Hillebrand 2004). Так, на примере птиц Северной Америки показано, что максимальное разнообразие птиц, характерных для горной тайги, прерий и листопадных лесов, находится в центрах этих природных зон, но в то же время, распределение видового разнообразия неарктических птиц в целом не соответствует гипотезе «mid-domain» эффекта (Hawkins, Diniz-Filho, 2002). Вероятно, этот эффект важен прежде всего для относительно небольших и хорошо ограниченных в пространстве доменов, примером которых может служить почти идеальное соответствие распределение числа видов бабочек на Мадагаскаре модели «mid-domain» (Romdal et al., 2005).

На фоне этих «геометрических» закономерностей действует множество других факторов, основные из которых рассмотрены ниже (см. 3.2.2; 3.2.3).

Сокращение видового разнообразия с *высотой* – столь же распространенный феномен, как и широтные градиенты, хотя бы потому, что при подъеме в горы происходит смена поясов растительности, аналогичная продвижению с юга на

север. Очевидно, что здесь работают те же факторы, которые формируют широтные градиенты разнообразия¹¹.

Вопреки распространенному мнению, что видовое разнообразие монотонно снижается по мере подъема в горы, не менее часто встречаются «горбатые» (уни-модальные) зависимости числа видов от высоты, когда максимальное разнообразие регистрируется на средних высотах. Так, в обзоре Rahbeck (1995) из 90 наборов данных 44 выявили горбатую зависимость. Даже по данным о видовом разнообразии тропических видов южноамериканских птиц, которые часто приводятся как пример снижения видового разнообразия с высотой, получается горбатая зависимость, если их стандартизировать на равные площади (рис. 3.2.1-3).

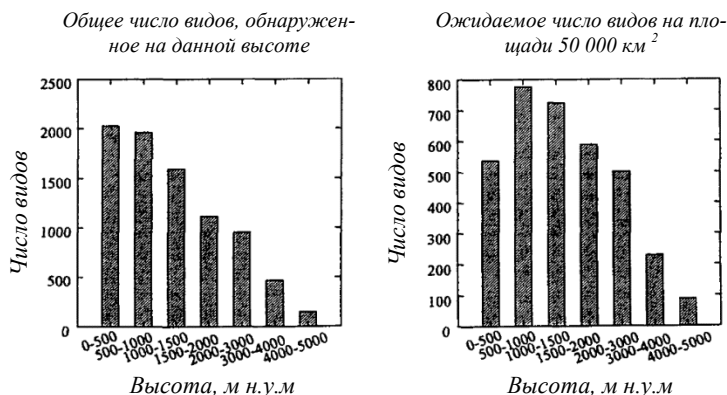


Рис. 3.2.1-3. Общее число видов южноамериканских птиц, обнаруженное в различных высотных поясах и число видов, ожидаемое на равных площадях (Rahbeck, 1995).

Многие высотные градиенты имеют на средних высотах оптимальные условия для определенных типов сообществ или таксонов. Например, в тропиках на средних высотах наблюдается «облачная зона» с максимальным увлажнением, наиболее благоприятная для влаголюбивых групп организмов, в засушливых регионах тут создаются оптимальные условия для лесов (см. например, Wei, Jiang, 2011), а в зоне лесов, наоборот – оптимальные условия для луговых сообществ. Часто на видовое разнообразие влияет снижение антропогенной нагрузки по мере подъема в горы.

Зависимость видового разнообразия бентосных животных от глубины также часто является «горбатой» с максимальным разнообразием на глубинах 1500 – 3000 м (рис. 3.2.1-4, Rex, 2005, см. также Бигон и др., 1989; Witman et al., 2008).

¹¹ При этом надо помнить, что нередко именно в горах находятся центры видового разнообразия, что можно объяснить большим разнообразием местообитаний и высокой степенью изоляции популяций и видов друг от друга.

Многие авторы объясняют эту закономерность сменой ведущих механизмов формирования видового разнообразия. Снижение числа видов на большой глубине, по их мнению, определяется сокращением поступления туда пищи сверху, а сокращение числа видов по мере приближения к поверхности – действием конкурентного исключения или увеличением нестабильности среды¹² (Rex, 2005).

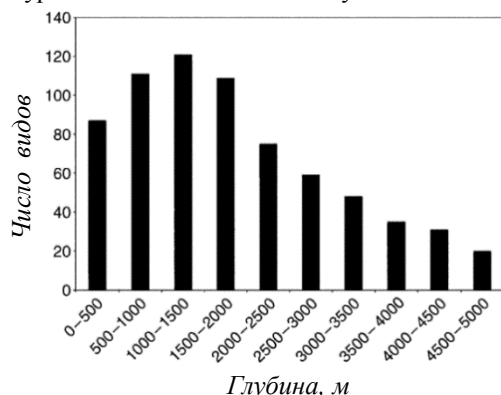


Рис. 3.2.1-4. Изменение числа видов неогастропод в восточной части Северной Атлантики (Rex, 2005).

Внутри континентов глобальные тренды распределения видового разнообразия модифицируются особенностями рельефа, распределения засушливых зон, движения воздушных масс и истории формирования фаун и флор (Чернов, Пенев, 1993). Так, в Сибири большое влияние на распределение видового разнообразия оказывает граница распространения вечной мерзлоты. Относительно узкая полоса подзоны южной тайги, на которую приходится южная граница распространения многолетней мерзлоты, оказывается важнейшей для региона экотонной зоной и местом сгущения разнообразия животного населения почвы (Стриганова, 2009).

Кроме того, важна специфика отдельных систематических групп, «экологическое назначение таксонов», особенности их эволюции и приспособленности к разным условиям. Если для крупных систематических групп «широтное правило» часто выполняется, то на более низких таксономических уровнях (например, на уровне семейств или отрядов) наблюдаются весьма разнообразные тенденции (Чернов, Пенев, 1993).

На региональном и локальном масштабах набор глобальных факторов дополняется местными. Например, Миркин с соавторами (2010) предлагают схему локальных факторов, показанную на рис. 3.2.1-5.

¹² Смена ведущих механизмов – одно из основных объяснений формирования «горбчатых» зависимостей видового разнообразия на градиентах продуктивности и богатства среды (см. раздел 3.2.2.4)

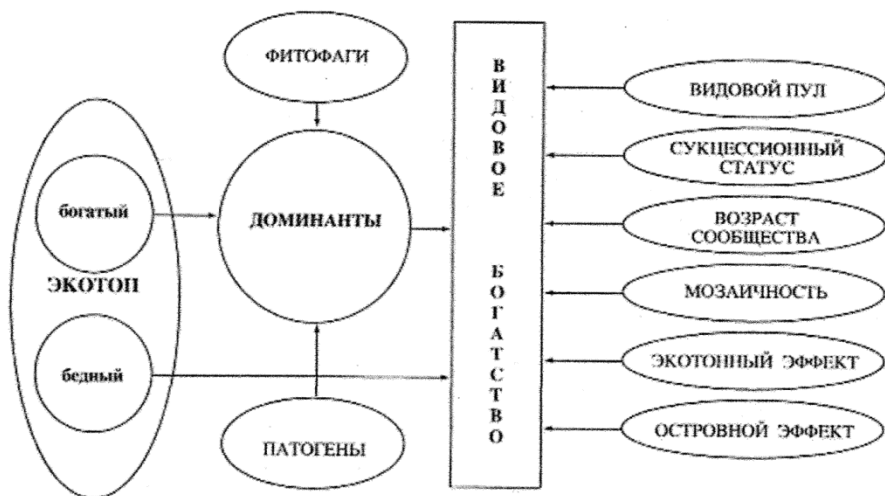


Рис. 3.2.1-5. Факторы, определяющие видовое богатство на локальном уровне (Миркин и др., 2010).

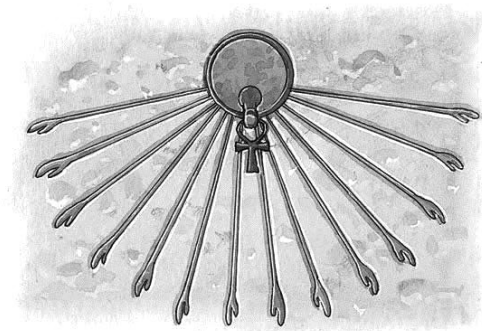
Экотоп наиболее важен в экстремальных условиях, где формируются сообщества стрессоустойчивых видов (пациентов). В других случаях, в том числе в большинстве типов леса, фактор экотопа существенно модифицируется самим растительным сообществом. Виды-доминанты, состав которых определяется условиями экотопа, являются главными посредниками между экотопом и видовым разнообразием сообщества. Например, сильное затенение от крон доминантных деревьев снижает локальное разнообразие. Фитофаги модифицируют фитоценотические отношения и тем самым существенно влияют на показатели разнообразия. В некоторых сообществах, например в степях и саваннах, ключевую роль в формировании структуры сообществ играют копытные и грызуны, а в лесах существенное влияние на формирование растительных сообществ оказывают насекомые-вредители. В локальных местообитаниях показатели разнообразия также определяются сукцессионным статусом сообщества, а в ландшафтном масштабе важна мозаика сукцессий, которая зависит от режима нарушений природных экосистем. Еще один важный фактор формирования локального разнообразия - видовой фонд или пул видов, которые могут попасть естественным путем в данное местообитание. Внутриценотическая мозаика в лесах формируется «окнами» от естественного вывала деревьев, а в луговых сообществах – микроместообитаниями, на которых возможны «карусели», когда разные виды по очереди занимают одно и то же место. Экотонный эффект представляет собой повышение видового разнообразия в зоне контакта двух разных сообществ за счет взаимного проникновения видов. Островной эффект – хорошо известное явление снижения разнообразия в небольших изолятах.

В формировании и функционировании разных экосистем и сообществ ведущими могут быть разные факторы – в одних абиотические, в других – различные биотические факторы. Миркин и др., (1997, 1994) предлагают полимодельную концепцию фитоценоза, включающую различные модели формирования растительных сообществ: абиогенную, в которой ведущую роль играют абиотические факторы среды (сообщества экстремальных местообитаний из стрессоустойчивых видов); зоогенную, в которой ведущим фактором является воздействие на растительность фитофагов (степи и саванны); антропогенную, в которой главную роль играет воздействие человека (рудеральные и используемые в сельском хозяйстве сообщества); модели с развитыми фитоценоотическими отношениями (леса, некоторые типы болот), и др.

В качестве примера одной из этих моделей, а именно – зоогенной, можно привести степные и пустынные сообщества, биоразнообразие которых поддерживается фитофагами (Абатуров, 2006). При отсутствии фитофагов или существенном снижении их пресса сообщества изменяются и часто становятся менее продуктивными. Так, в европейских степных заповедниках, где был прекращен выпас скота, растительность существенно трансформировалась. Возникло даже понятие «резерватные смены растительности» - накопление сухой травы сделало невозможным возобновление типичных травянистых растений, появились кустарники и деревья. Видовое разнообразие сократилось, произошла мезофитизация растительности, так как мощный слой подстилки увеличил влажность почвы. Наиболее удивительные трансформации могут происходить с пустынными сообществами, где отсутствие копытных иногда приводит к развитию корки из мхов, лишайников и сине-зеленых водорослей, которые перехватывают все осадки. Продуктивность в степных и пустынных сообществах максимальна при некотором оптимальном уровне пресса со стороны фитофагов.

Таким образом, на региональном и локальном уровнях на формирование видового разнообразия действует масса местных особенностей, которая маскирует действие глобальных факторов, поэтому зависимости распределения видового разнообразия от факторов среды, которые выявляются на локальном и региональном уровне, часто отличаются от глобальных закономерностей (см. раздел 3.2.2.4). Преобладание той или иной группы факторов, формирующих структуру сообщества (абиотических или биотических) важно для понимания соотношения разных механизмов в общей схеме формирования биоразнообразия (подробнее см. в разделе 4.1).

3.2.2. Ресурсы и энергия



3.2.2.1. Гипотезы о связи числа видов с количеством доступных для организмов ресурсов

Среди огромного многообразия факторов среды, влияющих на показатели биологического разнообразия, важнейшим является количество доступной для организмов энергии – определяется ли оно непосредственно количеством ресурсов (света, питательных веществ, пищи) или диапазоном регулирующих факторов (температуры, влажности и др.), которые позволяют организмам эти ресурсы использовать¹³.

Количество доступной энергии определяется, прежде всего, климатом. Мысль о том, что климат влияет на распределение видового разнообразия через энергетические параметры, высказывал еще Гумбольдт и другие натуралисты XVIII-XIX вв. Идею, что число видов ограничивается количеством доступной для организмов энергии, экологи вновь стали активно рассматривать в середине XX в. (см. Turner, 2004; Willig et al., 2003). Гипотеза «виды – энергия» (species-energy theory) получила формальное описание в 1980-х гг. (Wright, 1983). В соответствии с ней, видовое разнообразие является функцией доступной энергии.

Энергию, которая может влиять на жизнедеятельность живых организмов и тем самым – на видовое разнообразие, можно разделить на три главных потока: а) радиационная энергия, прежде всего, свет; б) химическая энергия, запасенная в органических веществах; в) тепловая энергия, то есть, температура среды (Clarke, Gaston, 2006). Солнечный свет поглощается растениями и является ис-

¹³ Выделение ресурсных и регулирующих факторов среды предложил Huston (1994)

точником энергии для подавляющего большинства организмов и экологических процессов в биосфере (за исключением экосистемных процессов, основанных на бактериальном хемосинтезе). Энергия, запасенная в органических веществах растениями, является началом пищевых цепей и определяет разнообразие на высших трофических уровнях. Чаще всего в качестве показателей этого вида энергии используют «продуктивность». Очевидно, что в данном случае под «продуктивностью» понимается не показатель эффективности сообщества, а поток ресурса, который идет через него¹⁴ (о необходимости разделять понятия продуктивности и «богатства» среды см. раздел 3.5.1.3). Показатель чистой первичной продукции (net primary productivity, NPP) использовался уже в самых первых формулировках гипотезы «виды-энергия», в связи с чем возникла необходимость разделить гипотезы, связывающие число видов с продуктивностью, с одной стороны, и с количеством энергии в среде – с другой. (Turner, 2004). «Гипотеза продуктивности» (Wright, 1993) предполагает, что интенсивность фиксации энергии в ходе фотосинтеза управляет ростом и разнообразием растений, а через них – всем остальным биоразнообразием. Хорошо известно, что количество света уменьшается от экватора к полюсам¹⁵. Гипотеза O'Brien говорит о том, что видовое разнообразие может быть предсказано на основании продуктивности растений, подчиняющейся модели «вода-энергия» (см.: Clarke, Gaston, 2006), которая соответствует эмпирическим корреляциям между видовым разнообразием и актуальной эвапотранспирацией. «Гипотеза энергии внешней среды» (ambient energy hypothesis) говорит о том, что разнообразие непосредственно контролируется влиянием температуры на организмы, так как эктотермные организмы снижают свою активность на холоде, а эндотермные организмы должны тратить существенную часть энергии на обогрев (см.: Turner, 2004; Clarke, Gaston, 2006). Кроме того, увеличение средних температур в низких широтах может способствовать увеличению числа видов благодаря удлинению вегетационного периода, и тем самым – увеличению общего объема доступного ресурса. Имеется также «гипотеза кинетической энергии», которая говорит о том, что более высокая температура увеличивает скорость метаболических реакций, что может вести к более высокой скорости видообразования (см. Willig et al., 2003).

Гипотезы «продуктивности» и «энергии среды» довольно хорошо объясняют широтные градиенты, но «гипотеза продуктивности» лучше работает в низких широтах, где важна водообеспеченность и показатели актуальной эвапо-

¹⁴ Именно этот смысл вкладывается в понятие «продуктивность» в разделе 3.2, однако далее, в разделе 3.4 «продуктивность» следует понимать скорее как показатель эффективности функционирования сообществ.

¹⁵ Интересно, что если рассматривать средние годовые показатели, то на полюса попадает всего в 4 раза меньше света, чем на экватор, в то время как разница между числом видов в тропической и полярной зонах намного больше (Clarke, Gaston, 2006). Это несоответствие подчеркивает важность фактора нестабильности среды для формирования биоразнообразия (см. раздел 3.2.3).

транспирации, а «гипотеза энергии окружающей среды» – в высоких широтах, где важнее тепло.

Следующий вопрос – почему при большем количестве ресурса существует больше видов? Один из ответов дает «*гипотеза большей численности*» (Wright, 1983; см. также: Clarke, Gaston, 2006). В соответствии с ней, на большем количестве ресурса может существовать больше особей, а если учесть, что для существования вида необходимо некоторое минимальное число особей (соответствующее минимально допустимой вероятности его вымирания от случайных флуктуаций численности), – то и больше видов. Кроме того, большее количество ресурса позволяет существовать популяциям редких видов, которые при недостатке ресурса будут вымирать из-за недопустимо низкой численности. Однако эта гипотеза имеет существенные недостатки. Например, ее трудно применить к растениям, для которых рост потребления ресурса и увеличение биомассы часто сопровождается увеличением размера особей¹⁶ и сокращением их числа, что в соответствии с этой гипотезой должно вести к снижению числа видов (Gaston, 2000). Кроме того, эта гипотеза противоречит «биоценологическому правилу Тинемана» о том, что сокращение числа видов в неблагоприятных условиях компенсируется увеличением численности оставшихся видов.

Другое объяснение увеличения числа видов в более «богатой» среде дает «*гипотеза специализации*». В соответствии с ней, в более питательной среде виды могут потреблять ресурс в более узком диапазоне условий, то есть иметь более узкие ниши (см. Бигон и др., 1989; Пианка, 1981, рис. 3.2.2.1), поэтому на том же диапазоне ресурса «умещается» больше видов. Возможно и такое объяснение: каждый вид может быть менее обильным, если более интенсивный поток ресурса позволяет ему обитать в меньшем числе местообитаний (см. Bonn et al., 2004), то есть в «богатой» среде может снижаться минимальная численность жизнеспособной популяции (см. Currie et al., 2004). Таким образом, «гипотеза специализации» предполагает, что в «богатой» среде будет много видов с узкими нишами, а в скудной среде – мало видов с широкими нишами. Однако стоит подчеркнуть, что вынужденное расширение ниши в скудной среде предполагает существование вида на грани минимальной численности или плотности, что кажется маловероятным в природных условиях.

«Гипотеза специализации» находит подтверждение в природе. Например, исследования пищевых ниш лягушек в бразильской саванне (Araujo et al., 2007) показали, что у 3-х из 4-х обследованных видов индивидуальная специализация в выборе корма снижается в сухой сезон, когда пищи меньше. Это также соответствует концепции оптимального фуражирования, которая предсказывает, что при обилии пищи особи могут выбирать наилучшие для себя варианты, а когда ее мало, они вынуждены питаться более широким спектром кормов. Таким об-

¹⁶ Для некоторых таксонов животных необходимо учитывать действие так называемого «правила Бергмана», то есть увеличения средней массы тела в более северных регионах по сравнению с южными. Это правило в настоящее время подтверждено для теплокровных животных – млекопитающих и птиц (см. Ashton, 2001).

разом, в обильные сезоны индивидуальные ниши сужаются, а в голодные сезоны – расширяются.

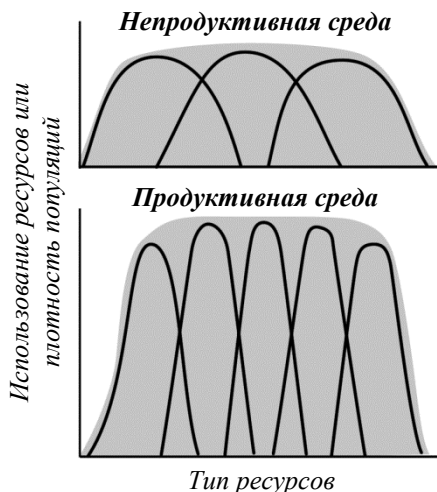


Рис. 3.2.2.1. Графическое представление «гипотезы специализации» (Пианка, 1981).

Abrams (1995) предлагает еще два возможных объяснения, связанные с регуляцией численности и специализацией популяций:

- в более продуктивной среде увеличивается количество редких ресурсов или условий, которые нужны специализированным видам;

- в более продуктивной среде усиливаются механизмы регуляции, зависящие от внутривидовой плотности, что позволяет существовать другим видам, которые исключаются из сообщества в более скудной среде (забегая вперед, отметим, что это объяснение противоположно гипотезе сокращения числа видов при росте продуктивности из-за усиления конкурентного исключения, см. 3.2.2.4).

Еще одна гипотеза, объясняющая рост числа видов с севера на юг – «*гипотеза метаболических ниш*», предполагающая, что рост метаболической активности эктотермных организмов при повышении температуры увеличивает число энергетических путей их существования, то есть экологических ниш, в теплой среде. Это дает возможность более полно использовать ресурсы и увеличивает число видов (см. Clarke, Gaston, 2006).

В соответствии с этими теоретическими представлениями, число видов должно монотонно расти при увеличении количества доступной для организмов энергии, что и подтверждается закономерностями распределения видового разнообразия на географических градиентах энергетических параметров, таких, как эвапотранспирация, температура, продуктивность среды (Witman et al., 2008).

В соответствии с нашей гипотезой, в более «богатой» среде оптимальное число видов увеличивается (раздел 2.3, выводы 6, 8, 9). Этот вывод соответствует перечисленным выше теоретическим представлениям о росте числа видов при увеличении количества доступной для организмов энергии (группа гипотез «виды – энергия»). Влияние количества ресурса на ширину ниш («гипотеза специализации») на данном этапе исследований нами не рассматривается.

3.2.2.2. Мета-анализы эмпирических данных о корреляции между продуктивностью и числом видов в природных сообществах

В конце 1990-х – начале 2000-х гг. вышло несколько мета-анализов¹⁷ и обзоров исследований, направленных на выявление формы зависимости¹⁸ числа видов от продуктивности сообществ (Grace, 1999; Gross et al., 2000; Hector et al., 1999, 2002 a, b; Mittelbach et al., 2001; Schmid et al., 2002; Waide et al., 1999,). Большинство из этих данных касается наземных экосистем, и прежде всего, растительных сообществ. Например, в мета-анализе Mittelbach et al. (2001) из 171 работы 36% рассматривают сообщества наземных растений, 32% – наземных животных, 20% – водных животных и 12% - водных и болотных растений.

Мета-анализы показали, что не существует единой формы зависимости числа видов от продуктивности сообществ. Так, в работе Waide et al. (1999) из 200 индивидуальных зависимостей, выявленных для водных и наземных сообществ 30% выявили унимодальную («горбатую») зависимость числа видов от продуктивности, 26% - позитивную, 12% - негативную и в 32% не выявили никакой зависимости (рис. 3.2.2.2-1). Mittelbach et al. (2001) проанализировали данные 171 исследования и в основном подтвердили эти результаты¹⁹.

Мета-анализ Mittelbach et al. (2001) собрал большой материал, но при этом страдал рядом существенных недостатков. Как отмечают Symstad et al. (2003), данные из этого анализа представляют собой «коллекцию» разных типов данных и методов исследований. В частности, авторы смешали показатели биомассы, продуктивности сообществ и богатства среды (количество осадков, концентрация питательных веществ), в то время как биомасса сообщества может однозначно коррелировать с продуктивностью лишь в тех случаях, если сообщество состоит их однолетних видов или если вся надземная биомасса каждый год отмирает, что характерно далеко не для всех сообществ.

Чтобы исправить эти недостатки, на основе материалов мета-анализа Mittelbach et al. (2001) и дополнительных 37 работ, которые в него ранее не вошли, был произведен повторный мета-анализ зависимости числа видов от продуктивности (Gillman, Wright, 2006), в который были отобраны только сопоставимые данные и были исключены случаи явной ковариации числа видов или продуктивности с другими факторами. Существенная часть работ была признана непригодной – для анализа отобраны только 64% от опубликованных зависимостей. Этот мета-анализ показал, что в целом преобладает

¹⁷ Мета-анализ - техника обработки данных многих исследований, при которой статистически анализируются результаты отдельных исследований.

¹⁸ Очевидно, что пока не установлена причинно-следственная связь между параметрами, можно говорить только о корреляциях, но в рассматриваемых в данном разделе работах исследовалась именно зависимость числа видов от продуктивности. Зависимость продуктивности от числа видов рассмотрена в разделе 3.4.2. О сравнении этих двух исследовательских задач см. раздел 3.5.1

¹⁹ В мета-анализе Mittelbach et al. (2001) также была проанализирована частота встречаемости U-образной зависимости числа видов от продуктивности: она встречалась в исследованиях растений на ландшафтном и региональном уровне и в исследованиях животных на региональном (единичные) и континентальном уровнях, но нигде не была основной формой.

положительная монотонная зависимость, а не «горбатая». На локально-ландшафтном масштабе «горбатая» и положительная зависимости встречаются примерно с равной частотой («горбатая» чуть чаще), а на более крупных масштабах явно преобладает положительная зависимость (рис. 3.2.2.2-2).

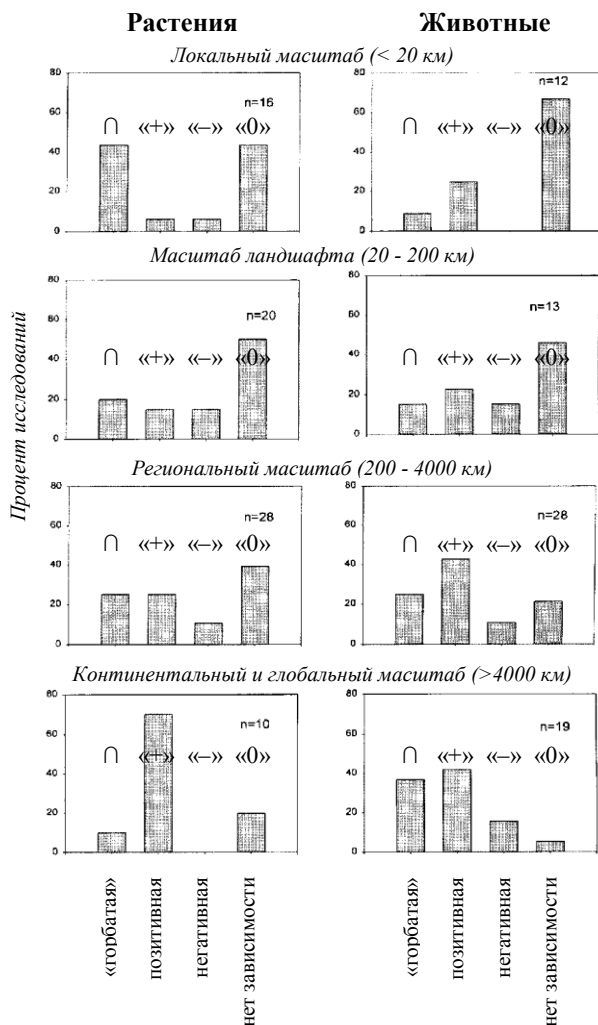


Рис. 3.2.2.2-1. Частота встречаемости разных типов зависимости числа видов от показателей продуктивности сообществ в исследованиях растений и животных на разных масштабах (Waide et al., 1999).

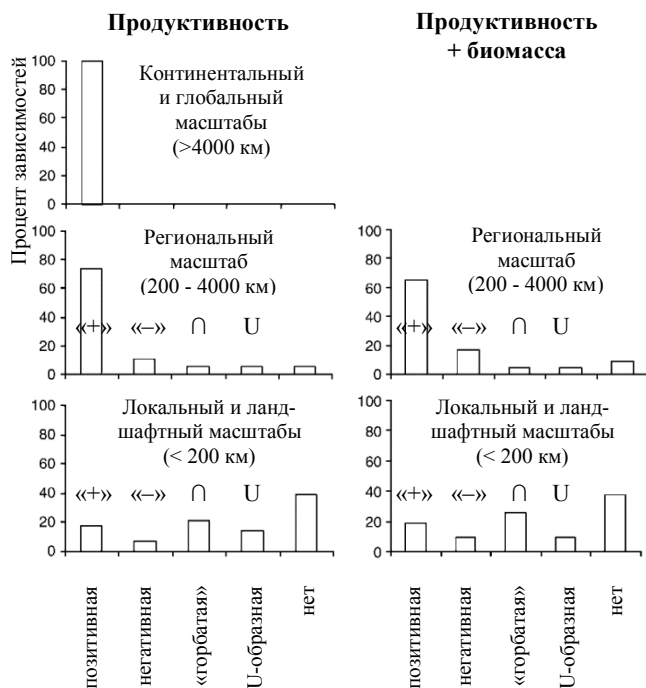


Рис. 3.2.2.2-2. Относительная частота разных форм зависимостей числа видов от продуктивности на разных масштабах. В левом столбике показаны работы, которые учитывали только показатели продуктивности, в правом – к ним добавлены работы, которые использовали также показатели биомассы (Gillman, Wright, 2006).

Как видно на рис. 3.2.2.2-1, «горбатая» зависимость регистрируется чаще при исследовании растений на локальном и ландшафтном масштабах. Почти половина исследований сообществ растений на локальных масштабах по данным Waide et al., (1999) выявила горбатую кривую. На континентальном и глобальном масштабах в исследованиях растений доминирует положительная зависимость. В исследованиях сообществ животных картина другая. Позитивная зависимость всегда преобладает, и, в отличие от растений, «горбатая» форма зависимости чаще всего проявляется на больших масштабах. В целом, «горбатая» зависимость встречается чаще при исследовании растительных сообществ, чем животных (Mittelbach et al., 2001; Waide et al., 1999). Объяснением этих расхождений может быть разная зависимость числа видов продуцентов и консументов (то есть разных трофических уровней) от первичной продуктивности. Если для сообществ растений эти два показателя относятся к одному трофическому уровню, то при исследовании сообществ животных речь идет о двух со-

седних уровнях. Groner, Novoplansky (2003) еще раз проанализировали данные мета-анализа Mittelbach et al. (2001) и показали, что в исследованиях сообществ растений представленность разных форм зависимости не зависит от того, какие показатели продуктивности были использованы – прямые или косвенные. В исследованиях сообществ животных результат сильно зависит от использованных показателей продуктивности. Также возможно, что в сообществах животных, способных передвигаться в зависимости от условий среды и степени конкуренции, меньше вероятность проявления тех механизмов, которые приводят к формированию горбатой кривой у растений.

Результаты скорректированного мета-анализа Gillman, Wright (2006) соответствуют данным о растительных сообществах – на локально-ландшафтном масштабе преобладает «горбатая» зависимость, на континентальном и региональном – положительная.

Важным для понимания механизмов формирования «горбатой» зависимости является то, что она чаще наблюдается в исследованиях, которые сравнивают различные сообщества, а не ограничиваются с исследованиями внутри индивидуальных сообществ (рис. 3.2.2.2-3, Mittelbach et al., 2001; Waide et al., 1999). Это можно объяснить тем, что внутри сообществ спектр вариаций продуктивности уже, чем среди различных сообществ, выявляется лишь часть зависимости. Исследования, которые пересекают типы сообществ, оперируют с большим диапазоном продуктивностей и могут выявить всю функцию целиком (см. ниже, 3.2.2.4).

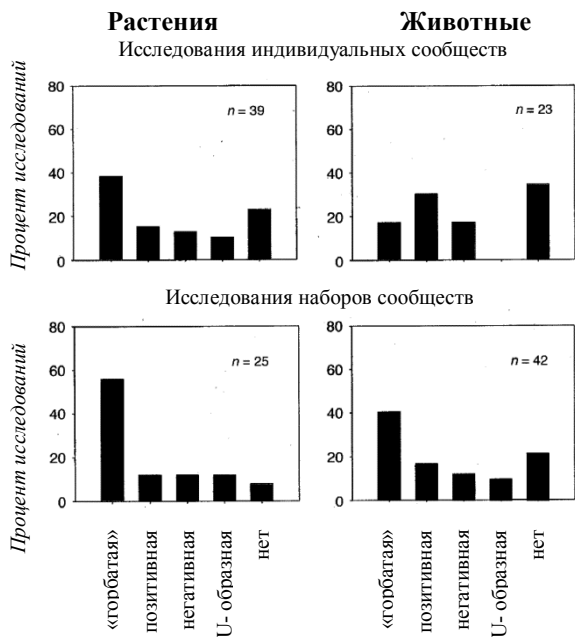


Рис. 3.2.2.2-3. Частота встречаемости разных типов зависимости числа видов от показателей продуктивности сообществ и богатства среды в исследованиях индивидуальных сообществ и при использовании данных их разных сообществ (Mittelbach et al., 2001).

Надо сказать, что метод мета-анализа подвергается суровой критике со стороны «полевых» экологов за формализованный подход, не соответствующий многообразию природы. Так, Whittaker (2010) критиковал мета-анализы Mittelbach et al. (2001), Gillman, Wright (2006) и даже призывал перестать заниматься этим видом исследований. Hillebrand, Cardinale (2010) также указывали на недостатки метода мета-анализа в отношении природных сообществ. Дело в том, что этот тип исследований был разработан для массивов стандартных обследований, проводимых по единым схемам и параметрам (например, для испытаний лекарств в клиниках), а в экологии большинство исследований индивидуальны и преследуют свои уникальные цели, методы сбора данных также подчиняются какому-то единому стандарту. Уиттекер предложил 7 критериев для включения исследований в мета-анализ и показал, что им соответствует только малая часть работ, включенных в упомянутые выше мета-анализы. Так, минимальным необходимым требованием является то, чтобы все анализируемые работы использовали одинаковые переменные. Но даже это условие выполняется далеко не всегда. В исследованных работах используются разные показатели как для оценки видового разнообразия, так и для оценки продуктивности. Например, для оценки продуктивности используются такие показатели, как биомасса, количество осадков, эвапотранспирация, высота растительности, NDVI, поток углерода через разные трофические уровни, доступность ресурсов, географическая широта, высота над уровнем моря, глубина и др. Эти показатели связаны с продуктивностью часто нелинейно, что может исказить результирующие зависимости числа видов от продуктивности. Масштаб, на котором проводятся исследования, также различен. Несмотря на это, мы все же сочли возможным привести здесь данные мета-анализов, так как они дают некоторую общую картину выявленных закономерностей.

Вывод о росте оптимального числа видов при увеличении количества ресурсов в среде, сделанный на основе принципа оптимального разнообразия, соответствует эмпирическим данным о положительных корреляциях между числом видов и количеством доступной энергии и между числом видов и продуктивностью сообществ, выявленным на локальном, региональном и глобальном уровнях. Специального объяснения требуют случаи выявления негативной и унимодальной («горбатой») зависимостей числа видов от продуктивности сообществ (см. далее, раздел 3.2.2.4).

3.2.2.3. Глобальный и континентальный масштаб: подтверждение гипотезы «виды-энергия»

Как было сказано ранее, на глобальном и континентальном масштабе наиболее часто выявляется положительная зависимость числа видов от продуктивности сообществ. Прежде всего, это касается упомянутых выше широтных градиентов видового разнообразия (см. раздел 3.2.1), которые можно объяснить уве-

личением количества доступной для организмов энергии на единицу поверхности. Так как количество доступной энергии обусловлено комбинацией климатических факторов (света, температуры, влажности, продолжительности вегетационного периода), наряду с широтными градиентами также хорошо выражен рост числа видов по мере увеличения различных климатических индексов.

Зависимость числа видов от климатических параметров характерна и для наземных, и для морских сообществ – растений, позвоночных, насекомых, водных беспозвоночных, рыб, кораллов (см. Clarke, Gaston, 2006; Currie et al., 2004). Большинство градиентов видового разнообразия растений и животных на суше показывают, что они лучше всего объясняются различными энергетическими параметрами и балансом влаги и тепла (Hawkins et al., 2003). Эту закономерность подтвердили Whittaker et al. (2007) на данных о распределении видов в Европе.

Модели, учитывающие баланс воды и энергии, лучше всего описывают реальное распределение разнообразия древесных растений в масштабе континентов и всего мира (Field et al., 2005). Соотношение водообеспеченности и температуры объясняет от 70% до 90% вариаций таксономического разнообразия деревьев (см. Currie et al., 2004, рис. 3.2.2.3-1). Распределение видового разнообразия сосудистых растений на территории Восточной Европы также объясняется в основном факторами «энергии» и «влаги» (Морозова, 2008).

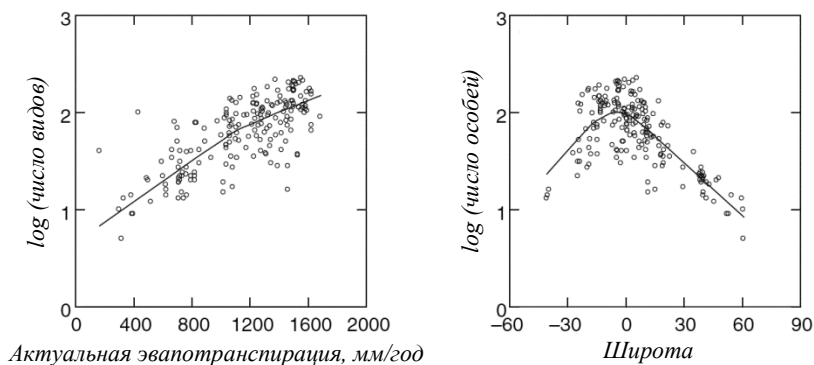


Рис. 3.2.2.3-1. Распределение видов деревьев в неотропиках (Currie et al., 2004).

Индексы тепла и влаги, а также показатели первичной продуктивности важны и для распределения видового разнообразия животных (см. Clarke, Gaston, 2006). На Русской равнине максимумы видового разнообразия многих групп растений и животных сосредоточены в полосе широколиственных лесов и лесостепи, где наблюдается соразмерность факторов тепла и влажности (см. Чернов, Пенев, 1993).

Видовое разнообразие животных также хорошо коррелирует с температурой или потенциальной эвапотранспирацией (Clarke, Gaston, 2006). Ведущая роль

тепла выявлена в распределении видового разнообразия животных на территории бывшего СССР (см. Чернов, Пенев, 1993). Число видов бабочек и птиц в Британии растет с увеличением летней температуры, число видов амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих в Северной Америке растет с ростом потенциальной эвапотранспирации (Gaston, 2000, рис. 3.2.2.3-2).

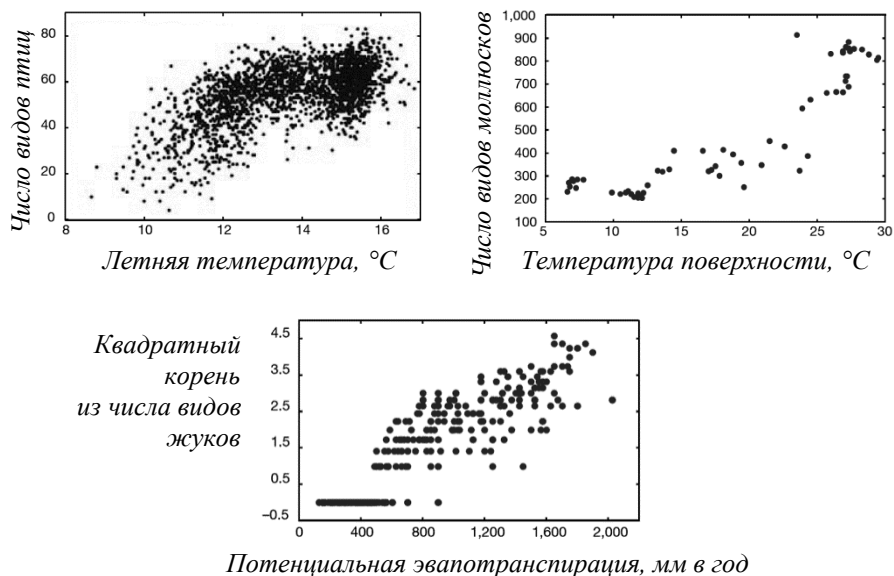


Рис. 3.2.2.3-2. Примеры положительной зависимости числа видов от показателей тепла из статьи Gaston (2000): число видов птиц в Великобритании (в клетках 10 x 10 км), число видов брюхоногих моллюсков в восточной части Тихого океана (на 1° широты); число видов жуков *Epicauta* в Северной Америке (в клетках 2,5 x 2,5°).

Относительная значимость факторов температуры и влаги изменяется с широтой. Видовое богатство на севере зависит главным образом от температуры, а в южных широтах – от влагообеспеченности²⁰. Как отмечает Чернов (1991), сильнее всего корреляция видового разнообразия с теплом выражена в холодных приполярных регионах, а южнее она ослабевает. «Переключение» ключевого фактора происходит у разных таксономических групп на разной широте – при разном соотношении «энергии» и «влаги» (Hawkins et al., 2003; Whittaker et al., 2007).

²⁰ Выше мы упоминали, что сходным образом меняется с широтой объяснительная сила гипотез о зависимости видового разнообразия от «энергии среды» и от «продуктивности среды» (см. раздел 3.2.2.1).

Морское биоразнообразие эктотермных организмов связано, прежде всего, с температурой поверхности океана²¹. В одном из последних мета-анализов (Tittensor et al., 2010) обработаны данные о 11567 морских видов (зоопланктона, растений, беспозвоночных, рыб и млекопитающих). Наиболее сильная связь для большинства групп выявлена с температурой поверхности океана (рис. 3.2.2.3-3). Для одной группы – ластоногих – выявлена отрицательная зависимость числа видов от температуры. Связь с первичной продуктивностью (положительная) выявлена только для млекопитающих (ластоногие и китообразные), причем для этих групп она более важна, чем связь с температурой (а у ластоногих связь с температурой вообще отрицательная).

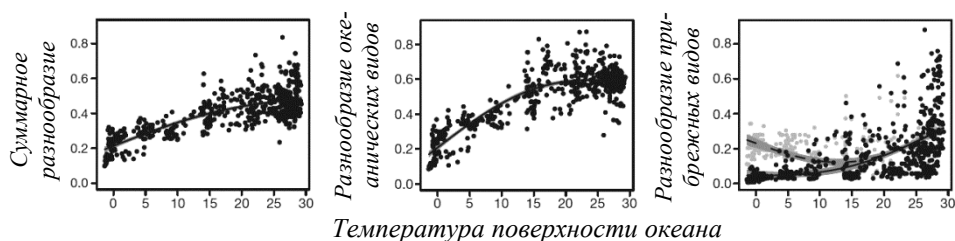


Рис. 3.2.2.3-3. Среднее нормализованное видовое разнообразие в зависимости от температуры поверхности океана: суммарное, видов открытого океана и прибрежных видов. На правом графике серым цветом показаны данные, включающие виды ластоногих, черным – без ластоногих (Tittensor et al., 2010).

Для глубоководных бентосных сообществ лучшие предсказатели распределения видового разнообразия – показатели первичной продуктивности в верхних слоях океана. Как упоминалось ранее, сокращение количества доступной энергии – главный фактор уменьшения числа видов бентоса с глубиной. Биомасса глубоководных организмов на 2-3 порядка ниже, чем в верхних зонах (Rex, 2005).

Таким образом, эмпирические данные говорят о том, что число видов растет с увеличением количества доступной энергии. Однако механизмы этой закономерности пока не выявлены. Currie et al., (2004), используя данные о распределении видового разнообразия неотропических деревьев, бабочек в Северной Америке и гнездящихся птиц в США и Канаде, предприняли попытку проверки трех гипотез, объясняющих механизмы климатических градиентов видового разнообразия. Действие «гипотезы увеличения численности» (см. выше, раздел 3.2.2.1) в ее классическом виде не подтвердилось. Рост числа видов оказался не связан с ростом плотности организмов, который в свою очередь, не связан с

²¹ Речь идет именно о поверхности океана, так как ниже океанического термоклина на глубине 100 – 1000 м температура воды постоянная и составляет всего несколько градусов С.

ростом продуктивности. Также маловероятно, что наблюдаемые градиенты объясняются географическими вариациями минимальной жизнеспособной численности популяций или индивидуального потребления энергии особями (Curtie et al., 2004).

Выявленная на глобальном и континентальном масштабах закономерность роста видового богатства при увеличении количества доступной энергии полностью соответствует выводу об увеличении оптимальных показателей числа видов в более «богатых» средах, сделанному на основании принципа оптимального разнообразия биосистем.

Однако модели оптимального разнообразия, представленные в данной книге, рассматривают биосистемы на локальном уровне, а рассмотренные в данном разделе закономерности, относятся к глобальному и континентальному масштабам. Встает вопрос – правомерно ли сопоставление этих данных с результатами моделирования? На наш взгляд, это вполне приемлемо. Выявленные на глобальном и континентальном уровне закономерности изменения видового богатства получены в большинстве случаев на основании сравнения данных о числе видов в локальных сообществах. В тех случаях, когда используются данные о числе видов по регионам, их также можно сопоставить с локальным разнообразием, так как между показателями видового разнообразия на локальном и региональном уровне имеется монотонная положительная корреляция.

3.2.2.4. Локальный и региональный масштаб: унимодальная форма корреляции между числом видов и продуктивностью

Примеры унимодальной формы корреляции

Как было сказано выше (см. раздел 3.2.2.2), на глобальном и континентальном масштабах преобладает положительная зависимость числа видов от продуктивности, а на локальном масштабе наиболее часто встречается унимодальная («горбатая») форма зависимости, при которой число видов максимально при некоторых средних значениях продуктивности (рис. 3.2.2.4-1).

Унимодальная форма зависимости числа видов от продуктивности была описана Grime в 1970-е гг. для травянистой растительности Британии и быстро стала очень «популярной» среди специалистов. Многие исследования, проведенные до 1990-х гг., свидетельствовали о преобладании «горбатой» формы зависимости числа видов от продуктивности сообществ. Поскольку «горбатая» форма зависимости часто обнаруживается также на градиентах глубины и высоты (см. 3.2.1), такую форму зависимости предложили считать универсальной эмпирической закономерностью (см. Бигон и др., 1989; Graham, Duda, 2011).

Для наземных и водных сообществ имеются многочисленные примеры унимодальной зависимости числа видов от продуктивности. Ниже приведены некоторые примеры.

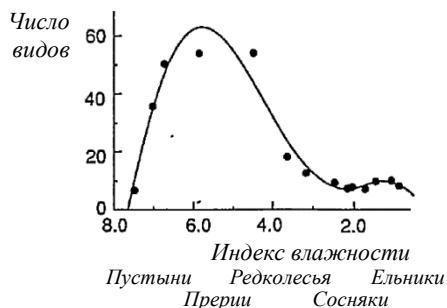
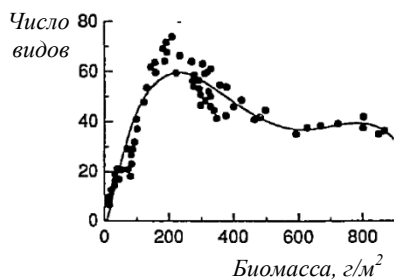


Рис. 3.2.2.4-1. Пример горбатых кривых из работы Tilman, Pacala (1993): число видов в средиземноморских травяных сообществах (слева) и изменение числа видов на протяжении «калифорнийского климатического градиента».

Анализ данных о фитопланктоне из разных частей океана выявил горбатую зависимость числа видов от биомассы (рис. 3.2.2.4-2, Irigoien et al., 2004), причем при высоких показателях биомассы, соответствующих «цветению» воды, типично доминирование всего одного вида фитопланктона.

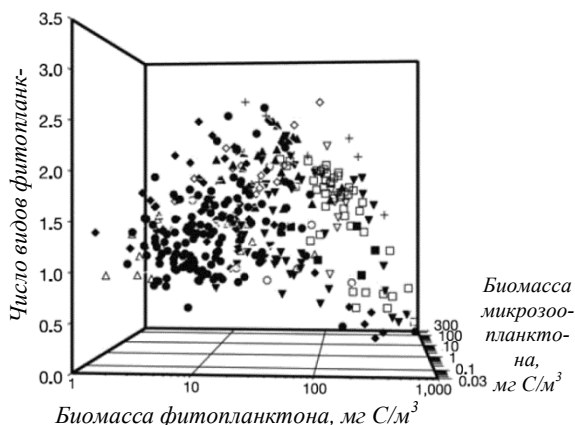


Рис. 3.2.2.4-2. Корреляция числа видов и биомассы фитопланктона. Разными значками показаны пробы из разных районов океана (Irigoien et al., 2004).

При обследовании сообществ бентоса и обрастателей в Северной Атлантике на локальных (менее 20 км) и ландшафтных (20 – 200 км) масштабах наиболее часто (53% из всех выявленных зависимостей) встречалась «горбатая» зависимость числа видов от продуктивности экосистем, которая определялась по содержанию хлорофилла в воде (рис. 3.2.2.4-3). На ландшафтном масштабе были выявлены также положительные, а на локальном – негативные²² зависимости (Witman et al., 2008).

²² Негативная зависимость выявлена для сообществ обрастателей на скалах и буйках.

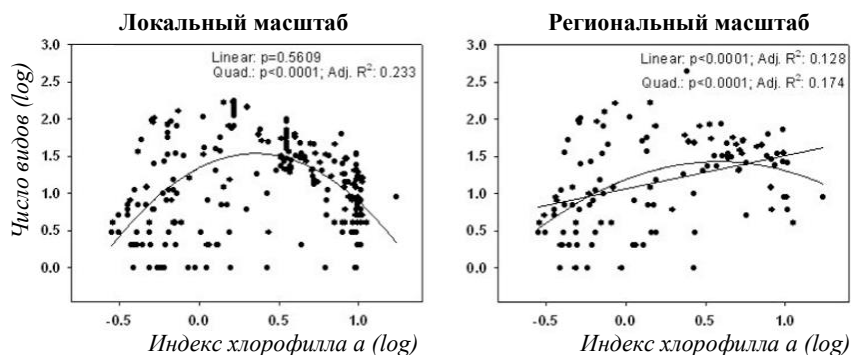


Рис. 3.2.2.4-3. Зависимость числа видов бентосных беспозвоночных в Канадской Арктике от содержания хлорофилла (Witman et al., 2008).

Сравнение данных о 33 озерах в Северной Америке выявило «горбатые» зависимости числа видов от первичной продуктивности для всех исследованных групп организмов (фитопланктона, макрофитов, коловраток, веслоногих и ветвистоусых рачков), кроме рыб (Dodson et al., 2000; рис. 3.2.2.4-4). Уровень продуктивности, при котором наблюдается максимальное число видов, соответствует олиготрофным и слабо-мезотрофным озерам (30–300 г C/m_2 в год). При переходе к эвтрофным озерам видовое разнообразие снижается.

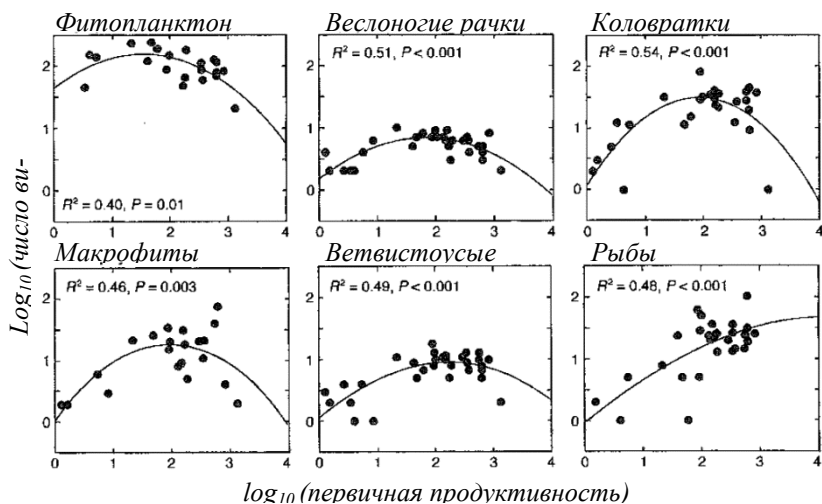


Рис. 3.2.2.4-4. Зависимость числа видов 6 групп организмов от первичной продуктивности в 33 озерах США (Dodson et al., 2000).

«Горбатая» зависимость проявляется также и для других показателей разнобразия, например, для индекса Шеннона. Так, при обследовании прибрежных районов Эгейского моря, подвергающихся эвтрофированию, были выявлены унимодальные зависимости этого индекса в отношении трех показателей степени эвтрофирования – обилия и биообъема фитопланктона, а также концентрации хлорофилла (рис. 3.2.2.4-5, Spatharis te al., 2011). На градиенте обилия фитопланктона вычислялся индекс Шеннона по обилию, на градиентах биообъема фитопланктона и концентрации хлорофилла вычислялся индекс Шеннона по биообъему.

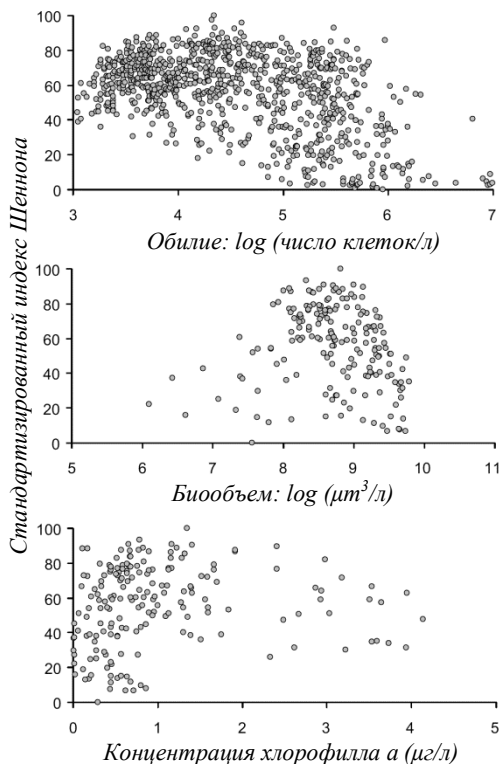


Рис. 3.2.2.4-5. Зависимости стандартизированного коэффициента Шеннона от показателей эвтрофирования в Эгейском море (Spatharis te al., 2011).

«Горбатые» зависимости числа видов зоопланктона, зообентоса и рыб от продуктивности фитопланктона получены для озер на территории бывшего СССР (рис. 3.2.2.4-6, Алимов, 2001). Наибольшее число видов гетеротрофов приходится на диапазон первичной продуктивности от 1100 – 1600 ккал/м² в год, в среднем – около 1400 ккал/м² в год. Выявленные для зообентоса и фитопланктона положительные корреляции между числом видов и продуктивностью охватывает только восходящую часть «горбатой» зависимости (рис. 3.2.2.4-6).

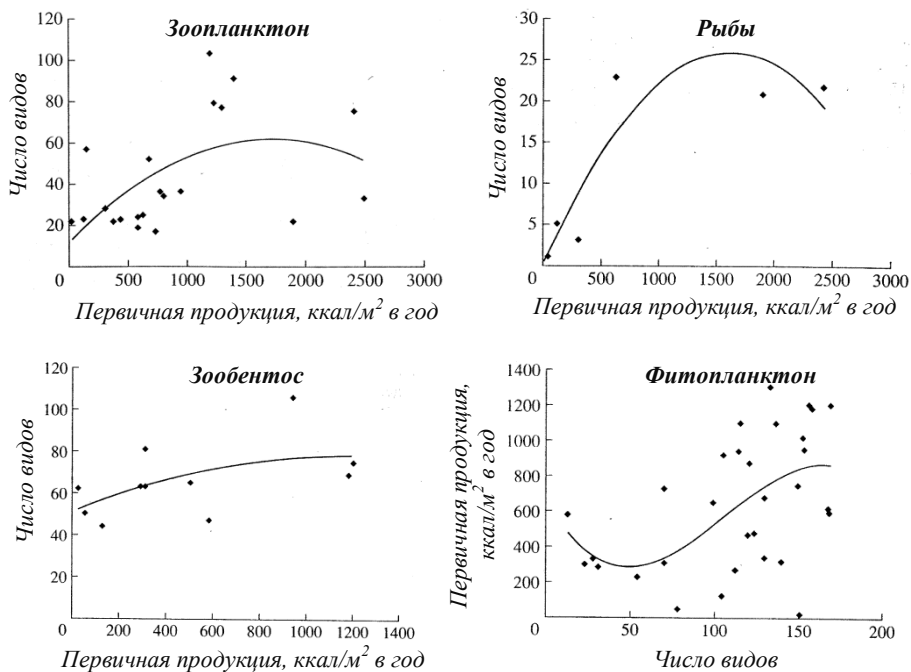


Рис. 3.2.2.4-6. Корреляции между числом видов и первичной продуктивностью в озерах на территории бывшего СССР (Алимов, 2001).

Примером выявления «горбатой» зависимости в наземных растительных сообществах может служить обобщение данных для северо-востока США (Jennings et al., 2005). В этом анализе были собраны и стандартизованы данные о числе видов растений и чистой первичной продукции в разных типах сообществ на протяжении обширного региона (4760 площадок на площади 941 тыс. кв. км). При сравнении отдельных площадок в пределах отдельных сообществ, типов растительности и региона обнаружены только слабые линейные положительные и отрицательные зависимости. Явная зависимость унимодальной формы была обнаружена при сопоставлении сообществ на протяжении региона (рис. 3.2.2.4-7). Сообщества на этой «горбатой» зависимости распределились на градиенте продуктивности, который совпадает с ростом увлажненности. Сухие местообитания оказались слева на восходящей части кривой, умеренно увлажненные – в центральной части с максимальным числом видов, переувлажненные – в нисходящей зоне наиболее продуктивных сообществ, но с наименьшим числом видов. Интересно, что выявленная форма зависимости сохраняется для разных жизненных форм растений (рис. 3.2.2.4-8).

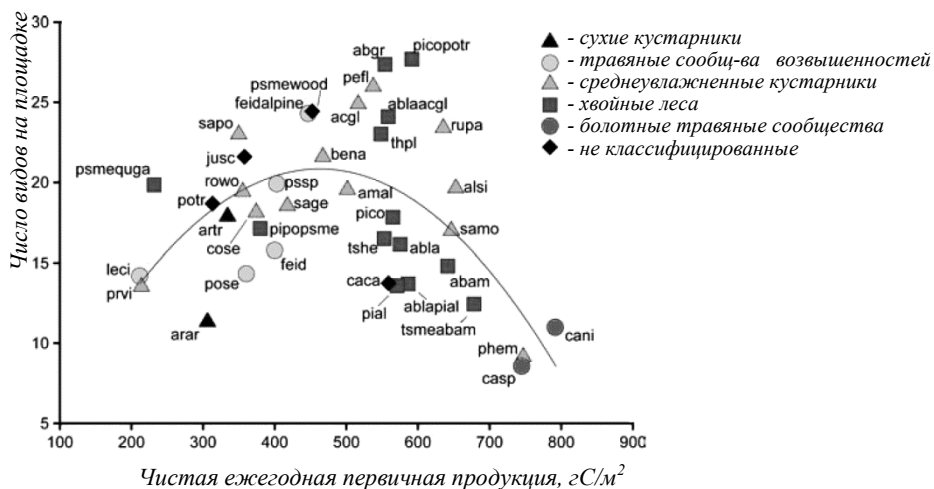


Рис. 3.2.2.4-7. Зависимость числа видов на стандартной площадке от продуктивности. Каждый значок показывает среднее значение числа видов в данном сообществе. Принадлежность сообществ к типам растительности показана разными значками (Jennings et al., 2005).

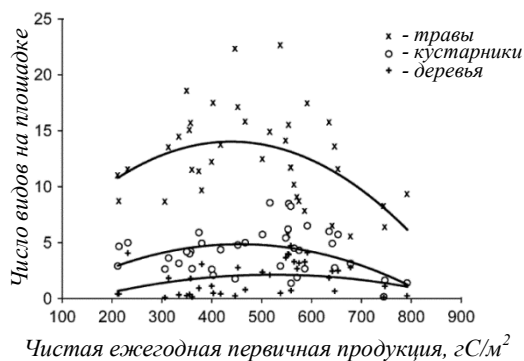


Рис. 3.2.2.4-8. Зависимость числа видов трав, кустарников и деревьев на стандартной площадке от продуктивности сообществ (Jennings et al., 2005).

Gross et al. (2000) провели анализ данных о травяных сообществах, полученных по проекту LTER (Long Term Ecological Research), используя постоянные показатели разнообразия (число видов на m^2) и продуктивности (скошенная надземная биомасса с площадки) из 6 регионов проекта, которые включали разные типы травяных сообществ (заброшенные поля, низкотравные и высокотравные прерии, арктические и альпийские луга). Авторы не нашли «горбатой» зависимости на локальном масштабе (сравнение площадок внутри

одного поля). Такая зависимость была выявлена только на континентальном масштабе – при сопоставлении данных по отдельным полям в пределах всей Северной Америки (рис. 3.2.2.4-9). Однако при сопоставлении данных по типам сообществ в том же масштабе (например, при сравнении альпийских лугов из разных регионов) зависимости тоже обнаружить не удалось. Сами авторы считают, что отсутствие статистически выраженных зависимостей в этом исследовании может объясняться недостатком диапазона продуктивности на локальном масштабе (внутри поля) и при сравнении данных внутри одного типа сообществ.

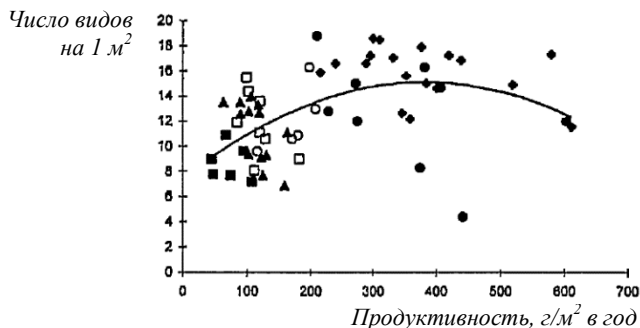


Рис. 3.2.2.4-9. Число видов в зависимости от продуктивности. Показаны данные по отдельным полям на протяжении Северной Америки. Прерии обозначены черными символами, тундра – белыми, разные кружки, ромбы, квадраты и треугольники представляют разные регионы исследований (Gross et. al., 2000).

Данные Gross et al., (2000) показывают важность двух масштабов в исследованиях – масштаба исследуемых объектов и масштаба их сопоставления. Так, сравнение в масштабе континента отдельных полей и типов сообществ дало совершенно разные результаты.

Примером «горбатой» формы корреляции между числом видов и продуктивностью для наземных сообществ животных могут служить данные Чернова (1978) о распределении видового разнообразия почвенных беспозвоночных в тундрах Таймыра. Минимальные индексы разнообразия были зафиксированы на первых стадиях зарастания голых пятен с минимальной биомассой и в луговых группировках с максимальной биомассой, в последнем случае – в основном за счет обилия одного вида дождевого червя (рис. 3.2.2.4-10).

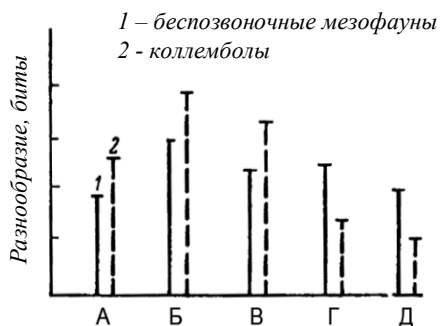


Рис. 3.2.2.4-10. Информационные индексы разнообразия всей совокупности беспозвоночных мезофауны почвы и соответствующих группировок коллембол в окрестностях пос. Тарей. А, Б – пятнистая тундра (А – пятна голого грунта, Б – зарастающие пятна); В – бугорковая осоково-моховая тундра; Г – разнотравно-дриадовые группировки; Д – луговые группировки (Чернов, 1978).

«Горбатая» форма корреляции между числом видов и показателями продуктивности или количества ресурса в среде формально противоречит выводу о росте оптимального числа видов в более «богатых» средах, сделанному на основании принципа оптимального разнообразия, поэтому необходимо более подробно остановиться на возможных объяснениях возможных причин формирования этой формы зависимости в природе.

Восходящая и нисходящая фазы унимодальной зависимости

Как было сказано выше, унимодальная зависимость чаще проявляется при сравнении разных местообитаний (раздел 3.2.2.2, рис. 3.2.2.2-3), поэтому многие исследователи считают, что «горбатая» зависимость является суммой «кусочков», отражающих разные местообитания, внутри которых, в гомогенных условиях, зависимости либо монотонны, либо не выявляются. Причем характер зависимости может как совпадать, так и не совпадать с направлением суммарной «горбатой» зависимости (рис. 3.2.2.4-11, Guo, Berry 1998; Hoffman, Dodson, 2005; Scheiner et al., 2000). Более обширные градиенты условий среды дают возможность проявиться горбатой кривой, а в гомогенных условиях мы видим лишь маленький монотонный фрагмент этой зависимости.

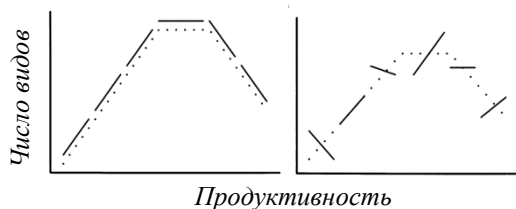


Рис. 3.2.2.4-11. Гипотетический пример включения в суммарную «горбатую» зависимость разнонаправленных локальных зависимостей (Scheiner et al., 2000).

Примером, когда разные участки «горбатой» кривой представлены разными типами сообществ, могут служить результаты обследования сообществ в пустыне Чихуахуа. На обследованном участке в 20 га все оказалось очень малень-

ким, так же как и знаменитые собачки, названные именем этой пустыни. На этом участке имелось существенное разнообразие микроместообитаний, которые и расположились на разных участках «горбатой кривой» (рис. 3.2.2.4-12, Guo, Berry, 1998).

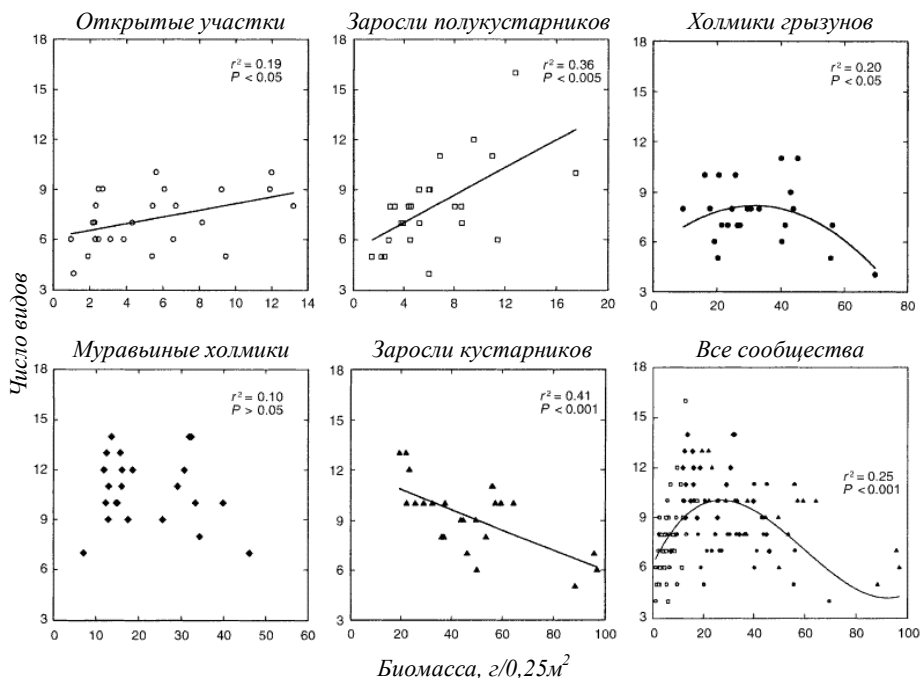


Рис. 3.2.2.4-12. Зависимость числа видов от биомассы на участке 20 га в пустыне Чихуахуа. Обратите внимание на разный масштаб оси биомассы (Guo, Berry, 1998).

Стоит повторить, что рассмотренные выше мета-анализы (Gillman, Wright, 2006; Mittelbach et al., 2001; Waide et al., 1999) показали, что в сообществах растений на локальном масштабе положительная и негативная зависимости выявляются примерно с одинаковой частотой и реже унимодальной, а для сообществ животных положительная зависимость выявляется чаще «горбатой» и негативной. Выявленные монотонные зависимости можно трактовать как части генеральной горбатой зависимости, если в наборе обследованных условий нет наиболее бедных или наиболее продуктивных местообитаний (Waide et al., 1999).

Положительная зависимость встречается чаще при обследовании средне- и низко-продуктивных местообитаний. Например, Пианка (1981) и Бигон и др.

(1989) в качестве таких примеров приводят рост числа видов семенных грызунов и муравьев при увеличении атмосферных осадков и рост числа ящериц при увеличении продолжительности вегетационного периода в пустынях юго-запада США. Примерами положительной корреляции между числом видов и продуктивностью являются также случаи, приведенные в разделе 3.4.2, которые интерпретируются исследователями, как положительная зависимость продуктивности от числа видов.

Негативные корреляции между числом видов и продуктивностью сообществ относятся, как правило, к высоко-продуктивным сообществам. Например, на участке долговременного мониторинга (46 лет ежегодного скашивания) травяных сообществ вдоль дороги Bibury (Великобритания) выявлена отрицательная корреляция между продуктивностью и числом видов трав (рис. 3.2.2.4-13, Thompson et al., 2005). Авторы считают, что эта зависимость является правой частью горбатой зависимости, так как обследованные ими сообщества находятся в диапазоне средних и высоких значений продуктивности.

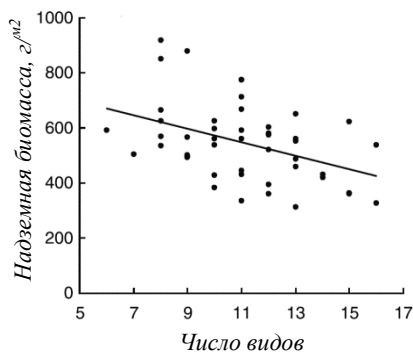


Рис. 3.2.2.4-13. Экспериментальная обочина дороги Bibury (фото с сайта <http://www.geograph.org.uk/photo/776991>) и график отрицательной корреляции числа видов трав и их надземной биомассы (Thompson et al., 2005).

Интересный пример снижения разнообразия в наиболее продуктивных местообитаниях дает растительность около лососевых рек. Лососевые популяции во время нереста переносят из океана на сушу огромные количества питательных веществ, которые затем различные хищники (волки, медведи, хищные птицы и др.), поедающие лососей, разносят по территории речного бассейна. Сравнение 50 ненарушенных человеком бассейнов лососевых рек в Британской Колумбии (Hocking, Reynolds, 2011) показало, что с увеличением плотности лососей, нерестящихся в реке, происходит увеличение биомассы приречной растительности и сокращение видового разнообразия, причем начинает доминировать один вид малины, который получил название «лососевой ягоды» (salmonberry, *Rubus spectabilis*) (рис. 3.2.2.4-14).

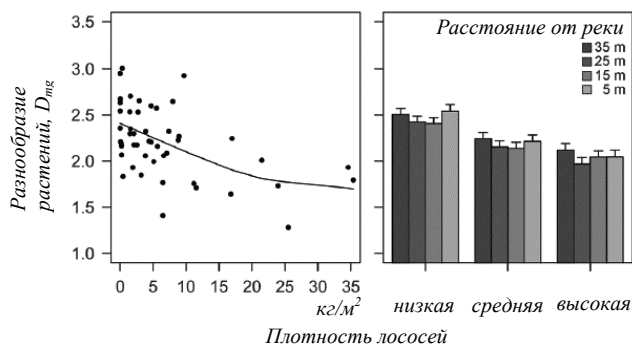
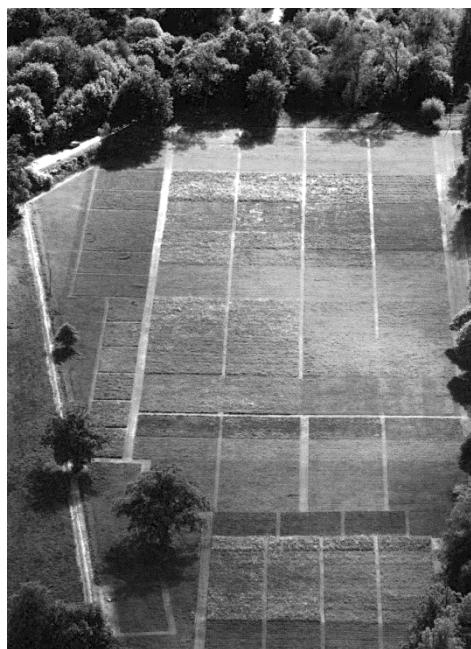


Рис. 3.2.2.4-14. Снижение разнообразия (D_{mg} , индекс Маргалефа) при увеличении плотности лососей в реке (Hocking, Reynolds, 2011).

Наиболее яркими примерами возникновения негативной зависимости числа видов от продуктивности являются случаи удобрения или эвтрофикации экосистем. Классический пример – «газонный эксперимент» (Park Grass Experiment) на Ротамстедской опытной станции в Англии, который проводится с 1856 г.²³ на



лугу, поделенном на два десятка лянок, некоторые из которых служат контролем, а другие на протяжении всех этих лет регулярно удобряются по различным схемам (рис. 3.2.2.4-15, Crawley et al., 2005). Все делянки регулярно скашиваются, и фиксируется биомасса травы.

Рис. 3.2.2.4-15. Площадка Park Grass Experiment на Ротамстедской станции (фото из буклета Rothamsted..., 2006).

²³ Это самый длительный полевой эксперимент в истории науки.

Этот эксперимент показал, что на удобрявшихся участках при росте продуктивности видовое разнообразие трав существенно сокращалось²⁴ (рис. 3.2.2.4-16). Это явление получило название «парадокса обогащения среды», так как противоречило предсказанию гипотез «виды – энергия» и многочисленным эмпирическим данным о положительной корреляции числа видов и продуктивности на географических градиентах.

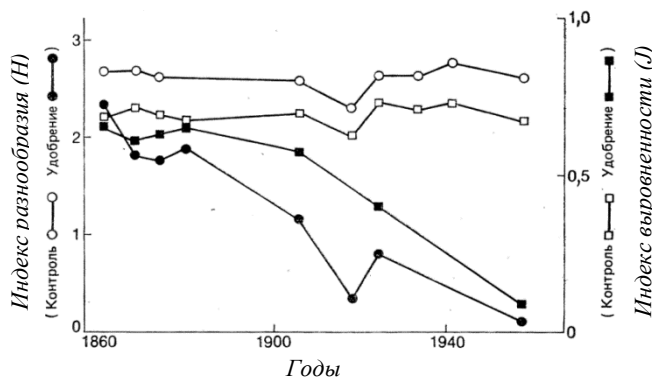


Рис. 3.2.2.4-16. Снижение индексов видового разнообразия и выровненности трав на удобряемых участках на Ротамстедской станции (из Пианка, 1981).

Анализ данных «газонного эксперимента» о видовом составе трав с 1991 по 2000 гг. (Crawley et al., 2005) еще раз показал, что наибольшее видовое разнообразие было на делянках, которые никогда не удобрялись (более 40 видов), наименьшее (менее 5 видов) – на делянках, где почва была сильно подкислена длительным применением сульфата аммония. В целом выявлена отрицательная зависимость числа видов от продуктивности, хотя разброс данных достаточно велик. Также выявлена положительная зависимость числа видов от кислотности почвы, которая, в свою очередь, зависит от применения удобрения (рис. 3.2.2.4-17). Чем более комплексными были схемы удобрения, тем меньше видов оказывалось на делянках (рис. 3.2.2.4-18).

Аналогичный, но кратковременный эксперимент был проведен Harpole, Tilman (2007) в США на станции наблюдений Седжвик Калифорнийского университета. На луговые площадки в разной пропорции добавляли удобрения и воду. Также сравнивали природные луга разной продуктивности. Для природных и экспериментальных сообществ была выявлена отрицательная зависимость числа видов от продуктивности. Как и в эксперименте на Ротамстедской станции, наиболее сильный прирост биомассы и наиболее сильное снижение числа видов наблюдалось при удобрении несколькими элементами и поливе водой (рис. 3.2.2.4-31).

²⁴ Однако в последнем буклете Ротамстедской станции (Rothamsted..., 2006), приведен другой график, который показывает, что на неудобренных делянках число видов снижалось практически так же, как и на удобренных. Возможно, эти различия объясняются тем, что в буклете приведены данные о числе лишь тех видов, которые составляли не менее 1% от суммарной биомассы укоса?

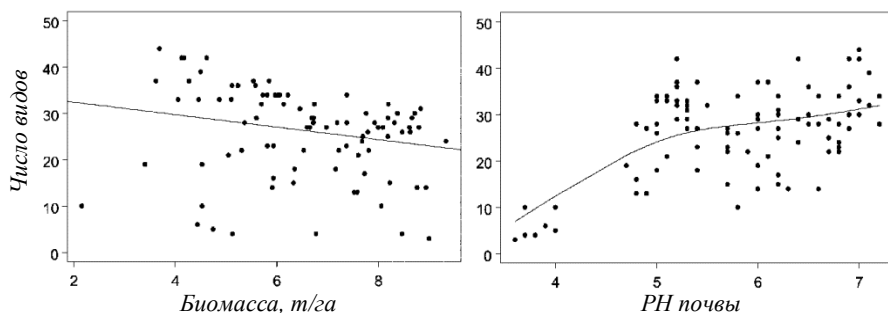


Рис. 3.2.2.4-17. Снижение числа видов по мере увеличения продуктивности делянок и увеличение числа видов на делянках с более высокими значениями РН почвы на лугах Ротамстедской станции (Crawley et al., 2005).

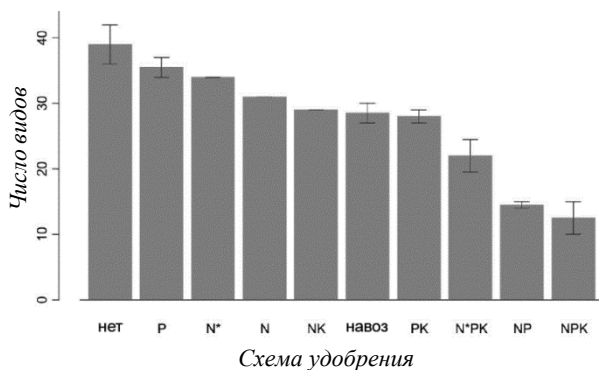


Рис. 3.2.2.4-18. Число видов на делянках с разными схемами удобрения. N* - азот в виде нитрата натрия, N – сульфата аммония (Crawley et al., 2005).

Общий механизм сокращения видового разнообразия при удобрении лугов – разрастание крупных и быстрорастущих трав, которые затевают и вытесняют другие виды. Suding et al. (2005) на основе анализа данных 34 экспериментов с удобрением травяных сообществ азотом в разных природных зонах США от Аляски до Флориды показали, что при удобрении с наибольшей вероятностью исчезают низкорослые и медленно растущие растения, которые плохо конкурируют за свет, в том числе многолетники. Также происходят сдвиги в видовом составе от растений с консервативной стратегией, накапливающих питательные вещества в подземных частях и способных противостоять неблагоприятным условиям среды – к носителям оппортунистической, «жадной» стратегии, связанной с быстрым ростом и высоким содержанием азота в листе.

Сокращение числа видов при удобрении травяных сообществ, в том числе и природных, было подтверждено многими исследованиями (Baer et al., 2003; DiTommasso, Aarsen, 1989; Stevens et al., 2004), при этом сообщества из бедных местообитаний (тундра) и очень продуктивных местообитаний (соленые марши) слабо реагировали на удобрение.

Аналогичные процессы демонстрируют и водные сообщества. Так в полевом эксперименте с псаммофильными литоральными сообществами одноклеточных организмов было показано, что при добавлении в среду биогенов происходит снижение числа видов и видового разнообразия, увеличение вариабельности видовой структуры. Из исходного пула видов формируются упрощенные варианты сообществ со специфическими доминантами – преимущественно г-стратегами (Бурковский, 2006).

Хорошо известно о сильном сокращении видового разнообразия и одновременном увеличении первичной продукции при *эвтрофировании различных типов водоемов* – от мелких прудов – до обширных участков океана, подверженных так называемому «цветению». Примером может служить снижение индекса разнообразия Шеннона²⁵ зоопланктона и зообентоса в водоемах Европейской части России при увеличении показателя биологического поглощения кислорода, который отражает количество органических веществ в воде, легко утилизируемых организмами. Одновременно с этим увеличивается первичная продуктивность (рис. 3.2.2.4-19, Алимов, 1994).

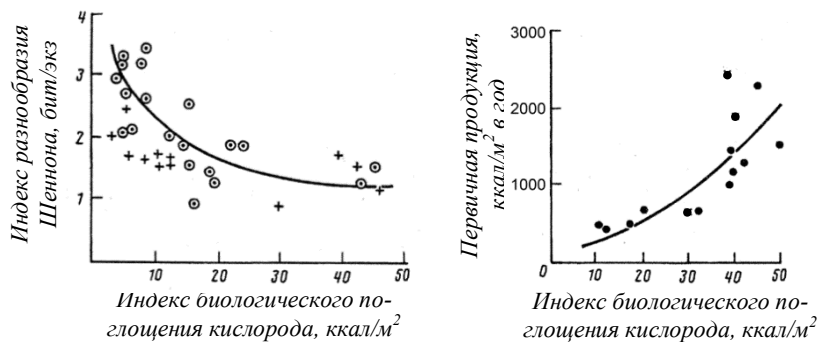


Рис. 3.2.2.4-19. Снижение индекса Шеннона для зоопланктона (плюсики) и зообентоса (кружки с точкой) и рост первичной продукции по мере увеличения биологического поглощения кислорода (Алимов, 1994).

Также Алимов приводит монотонные отрицательные корреляции между первичной продуктивностью и индексом разнообразия Шеннона для фитопланктона (рис. 3.2.2.4-20), а также между биомассой и индексом Шеннона

²⁵ В гидробиологии индекс Шеннона используется для оценки степени загрязнения водоемов – снижение индекса свидетельствует о загрязнении или эвтрофировании.

для фитопланктона, зоопланктона, перифитона и зообентоса по данным о водах бывшего СССР (рис. 3.2.2.4-21, Алимов, 1994). По мнению автора, это говорит об упрощении биосистем при увеличении их биомассы и продуктивности.

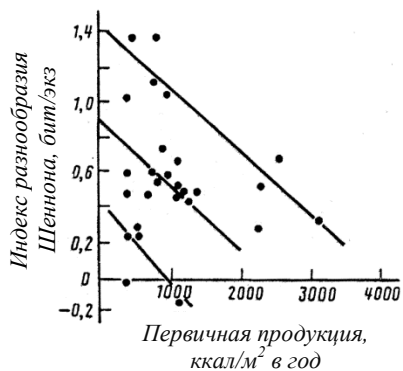


Рис. 3.2.2.4-20. Отрицательная корреляция между первичной продукцией и индексом разнообразия фитопланктона. Линии показывают три группы озер, сходных по физическим параметрам и кислотности воды (Алимов, 1994).

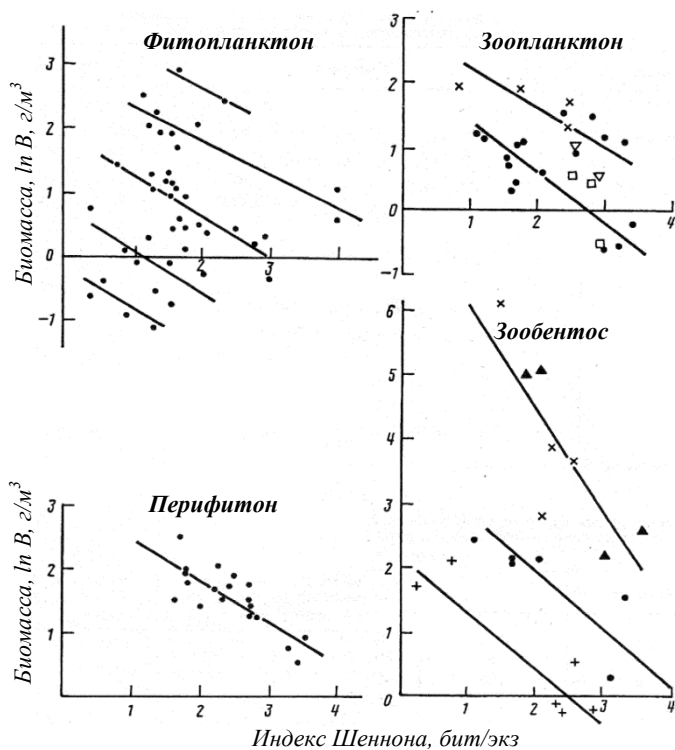


Рис. 3.2.2.4-21. Снижение индекса Шеннона при увеличении биомассы для разных групп организмов в озерах бывшего СССР. Линии обозначают группы озер со сходными физико-химическими параметрами (Алимов, 1994).

Эти данные в определенной степени противоречат «горбатым» зависимостям числа видов зоопланктона, зообентоса и рыб от первичной продуктивности водоемов и положительной корреляции между числом видов фитопланктона и продуктивностью из другой работы Алимова (2001), которые мы приводили ранее (рис. 3.2.2.4-6). Причем негативные зависимости индекса Шеннона от продуктивности на рис. 3.2.2.4-21 охватывают весь диапазон значений продуктивности, в том числе и значения менее 1400 ккал/м² в год, для которых на рис. 3.2.2.4-6 показана позитивная зависимость.

Чем можно объяснить эти разногласия? Возможно, все дело в использовании разных показателей разнообразия? На рис. 3.2.2.4-6 использован показатель числа видов, а на рис. 3.2.2.4-21 – индекс Шеннона. Как известно, индекс Шеннона²⁶ оценивает неопределенность (энтропию) попадания видов в пробу, и сильно зависит от выровненности видового распределения. При одном и том же индексе Шеннона число видов может различаться в несколько раз, как это видно на графике значений двух показателей разнообразия для реальных сообществ различных организмов (рис. 3.2.2.4-22) из книги Мэггарран (1992). Поскольку индекс Шеннона сильно зависит от выровненности распределения видового разнообразия, можно предположить, что по нижней границе этого «облака значений» расположились более выровненные распределения, по верхней границе – распределения с наибольшими проявлениями доминантности. Поэтому при изменении характера распределения вполне возможна такая ситуация, при которой значение индекса Шеннона будет монотонно снижаться, а число видов будет вначале расти, а потом снижаться (показано серой стрелкой на рис. 3.2.2.4-22).

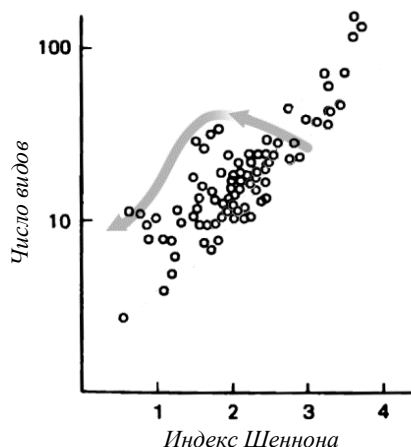


Рис. 3.2.2.4-22. Возможная траектория изменения структуры сообществ, при которой монотонное снижение индекса Шеннона сопровождается увеличением, а затем снижением числа видов. В качестве основы использован график соотношения числа видов и индекса Шеннона для реальных сообществ различных организмов из книги Мэггарран (1992).

²⁶ $H = - \sum_{i=1}^k P_i \cdot \log_2 P_i$, где p_i – частота i -го вида в сообществе из k видов (Мэггарран, 1992).

Возвращаясь к данным Алимова (2001, 1994) о «горбатой» зависимости видового разнообразия от продуктивности и негативной зависимости индекса Шеннона от продуктивности, можно предположить, что при увеличении продуктивности до значений 1400 ккал/м^2 происходит перестройка структуры сообществ с усилением доминирования за счет чего число видов растёт, а индекс Шеннона снижается. После 1400 ккал/м^2 происходит просто сокращение числа видов и оба показателя снижаются. Одновременно наблюдается дестабилизация показателей сообщества, и при продуктивности выше 3000 ккал/м^2 все сообщества крайне нестабильны (см. раздел 3.4.3.3). Косвенным подтверждением этой гипотезы могут служить данные исследования последствий эвтрофикации в Эгейском море (Spatharis et al., 2011). Было показано, что максимальное значение индекса Шеннона имеет в сообществах со средним числом видов (В на рис. рис. 3.2.2.4-23) за счет того, что в них число видов уже увеличилось, но доминирование не проявляется сильно. Минимальный показатель имеют самые разнообразные сообщества (D на рис.) из-за того, что в них довольно сильно проявляется доминирование. Однако совершенно очевидно, что назвать сообщество «D» самым простым в этом примере невозможно. Таким образом, при монотонном изменении числа видов индекс Шеннона может вначале расти, а затем снижаться.

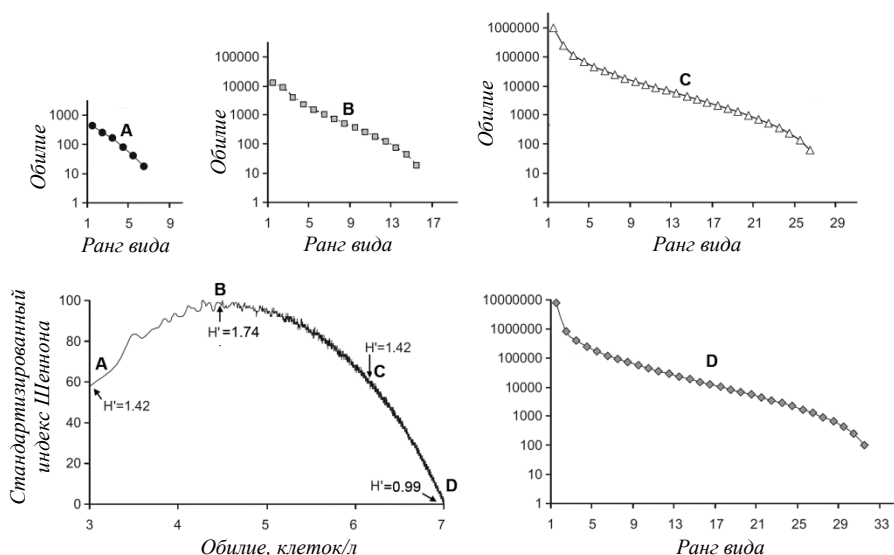


Рис. 3.2.2.4-23. Результаты моделирования фитопланктонного сообщества (Spatharis et al., 2011).

Сокращение видового разнообразия одновременно с увеличением продукции может наблюдаться при вселении инвазийных видов, если при этом увеличивается скорость круговорота веществ в сообществе (Rout, Callaway, 2009). Такие изменения напоминают результаты удобрения или эвтрофикации сообщества.

Самостоятельную когорту случаев проявления отрицательной зависимости числа видов от продуктивности составляют явления «компенсация плотностью» в соответствии с биоценотическим принципом Тинемана, который говорит, что в биотопах, резко отличных от оптимальных, число видов сокращается, но их численность (биомасса) увеличивается. Если снижение видового богатства сопровождается настолько сильным увеличением обилия, что суммарная численность (биомасса) организмов оказывается больше, чем в типичных условиях, то мы будем иметь отрицательную корреляцию между числом видов и продуктивностью сообщества. Примеры таких компенсаций плотностью приводит Чернов (2005). Например, в бореальных лесах обитает 5-6 видов полевок, суммарная плотность которых в годы пиков численности составляет 60 – 200 экз./га; в южных тундрах обитает 3-4- вида полевок и леммингов, суммарная плотность которых меньше; а в арктических тундрах обитают всего 1-2 вида, но плотность каждого из них достигает 200 – 300 экз./га, суммарная – до 400 экз./га. И именно здесь наиболее высока амплитуда колебаний условий среды.

Другой пример касается отрицательной корреляции между числом видов в группировках коллембол и их суммарной биомассой в тундрах Таймыра (рис. 3.2.2.4-24, Чернов, 1978): «В резко специфичных условиях, наряду с угнетением большинства форм, преимущество получают отдельные виды, мирящиеся с неблагоприятными условиями данного местообитания и использующие в полной мере избыточные факторы среды. В этом плане показательны группировки микроартропод специфических монодоминантных растительных сообществ – дриадовых склонов. Зимой они промерзают сильнее всего, так как практически свободны от снега, в то же время летом хорошо прогреваются. Поэтому преимуществами летнего тепла здесь могут пользоваться только те виды коллембол, которые выносят сильное и длительное промерзание зимой. При минимальном числе видов наблюдается их максимальная высокая общая плотность».

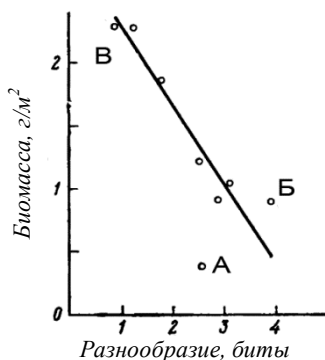


Рис. 3.2.2.4-24. Соотношение информационного индекса разнообразия (по биомассе) и биомассы группировок коллембол в подзоне типичных тундр Западного Таймыра. Каждая точка обозначает один тип сообщества: А - пятна голого грунта пятнистой тундры, Б - зарастающие пятна, В - разнотравно-луговые группировки на склонах (Чернов, 1978).

Таким образом, отрицательные зависимости числа видов от продуктивности, как правило, относятся к нетипично высокопродуктивным или эвтрофированным местообитаниям, экспериментам с удобрением, а также к экстремальным местообитаниям, которые наряду с относительно высоким количеством ресурса характеризуются факторами средового стресса. Можно сказать, что общей характеристикой всех этих случаев является нетипичность местообитаний и условий для данного региона.

Гипотезы о механизмах формирования унимодальной корреляции между числом видов и продуктивностью сообществ

Объяснений «горбатой» кривой, наверное, предложено не меньше, чем гипотез о факторах широтных градиентов видового разнообразия. Для начала надо отделить случаи выявления «горбатой» зависимости в результате методических ошибок исследователей. Abrams (1995) предлагает два таких эффекта²⁷.

– При исследовании определенных типов сообществ (например, травяных) концы диапазона продуктивности, который попадает в зону интересов исследователей, могут совпадать с резкими переходами к другим типам местообитаний, когда в исследуемом типе сообществ происходит естественное снижение разнообразия. Например, самые продуктивные травяные сообщества могут встречаться на границе с лесом или водно-болотными угодьями, но в них становится меньше типичных луговых видов. Если исследование ограничено таксономическими группами, характерными для одного типа сообществ, то будет зафиксировано снижение видового разнообразия.

– По мере увеличения продуктивности может изменяться «характерный размер» сообществ, так как в более продуктивной среде вырастают более крупные особи (например, при переходе от травяных к кустарниковым и древесным сообществам). Если этого не учитывать и использовать мелкие учетные площадки, то при увеличении характерного масштаба сообществ в них будет попадать меньше видов²⁸.

Еще одно объяснение, связанное с неправильным выбором масштаба исследований предложили Bonn et al. (2004). На примере видового разнообразия птиц в Южной Африке они показали, что горбатая кривая может возникать в результате большей протяженности угодий со средними значениями продуктивности. Зависимость числа видов от продуктивности, которую они измеряли через NDVI²⁹, получается монотонно положительной, если учитывать число видов в одинаковых квадратах (1/4 градуса), и горбатой, если учитывать число видов в

²⁷ Другие механизмы, указанные Abrams, можно отнести к гипотезе пула видов (см. ниже)

²⁸ Увеличение масштаба биоценотической мозаики может быть одной из причин регистрируемого снижения видового богатства на поздних стадиях сукцессии (см. раздел 4.2.1.4).

²⁹ Normalized Difference Vegetation Index – вегетационный индекс, который оценивает на основании спектральных характеристик космических снимков количество хлорофилла, а через него – плотность и функционирование растительности.

зонах с различными уровнями NDVI. Из-за того, что площадь зон с средними значениями NDVI максимальна, в них попадает больше видов. Поэтому выявляется горбатая зависимость (рис. 3.2.2.4-25). Но эта зависимость является результатом не сокращения числа видов при росте продуктивности выше средних значений, а результатом уменьшения площади зон с высокими значениями NDVI.

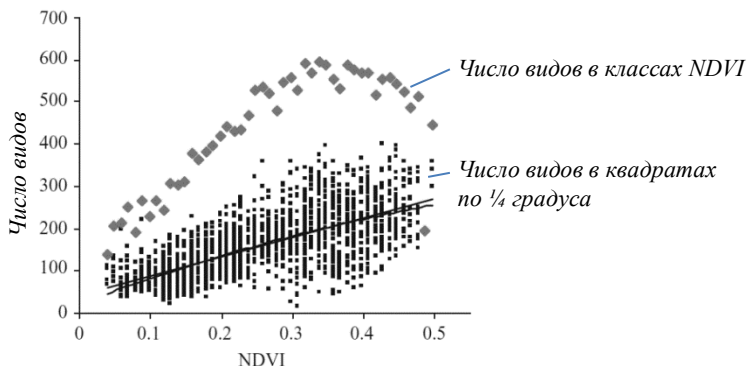


Рис. 3.2.2.4-25. Зависимость числа видов птиц от NDVI в Южной Африке. Объяснения в тексте (Bonn et al., 2004).

Другие объяснения «горбатой» кривой можно разделить на три основные группы, которые мы рассмотрим ниже:

- смена основных механизмов формирования разнообразия в середине градиента продуктивности, основанная на компромиссе (трейд-оффе) между свойствами видов;
- ковариация, по крайней мере, на нисходящей ветви «горбатой» кривой, с продуктивностью других факторов среды, которые определяют видовое разнообразие,
- гипотеза пула видов, то есть нехватка видов для формирования сверхпродуктивных сообществ.

Смена механизмов формирования разнообразия

Scheiner, Willig (2005), пытаясь создать общие подходы к объяснению различных градиентов разнообразия, опирались на то, что немонотонные зависимости («горбатые» или U-образные) часто основаны на смене ведущих механизмов формирования разнообразия на градиентах среды. Авторы продемонстрировали это на 17 случаях немонотонных корреляций числа видов с различными факторами среды. Смена механизмов происходит в зоне перегиба зависимости. Часто она базируется на таком фундаментальном явлении, как компромисс (трейд-офф) между свойствами видов, например, между быстрым ростом и стресс-толерантностью. Однако смена механизмов может возникать и на уровне сообществ, например, смена ведущей роли конкуренции в формиро-

нии сообщества на ведущую роль хищничества, а также на уровне эволюционных процессов, например, в виде компромисса между видообразованием и скоростью вымирания видов.

К числу гипотез, подразумевающих смену механизмов, можно отнести популярную у зарубежных специалистов *«гипотезу усиления конкуренции»*, которую высказал Grime (1973). В соответствии с ней, в низкопродуктивных местообитаниях выдерживать средовой стресс может только малое число видов, а в высокопродуктивных местообитаниях число видов снижается из-за усиления конкуренции (рис. 3.2.2.4-26).

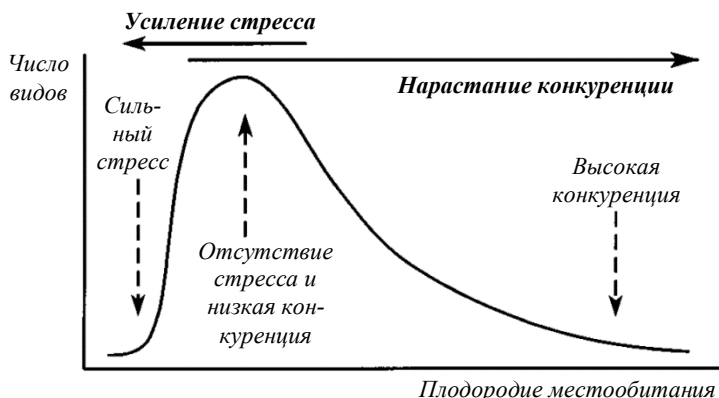


Рис. 3.2.2.4-26. Модель Grime для объяснения горбатой кривой (из Aarssen, 2001).

Другой вариант «конкурентной» гипотезы (Rosenzweig, Abramsky, 1993) отличается от гипотезы Grime тем, что в начале восходящей фазы зависимости видов мало просто потому, что скудные ресурсы не могут поддерживать существование редких видов. По мере увеличения количества ресурса число видов растет, пока не достигнет точки, где конкуренция начинает сокращать их число. В конце нисходящей фазы зависимости существуют только некоторые наиболее конкурентоспособные виды, монополизирующие все ресурсы. В этом варианте объяснения конкуренция управляет зависимостью на всем градиенте обеспеченности ресурсами, но при малом количестве ресурса выигрывают виды, способность конкурировать за скудные ресурсы, а при большом количестве ресурса — крупные быстрорастущие виды, способные обогнать соседей в богатой среде.

С тех пор, как была высказана «гипотеза конкуренции», ведутся дискуссии, есть ли положительная связь между продуктивностью сообществ и интенсивностью конкуренции. Множество экспериментов подтвердили предположение Grime. Например, эксперименты с изъятием соседних растений³⁰ в сообществах

³⁰ Если изъятие соседнего растения вызывает усиление роста данного растения, это интерпретируется как наличие конкуренции

золотарника и душистого колоска в Эстонии и Норвегии показали, что конкуренция увеличивается по мере роста продуктивности сообществ (рис. 3.2.2.4-27). В неблагоприятных экстремальных условиях отношения между растениями приобретают, скорее, мутуалистический характер (в первом случае удаление соседей положительно действует на растения, во втором – отрицательно). Усиление конкуренции при росте продуктивности подтверждают и другие исследования, причем это показано как в отношении конкуренции надземных частей растений за свет, так и конкуренции корней за ресурсы почвы (например, см. Rajaniemi et al., 2003).

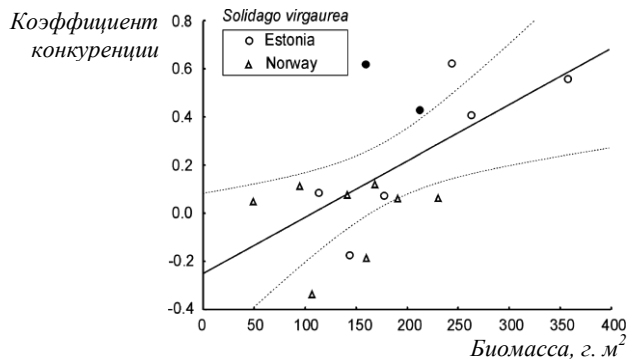


Рис. 3.2.2.4-27. Увеличение коэффициента конкуренции по мере роста продуктивности в сообщества золотарника.

В то же время, обзор Goldberg et al. (1999) показал, что часто с ростом продуктивности влияние конкуренции на финальную биомассу и выживаемость организмов, наоборот, снижается. Aarsen (2001) отмечает, что исследования, которые выявили усиление конкуренции при росте продуктивности, анализировали прежде всего конкуренцию нерезидентных видов, которые не могут естественным путем попасть в это местообитание. Эксперименты, которые исследовали взаимоотношения резидентных видов, не обнаружили усиления конкуренции на градиенте продуктивности. Aarsen также подчеркивает, что эксперименты с удобрением создают непривычные для резидентных видов условия. То есть конкуренция усиливается среди видов, не адаптированных к данным условиям и друг к другу (не являющихся коадаптивным комплексом). Эти результаты плохо объясняют процессы, происходящие в природных сообществах. Для этого надо объяснить, почему имеется мало резидентных видов, приспособленных к высокопродуктивным местообитаниям (см. о «гипотезе пула видов» далее).

Механизм возникновения максимального разнообразия при средних значениях количества ресурса в среде за счет конкуренции возможен при разном соотношении скоростей роста конкурирующих популяций. Например, если одна популяция быстрее растет при малых концентрациях лимитирующего ресурса (черные столбики на рис. 3.2.2.4-28), а другая – при высоких концентрациях ресурса (белые столбики) (Kassen et al., 2000). Сосуществование популяций, то

есть максимальное разнообразие, возможно при средних концентрациях ресурса. Такая картина может возникать также, если один и тот же вид доминирует и в скудной и в очень богатой среде, но при средних концентрациях его конкурентоспособность другого вида примерно также высока (рис. 3.2.2.4-28).

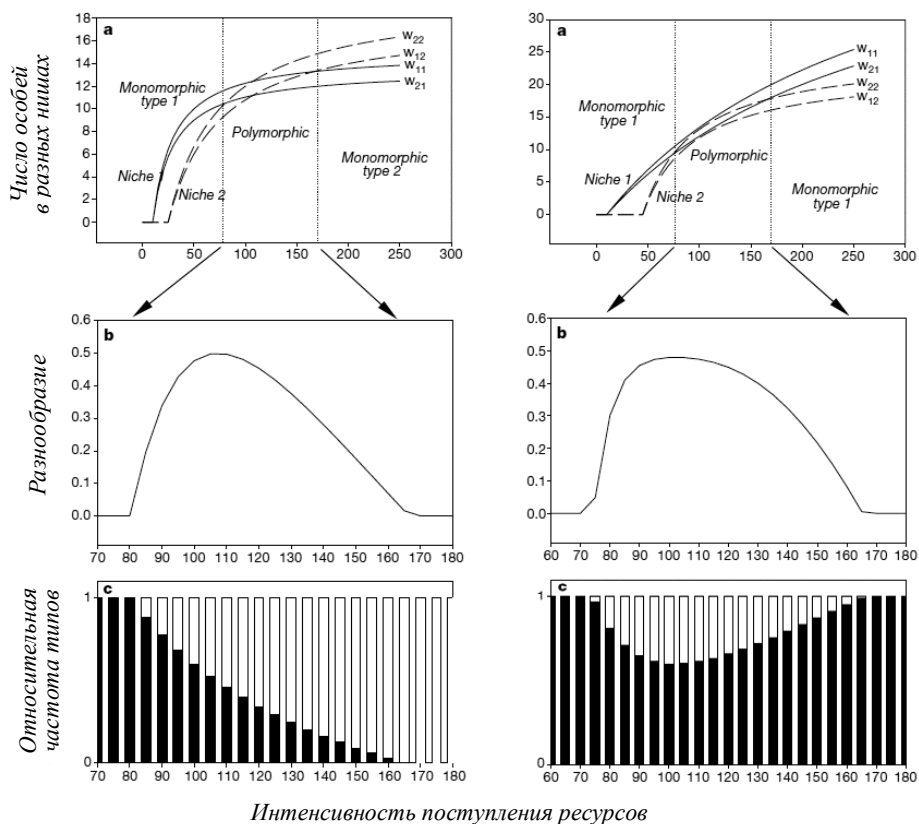


Рис. 3.2.2.4-28. Примеры возникновения максимального разнообразия при средних уровнях концентрации ресурса при смене доминирующей формы (слева) и при сохранении доминирующей формы по результатам моделирования.

Последняя модель была проверена авторами в опытах с разными формами бактерий, одна из которых обитает в толще среды, а другая – на поверхности. Было показано, что при низких концентрациях ресурса доминирует форма в толще среды, так как для формирования связной пленки на поверхности «поверхностной» форме не хватает ресурса. При средней концентрации сосуществуют две формы. При высоких концентрациях ресурса опять начинает доминировать форма, живущая в толще среды (она более конкурентоспособна). Та-

ким образом, максимальное разнообразие форм наблюдается при средних концентрациях ресурса. Однако это происходит, если не перемешивать культуру. При перемешивании поверхностные колонии разрушаются, и выявленная унимодальная зависимость пропадает (рис. 3.2.2.4-29).

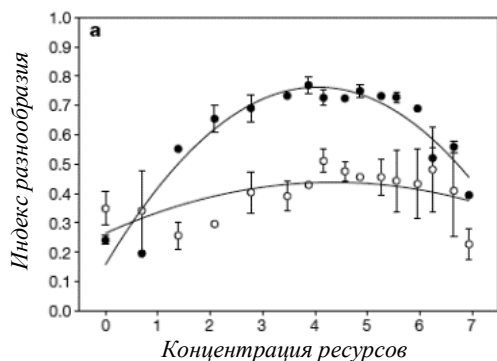


Рис. 3.2.2.4-29. Результаты эксперимента с бактериями. Если среду не перемешивать, при средней концентрации ресурсов наблюдается максимальное разнообразие (черные точки). Если перемешивать, зависимость исчезает (белые точки) (Kassen et al., 2000).

Еще один механизм формирования «горбатой» зависимости, основанный на конкуренции — «гипотеза соотношения ресурсов». Она предполагает, что монотонный рост числа видов с ростом продуктивности невозможен, так как при увеличении количества одного ресурса неизбежно сокращается другой ресурс. Например, в наземных растительных сообществах по мере увеличения количества азота в почве он перестает быть лимитирующим фактором, так как рост плотности растений приводит к тому, что лимитирующим ресурсом становится свет. Аналогичная закономерность наблюдается и в планктонных сообществах. Показано, что индекс затененности растет при увеличении биомассы океанических планктонных сообществ (Irigoien et al., 2004).

Поскольку невозможно быть лучшим конкурентом за разные виды ресурсов (компромисс или трейд-офф свойств), средние концентрации разных ресурсов дают возможность сосуществовать наибольшему числу видов. Чем больше диапазон соотношений ресурсов (больше вариантов разных соотношений ресурсов), тем больше видов может существовать в такой среде. Если повышение продуктивности сопровождается расширением диапазона условий, то число видов будет расти. Если же увеличение продуктивности происходит с уменьшением диапазона условий, число видов будет сокращаться (Tilman, 1982, 1988).

Tilman, Pacala (1993) объединили модель «соотношения ресурсов» с закономерным изменением гетерогенности среды и показали, что в этом случае возможно возникновение любых форм зависимости — положительной, «горбатой», отрицательной. Модель предполагает, что при увеличении минерального питания растет продуктивность и сокращается количество света на уровне почвы. Если по мере повышения продуктивности гетерогенность распределения питательных веществ увеличивается при одновременном сокращении света на

уровне почвы (график 1 на рис. 3.2.2.4-30), то число видов будет расти (кривая 1 на графике 4). Если по мере роста продуктивности распределение питательных веществ будет становиться более гомогенным, то число видов будет снижаться (график и кривая 3). Если же гетерогенность неизменна – получится «горбатая» кривая (график и кривая 2).

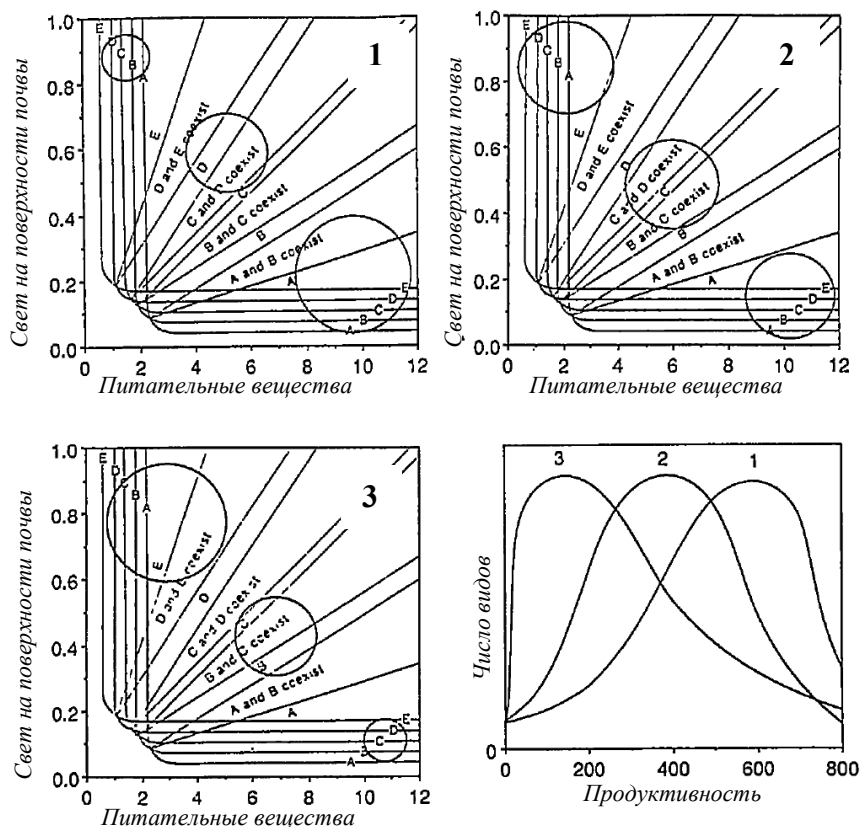


Рис. 3.2.2.4-30. Модель сосуществования 5 видов растений (A, B, C, D, E) в градиентах двух факторов – количества питательных веществ в почве и света на поверхности почвы. На графиках 1-3 показаны зоны существования и сосуществования разных видов (ниши) в этих двух градиентах. Размер кружков обозначает степень гетерогенности ресурсов (Tilman, Pacala, 1993).

На основании «гипотезы соотношения ресурсов» Harpole и Tilman (2007) предложили «гипотезу мерности ниши» для объяснения результатов экспериментов с удобрением лугов на Ротамстедской станции и в Калифорнийском

университете (см. выше). Эти исследования показали, что число видов снижается тем сильнее, чем большее число питательных элементов (N, P, K, Mg, Ca) включено в схему удобрения (рис. 3.2.2.4-31). Авторы считают, что увеличение количества каждого элемента исключает его из списка лимитирующих факторов и тем самым сокращает мерность пространства экологических факторов, которое виды делят на ниши. В результате при сокращении мерности там помещается все меньше ниш.

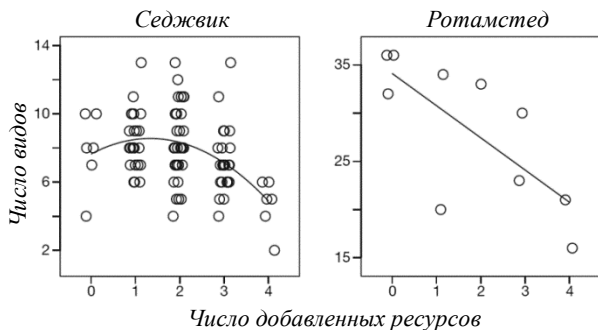


Рис. 3.2.2.4-31. Сокращение числа видов в двух экспериментах при увеличении числа добавленных в удобрения ресурсов (Harpole, Tilman, 2007).

Cardinale et al., (2009 a) предложили мультивариативную гипотезу, которая объединяет два фактора – количество доступной энергии и соотношение между разными лимитирующими ресурсами (рис. 3.2.2.4-32). В соответствии с этой гипотезой следует ожидать следующих соотношений:

- экосистемы с **б**ольшим количеством ресурсов должны иметь больше видов и большую суммарную биомассу;
- экосистемы с **б**ольшим дисбалансом ресурсов должны иметь меньше видов и меньшую биомассу
- если количество ресурсов и их баланс стабильны, суммарная биомасса должна расти как функция от числа видов.

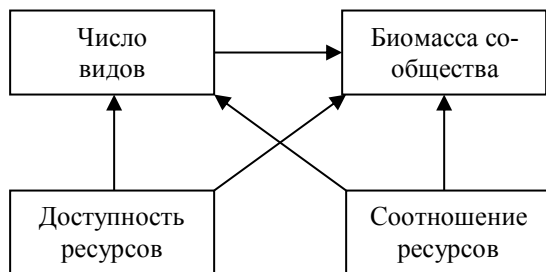


Рис. 3.2.2.4-32. Схема мультивариативной гипотезы (Cardinale et al., 2009 a).

Анализ данных о фитопланктоне норвежских озер (2657 проб из 492 озер с 1987 по 2000 г) показал, что предположения этой гипотезы верны (учитывался баланс доступного света, азота и фосфора).

«Горбатая» кривая может быть результатом разной устойчивости видов к выеданию хищником в бедной и богатой среде (Leibold, 1999). При низкой продуктивности пресс хищника невысок и доминирует вид жертвы, который наиболее эффективно использует ресурс, а при высокой продуктивности выживает вид, который может противостоять прессу хищника. При промежуточных значениях продуктивности сосуществуют оба вида. Подобная смена механизмов описана для океанических планктонных сообществ (Irigoien et al., 2004). При увеличении суммарной биомассы наблюдается увеличение клеток фитопланктона в 10 – 100 раз. При низкой биомассе доминируют мелкие виды, при большой – крупные. Это объясняется тем, что мелкие клетки могут существовать при низкой концентрации питательных веществ, так как отношение поверхности к биомассе у них максимально. Но эти виды не могут достичь высокой суммарной биомассы, так как подвержены интенсивному выеданию. Достигают состояния «цветения» только крупные и хорошо защищенные от выедания виды фитопланктона.

Другой пример компромисса между видовыми свойствами привели Partel et al. (2007). На примере данных о европейской флоре они показали, что вклад в формирование «горбатой» кривой может вносить то, что распространение растений, характерных для низко- и высокопродуктивных местообитаний, ограничивают разные факторы. В скудных местообитаниях преобладают виды с большим количеством мелких семян, вероятность укоренения которых низка, а в высокопродуктивных местах растения имеют крупные семена, но их число невелико. Суммарная способность растений к расселению оказывается максимальной в местообитаниях со средней продуктивностью.

Ковариация продуктивности с факторами среды

Как известно, выявленная корреляция еще не означает причинно-следственной связи между двумя параметрами. «Горбатая» кривая тоже может быть не отражением причинно-следственной связи между числом видов и продуктивностью сообществ, а лишь корреляцией видового разнообразия и продуктивности на градиенте какого-то другого фактора среды, который не учитывается исследователями (Aarsen, 2001).

«Горбатая» зависимость числа видов от показателей богатства среды может образоваться из-за комбинации зависимостей числа видов от разных факторов. Например, комбинация двух монотонных зависимостей числа видов от количества питательных веществ и воды дает «горбатую» зависимость от комбинированного индекса продуктивности среды, который учитывает оба этих фактора (рис. 3.2.2.4-33, Stevens, 2006). Автор в своей модели опирается на негативную

зависимость числа видов от количества питательных веществ³¹, но очевидно, что и при положительной зависимости числа видов от количества питательных веществ тоже может возникнуть «горбатая» зависимость на комбинированном градиенте «питательные вещества + вода» (рис. 3.2.2.4-34).

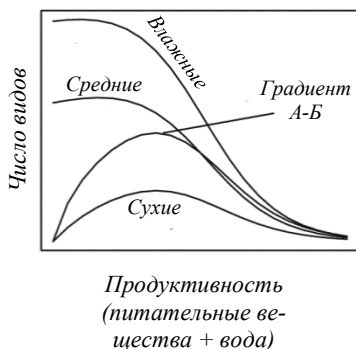
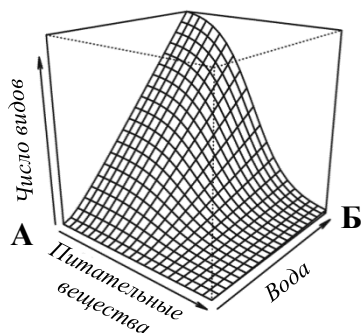


Рис. 3.2.2.4-33. Формирование «горбатой» зависимости при комбинации факторов обеспеченности питательными веществами и водой в модели Stevens (2006).

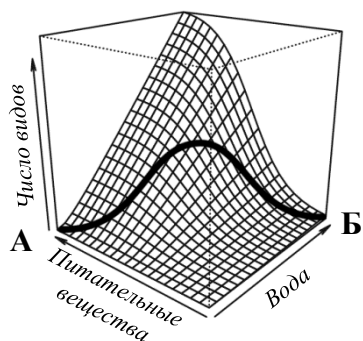


Рис. 3.2.2.4-34. Гипотетический пример возникновения «горбатой» зависимости на градиенте количества питательных веществ «А – Б» при переходе от влажных местообитаний с низким содержанием питательных веществ к сухим местообитаниям с большим содержанием питательных веществ.

Aarssen (2001) приводит примеры того, что «горбатая» кривая может получаться, если степень *гетерогенности среды* имеет унимодальную зависимость от плодородия местообитаний. В этом случае фиксируется «горбатая» форма корреляции между числом видов и продуктивностью, хотя ключевым фактором является гетерогенность среды. Например, Weitz, Rotman (2003) на простран-

³¹ Как было отмечено выше, такая форма зависимости не является универсальной и проявляется только в условиях нетипично высокой продуктивности.

ственно-распределенной модели с расселением показали, что горбатая функция может возникать в ландшафте, если ресурс увеличивается пятнами. По мере роста поступления ресурса число видов растет, и одновременно увеличивается гетерогенность ландшафта. Но при дальнейшем росте поступления ресурса ландшафт становится гомогенным и в нем доминирует небольшое число видов.

Гипотеза Lavers, Field (2006) также связывает продуктивность и пространственную гетерогенность среды. Авторы объясняют малое число видов в нетипичных, экстремальных, но продуктивных местообитаниях (соленые марши, горячие источники, мангровые заросли, мелкие временные водоемы) их упрощенной структурой, узким диапазоном разнообразия ресурсов и условий. Если условия однотипные, то видов будет мало, даже при большом потоке энергии. Авторы иллюстрируют эти рассуждения в соответствии с «водно-энергетической» гипотезой видового разнообразия растений (см. выше раздел 3.2.2.1) на примере спектров двух основных ресурсов – света и воды.

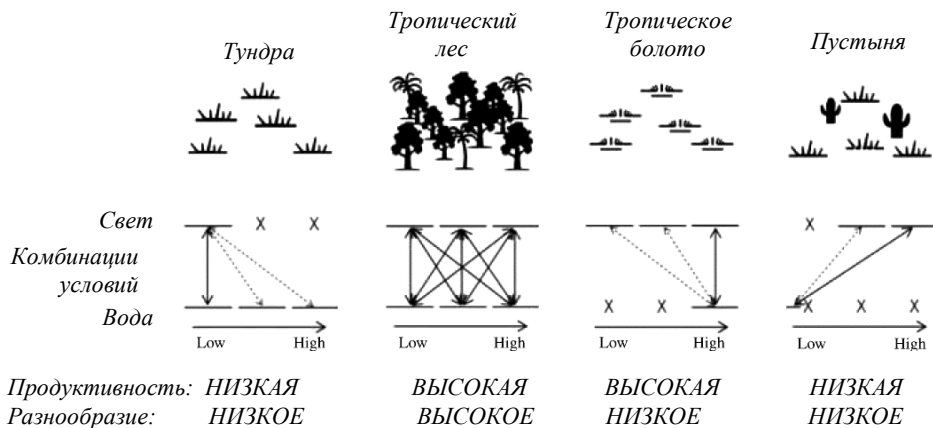


Рис. 3.2.2.4-35. Гипотетические градиенты света и воды в тундре, тропическом лесу, тропическом болоте и в пустыне. Стрелки показывают возможные комбинации участков этих градиентов (Lavers, Field, 2006).

На рис. 3.2.2.4-35 показаны 4 типа местообитаний. Для простоты диапазон каждого градиента разделен на три части. В тропических лесах имеется широкий потенциальный диапазон ресурсов (много света и воды) и реализуются различные комбинации количества света и воды (от местообитаний с малым количеством света и воды до местообитаний, где и того и другого много), поэтому тут видовое разнообразие максимально. В тундре короткий градиент фактора света, в пустыне – короткий градиент фактора влажности, поэтому в этих местообитаниях видов мало. В тропических болотах ресурсов хватает, но сухих микроместообитаний нет, то есть градиент фактора влажности короткий, так как представлен только максимальными значениями. Поэтому в тропиках боло-

та также продуктивны, как леса, но видов там существенно меньше. Таким образом, по мнению авторов, высокая продуктивность сама по себе не может обеспечить разнообразие, она лишь создает предпосылки для этого.

В соответствии с этой гипотезой, авторы объясняют снижение числа видов в эвтрофированных водоемах резким сокращением градиента света в воде и сокращением возможности для разделения ниш на этом градиенте (рис. 3.2.2.4-36).

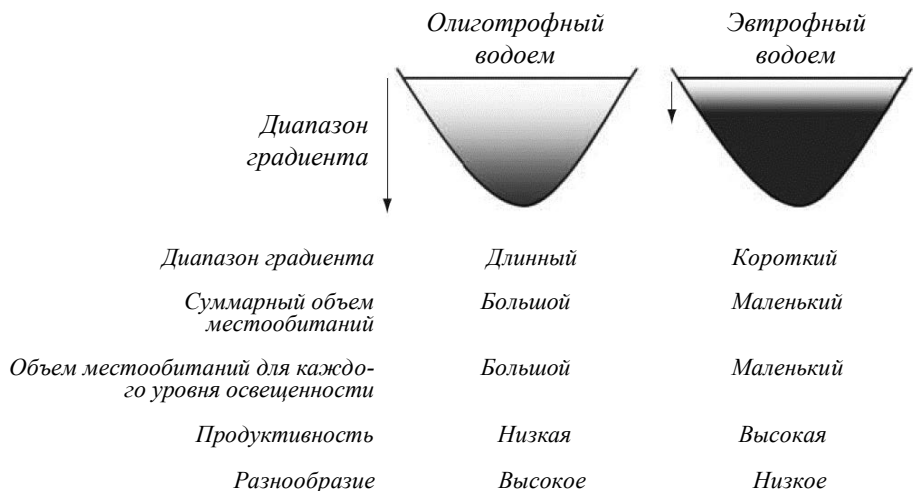
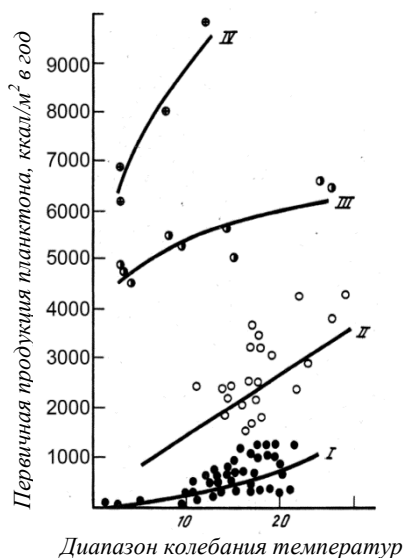


Рис. 3.2.2.4-36. Схематичное объяснение низкого разнообразия в эвтрофированных водоемах на основании модели диапазонов разнообразия условий (Lavers, Field, 2006).

Другим коварирующим с продуктивностью фактором может быть *интенсивность нарушений* сообществ сейчас или в прошлом. Так, во многих исследованиях высокопродуктивные сообщества являлись заброшенными сельскохозяйственными угодьями, на которых еще не успели сформироваться стационарные сообщества (см. Purvis, Hector, 2000). Похожий пример приводят Бигон и др. (1989) из работы Abramsky, Rosenzweig: в Израиле были обнаружены «горбатые» зависимости числа видов грызунов на градиенте увеличения количества осадков, но оказалось, что этот градиент совпадает с увеличением степени нарушенности природных сообществ человеком.

Еще одним важным фактором среды, который может коррелировать с продуктивностью, является *степень нестабильности среды*. Chown, Gaston (1999) выдвинули гипотезу, что форма зависимости числа видов от продуктивности зависит от того, как продуктивность коррелирует со степенью нестабильности среды. Если зависимость между средними значениями количества ресурса и величиной колебаний отрицательная – будет выявляться положительная зави-

симось числа видов от продуктивности, если же величина колебаний растет с увеличением количества ресурса – зависимость может быть «горбатой» или отрицательной. Авторы выявили «горбатую» зависимость числа видов трубно-носых птиц от индекса хлорофилла³² и объяснили снижение видового разнообразия в высокопродуктивных местообитаниях увеличением временной вариативности среды³³. Это объяснение соответствует предсказаниям принципа оптимального разнообразия о том, что оптимальное число видов снижается в нестабильных местообитаниях (вероятно, в данном случае негативный эффект от дестабилизации среды сильнее положительного эффекта от увеличения потока ресурса).



Примеры корреляции между продуктивностью и нестабильностью среды в озерах приводит Алимов (1997). 4 группы озер с разной степенью эвтрофирования расположены на разных широтах (I – средняя широта 59°, II – 48°, III – 20°, IV – 6°). Во всех 4-х группах наблюдается положительная корреляция между первичной продукцией фитопланктона и диапазоном колебаний температур (рис. 3.2.2.4-37).

Рис. 3.2.2.4-37. Положительные корреляции первичной продукции фитопланктона и диапазона колебаний температур в 4-х группах озер. I, II, III, IV – группы озер (Алимов, 1997).

Положительная корреляция между продуктивностью и степенью нестабильности среды формально противоречит нашей гипотезе, в соответствии с которой при увеличении нестабильности среды и сохранении количества поступающего в нее ресурса суммарная биомасса сообществ снижается. Однако в данном случае усиление колебаний температуры может приводить к усилению перемешивания воды и тем самым – к увеличению потока ресурсов, доступных для фитопланктона³⁴. Корреляция количества ресурсов с величиной колебаний температуры может объяснить увеличение продуктивности в данном примере.

³² Дистанционно определяемый показатель первичной продуктивности.

³³ Другим фактором снижения числа видов в продуктивных местообитаниях авторы считают малую площадь таких местообитаний, что соответствует «гипотезе пула видов» (см. ниже).

³⁴ Еще одно возможное объяснение – стимулирующее влияние температурных колебаний на организмы в соответствии с «гипотезой астатического оптимума» (см.: Вербицкий, 2008).

Кроме того, в соответствии с принципом оптимального разнообразия, эта корреляция может служить дополнительным объяснением фактов снижения видового богатства в более продуктивных озерах.

Еще один вероятный фактор, который может коррелировать с градиентом продуктивности – средовой стресс. «Гипотеза средового стресса» предполагает, что горбатая зависимость может формироваться в том случае, если на разных концах градиента продуктивности действуют какие-то неблагоприятные для большинства видов факторы среды (см. Gillman, Wright, 2006). В наземных сообществах градиент продуктивности часто совпадает с градиентом увлажненности, при этом в переувлажненных местообитаниях растения могут испытывать средовой стресс, что, вероятно, могло происходить в приведенных выше данных Jennings (рис. 3.2.2.4-7). В водоемах средовой стресс нарастает при эвтрофикации. Прежде всего, это касается сокращения концентрации кислорода в воде и быстрого уменьшения количества света с глубиной. Часто эвтрофикация водоемов связана с ростом числа сине-зеленых водорослей, которые выделяют токсические для других организмов вещества. В сельскохозяйственных посадках чрезмерное удобрение также может привести к средовому стрессу. Примером может быть приведенный Одумом (1986) график изменения урожайности кукурузы при увеличении внесения удобрений (рис. 3.2.2.4-38). Растения могут усваивать удобрения только до определенного предела, а когда он превышен, удобрения становятся, по сути, загрязнителями и урожайность снижается.

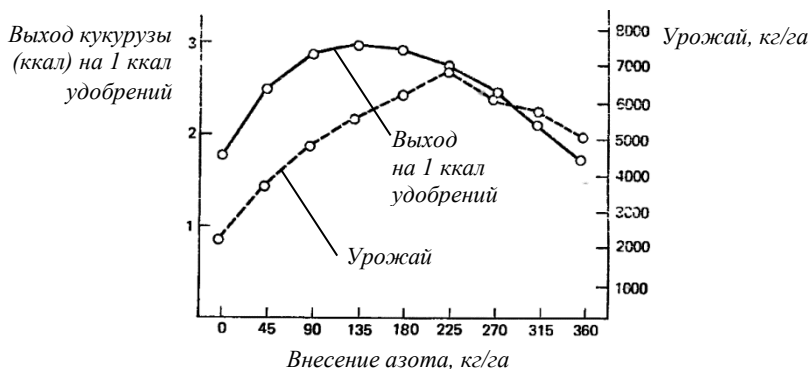


Рис. 3.2.2.4-38. Изменение урожайности кукурузы при увеличении внесения удобрений (Одум, 1986).

В суровых и скудных условиях среды увеличение продуктивности тоже может быть связано со средовым стрессом. Как отмечает Чернов (1991), чем специфичнее среда, тем меньше видов может в ней обитать, но их плотность (биомасса) может становиться выше, что соответствует упомянутому выше биоценотическому принципу Тинемана. Выше был приведен пример с сообществами

коллембол дриадовых склонов в тундре (рис. 3.2.2.4 – 24). К тому же, такие местообитания часто являются нестабильными.

Вообще, средовой стресс многие авторы считают важным фактором формирования видового разнообразия. При этом некоторые экстремальные местообитания (например, соленые, горячие или загрязненные водоемы и т.п.) могут быть высокопродуктивными, но иметь мало видов, так как лишь немногие организмы выдерживают экстремальные абиотические условия. Однако Connell, Orias (1964) утверждают, что предположение о том, что экстремальность местообитания сама по себе ограничивает число видов, нелогично. Они задают вопрос – что может быть суровее для организмов, образовавшихся в воде, чем суша? Тем не менее, на суше разнообразие организмов огромно. Следовательно, принципиальных преград для освоения экстремальных местообитаний нет. Connell и Orias предлагают объяснять низкое видовое разнообразие в экстремальных местообитаниях высокой степенью нестабильности среды, которая часто сопровождается экстремальными условиями.

Еще одно возможное объяснение малого числа видов в экстремальных местообитаниях – их редкость (нетипичность), на что указывали многие авторы (см.: Lavers, Field, 2006). Примеры высокой суммарной биомассы при минимальном числе видов в нетипичных сообществах Арктики приводит Чернов (1978). В частности, максимальная биомасса (в основном за счет одного вида дождевого червя) при малом числе видов наблюдается в луговых группировках, которые отличаются неустойчивостью, вариабельностью и формируются в локальных биотопах в противоречии с климатическими зональными условиями.

Обнаружение максимальной биомассы в нетипичных сообществах с минимальным числом видов соответствует «гипотезе пула видов».

Гипотеза пула видов

В соответствии с этой гипотезой, характер зависимости видового разнообразия от факторов среды и от продуктивности, как интегрального показателя условий среды, зависит от состава регионального пула видов, потенциально способных поселиться в данном местообитании (Aarssen, 2001; Aarssen, Shamp, 2002; Partel, 2002; Partel et al., 2007). Число видов в региональном пуле того или иного типа местообитаний зависит от того, какие условия были наиболее типичны в истории региона. Наиболее обширные и исторически стабильные типы местообитаний будут иметь больше видов, адаптированных к ним. Aarsen, Schamp (2002), исходя из простых статистических предположений, показали, что относительно скудные местообитания могут встречаться более часто, чем очень плодородные. Предполагаемый график частоты местообитаний на оси «богатства» среды выглядит сильно скошенным влево (рис. 3.2.2.4-39) из-за простого статистического эффекта – смещения моды распределения ближе к границе распределения (так называемый «эффект левой стенки»). Так как в данном случае ограничение существует только со стороны нулевой продуктивности, мода распределения оказывается ближе к «0» – в зоне скудных местообитаний, а длинный «хвост» достаточно

редких местообитаний тянется в зону богатых местообитаний. Такое распределение частоты местообитаний подтверждается эмпирическими данными (Aarssen, Shamp, 2002). Поскольку высокоплодородные местообитания редки, пул видов, адаптированных к ним, должен быть относительно мал.

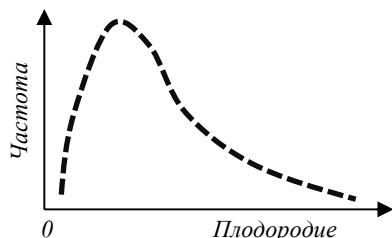
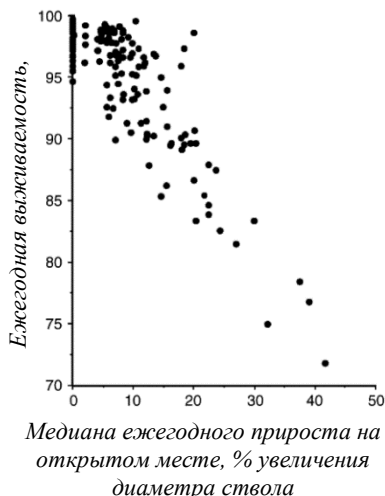


Рис. 3.2.2.4-39. Предполагаемый вид распределений частоты местообитаний в зависимости от плодородия.

Одним из примеров того, что число видов, характерных для редких местообитаний действительно относительно мало, может служить распределение видов деревьев по их приспособленности к росту в «окнах», освобождающихся в лесу, который приводит Hubbell (2005) (рис. 3.2.2.4-40). На этом графике виды деревьев тропического леса распределены в двух осях — длительности жизни и скорости роста в окнах. В верхнем левом углу — климаксные виды, которые хо-



рошо выживают под пологом леса, но медленно растут на открытом солнце³⁵. В нижнем правом углу — «пионеры», заселяющие лесные окна, быстро растущие, но короткоживущие. Видно, что светолюбивых «пионеров» гораздо меньше, так как эти местообитания в ненарушенных тропических лесах относительно редки.

Рис. 3.2.2.4-40. Распределение видов деревьев тропического леса в осях, определяющих их жизненную стратегию «пионеров» или климаксных видов (Hubbell, 2005).

Таким образом, для каждого типа местообитаний верхний предел видового разнообразия определяется размером имеющегося пула видов, а реально наблюдаемое число видов определяется локальными экологическими процессами, но оно не может превышать размер пула видов.

³⁵ Одновременно этот график иллюстрирует компромисс видовых свойств (trade-off) между скоростью роста и длительностью жизни.

«Гипотеза пула видов» подтверждается исследованиями природных сообществ. Например, анализ числа видов растений Британии показал, что меньше всего видов приспособлено к наиболее плодородным местообитаниям (группа 9 на рис. 3.2.2.4-41) и больше всего видов – к относительно бедным (группа 2). В целом, это распределение числа видов похоже на теоретически предсказанное распределение местообитаний на рис. 3.2.2.4-39.

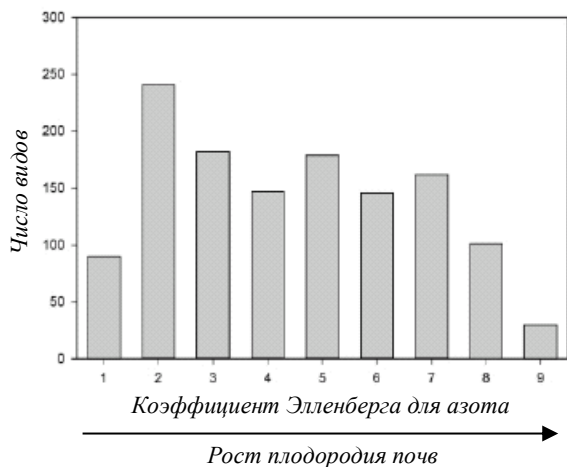


Рис. 3.2.2.4-41. Число видов, приспособленных к почвам с разными показателями содержания азота. Данные для 1791 вида растений Британии (Aarssen, Shamp, 2002).

Работоспособность концепции «пула видов» была показана Partel (2002) на примере РН почвы и продуктивности местообитаний. Анализ данных 85 публикаций из разных регионов мира выявил положительную зависимость видового разнообразия растений от РН почвы в флористических регионах, где типична высокая РН почв (умеренные и северные регионы) и отрицательную – в регионах, где типична низкая РН (тропические регионы). В другом анализе (163 публикации из разных климатических зон всего мира) было показано, что «горбатая» зависимость числа видов от продуктивности доминирует в умеренной зоне, а в тропиках чаще встречается положительная зависимость (рис. 3.2.2.4-42, Partel et al., 2007). По оценке авторов, широта объясняет около 80% вариаций формы зависимости числа видов от индексов продуктивности сообществ. Гипотеза пула видов объясняет это тем, что в умеренной зоне пул видов высокопродуктивных местообитаний мал, так как эти условия здесь были исторически относительно редки, в то время как в тропиках такие условия были типичны и пул видов для таких местообитаний включает много видов. Преобладание «горбатой» кривой на локальных и региональных масштабах в общем массиве данных (см. раздел 3.2.2.2) объясняется тем, что большая часть данных получена при изучении травяных сообществ умеренной зоны.

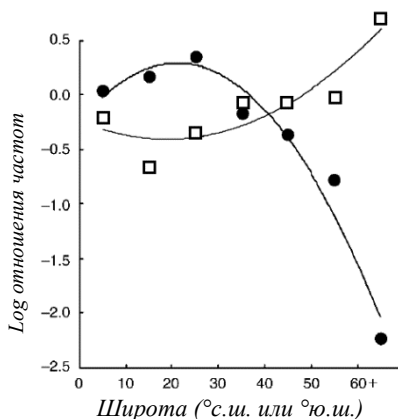


Рис. 3.2.2.4-42. Относительная частота встречаемости унимодальной (белые квадратики) и положительной (черные кружки) зависимостей на разных широтах. Ось Y показывает логарифм отношения частоты данного типа зависимости к частоте случаев отсутствия зависимости (Partel et al., 2007).

Schamp et al. (2003) на примере лесных сообществ восточной части Канады показали, что зависимость числа видов сосудистых растений (на площадках 10 x 10 м) от продуктивности сообществ имеет унимодальную форму, которая соответствует встречаемости местообитаний³⁶ на градиенте продуктивности. Более того, авторы показали, что число видов, которые зарегистрированы в разных местообитаниях, увеличивается по мере увеличения суммарной площади данного типа местообитаний в регионе (рис. 3.2.2.4-43). Witman et al. (2004) исследовали разнообразие беспозвоночных на вертикальных скалах в 12 регионах мира и обнаружили «горбатые» зависимости числа видов от широты на локальном и региональном масштабах. Они показали, что 73% изменений локального числа видов может быть объяснено размером регионального пула видов. Сильное влияние регионального пула видов выявлено для локального разнообразия кораллов (Karlson et al., 2004). Показано, что гипотеза пула видов может быть одним из объяснений «горбатой» кривой, выявленной для листопадных лесов в Швеции (Dupre et al., 2002) и распределения видового разнообразия травянистых растений в Словацких горах (Safford et al., 2001).

Размер пула видов, которые могут вселиться в местообитание, определяется не только суммарной площадью местообитаний данного типа, но и возможностью миграции организмов между ними, их «связностью». Существенное влияние этого фактора было продемонстрировано на основе данных глобальной базы по пресноводным диатомовым водорослям. Было показано, что число родов в озерах увеличивается с ростом их плотности в регионе, то есть вероятности переноса водорослей между озерами (Vyverman et al., 2007).

³⁶ Типы сообществ соответствуют канадской системе картирования растительности.

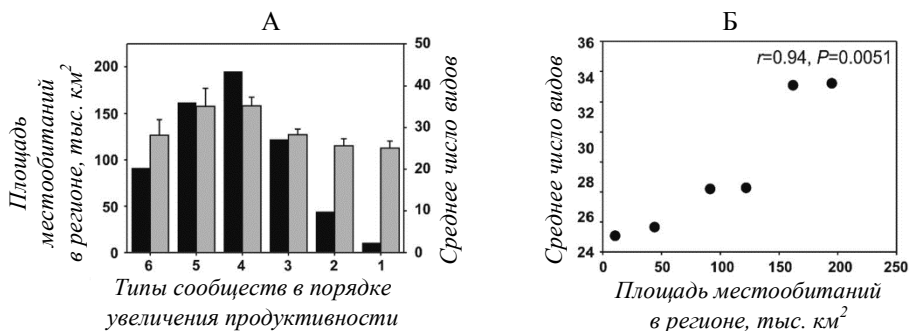


Рис. 3.2.2.4-43. А – Совпадение распределений числа видов и встречаемости лесных сообществ на градиенте продуктивности на востоке Канады. Серые столбики – число видов, черные – площадь местообитаний. Б – Увеличение числа видов, зарегистрированных в данном типе сообществ при росте их площади (Schamp et al., 2003).

Дополнительным фактором, ограничивающим число видов в высокопродуктивных местообитаниях может быть трудность вселения туда видов из регионального пула. Stevens et al. (2004) в 3-х летних экспериментах с травянистыми растениями показали, что повышение продуктивности при удобрении препятствует внедрению новых видов и тем самым изолирует эти места от регионального пула видов. В этих опытах, как и следовало ожидать, число видов сокращалось при удобрении, одновременно растения становились более крупными и при росте суммарной биомассы плотность растений на удобренных площадках сокращалась (рис. 3.2.2.4-44).

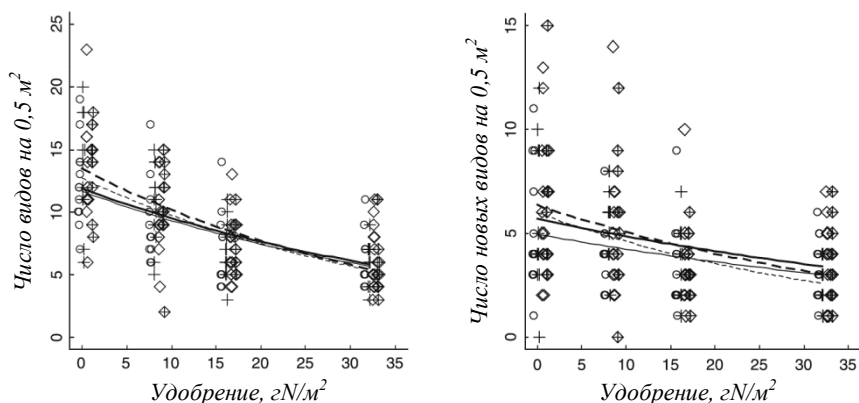
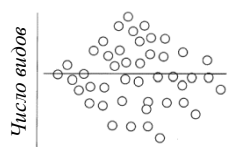


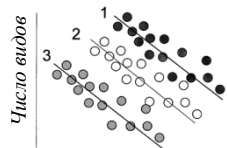
Рис. 3.2.2.4-44. Число видов и число новых видов через 3 года эксперимента при разных уровнях удобрения (Stevens et al., 2004).

Изменение формы зависимости на разных масштабах

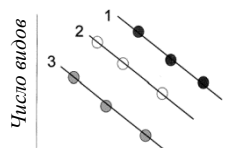
Как уже отмечалось ранее, форма зависимости числа видов от продуктивности на разных масштабах имеет разный вид. Scheiner et al. (2000) на простом примере показали, как результаты обследований природных сообществ могут изменяться в зависимости от масштаба исследования. В гипотетическом наборе данных на рис. 3.2.2.4-45 при сравнении числа видов на разных полях в пределах региона зависимость не обнаруживается, однако, если сравнивать поля внутри разных ландшафтов – выявляются отрицательные зависимости, а если сравнивать ландшафты внутри региона – выявляется положительная зависимость.



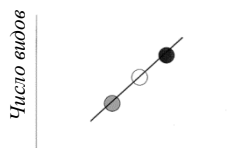
«Фокус» - поле, масштаб сравнения – регион.
Сравнение отдельных полей в пределах региона. Связь «число видов – продуктивность» не обнаруживается.



«Фокус» - поле, масштаб сравнения – ландшафт. Поля, относящиеся к разным ландшафтам, обозначены разным цветом.
Сравнение отдельных полей в пределах ландшафтов. Связь «число видов – продуктивность» негативная.



«Фокус» - сообщество (каждое сообщество представлено несколькими полями), масштаб сравнения – ландшафт.
Сравнение сообществ в пределах ландшафтов. Связь «число видов – продуктивность» негативная.



«Фокус» - ландшафт (каждый ландшафт представлен несколькими сообществами), масштаб сравнения – регион.
Сравнение ландшафтов в пределах региона. Связь «число видов – продуктивность» положительная.

Продуктивность

Рис. 3.2.2.4-45. Гипотетический пример изменения формы зависимости «число видов – продуктивность» при изменении «фокуса»³⁷ и масштаба сравнения (Scheiner et al., 2000).

Кроме того, форма зависимости числа видов от продуктивности может существенно различаться на разных масштабах, если для разных типов местооби-

³⁷ Масштаб исследований может определяться размерами учетных площадок («зерно»), исследуемых объектов («фокус») и размером площади, на котором они сравниваются («протяженность») (концепция “grain-focus-extent”). Например: «зерно» – учетные площадки в 10 м²; «фокус» – поля с луговыми сообществами; «протяженность» – регион, внутри которого сравниваются поля.

таний характерны разные кривые «число видов – площадь»³⁸, которые, в свою очередь, зависят от характера гетерогенности среды и миграций видов. Гипотетический пример на рис. 3.2.2.4-46 показывает, что форма зависимости числа видов от продуктивности может меняться, если изменяется форма зависимости «число видов – площадь» на градиенте продуктивности³⁹. Цифры 1, 2, 3, 4 обозначают разные типы местообитаний, которые на градиенте продуктивности располагаются в таком порядке: 2 – 1 – 3 – 4. Первый ряд графиков иллюстрирует случай, когда зависимости «число видов – площадь» одинаковы во всех обследованных местообитаниях и зависимость «число видов – продуктивность» инвариантна к масштабу исследований. Во втором ряду зависимости «число видов – площадь» различаются, но не пересекаются, поэтому зависимости «число видов – продуктивность» на разных масштабах изменяются, но только количественно, а не качественно. Третий показывает вариант, когда зависимости «число видов – площадь» существенно различаются и пересекаются, поэтому зависимость «число видов – продуктивность» качественно различается на разных масштабах. Таким образом, причиной различий результатов исследований на разных масштабах могут быть разные зависимости «число видов – площадь» в разных типах

местообитаний (Scheiner et al., 2000).

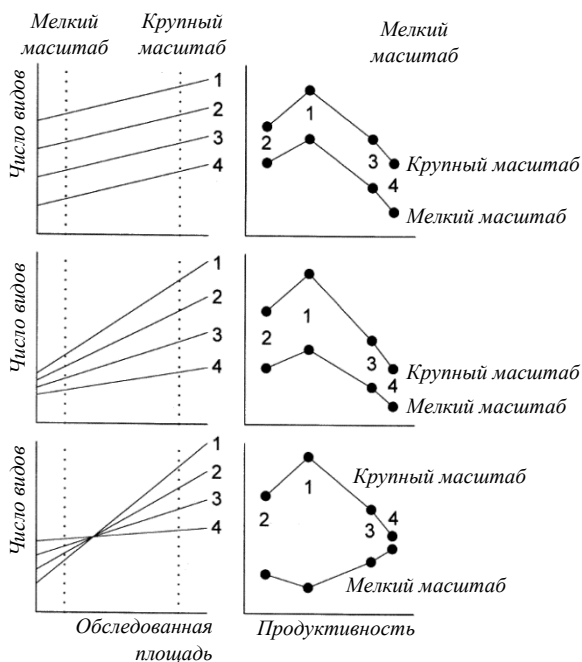


Рис. 3.2.2.4-46. Пример влияния формы зависимости «число видов – площадь» (левая колонка графиков) на форму зависимости «число видов – продуктивность» (правая колонка) на разных масштабах (Scheiner et al., 2000).

³⁸ Эта функция является результатом роста числа видов при росте обследованной площади внутри гомогенных местообитаний и роста числа обследованных местообитаний. Функция насыщается при включении в обследованную площадь всех типов сообществ и всех видов, обитающих в них.

³⁹ Очевидно, что это рассуждение справедливо в отношении любых факторов среды

Whittaker et al. (2001) предложили схему, которая показывает, что при «горбатой» форме зависимости на региональном уровне на локальном уровне могут быть любые формы зависимости. Форма зависимости на региональном уровне зависит от числа видов в разных сообществах и степени перекрытия их видовых составов (показано величиной кружков и их перекрытием на графиках с-f на рис. 3.2.2.4-47).

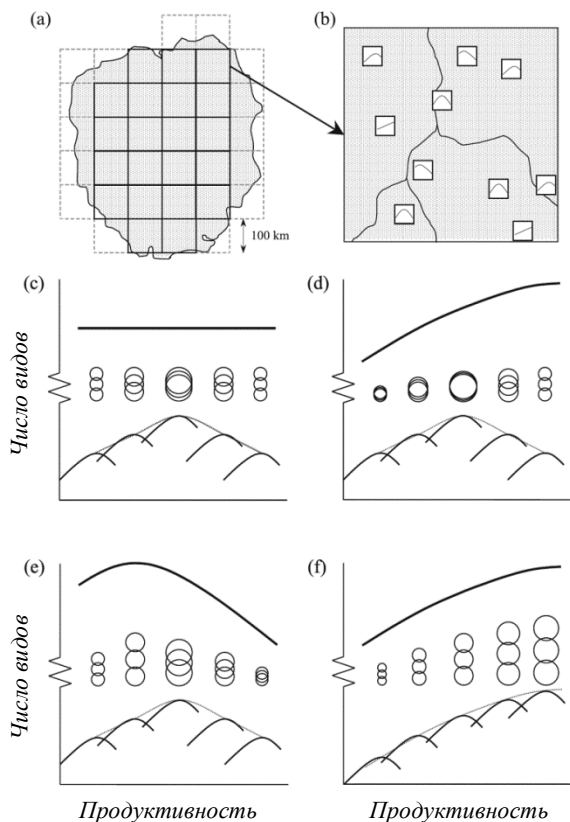


Рис. 3.2.2.4-47. Гипотетические зависимости числа видов от продуктивности на разных масштабах. Нижние тонкие линии – результаты локальных обследований на мелких площадках (до 10 м²). Верхние толстые линии – результаты обследований на большом масштабе (около 10000 м²). Размер кружков – число локальных видов, перекрытие кружков – пропорция общих видов в разных локальных местообитаниях (Whittaker et al., 2001).

Наиболее часто при укрупнении масштаба происходит переход от унимодальной или негативной к положительной форме корреляции между числом видов и продуктивностью сообществ. Так, Гиляров и Тимонин (Ghilarov, Timonin, 1972) при сравнении зоопланктона в озерах Лапландского заповедника обнаружили отрицательную корреляцию между числом видов и биомассой при анализе проб из отдельных озер и слабую положительную корреляцию при анализе данных по всем озерам. Chase с соавторами (Chase, Liebold, 2002; Chase, Ryberg, 2004) показали, что при сопоставлении данных по прудам в пределах одного бассейна (локальный уровень) выявляется «горбатая»

зависимость между числом видов и первичной продукцией, а при сопоставлении данных по бассейнам (региональный уровень) – положительная. Такие результаты были получены как для растений (сосудистые растения и микроводоросли), так и для бентосных животных (насекомые, ракообразные и др.) (рис. 3.2.2.4-48).

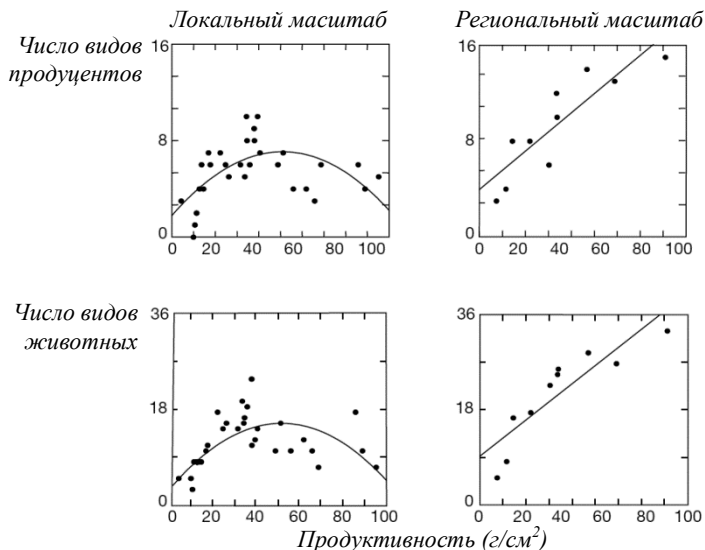


Рис. 3.2.2.4-48. Результаты обследования видового богатства прудов в зависимости от их первичной продуктивности⁴⁰ в локальном и региональном масштабах (Chase, Liebold, 2002).

По мнению авторов, «горбатая» кривая на локальном уровне объясняется тем, что в низкопродуктивных прудах может выживать лишь небольшое число видов, ростом продуктивности число видов растет, однако в самых продуктивных прудах наблюдаются явления эвтрофикации и число видов снижается. Но почему тогда в региональном масштабе (при сопоставлении данных по бассейнам) зависимость числа видов от продуктивности оказывается монотонно положительной? Авторы предложили три возможные причины этого:

- бассейн с более высокой продуктивностью может иметь более высокую гетерогенность условий среды, что повышает несхожесть видовых составов (эта гипотеза не подтвердилась);

⁴⁰ Продуктивность водорослей определяли за 15 дней в местах, защищенных от животных.

- бассейн с более высокой продуктивностью может иметь более высокую склонность к временным колебаниям в локальных видовых составах (эта гипотеза не была проверена);
- видовой состав в пруду может зависеть от последовательности его заселения в результате чего в наиболее продуктивных прудах формируются множественные варианты устойчивых состояний – феномен «multiple stable» (эта гипотеза нашла подтверждение).

Chase (2003) полагает, что состав сообществ может иметь единственную точку устойчивого равновесия в следующих случаях: при малых региональных пулах; при высокой связности локальных сообществ (по сути, это значит, что мы имеем дело с одним сообществом); при низкой продуктивности местообитания, при высокой интенсивности нарушений. Если же имеется большой региональный пул, слабая связность локальных сообществ, высокая продуктивность местообитаний и низкая интенсивность нарушений, видовой состав может иметь много состояний равновесия. Реализованный в данном сообществе видовой состав зависит от истории формирования сообщества. Если же высокопродуктивные пруды различаются по видовому составу, то на региональном уровне возникает позитивная зависимость числа видов от продуктивности.

Подтверждением «гипотезы множественности устойчивых состояний» является выявленное авторами увеличение степени различий видового состава между прудами по мере роста средней продуктивности прудов в бассейне (рис. 3.2.2.4-49, Chase, Liebold, 2002). Роль удаленности прудов друг от друга была показана в другом исследовании (Chase, Ryberg, 2004): в тех бассейнах, где пруды были расположены близко друг от друга, зависимость на региональном уровне тоже была горбатой.

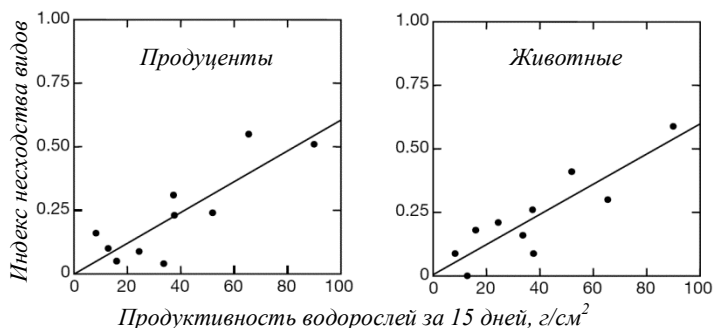


Рис. 3.2.2.4-49. Степень различия видовых составов продуцентов и животных между прудами внутри бассейнов. Каждая точка – средний индекс различия видовых составов прудов внутри одного бассейна (Chase, Liebold, 2002).

В следующем исследовании Chase (2010) на основании данных 7-летнего эксперимента в 45 искусственных прудах показал, что при более высокой про-

дуктивности увеличиваются различия видового состава между прудами (рис. 3.2.2.4-50). Низкопродуктивные пруды имеют одинаковый и предсказуемый видовой состав (сильна работа «средовых фильтров»), а при большом количестве питательных веществ видовой состав существенно зависит от порядка вселения видов в пруд – начинают работать случайные механизмы.

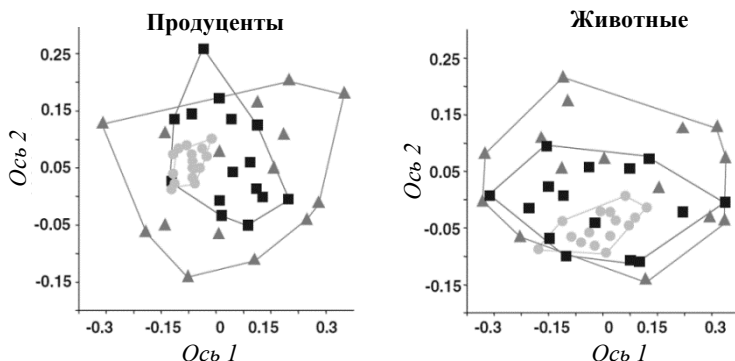


Рис. 3.2.2.4-50. Результаты многомерной ординации видового состава экспериментальных прудов. Серые кружки – пруды с низкой концентрацией питательных веществ, черные квадраты – со средней, треугольники – с высокой концентрацией (Chase, 2010).

Ptacnik et al. (2010) при обследовании разнообразия фитопланктона в озерах Фенноскандии выявили аналогичную закономерность – горбатую зависимость числа родов от концентрации фосфора⁴¹ в озерах и положительную – от его средней концентрации в регионе. При этом биомасса планктона в озере положительно коррелирует с концентрацией фосфора (рис. 3.2.2.4-51). Авторы считают, что для объяснения этих результатов больше подходит вторая из гипотез, перечисленных выше. Планктонные сообщества склонны к существенным колебаниям состава даже в стабильных условиях среды. Ранее Ptacnik et al. (2008) было показано, что колебания состава усиливаются при росте концентрации фосфора в воде (что совпадает с данными Алимова о дестабилизации сообществ водоемов при увеличении их продуктивности, см. раздел 3.4.3.3). Поэтому в регионе с более высокой средней концентрацией фосфора в водоемах наблюдается увеличение суммарного видового богатства, хотя в каждом озере в каждый момент времени видовое богатство не так велико.

⁴¹ Концентрация фосфора далеко не всегда может быть показателем первичной продуктивности. Так, при сравнении олиготрофных озер в Швеции оказалось, что с ростом концентрации фосфора первичная продукция, наоборот, падает. Это происходило из-за того, что в тех озерах с большим количеством взвешенных веществ фосфор просто не использовался планктоном из-за недостатка света и продуктивность была низкой (Karlsson et al., 2009).

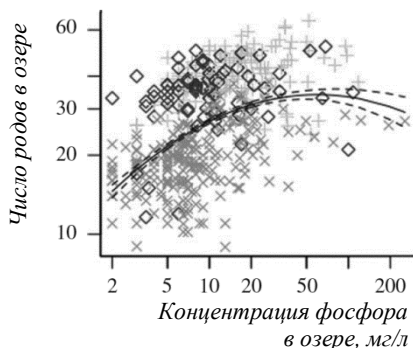
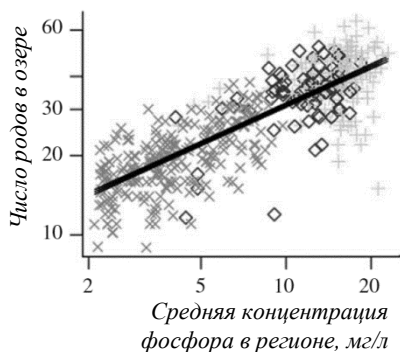


Рис. 3.2.2.4-51. Зависимости числа родов фитопланктона в озере от локальных и региональных показателей концентрации фосфора в воде. Значки показывают отдельные озера (плюсики – Финляндия, ромбики – Швеция, крестики – Норвегия). Оценка на региональном уровне проведена в квадратах $2^\circ \times 2^\circ$ (Ptasnik et al., 2010).

Однако возможно и более простое объяснение. Как видно на рис. 3.2.2.4-51, число родов начинает снижаться только когда концентрация фосфора превышает 50 мг/л, а таких озер относительно мало. Поэтому при усреднении концентрации фосфора по регионам они просто не влияют на суммарную зависимость.

Рассмотренные выше объяснения «горбатой» зависимости числа видов от продуктивности сообществ позволяют сделать следующие выводы:

- негативная зависимость числа видов от продуктивности, которую можно рассматривать как нисходящую ветвь генеральной «горбатой» зависимости, проявляется, прежде всего, в нетипичных и редких местообитаниях или условиях (в том числе сюда относятся все случаи сверхпродуктивных местообитаний и условий);

- из числа рассмотренных выше возможных объяснений «горбатой» зависимости только «гипотеза конкуренции» основана на закономерностях внутренней структуры сообществ и свойств видов, но и в этом случае понятно лишь то, что конкуренция может формировать нисходящую ветвь зависимости, но непонятно, почему параметры конкурентоспособности именно таковы, что обуславливают ее формирование;

- остальные объяснения – «гипотеза ковариации» продуктивности с другими факторами среды, «гипотеза пула видов» и случаи несоответствия масштабам интерпретации данных – опираются на различные внешние факторы, не имеющие отношения к внутренним закономерностям структуры и функционирования сообществ.

Таким образом, формальное противоречие между нашим предположением об увеличении оптимального числа видов в более «богатых» средах и эмпирическими данными о «горбатой» форме корреляции между числом видов и продуктивностью сообществ может быть преодолено несколькими путями, из которых с позиций принципа оптимального разнообразия наиболее интересны две:

- гипотеза о том, что снижение числа видов в наиболее продуктивных местообитаниях объясняется одновременным увеличением их нестабильности, что прямо соответствует нашим предположениям о сокращении оптимального числа видов в нестабильных средах;

- «гипотеза пула видов», которая объясняет сокращение числа видов в наиболее продуктивных местообитаниях нехваткой адаптированных к ним видов, также вполне соответствует принципу оптимального разнообразия (о возможных механизмах работы принципа в условиях недостатка видов см. раздел 4.2.4).

Кроме того, как будет показано ниже, снижение числа видов при эвтрофикации, которые формируют существенную часть нисходящей ветки «горбатой» зависимости, можно рассматривать в рамках нашей гипотезы как переход сообщества на более раннюю стадию сукцессии в результате увеличения потока ресурсов (см. раздел 4.2.1.4).

3.2.3. Стабильность среды



К данной группе факторов можно отнести показатели стабильности погоды и климата, колебаний поступления питательных веществ в среду, интенсивности и предсказуемости циклических природных изменений (например, приливов и отливов) и другие явления, связанные с колебаниями параметров внешней среды во времени⁴². Важнейшей характеристикой степени стабильности/нестабильности среды является временной масштаб колебаний условий среды. Если скорость колебаний существенно превышает время жизни организмов, то они воспринимаются популяцией как последовательные однонаправленные изменения среды. Мы не рассматриваем этот вариант. Наши модели и все дальнейшие рассуждения рассматривают колебания, сопоставимые с длиной цикла размножения организмов (или происходящие быстрее), которые воспринимаются популяцией как ненаправленные случайные отклонения условий среды на каждом цикле размножения.

Существуют две противоположные точки зрения на то, как колебания условий среды могут влиять на видовое богатство. Одна из них подразумевает, что в нестабильной среде особи должны иметь более широкие зоны индивидуальной толерантности, а виды – более широкие экологические ниши. Поэтому в флуктуирующей среде число видов должно быть ниже, чем в стабильной. Наша гипотеза соответствует этому подходу (см. раздел 2.3). Другая точка зрения, наоборот, считает колебания условий среды одним из факторов, позволяющих избежать действия конкурентного исключения, что дает возможность сосуществования многих видов на одном и том же наборе ресурсов, то есть способ-

⁴² Природные и антропогенные нарушения сообществ, которые запускают сукцессионные процессы, рассмотрены в разделе 3.4.6.2.

ствует высокому видовому разнообразию. Иллюстрацией этих двух точек зрения могут быть два противоположных мнения о влиянии сезонности климата на число видов. В соответствии с одним из них, сезонный климат препятствует специализации видов и снижает их число (Пианка, 1981; см также о «гипотезе климатической вариабельности» в разделе 3.2.3.3). Другой подход подразумевает, что в сезонном климате, наоборот, может сосуществовать больше видов за счет разделения временных ниш, когда разные виды используют ресурсы в разные сезоны (Бигон и др., 1989). Очевидно, что анализируя показатели стабильности среды, необходимо, отделять сезонные и другие предсказуемые циклические колебания, к которым организмы могут адаптироваться, от случайных и непредсказуемых изменений условий среды. Однако и в том, и в другом случае выявить зависимость видового богатства от степени нестабильности среды трудно, так как эти показатели, как правило, изменяются одновременно с количеством ресурса в среде. Например, на глобальных градиентах разнообразия сезонность климата усиливается от экватора по направлению к полюсам одновременно с сокращением доступной для организмов энергии.

Стабильность среды тесно связана с показателями стабильности популяций, которые так или иначе реагируют на колебания внешних условий. MacArthur (1955), вероятно, первым поставил вопрос о взаимосвязи числа видов и стабильности популяций в экологическом сообществе. Он предположил, что для достижения определенного уровня стабильности трофических цепей сообщества необходимо иметь либо много видов, связанных с небольшим числом жертв (с узкой пищевой специализацией), либо меньшее число видов, связанных с большим числом жертв (потребляющих широкий спектр пищевых ресурсов). Другими словами, сообщество, состоящее из видов-специалистов, будет устойчивым, если в нем много видов, а сообщество из малого числа видов будет устойчивым, эти каждый из них потребляет широкий спектр ресурсов.

May, MacArthur (1972) добавили в модель Лотки-Вольтерры вариабельность среды и показали, что для устойчивого сосуществования видов в флуктуирующей среде степень перекрывания их ниш должна уменьшаться либо за счет увеличения расстояния между центрами ниш, либо за счет сужения ниш. Поскольку второе условие трудно выполнимо в нестабильной среде, то адаптация сообщества будет, скорее всего, выражаться в увеличении расстояния между нишами, что приведет к уменьшению числа видов в сообществе.

Slobodkin, Sanders (1969) считают нестабильность среды основным фактором, снижающим число видов. В частности, они придерживаются гипотезы, что основная причина высокого видового разнообразия в тропиках – высокая предсказуемость тамошнего климата. Местообитания с высоким разнообразием, как правило, находятся в предсказуемых и стабильных условиях среды, где виды могут иметь узкие зоны физиологической толерантности. Это дает особям и видам возможность повышать свою конкурентоспособность в узком диапазоне факторов среды. В нестабильных местообитаниях необходимы широкие зоны индивидуальной толерантности и широкие экологические ниши видов. Поэто-

му, как отмечают авторы, в холодных и темных глубинах океанов, где очень мало доступной энергии, но очень стабильная среда, видов больше, чем в теплых эстуариях с большим количеством ресурсов, но нестабильной средой.

На основании этих теоретических рассуждений было сделано два взаимосвязанных предположения:

- число видов должно снижаться в нестабильной среде;
- индивидуальные зоны толерантности и экологические ниши видов должны расширяться в нестабильной среде.

Оба теоретических предположения совпадают с выводами из моделей оптимального разнообразия о том, что в нестабильной среде увеличивается оптимальное внутривидовое разнообразие, то есть ширина ниши, и уменьшается оптимальное число видов в сообществе (см. раздел 2.3, выводы 8 и 9).

3.2.3.1. Стабильность среды и число видов

MacArthur (1975) на примере брюхоногих моллюсков, птиц и млекопитающих западного побережья Северной Америки (от Панамы до Аляски) показал, что между диапазоном температур⁴³ и числом видов существует отрицательная корреляция (рис. 3.2.3.1-1). Он предложил для аппроксимации выявленных зависимостей формулу $s = A \ln(1+B/\eta)$, где S_T – число видов, η – мера флуктуаций условий среды, A и B – некоторые параметры⁴⁴.

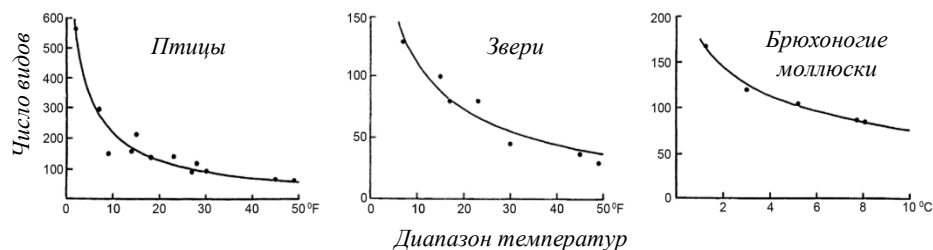


Рис. 3.2.3.1-1. Примеры зависимостей числа видов животных от диапазона температур, которые приводит Мак-Артур (1975).

Однако, как пишет сам МакАртур, возможна и другая интерпретация этих результатов, которую предложил Мэй. Если η – показатель, который препятствует увеличению числа видов, то $1/\eta$ – показатель, который способствует это-

⁴³ Мак-Артур использовал разницу между среднемесячными температурами июля и января.

⁴⁴ Интересно, что Мак-Артур сопоставляет эту зависимость с теоремой о шуме в канале связи из теории информации: $R = A \ln(1+B/\eta)$, которую в свою очередь он ассоциирует с эволюционными процессами. R – скорость эволюции, возможно пропорциональная числу наблюдаемых видов, η – средовой шум, который не позволяет разделить ресурсы на узкие ниши и противодействует увеличению числа видов, аналогично тому, как шум в канале связи не позволяет разделить диапазон на много узких поддиапазонов.

му, например, продуктивность. И, действительно, хорошо известно, что диапазон колебаний температуры, как правило, увеличивается с юга на север одновременно с сокращением количества доступной для организмов энергии. МакАртур сопоставил данные о числе видов птиц с показателем эвапотранспирации и получилось, что число видов снижается при снижении этого показателя, что соответствует снижению количества доступной энергии. Правда, как пишет МакАртур, соответствие оказалось хуже, чем для диапазона температур. Все же, надо признать, что данные МакАртура не могут однозначно доказать, что число видов снижается при росте нестабильности среды.

Трудность разделения факторов богатства и стабильности среды – обычное явление при интерпретации данных о природных сообществах. Так, с этой проблемой столкнулись Fraser, Currie (1996) при проверке гипотезы о влиянии величины температурных колебаний на разнообразие родов кораллов. Связь была обнаружена, но было трудно отделить влияние увеличения колебаний температуры от снижения ее средних значений при удалении от экваториальной зоны, поэтому однозначных выводов сделать не удалось. Аналогичная проблема мешает анализу данных авиаучетов 25 видов крупных (вес тела выше 10 кг) травоядных млекопитающих в Кении за 11 лет (1982 – 1993), которые показывают, что число видов увеличивается при росте средних показателей NDVI⁴⁵, то есть при росте продуктивности сообществ, и снижается при увеличении межгодовых колебаний NDVI⁴⁶ (рис. 3.2.3.1-2, Oindo, 2002). Однако, если сопоставить данные о средних показателях NDVI и его колебаниях, то также выявляется отрицательная корреляция (хотя и довольно слабая), то есть более продуктивные районы Кении отличаются более стабильным климатом (что понятно, так как средняя продуктивность сильно снижается во время климатических аномалий, например засух). В результате опять трудно отделить влияние на число видов нестабильности среды от влияния количества ресурса.

В мета-анализе исследований о распределении видового разнообразия в океанах Tittensor et al. (2010) выявлена негативная связь с диапазоном колебаний температуры для 4 из 13 групп, для других групп такой связи не выявлено (напомним, что этот мета-анализ показал, что основным фактором океанического разнообразия является температура поверхности океана).

Как мы отмечали выше (см. раздел 3.2.2.4), одновременное увеличение степени нестабильности среды и продуктивности – одна из гипотез, объясняющих негативные зависимости числа видов от продуктивности и нисходящую ветвь «горбатых» зависимостей.

⁴⁵ Normalized Difference Vegetation Index – вегетационный индекс, который оценивает на основании спектральных характеристик космических снимков количество хлорофилла, а через него – плотность и функционирование растительности.

⁴⁶ Межгодовые колебания NDVI вычислялись для каждого месяца, а потом усреднялись для того, чтобы выявить влияние различных погодных аномалий (засух, сильных дождей) на животных.

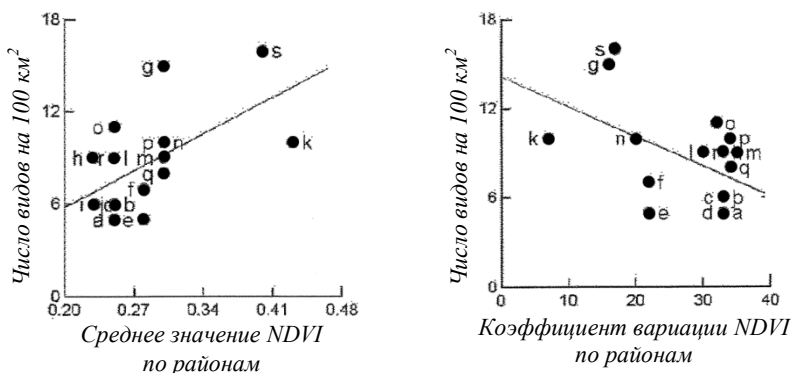


Рис. 3.2.3.1-2. Увеличение числа видов в районах с более высокими средними значениями NDVI и снижение числа видов в районах с более высоким коэффициентом вариации показателей NDVI (Oindo, 2002).

Степень нестабильности среды часто привлекается для объяснения унимодальной зависимости числа видов с глубиной (см. 3.2.1), а именно – для объяснения снижения числа видов при подъеме со средних глубин к мелководью. Например, Rex (2005) считает, что если снижение числа видов по мере увеличения глубины объясняется сокращением поступления туда органики сверху (в соответствии с гипотезой «виды-энергия»), то сокращение числа видов по мере приближения к поверхности объясняется увеличением нестабильности и пульсирующим поступлением пищи. Уиттекер объясняет рост числа видов бентоса от мелководья до средних глубин увеличением стабильности среды или увеличением стабильности в какой-то период эволюции бентосных сообществ. В стабильных условиях на глубине способны выживать больше видов, которые в ходе совместной эволюции развиваются по пути дифференциации ниш.

В историческом аспекте число видов со степенью стабильности среды связывает «гипотеза рефугиумов», которая предполагает влияние локальной и региональной эоклиматической стабильности на процессы формирования биоразнообразия (обзор исследований на примере Амазонии см.: Haffer, 1997). Пики эндемизма и видового разнообразия обнаружены в районах климатической стабильности в Андах⁴⁷ (Fjeldsa et al., 1999), в тропических лесах северо-востока Австралии (Graham et al., 2006) и в других регионах, где на протяжении длительных периодов условия изменялись меньше, чем на окружающих пространствах. Данная гипотеза говорит о том, что сообщества, сохранявшиеся в рефугиумах без нарушений, имеют больший эволюционный возраст, то есть речь идет не о соответствии оптимальных уровней разнообразия условиям среды, а

⁴⁷ Как отмечает автор, те же районы являются центрами индейских культур и всегда имели более высокую плотность населения.

об изменении показателей разнообразия в ходе исторического развития сообществ. Этот аспект мы рассматриваем ниже, в разделе 4.4.2.

Таким образом, имеется ряд эмпирических подтверждений предположения о снижении оптимального числа видов в менее стабильных средах, сделанного на основании принципа оптимального разнообразия.

3.2.3.2. Стабильность среды и ширина экологической ниши

Чем определяется ширина ниши – один из основных вопросов в экологии сообществ. Предложена масса гипотез о ведущих факторах формирования ширины экологических ниш. В их числе: внутривидовая и межвидовая конкуренция за ресурсы, компромисс (trade-off) видовых адаптаций, уровень обеспеченности ресурсами (см. «гипотезу специализации» в разделе 3.2.2.1). Также в качестве факторов, влияющих на ширину экологической ниши были предложены устойчивость к хищникам, затраты на поиск полового партнера, специфические для разных местообитаний процессы накопления мутаций, затраты на поиск подходящего местообитаний, высокая цена информационных процессов (см. например, Nosil, 2002). В данном разделе нас интересует, как на ширину экологической ниши и внутривидовое фенотипическое разнообразие может влиять нестабильность среды.

МакАртур на основе своей идеи о взаимосвязи стабильности популяций с шириной экологической ниши, которую мы упоминали выше, предложил гипотезу о связи ширины ниш с географической широтой. Согласно ей, в высоких широтах, характеризующихся менее стабильными условиями по сравнению с тропиками, виды должны иметь более широкие ниши (MacArthur, 1972). Vázquez, Stevens, (2004) предприняли попытку проверки этой гипотезы, а именно – ее следующих основных предпосылок а) вариабельность среды увеличивается с юга на север; б) вариабельность численности популяций растет с юга на север; в) ширина ниш и вариабельность численности популяций связаны негативной зависимостью⁴⁸. Анализ метеорологических данных показал, что вариабельность температур увеличивается с юга на север, а вариабельность количества осадков, наоборот, сокращается. Поскольку водообеспеченность особенно важна именно на юге, то сделать однозначный вывод о более стабильных условиях в южных широтах нельзя. Второе предположение авторы проверяли на основе данных о 12 таксонах (млекопитающие, птицы, насекомые) Global Population Dynamics Database и пришли к выводу, что оно не подтверждается. Проверка третьего предположения была сделана на основе литературных данных о 13 видах растений и животных. Ширина ниши для животных оценивалась по числу видов пищи, числу типов местообитаний, числу видов растений-хозяев, числу видов хозяев (для паразитов), для растений – по числу видов опылителей.

⁴⁸ В соответствии с гипотезой МакАртура, виды, связанные с большим числом жертв в пищевых сетях, имеют более стабильные популяции.

12 из 13 примеров показали, что негативная связь между шириной ниши и вариабельностью численности имеется, хотя в целом эта зависимость оказалась статистически недостоверной.

Таким образом, гипотеза МакАртура о связи ширины ниши с географической широтой, несмотря на наличие некоторых эмпирических данных в ее пользу, не подтвердилась. Однако этот вывод не так важен для нас, поскольку для проверки справедливости предположений принципа оптимального разнообразия важна не географическая широта, а степень нестабильности среды, между которыми, как выяснилось, нет прямой зависимости. В то же время, чрезвычайно интересен вывод о том, что имеются указания на корреляцию (хотя и не достоверную) между шириной ниши и степенью стабильности популяций, которая может косвенно указывать на существование этих популяций в менее стабильной среде (конечно, со многими оговорками). Кроме того, имеются другие данные о том, что в нестабильной среде ширина экологической ниши и внутривидовое разнообразие имеют тенденцию увеличиваться. Считается, что колебания условий среды и непредсказуемость местообитаний – один из главных факторов, препятствующих специализации и вынуждающих поддерживать широкую нишу. В частности, много работ посвящено вопросам специализации насекомых на растениях-хозяевах. В них показано, что в стабильных местообитаниях возможна узкая специализация, а в нестабильных насекомые вынуждены сохранять широкий спектр растений-хозяев (см. например, Strong et al., 1984).

Как мы упоминали выше, ширина экологической ниши популяции является суммой внутри- и межфенотипических компонентов (см. рис. 2.2.3-5). В нестабильной среде могут увеличиваться как тот, так и другой компоненты.

Ряд работ из числа экспериментов и наблюдений в природе, показывают, что в менее стабильных условиях может возрасти уровень фенотипического разнообразия потомства (то есть межфенотипический компонент ниши) (см. Crean, Marshall, 2009; Jacobs, Podolsky, 2010). Например, показано, что вариабельность размеров личинок лобстеров в менее стабильных прибрежных местообитаниях выше, чем у лобстеров из удаленных от берега более стабильных местообитаний (рис. 3.2.3.2-1). Другим примером можно считать исследование Bradshaw (1991), в котором было показано, что виды растений, которые не способны заселять промышленные отвалы с повышенным содержанием тяжелых металлов, имеют меньшую генетическую и фенотипическую вариабельность, чем те, которые способны это делать (цит. по: Kellermann et al., 2009).

Иногда не удается зафиксировать ожидаемое увеличение фенотипического разнообразия особей. Пианка (1981) приводит в качестве примера работу Soule и Stuart, которые предположили, что виды с широкой экологической нишей должны характеризоваться большей фенотипической изменчивостью, чем виды с узкой нишей. Однако они не смогли показать, что видам-генералистам (например, воронам) присуща большая морфологическая изменчивость. Это может объясняться тем, что большая ширина ниши у этих птиц обусловлена внутривидовым компонентом, то есть широтой индивидуальных ниш

птиц. Также, возможно, что при морфологическом единообразии особи в популяции различаются поведением, что также позволяет существенно расширять экологическую нишу популяции. В разделе 3.3.1.1 приведен пример с дарвиновыми выюрками, которые морфологически одинаковы, но проявляют высокую степень индивидуальной специализации в приемах добывания корма.

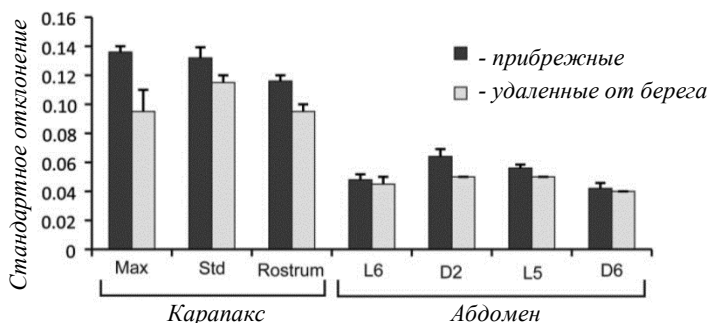


Рис. 3.2.3.2-1. Вариабельность размеров личинок лобстеров из двух типов местообитаний (Jacobs, Podolsky, 2010).

Подтверждением того, что ширина индивидуальной толерантности особей расширяется в нестабильных условиях, могут служить данные обследования 8 локальных популяций⁴⁹ нерки на реке Фрезер (Британская Колумбия, Канада). В этом исследовании было показано, что ширина индивидуальной толерантности особей к температурному режиму существенно изменяется в разных локальных популяциях и зависит от исторического диапазона температур, который выносила данная локальная популяция (Eliason et al., 2011). Kellermann et al., (2009) сравнивая физиологическую устойчивость разных видов дрозофилы, показали, что мухи из широко распространенных видов имеют более обширную зону устойчивости к холоду и иссушению, чем мухи из узкоареальных тропических видов (рис. 3.2.3.2-2). Генетическая вариабельность у них также оказалась выше. Другие примеры расширения ниши видов в нестабильной среде приведены в следующем разделе.

⁴⁹ Нерка возвращается на нерест точно в то место, где родились, поэтому дифференциация на локальные популяции высока. На Реке Фрезер насчитывается до 100 локальных популяций (Eliason et al., 2011).

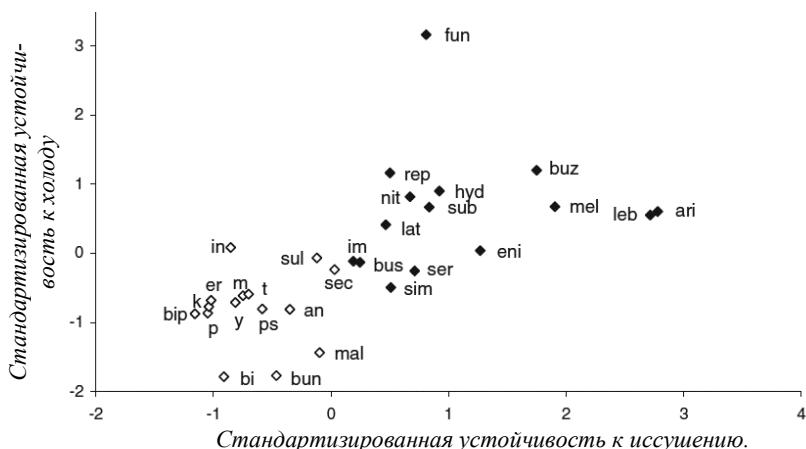


Рис. 3.2.3.2-2. Устойчивость к холоду и иссушению широко распространенных видов дрозофилы (темные ромбы) и тропических видов (светлые ромбы) (Kellermann et al., 2009).

Таким образом, ряд эмпирических наблюдений соответствует нашему предположению об увеличении внутривидового фенотипического разнообразия и ширины экологической ниши популяций в менее стабильных средах, сделанному на основании принципа оптимального разнообразия (см. раздел 2.3. выводы 5, 8, 9).

3.2.3.3. Стабильность среды и сопряженные изменения числа видов и ширины их ниш

Косвенным подтверждением того, что при увеличении нестабильности среды расширяются экологические ниши и снижается число видов, может служить так называемое «правило Рапопорта», которое было предложено для объяснения увеличения видового разнообразия от полюсов к экватору. Это правило говорит о том, что широтная протяженность ареалов (число градусов широты, на которых встречается данный вид) увеличивается от экватора к полюсам. Одно из объяснений этой закономерности – «гипотеза климатической вариативности» (Stevens, 1989), предполагающая, что из-за сезонных колебаний климата организмы, обитающие в высоких широтах должны обладать широкой зоной индивидуальной толерантности, что, в свою очередь, дает им возможность обитать на более обширных ареалах. Южные организмы имеют более узкие зоны климатической толерантности и более ограниченные ареалы. Стивенс подтвердил эту гипотезу на данных о видовом разнообразии Северной Америки (рис. 3.2.3.3-1). Позже он предложил использовать это правило также для объяснения изменений видового разнообразия на градиентах высоты и глубины (Stevens, 1992, 1996).

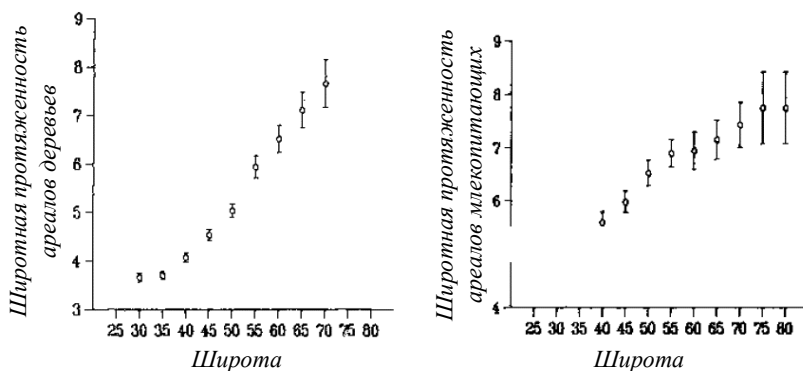


Рис. 3.2.3.3-1. Примеры зависимости широтной протяженности ареалов из работы Stevens (1989): средняя широтная протяженность ареалов видов североамериканских деревьев (число видов слева направо: 267, 324, 273, 182, 118, 47, 29, 17, 6) и млекопитающих (214, 176, 148, 117, 95, 71, 53, 40, 8, 8), встречающихся в зонах шириной 5°.

Данные, поддерживающие эту гипотезу, были получены для многих таксономических групп растений и животных (Addo-Bediako et al., 2000; Hernandez Fernandez, Vrba, 2005). Так, анализ распространения 245 крупных наземных млекопитающих (все отряды, кроме рукокрылых, насекомоядных, зайцеобразных, грызунов и прыгунков) в Африке показал, что индекс биомной специализации, то есть число природных зон⁵⁰, в которых встречается вид, закономерно увеличивается в направлениях от экватора к северу и югу⁵¹ (рис. 3.2.3.3-2, Hernandez Fernandez, Vrba, 2005). Сопоставление распространения видов с метеорологическими данными показало, что температурная вариабельность (среднегодовой диапазон колебаний температуры, то есть разница между средней температурой самого теплого и самого холодного месяцев) объясняет около 70% картины распределения видового богатства. Таким образом, авторы показали, что правило Рапопорта на протяжении Африканского континента выполняется.

Кроме того, обнаружена положительная зависимость размера ареалов деревьев и кустарников Северной Америки от диапазона температур (разница между средними максимальными температурами июля и минимальными температурами января), что подтверждает «гипотезу климатической вариабельности» (см. Pither, 2003). Как сказано выше, более широкие ареалы видов свидетельствуют о более широких диапазонах условий, в которых они могут существовать, что можно сопоставить с расширением их экологической ниши. Таким образом,

⁵⁰ Авторы выделяют на территории Африки 13 природных зон, а также учитывают вертикальную зональность в горных регионах (Hernandez Fernandez, Vrba, 2005).

⁵¹ Существенные отклонения от этой картины показали отряды приматов и парнокопытных, особенно в зоне Сахары и к северу от нее.

данные, подтверждающие эту гипотезу, могут свидетельствовать о расширении экологической ниши видов при увеличении степени нестабильности среды.

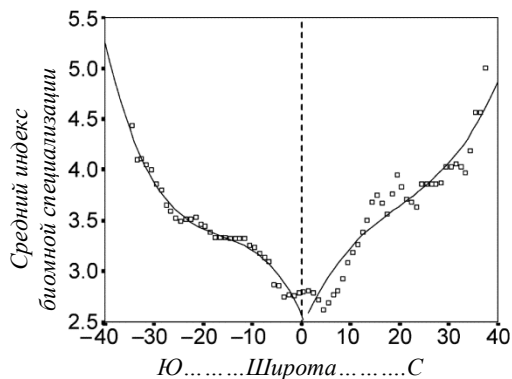


Рис. 3.2.3.3-2. Средний индекс биомной специализации (число биомов, в которых встречается вид) в зависимости от широты на протяжении Африки (Hernandez Fernandez, Vrba, 2005).

Чернов (2005) приводит многочисленные примеры расширения экологических ниш видов при одновременном сокращении их числа в экстремальных условиях Севера. Так, по данным Есюнина и Козьминых, разнообразие жуков-мертвоедов в гипоарктике Урала сокращается до 3-4-х видов, при этом один из них захватывает весь спектр экологических ниш этой группы жуков, а еще севернее он остается единственным представителем семейства и обитает в широком спектре местообитаний. Другие примеры расширения экологических диапазонов видов на Севере рассмотрены в разделе 3.3.1.

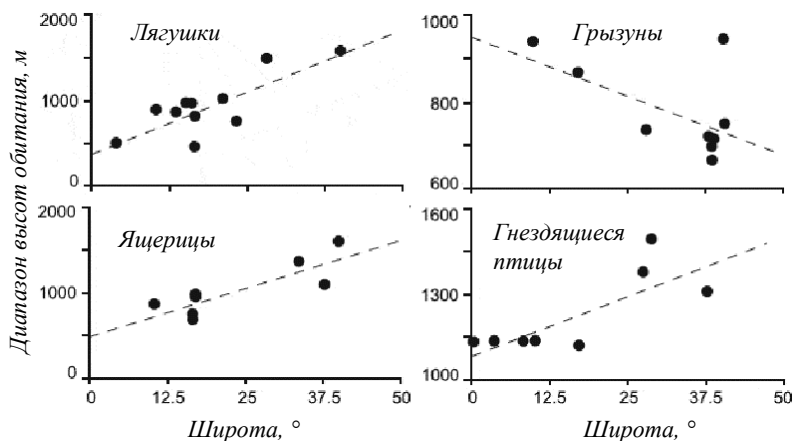


Рис. 3.2.3.3-3. Зависимость диапазона высот обитания позвоночных животных от широты (показаны данные о распространении животных в пределах сходных по высоте горных регионов) (McCaïne, 2009).

В горах тоже найдены подтверждения «гипотезы климатической вариабельности» (McCain, 2009). Анализ литературных данных о распространении 16500 видов позвоночных (млекопитающих, птиц, рептилий, земноводных) на 170 горных склонах в топиках и в умеренных широтах показал, что диапазон высоты их местообитаний по мере удаления от экватора увеличивается (рис. 3.2.3.3-3). Исключением явились только грызуны, что можно объяснить их склонностью строить норы и продолжать активно жить и размножаться под снегом зимой.

В глобальном масштабе закономерности изменения числа видов и площади их ареалов маскируются широтным распределением площади суши. Анализ глобального распределения более 5000 видов птиц показал, что глобальный широтный градиент размеров их ареалов⁵² существует, но он направлен не от полюсов к экватору, как это предсказывает правило Рапопорта, а имеет пик около 60 с.ш. и затем снижается на юг с некоторым «прогибом» в районе экватора, что практически совпадает с площадью суши (Orme et al., 2006; рис. 3.2.3.3-4). Внутри отдельных биогеографических зон и полушарий лишь в 7 из 13 случаев площадь ареала возрастала с широтой, и при этом 6 из таких случаев были в северном полушарии. Самые маленькие ареалы сосредоточены на островах и в горных регионах тропиков, в то время как обширные тропические регионы, такие как бассейн Амазонки, позволяет существовать более обширным ареалам. Из этого можно сделать вывод, что размер ареалов во многом определяется размером доступной площади.

Второе предсказание правила Рапопорта заключается в том, что большое видовое разнообразие в тропиках объясняется малым размером ареалов. Это положение подтвердилось лишь частично. Корреляция между площадью ареалов и видовым разнообразием имеется, но между протяженностью ареалов по широте и видовым разнообразием – отсутствует (рис. 3.2.3.3-4, Orme et al., 2006).

«Гипотеза климатических экстремумов» говорит о том, что для распространения видов на север важнее толерантность к минимальным температурам, а не к диапазону колебаний температур. В частности, устойчивость к морозу считается одним из основных факторов, ограничивающих распространение деревьев на север. На примере 145 видов деревьев и кустарников Северной Америки показана отрицательная зависимость размера ареала от минимальной температуры января, регистрируемой в пределах ареала (см. Pither, 2003). Gaston, Chown (1999) на примере высотного распределения навозных жуков показали, что пределы их распространения обусловлены устойчивостью к низким температурам, а не к высоким. Это оказалось верно и в отношении широтного распределения насекомых (рис. 3.2.3.3-5). Эти данные подтверждают физиологические основы правила Рапопорта (Addo-Bediako et al., 2000).

⁵² Средняя площадь ареала птиц – $2,82 \times 10^6$ км²; медиана распределения площадей ареала птиц – $0,87 \times 10^6$ км². Больше четверти видов имеют маленькие ареалы – менее 225000 км²

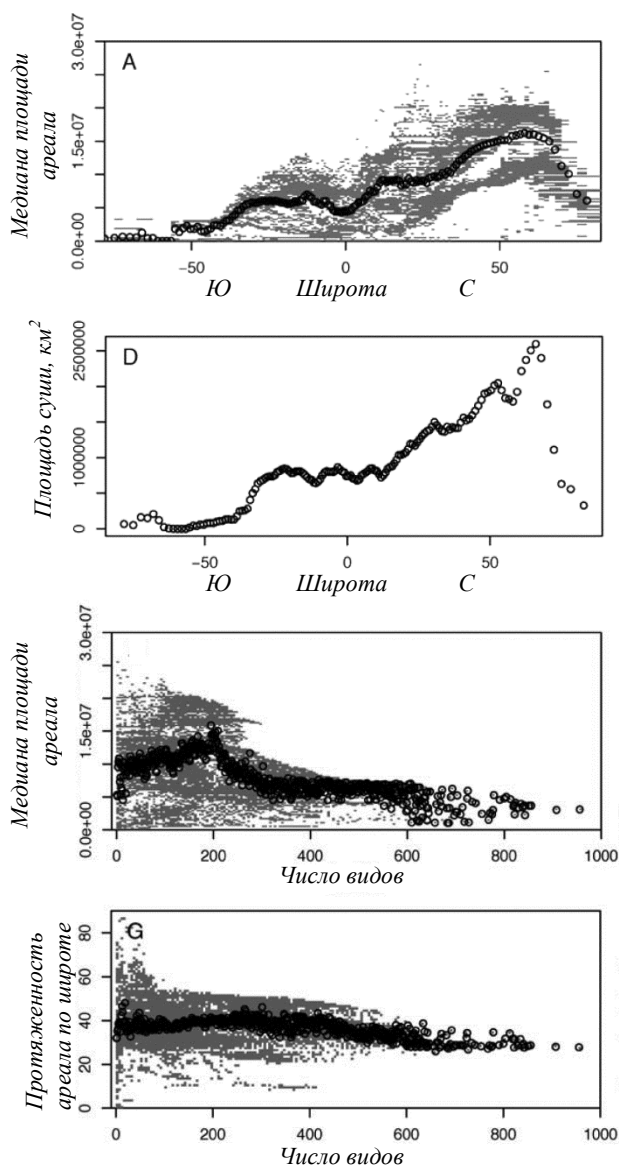


Рис. 3.2.3.3-4. Распределение размеров ареалов птиц в зависимости от широты (сверху); площадь суши на разной широте; зависимость площади и широтной протяженности ареалов от видового разнообразия. Серые точки – значения для отдельных квадратов 1 x 1°, кружки – средние значения для данной широты (Orme et al., 2006).

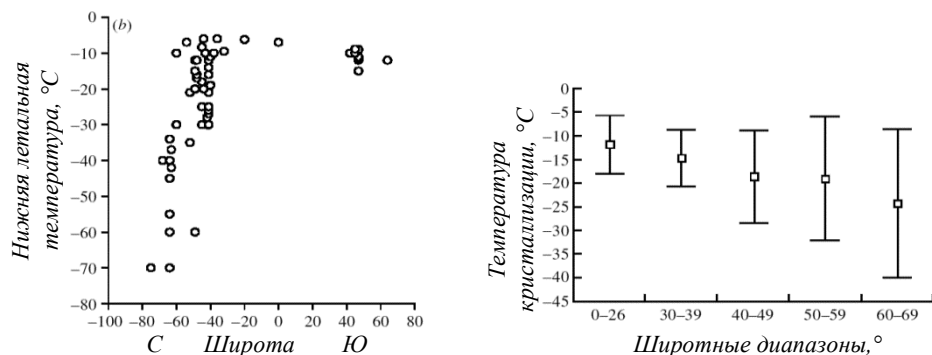


Рис. 3.2.3.3-5. Понижение критических нижних температур для насекомых при продвижении от экватора к полюсам (Addo-Bediako et al., 2000).

На региональном уровне подтверждением правила Рапопорта являются данные Bonn et al. (2004) о видовом разнообразии птиц в Южной Африке. Авторы показали, что при росте средних показателей NDVI диапазон значений этого показателя, при которых встречаются виды, сокращался. То же оказалось верно и в отношении средней величины ареалов видов (рис. 3.2.3.3-6). То есть виды, обитающие при более высоких показателях продуктивности, имеют более узкие ареалы и ширину ниши по значениям NDVI. Наиболее редкие виды обитают только при высоких значениях NDVI.

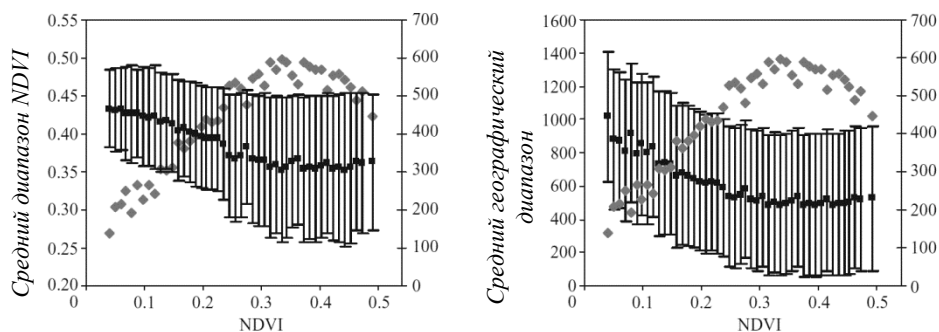


Рис. 3.2.3.3-6. Сокращение диапазона условий обитания видов по мере увеличения NDVI. Диапазон значений NDVI измерялся как диапазон значений NDVI квадратов, в которых отмечен вид. Географический диапазон встречаемости вида определялся как число квадратов, в которых отмечен вид. Серые ромбы показывают число видов в квадратах с данным значением NDVI (Bonn et al., 2004).

⁵³ Normalized Difference Vegetation Index – вегетационный индекс, который оценивает на основании спектральных характеристик космических снимков количество хлорофилла, а через него – плотность и функционирование растительности.

Однако, наряду с примерами соответствия размеров ареалов правилу Рапопорта, имеется множество примеров, когда это правило не соблюдается (см. Orme et al., 2006; Willig et al., 2003). Ряд авторов считают, что правило Рапопорта на суше работает только для северного полушария севернее 40-50°с.ш. и не работает в тропиках (Gaston et al., 1998). Это правило не работает для градиента глубины, так как большая протяженность местообитаний холодноводных рыб по глубине объясняется не их большей толерантностью к условиям, а более однообразной температурой на большой глубине (Rohde, 1996). Морские рыбы и моллюски показывают рост разнообразия от полюсов к экватору, но это не связано с ростом диапазона температур в море – в отличие от наземных местообитаний, условия в море наиболее переменны в умеренных широтах, и более стабильны в тропических и полярных местообитаниях. Если гипотеза климатической переменности верна, то морское разнообразие должно иметь пики в тропиках и в полярных местообитаниях, но этого нет. Однако есть некоторые указания на то, что сильная сезонность все-таки ведет к сокращению морского разнообразия бентоса и планктона (см. Clarke, Gaston, 2006).

Таким образом, несмотря на большое количество эмпирических подтверждений, правило Рапопорта и «гипотеза климатической переменности» не нашли статистически достоверного подтверждения в качестве главных факторов формирования видового разнообразия. Однако для нас важно не объяснение широтных градиентов видового разнообразия, а примеры снижения числа видов и увеличения ширины экологических ниш при росте неустойчивости условий среды. Как нам кажется, приведенные выше работы дают примеры таких зависимостей. Другие примеры одновременного снижения числа видов и расширения их экологических ниш приведены в разделе 3.3.1.

На локальном масштабе также имеются свидетельства одновременного снижения видового разнообразия и расширения экологических ниш при увеличении неустойчивости среды. Так, Алимов (1994) указывает, что при загрязнении водоемов, что можно считать вариантом дестабилизации среды, разнообразие понижается, причем остаются виды с широкими экологическими спектрами. В чистых водоемах обитают стенобионтные виды, в грязных – эврибионтные.

При исследовании распределения 40 видов водных беспозвоночных в 49 мелких водоемов в прибрежных скалах на северном берегу Ямайки в течение 6 лет Kolasa et al. (1998) показали, что при увеличении переменности физических и химических характеристик водоемов, во-первых, снижается число видов в них, и, во-вторых, увеличивается диапазон условий, в которых эти виды могут существовать, то есть ширина их экологической ниши (рис. 3.2.3.3-7). Экологический диапазон видов авторы вычисляли как диапазон в гиперобъеме показателей концентрации кислорода, pH, солености, температуры, интенсивности освещенности, в котором встречался тот или иной вид. Переменность местообитания вычислялась как среднее стандартное отклонение для этих переменных для каждого водоема.

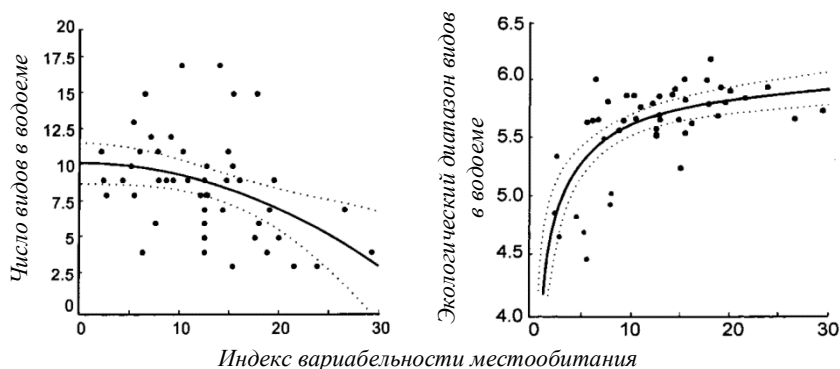


Рис. 3.2.3.3-7. Снижение числа видов и расширение их экологического диапазона при увеличении вариабельности характеристик водоемов (Kolasa et al., 1998).

Другие примеры одновременного снижения числа видов и расширения их ниш рассмотрены в разделе 3.3.1.

Таким образом, имеются эмпирические данные об одновременном снижении числа видов и расширении их экологических ниш при увеличении нестабильности среды, полученные на глобальном, региональном и локальном уровнях, что соответствует нашему предположению о снижении оптимального числа видов и увеличении оптимального внутривидового разнообразия в нестабильных средах. О возможности сопоставления эмпирических данных, полученных исследованиями глобального и континентального масштабов, с результатами нашего моделирования, мы писали выше.

3.2.4.

Выводы:

**данные о влиянии факторов среды на биоразнообразие
и принцип оптимального разнообразия**



1. Вывод о росте оптимальных значений числа видов при увеличении потока ресурса в среде, сделанный на основе принципа оптимального разнообразия, соответствует генеральной идее группы теоретических представлений о росте числа видов при увеличении количества доступной для организмов энергии в среде (группа гипотез «виды – энергия», см. 3.2.2.1). Влияние количества ресурса на ширину ниш («гипотеза специализации») на данном этапе исследований нами не рассматривается.

2. Вывод принципа оптимального разнообразия о росте оптимального числа видов при увеличении количества ресурсов в среде соответствует эмпирическим данным о положительных корреляциях между числом видов и количеством доступной энергии и между числом видов и продуктивностью сообществ, выявленным на локальном, региональном и глобальном уровнях (см. 3.2.2.2, 3.2.2.3).

3. Формальное противоречие между нашим предположением об увеличении оптимального числа видов в более «богатых» средах и эмпирическими данными о «горбатой» форме корреляции между числом видов и продуктивностью сообществ может быть преодолено несколькими путями. Два из них - ковариация количества ресурса в среде с уровнем ее нестабильности и «гипотеза пула видов» (см. 3.2.2.4) соответствуют предположениям, сделанным на основании принципа оптимального разнообразия.

4. Предположение об одновременном снижении числа видов и расширении их экологических ниш в нестабильных средах, сделанное на основании принци-

па оптимального разнообразия, соответствует теоретическим представлениям расширении ниши и сокращении числа видов в нестабильной среде, хотя они основаны на других моделях. Данное предположение подтверждается рядом эмпирических наблюдений в природе на региональном и локальном масштабах (см. 3.2.3.1 – 3.2.3.3), которые выявили одновременное снижение числа видов и расширение их экологических ниш на географических градиентах, а также при обследовании сообществ на региональном и локальном уровнях.

**3.3.
Соотношение
показателей
разнообразия биосистем**



3.3.1.

Сопряженные изменения числа видов и ширины экологических ниш



В предыдущем разделе были приведены примеры, когда в менее стабильной среде наблюдается одновременное снижение числа видов и расширение их экологических ниш. Однако большинство описанных случаев сопряженного изменения числа видов и ширины их экологических ниш (то есть фенотипической изменчивости экологически значимых признаков в популяции) являются иллюстрациями так называемых явлений «высвобождения признака», «экологического высвобождения» (см., например, Пианка, 1981) или «расширения реализованной ниши в сторону фундаментальной в отсутствии конкурентов» (Джиллер, 1988), которые в явном виде не учитывают изменений параметров среды. Считается, что в этих случаях виды расширяют свою нишу при ослаблении конкуренции со стороны других видов⁵⁴.

Имеется большое количество примеров расширения экологических ниш видов при отсутствии конкурентов на островах или в озерах, то есть в частично изолированных местообитаниях с обедненным видовым богатством (Чернов, 1982; Bolnick et al., 2010; Davidson, 1978), а также в экстремальных местообитаниях (Чернов, 2005), некоторые из которых мы рассмотрим ниже.

Полуизолированные местообитания: острова и озера

Van Valen (1965) предложил «гипотезу вариации ниш» (niche variation hypothesis). В соответствии с ней, популяции на островах эволюционировали

⁵⁴ Изменения показателей видового и внутривидового разнообразия в ходе сукцессий мы рассматриваем ниже, в разделе 4.2.1.

так, чтобы использовать более широкий спектр ресурсов, поскольку они освобождены от конкуренции с другими видами, которая имеет место на материке. Поэтому экологические ниши видов на островах должны быть более широкими, чем в многовидовых материковых сообществах. Второе предположение этой гипотезы заключается в том, что популяции с широкими нишами должны быть более вариабельны по морфологическим признакам. Сравнивая популяции 6 видов воробьиных птиц на материке (Европа) и на островах (Канарские, Азорские, Бермудские о-ва), Ван Вален показал, что на островах вариабельность клюва, которую он сопоставил с шириной ниши по питанию, выше, чем в материковых популяциях.

Позже гипотеза Ван Валена нашла подтверждение в ряде работ (см. Bolnick et al., 2003). Однако многие исследователи (в частности, изучавшие различные группы птиц, кузнечиков, хищных млекопитающих) не нашли корреляций между морфологической вариабельностью особей и шириной пищевой ниши популяции (см. Пианка, 1981; Bolnick et al., 2007). Эти неудачи можно объяснить двумя основными причинами. Во-первых, как мы упоминали выше (см. 3.2.3.2), ниша может расширяться как за счет фенотипического разнообразия особей (межфенотипический компонент ниши), так и за счет расширения индивидуального экологического диапазона особей (внутрифенотипический компонент). Во-вторых, ниша может расширяться за счет вариаций поведения особей без морфологических различий между ними. Такие случаи описаны в природе, например в отношении коксовых вьюрков (единственный вид дарвиновых вьюрков, встречающийся за пределами Галапагосских островов) на о. Кокос⁵⁵. Как известно, дарвиновы вьюрки на Галапагосских островах представлены 13 видами, которые имеют разную пищевую специализацию. Но на о. Кокс есть только один морфологически однотипный вид, который использует широкий спектр кормов за счет разных типов поведения особей. На континенте этот спектр кормов осваивают несколько специализированных семейств птиц. Наблюдения за питанием 89 индивидуально помеченных птиц показали, что разные особи специализируются на разных приемах добывания корма: сбор с веток, зондирование веток, сбор с листьев, извлечение личинок минеров из листьев, зондирование кучек сухой листвы, зондирование цветков в поисках нектара, сбор с земли и др. Причем разные особи постоянно использовали только один или небольшое число типов поведения (Werner, Sherry, 1987). Таким образом, в данном случае гипотеза о расширении ниши в отсутствии конкурентов подтверждается, хотя морфологической вариабельности не обнаружено.

Отдельного внимания заслуживает явление полиморфизма видов в условиях обедненного видового богатства. Пожалуй, наиболее многочисленные примеры формирования симпатрических внутривидовых форм при недостатке видов известны для рыб. Возможно, это объясняется тем, что озерно-речная сеть пред-

⁵⁵ О. Кокос расположен в Тихом океане на расстоянии нескольких сот километров между Галапагосскими островами и побережьем Коста-Рики.

ставляет собой систему полуизолированных местообитаний, в разной степени изолированных друг от друга, что создает идеальные условия для исследования механизмов формирования сообществ. В обзоре Robinson, Wilson (1994) приведены примеры экологических и морфологических форм у 97 видов пресноводных и морских рыб. Эти данные показывают, что внутривидовая трофическая и морфологическая диверсификация преобладает в сообществах, обедненных видами, то есть там, где, по мнению авторов, снижена или отсутствует межвидовая конкуренция. Прежде всего, это касается озер. Ниже мы приводим несколько примеров из этого обзора и из других публикаций.

Два вида солнечных окуней – синезабровый (*Lepomis machrochirus*) и обыкновенный (*Lepomis gibbosus*) – совместно обитают на обширном ареале в Северной Америке, но синезабрового окуня нет в ряде бассейнов на северо-востоке США, в частности, в регионе Адирондак. При совместном обитании синезабровый окунь питается в основном зоопланктоном, а обычный – донными беспозвоночными, например, улитками. Однако в озерах Адирондака, где синезабрового окуня нет, обычный солнечный окунь занимает и свою, и его нишу, сформировав две экологические формы – бентосоядную и планктоноядную (Robinson et al., 1993). Причем в двух озерах, куда был интродуцирован синезабровый окунь, произошло разделение ниш двух видов, как на ареале их совместного обитания (Robinson et al., 2000).

Арктические гольцы (*Salvelinus alpinus*) образуют сложный комплекс форм разной степени обособленности. Симпатрические формы, различающиеся по росту, питанию, времени созревания, продолжительности жизни, морфологии и окраске, встречаются повсеместно на всем ареале арктического гольца (Савваитова, 1989; Павлов и др., 1999). Например, в оз. Аян на плато Путорана у гольца описаны карликовая планктоноядная форма и две хищных формы – крупная озерная и озерно-речная меньшего размера (хищные формы изолированы друг от друга пространственно, а карликовая форма – изолирована экологически). Генетические различия между формами недостоверны, то есть возможен обмен генами между ними (Павлов, 1977). В озерах на архипелаге Северная Земля гольец также представлен двумя экоморфотипами – крупным и карликовым (рис. 3.3.1.1-1, Алексеев и др., 2003). В озерах Забайкалья часто обитают по 2 или 3 формы гольцов – крупная, мелкая и карликовая (Алексеев и др., 2000). Разные формы гольца занимают разные ниши в соответствии с имеющимися кормовыми ресурсами. В разных озерах степень их выраженности и обособленности друг от друга различна: от близких репродуктивно не изолированных эпигенетических экотипов до полностью изолированных группировок, морфологически различающихся на уровне «хороших» биологических видов (Савваитова, 1989; Алексеев и др., 2000).

В высокогорных водоемах Памира с крайне обедненной ихтиофауной сходную картину образования внутривидовых экоморфотипов демонстрирует представитель карповых рыб – лжеосман-нагорец *Scizopygopsis stoliczkai* (Савваито-

ва и др., 1988). В одном из обследованных озере этот вид образует несколько экологических форм – растительную, иловую, хищную, моллюсковую.

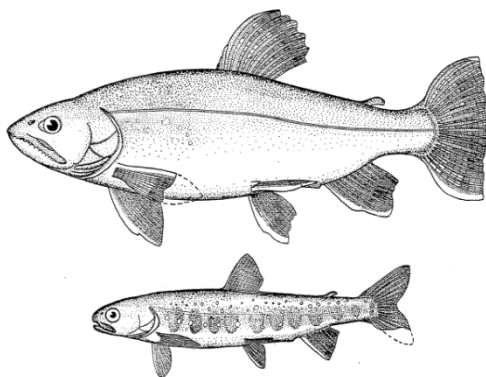


Рис. 3.3.1.1-1. Крупная (40 см) и карликовая (20 см) формы арктического гольца из озера на о. Большевик, архипелаг Северная Земля (Алексеев и др., 2003).

Еще один яркий пример внутривидовой экологической дифференциации дают усахи в озере Тана (Эфиопия), отличающемся относительно бедной ихтиофауной. Здесь описана целая группа их морфотипов, отличающихся экологическими предпочтениями (Golubtsov et al., 2002).

Конечно, примеры полиморфизма в изолированных местообитаниях демонстрируют не только рыбы. Так, Чернов (2005) приводит пример значительного полиморфизма и способности образовывать различные экотипы и жизненные формы у одного из видов тропических деревьев – *Metrosideros polymorpha*. На малых островах южной части Тихого океана, являясь единственным видом древовидных растений, этот вид представлен множеством форм – деревьями, кустарниками, стланиками на камнях. Этот пример показывает, что один вид может освоить целый спектр экологических ниш, его разные экотипы являются эдификаторами разных типов сообществ (вид – мультиэдификатор).

Ряд других примеров формирования внутривидовых экологических форм представлен ниже в разделе 4.2.4.

Экстремальные и нетипичные местообитания

В экстремальных условиях Севера на фоне общего обеднения видового богатства, многие виды демонстрируют чрезвычайную экологическую пластичность, которая обеспечивает их доминирование в различных по характеристикам местообитаниях. Это явление Чернов (2005) предлагает называть мультидоминантностью. Примеры мультидоминантов многочисленны среди арктических животных и растений. Например, дождевой червь *Eisenia nordenskioldi*, преобладающий в Сибири в сообществах тундры и северной тайги, доминирует в сообществах почвенных беспозвоночных в самых разных биотопах. На Севере экологическая роль этого полиморфного и эвритопного вида аналогична тако-

вой целого многовидового комплекса дождевых червей в европейских ландшафтах. Из растений тундровой зоны мультидоминантностью отличается осока *Carex ensifolia*, курпаточья трава *Dryas punctata*. Ива *Salix arctica* образует мелколистные прижатые к земле плети на каменистых грунтах, плотные подушки с центральным стеблем, бордюрные формы. Камнеломка *Saxifraga oppositifolia* в условиях предельного видового обеднения на островах Королевы Елизаветы входит в число доминантов большинства растительных группировок.

В этот же ряд наблюдений можно поставить и работу Hamilton, Johnston (1978), которые показали, что домовый воробей на севере Европы и Северной Америки имеет большую вариабельность размеров тела и клюва⁵⁶, чем на юге (причем это не объясняется увеличением разброса данных из-за роста среднего размера тела на севере). Однако авторы объясняют эту закономерность не адаптацией сообществ к условиям севера, а тем, что на севере у воробьев меньше конкурентов (гипотеза Ван Валена). Авторы выявили отрицательную корреляцию между вариабельностью морфологических признаков и индексом конкуренции⁵⁷ (рис. 3.3.1.2-1).

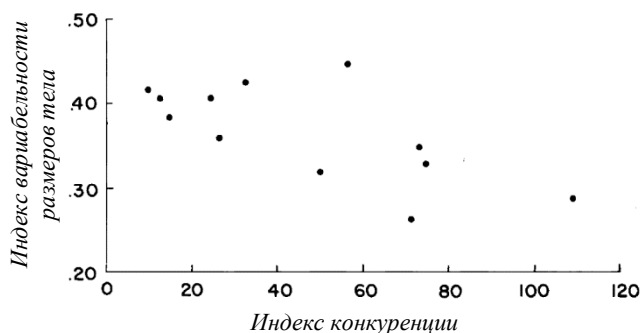


Рис. 3.3.1.2-1. Отрицательная корреляция вариабельности размеров тела домового воробья и индекса конкуренции с другими видами в Северной Америке (Hamilton, Johnston, 1978).

На другом конце диапазона обитаемой среды по отношению к Арктике находятся жаркие пустыни. Именно к таким местообитаниям относится один из классических примеров явления «экологического высвобождения» — исследование колоний муравьев *Veromessor pergandei* в пустынях Калифорнии и Аризоны (Davidson, 1978). Эти исследования показали, что в присутствии конкурирующих видов семенных муравьев у данного вида сильно снижается вариабель-

⁵⁶ Размер клюва считается индикатором размера предпочитаемого корма.

⁵⁷ Индекс конкуренции учитывает число видов-конкурентов воробьев, их численность, средний вес, долю кормов, общих с воробьями.

ность длины мандибул, а там где видов-конкурентов нет, вариабельность максимальна (рис. 3.3.1.2-2). Это значит, что при отсутствии конкурентов данный вид потребляет более широкий спектр размеров семян, что трактуется автором как явление «экологического высвобождения». При этом *Veromessor pergandei* остается в одиночестве без конкурентов в наиболее неблагоприятных условиях, в то время как в наиболее продуктивных местообитаниях его вообще замещают другие виды муравьев.

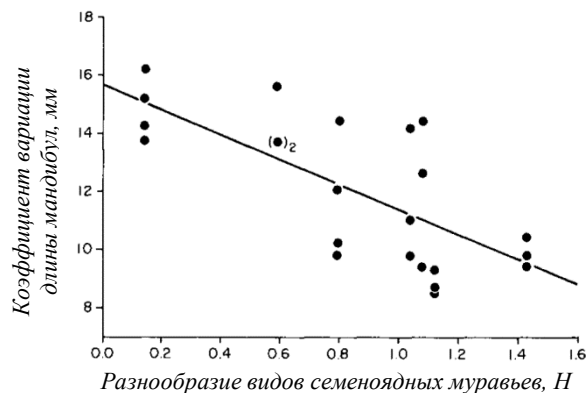


Рис. 3.3.1.2-2. Снижение вариабельности длины мандибул у *Veromessor pergandei* в присутствии видов-конкурентов. Разнообразие конкурирующих видов измеряется коэффициентом Шеннона-Винера (H) (Davidson, 1978).

В экстремальных климатических условиях сообщества испытывают действие двух важнейших факторов, которые, в соответствии с принципом оптимального разнообразия, влияют на видовое и внутривидовое разнообразие. Эти факторы – снижение количества доступной для организмов энергии в среде и общая дестабилизация среды, которая на севере выражается, прежде всего, в увеличении амплитуды сезонных колебаний. Модели оптимального разнообразия предсказывают, что при таких изменениях среды должно происходить снижение оптимального числа видов и увеличение внутривидового разнообразия, то есть ширины экологических ниш, что соответствует приведенным выше эмпирическим наблюдениям. Как отмечает Чернов (1991), в условиях севера видовое разнообразие по существу заменяется внутривидовым.

Кроме того, в сверх-экстремальных местообитаниях на границе обитаемых условий в полярных или жарких пустынях главным фактором являются «средовые фильтры», которые позволяют существовать здесь лишь небольшому числу видов. В этих экстремальных и скудных условиях они вынуждены расширять экологические ниши для того, чтобы обеспечить себя ресурсами. Эта ситуация соответствует «гипотезе специализации» (см. 3.2.2.1), которую на данном этапе исследований модели оптимального разнообразия не рассматривают.

Другим типом экстремальной среды можно считать антропогенные местообитания, в том числе загрязненные. Чернов (2005) приводит примеры расширения экологических ниш многих видов в антропогенных местообитаниях по сравнению с природными условиями, например, у серой вороны. В загрязнен-

ных водоемах число видов снижается, стенобионтные виды заменяются эврибионтными (Алимов, 1989). Снижение видового разнообразия в таких местообитаниях можно объяснить их крайней нетипичностью. В соответствии с гипотезой «пула видов» (см. 3.2.2.4), снижение числа видов в нетипичных для данного региона местообитаниях можно объяснить нехваткой адаптированных к ним видов. Очевидно, что в эти нетипичные местообитания из окружающих сообществ могут вселяться только виды-генералисты, поэтому в таких местообитаниях наблюдается «расширение» экологических ниш. В целом речь идет о нетипичных и нестационарных сообществах, то есть этот случай не имеет прямого отношения к моделируемым нами процессам.

Интересный пример отрицательной корреляции между морфологической изменчивостью⁵⁸ и видовым разнообразием в техногенной среде приводят Васильев и др., (2010). В зоне восточно-уральского радиоактивного следа исследовали 6 видов мышевидных грызунов на фоновой и радиационно-загрязненной площадках. В неблагоприятные годы, когда численность зверьков снижалась, происходило снижение индекса видового разнообразия Шеннона и увеличение морфологического разнообразия⁵⁹, причем как на контрольной, так и на загрязненной площадках (рис. 3.3.1.2-3). Причем виды-доминанты отличаются меньшей морфологической вариабельностью, что можно трактовать как результат их лучшей приспособленности к данным местообитаниям.

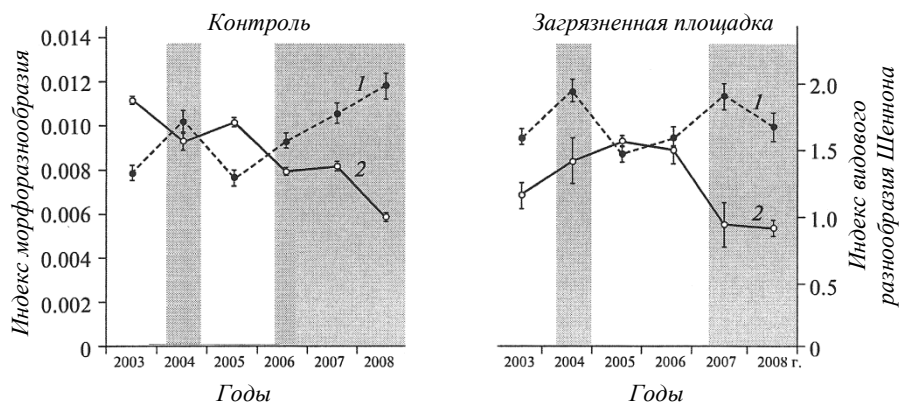


Рис. 3.3.1.2-3. Разнонаправленная динамика морфологического и видового разнообразия у мышевидных грызунов (Васильев и др., 2010).

⁵⁸ Несмотря на то, что морфологическая изменчивость не связана прямо с шириной ниши, мы считаем полезным привести здесь этот пример, как иллюстрацию возможной связи между видовым и внутрипопуляционным разнообразием.

⁵⁹ Морфологическое разнообразие авторы оценивали через объем морфопространства – многомерного пространства морфологических признаков.

Расширение экологических ниш при обеднении видового богатства в полуизолированных сообществах и экстремальных местообитаниях большинство авторов объясняют явлением «экологического высвобождения», при котором основной причиной расширения экологических ниш считается ослабление или отсутствие конкуренции со стороны других видов. Чернов (2005) предлагает включить эти случаи в категорию компенсационных явлений, когда снижение видового богатства как бы компенсируется увеличением численности видов и внутривидового разнообразия.

На основании принципа оптимального разнообразия можно предложить дополнительный механизм для объяснения одновременного снижения числа видов и увеличения внутривидового и внутривидового разнообразия. В целом эти явления соответствуют нашему выводу о разнонаправленных смещениях оптимальных показателей разнообразия на популяционном и ценоотическом уровнях при изменении условий среды (см. раздел 2.3, вывод 5).

Снижение видового богатства и расширение экологических ниш видов в экстремальных условиях Севера подтверждает наш вывод о снижении оптимального числа видов и увеличении внутривидового разнообразия в более «бедных» и нестабильных средах (см. раздел 2.3, выводы 5, 8, 9).

Формирование внутривидовых форм, занимающих различные экологические субниши, в полуизолированных местообитаниях с обедненным видовым богатством можно рассматривать как механизм достижения оптимальных значений разнообразия при недостатке видов в региональном пуле. Подробнее эта возможность рассмотрена ниже, в разделе 4.2.4.

3.3.2.

Соотношение показателей генетического и видового разнообразия



В предыдущем разделе мы кратко рассмотрели соотношения между видовым богатством и фенотипическим разнообразием внутри видов и популяций. Однако имеются также данные о соотношениях между видовым и генетическим разнообразием. Несмотря на то, что модели оптимального разнообразия на данном этапе исследований оперируют показателями фенотипического разнообразия и не рассматривают механизмы соотношения фенотипического и генетического разнообразия (см. раздел 2.2.3), мы не можем обойти стороной вопрос о соотношении генетического и видового разнообразия, поскольку некоторые выводы из этих данных формально противоречат принципу оптимального разнообразия.

Теоретически, генетическое и видовое разнообразие могут быть связаны тремя основными путями (обозначены цифрами на рис. 3.3.2-1, Vellend, 2005; Vellend, Geber, 2005).

1 - Различные факторы среды действуют на видовое и генетическое разнообразие одинаково, то есть способствуют их одновременному росту или снижению (см. Vellend, 2005). Такими факторами могут быть площадь местообитаний, интенсивность миграций организмов, антропогенные нарушения среды и другие. Например, хорошо известно, что чем меньше площадь изолированного местообитания или острова, тем меньше видов там может существовать и тем меньше численность популяций, которые будут терять генетическое разнообра-

зие из-за дрейфа генов. Миграции организмов и гетерогенность среды, наоборот, могут увеличивать одновременно как видовое, так и генетическое разнообразие. В результате могут быть выявлены отрицательные и положительные корреляции между показателями генетического и видового разнообразия, но они не будут иметь причинного смысла.

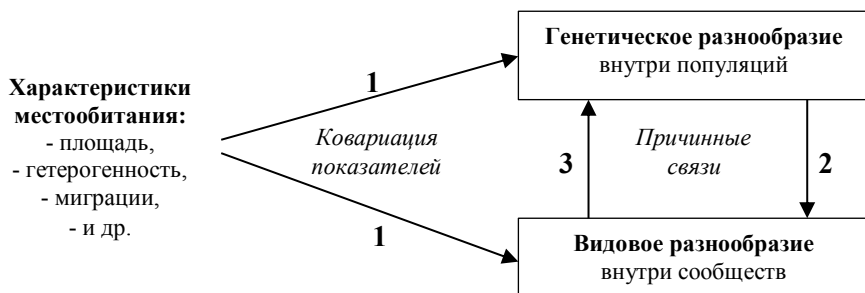


Рис. 3.3.2-1. Три основных пути связи показателей генетического и видового разнообразия в природе (Vellend, Geber, 2005).

2 - Генетическое разнообразие может влиять на видовое разнообразие. Генетическое разнообразие влияет на устойчивость и продуктивность популяций, а его сильное снижение увеличивает риск вымирания популяций и видов (см. ниже раздел 3.4.5.2). Кроме того, показано, что разные генотипы одного вида по-разному взаимодействуют с особями других видов, то есть генетическое разнообразие влияет на межвидовые взаимоотношения, в том числе на конкуренцию, а через них – на видовое разнообразие в сообществе (см. раздел 3.4.5.3).

3 - Видовое разнообразие может влиять на генетическое разнообразие за счет изменения силы и направления естественного отбора в мало- и многовидовых сообществах. Имеются две группы гипотез, которые предсказывают противоположные эффекты влияния видового разнообразия на генетическое. Одна из них – упомянутая выше «гипотеза вариации ниш» Ван Валена и ее модификации, которые говорят о том, что экологические ниши видов должны быть шире в сообществах с малым числом видов, и уже – при высоком видовом разнообразии. Если эти изменения ширины ниш сохраняются в течение нескольких поколений, то генетическое разнообразие может измениться соответствующим образом. То есть высокое видовое разнообразие будет способствовать снижению внутрипопуляционного генетического разнообразия. Вторая группа – гипотезы, основанные на механизмах, аналогичных тем, которые должны обеспечивать сосуществование конкурирующих видов за счет нейтрализации конкурентного исключения (см. раздел 4.2.2.1). Они рассматривают видовое разнообразие как фактор, увеличивающий генетическое разнообразие, поскольку разные виды по-

разному взаимодействуют с отдельными генотипами и, тем самым, поддерживают генетическое разнообразие (см. 3.4.5.3).

Эмпирические данные о соотношении видового и генетического разнообразия довольно противоречивы. Vellend, Geber (2005) проанализировали публикации о корреляциях показателей видового и генетического разнообразия в природе. 17 работ касались островов, 12 – континентальных местообитаний. На островах в подавляющем большинстве случаев была обнаружена положительная корреляция между видовым и генетическим разнообразием. Внутри континентов выявлены разнонаправленные зависимости (рис. 3.3.2-2), например:

- позитивная корреляция между разнообразием молекулярных маркеров у триллиума крупноцветкового и видовым разнообразием растений в лесах на востоке Северной Америки;
- негативная корреляция аллозимной гетерозиготности саламандры *Desmognatus fuscus* и числом совместно обитающих видов из того же рода на востоке Северной Америки;
- негативная корреляция между аллозимной гетерозиготностью березы и видовым разнообразием деревьев в Германии.

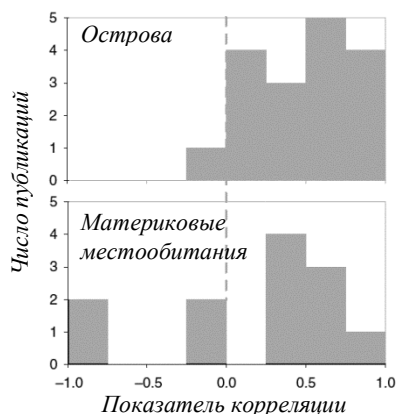


Рис. 3.3.2-2. Распределение публикаций по показателям выявленной корреляции между генетическим и видовым разнообразием (Vellend, Geber, 2005).

Остановимся на случаях выявления положительной корреляции между генетическим и видовым разнообразием, так как они формально противоречат выводам моделей оптимального разнообразия о том, что внутрипопуляционное и видовое разнообразие имеют тенденцию изменяться противоположным образом в зависимости от степени нестабильности среды.

При выявлении положительной корреляции на островах показатели видового и генетического разнообразия одинаково зависят от площади островов, то есть выявленная корреляция определяется площадью островов. На континентах в ряде случаев, когда была выявлена положительная корреляция, были обследованы

изолированные местообитания в окружении других типов сообществ, например, острова леса среди антропогенных ландшафтов (Vellend, Geber, 2005).

Положительная корреляция между видовым и генетическим разнообразием обнаружена при обследовании горных лесов в центральном Китае (Wei, Jiang, 2011), причем оба показателя изменялись синхронно на градиенте высоты. Как объясняют сами авторы, положительная корреляция между видовым и генетическим разнообразием в этом случае объясняется одновременным однонаправленным действием на оба показателя факторов среды. На средних высотах леса находятся в оптимальных условиях и наиболее продуктивны. В антропогенно нарушенных лесах зависимости между видовым и генетическим разнообразием выявить не удалось, как предполагают авторы, из-за того, что в них существенно сокращено видовое разнообразие⁶⁰.

При исследовании популяций подорожника в Германии (Odat et al., 2010) была обнаружена положительная корреляция его генетического разнообразия с числом видов травянистых растений в локальных местообитаниях. Однако оказалось, что с этими двумя показателями коварирует также обилие подорожника, то есть увеличение генетического разнообразия можно объяснить ростом плотности его популяций.

При обследовании сообществ кустарников на песчаных дюнах в юго-восточной Австралии была выявлена положительная корреляция генетического разнообразия кустарника *Banksia* и видового разнообразия на дюне (He et al., 2008). Однако оказалось, что оба показателя коварируют с высотой (но не с площадью) дюн. Дело в том, что высота дюн определяет количество запасенной в песке воды, которую могут использовать растения.

Cleary et al. (2006) на о. Калимантан обнаружили положительную корреляцию видового разнообразия бабочек и генетического разнообразия бабочки *Drupadia theda* (один из распространенных видов). Были обследованы 6 ландшафтов, в которых поймано 419 видов бабочек. В нарушенных сообществах обнаружено сильное снижение числа видов и генетического разнообразия *Drupadia theda* по сравнению со старыми лесами. Один из участков был обследован 4 раза – в 1997, 1998, 2000, 2004 гг. В 1998 г. лес на этом участке сгорел, после чего число видов на нем резко упало (с 216 до 43 видов) и постепенно восстанавливалось в последующие годы. Показатель генетического разнообразия *Drupadia theda* изменялся таким же образом, что, вероятно, можно объяснить восстановлением популяции этого вида на данном участке.

Vellend (2004) обследовал 27 изолированных участков первичных и вторичных лесов, имеющих возраст 70-100 лет, на востоке Северной Америки. Все участки были окружены полями или молодыми лесами. Автор исследовал корреляцию между видовым разнообразием травянистых растений и генетическим разнообразием триллиума крупноцветкового – широкораспространенного травянистого растения. Видовое разнообразие определялось площадью участка, а

⁶⁰ В природных лесах максимальное число видов, зарегистрированное на пробной площадке 20 x 30 м, было равно 28, а в нарушенных – только 18.

генетическое разнообразие зависело, прежде всего, от численности популяции триллиума, которая, в свою очередь, тоже определялась площадью участка. Во вторичных лесах оба показателя были ниже, но характер зависимости от площади сохранялся (рис. 3.3.2-3).

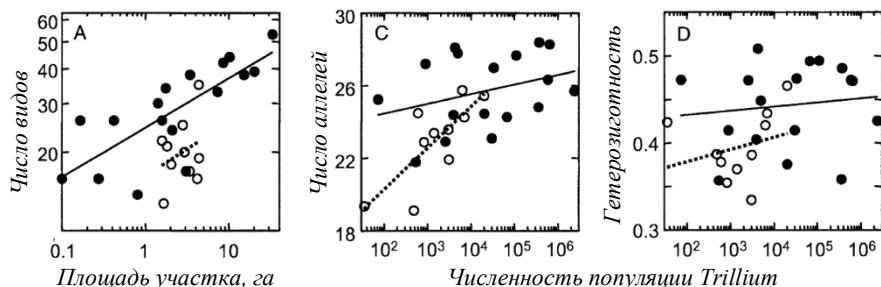


Рис. 3.3.2-3. Рост числа видов травянистых растений при увеличении площади участков (A) и рост генетического разнообразия *Trillium* при увеличении численности его популяций на разных участках (C, D). Белые кружки и пунктирные линии – вторичные леса, черные кружки и сплошные линии – первичные леса (Vellend, 2004).

Положительные корреляции между показателями видового и генетического разнообразия формально противоречат нашему выводу о тенденции противонаправленных изменений видового и внутрипопуляционного разнообразия при изменениях среды (см. раздел 2.3, вывод 5). Однако, как показано выше, положительные корреляции часто объясняются ковариацией показателей генетического и видового разнообразия с площадью сообществ, численностью популяций или степенью нарушенности сообществ, то есть не являются случаями одностороннего изменения оптимальных показателей видового и внутрипопуляционного разнообразия. Кроме того, необходимо принимать во внимание неоднозначный характер связи между генетическим и фенотипическим разнообразием, в силу которого возможны ситуации, когда на фоне сокращения фенотипического разнообразия происходит увеличение генетического разнообразия (см. раздел 3.4.5.1). Таким образом, имеющиеся данные о положительных корреляциях генетического и видового разнообразия не опровергают наши выводы, сделанные на основе моделей оптимального разнообразия.

3.3.3.

Закономерности распределения биологического разнообразия, связанные с эволюционным уровнем таксонов



На географических градиентах разнообразия происходит закономерная смена одних таксонов другими. Одна из наиболее интересных закономерностей этого явления – увеличение удельного веса более примитивных таксонов в суровых условиях, в частности при продвижении на север, многочисленные примеры которого приводит Чернов (1988).

Соотношение таксонов в арктической флоре существенно отличается от соотношения по миру в среднем. Во флоре Арктики представлено менее 1% мировой флоры покрытосеменных, 4% – мохообразных и около 10% – лишайников. Число видов лишайников и мохообразных в Арктике в 1,5 раза больше, чем цветковых, в то время как в мировой флоре, наоборот, цветковых в 5 раз больше, чем лишайников и мхов (Чернов, 2002). Мейен (цит. по Чернов, 1988) подчеркивал, что хвойные растения – одна из самых архаичных групп среди макрофитов – являются эдификаторами лесных сообществ на их широтном и высотном пределах, в наиболее суровых для деревьев условиях среды. Но и среди хвойных дальше всего на север продвигается архаичное семейство сосновых, в то время продвинутые формы, такие как кипарисовые, свойственны зонам с мягким климатом.

Среди цветковых растений в Арктике также преобладают наиболее архаичные таксоны – лютики, камнеломки, маки, несколько родов гвоздичных и крестоцветных. В то же время более продвинутые в эволюционном плане таксоны – сложноцветные, губоцветные, зонтичные – сдают свои позиции при продви-

жении на север. Например, удельный вес семейства сложноцветных в лесостепи составляет 14-15%, а в тундре – только 8% (рис. 3.3.3-1, Морозова, 2009).

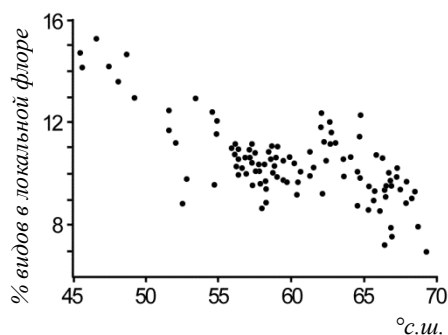


Рис. 3.3.3-1. Изменение доли семейства *Asteraceae* в локальных флорах на разной широте (Морозова, 2009).

Среди животных наблюдаются аналогичные тенденции. Жуки в мировой энтомофауне составляют до 40%, а в Арктике – около 13% и лишь 3% – в ее северной части. В фауне наземных членистоногих возрастает роль коллембол и паукообразных, в особенности клещей, и, прежде всего, их наиболее архаичных групп (Чернов, 2002). Один из самых ярких примеров – сибирский углозуб, которого систематики относят к наиболее примитивным представителям хвостатых земноводных. Именно он проникает дальше всего на север и является единственным представителем земноводных на периферии доступных для них температурных условий. Среди птиц в Арктике преобладают представители условно «нижней» половины филогенетического дерева – гагарообразные, гусеобразные, ржанкообразные. Воробьинообразные сдают свои позиции. В тундровой зоне их доля составляет около 20%, то есть меньше, чем доли ржанкообразных или гусеобразных (рис. 3.3.3-2, Чернов, 1988).

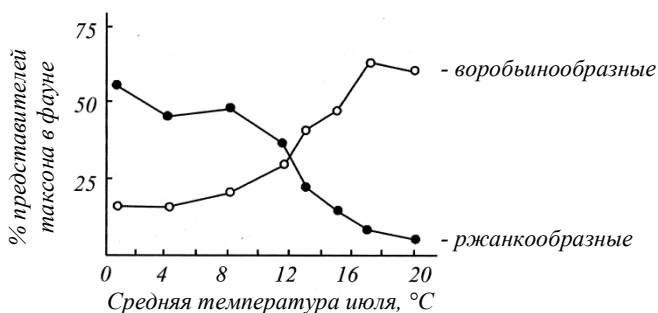


Рис. 3.3.3-2. Изменение доли ржанкообразных и воробьинообразных в зависимости от климатических условий (Чернов, 1988).

Аналогичные закономерности увеличения относительно примитивных таксонов наблюдаются и в других экстремальных местообитаниях, например, в быстро пересыхающих или промерзающих водоемах, высокогорьях, горячих и сверх-соленых водоемах и т.п. Древнейшие экологические сообщества синезеленых водорослей, господствовавшие на Земле на ранних этапах развития жизни, сегодня вытеснены в наименее благоприятные экстремальные местообитания.

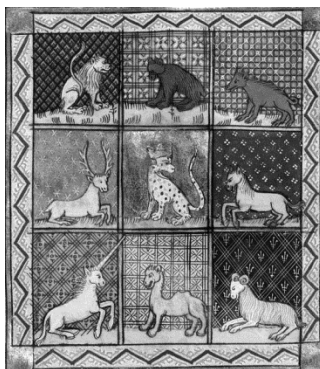
Конечно, основным фактором снижения видового разнообразия в Арктике и других «суровых» местообитаниях следует считать сокращение потока доступного для организмов энергии (см. раздел 3.2.2). Увеличение доли относительно примитивных таксонов в таких местообитаниях может объясняться тем, что относительно примитивные формы оказываются более способны к освоению суровой среды «пассивными» способами, основанными на высокой резистентности и замедлении развития (Чернов, 1988). Таким образом, изменения числа видов и характеристик эволюционной продвинутости таксонов в суровой среде – два самостоятельных процесса, однако можно предположить, что снижение эволюционного уровня организмов может усиливать сокращение числа видов в этих условиях.

Таким образом, увеличение удельного веса относительно примитивных и архайчных таксонов в экстремальных местообитаниях, в том числе в Арктике, сопровождается снижением видового богатства и увеличением внутривидового фенотипического разнообразия и разнообразия экологических форм. Эта эмпирическая закономерность соответствует предположению, сделанному на основе принципа оптимального разнообразия, о том, что повышение эволюционного уровня организмов может вести к увеличению оптимального числа видов и сокращению межфенотипического компонента их экологических ниш и, наоборот, снижение эволюционного уровня ведет к уменьшению числа видов и повышению их внутренней фенотипической гетерогенности.

3.3.4.

Выводы:

**соотношение показателей разнообразия
природных биосистем
и принцип оптимального разнообразия**



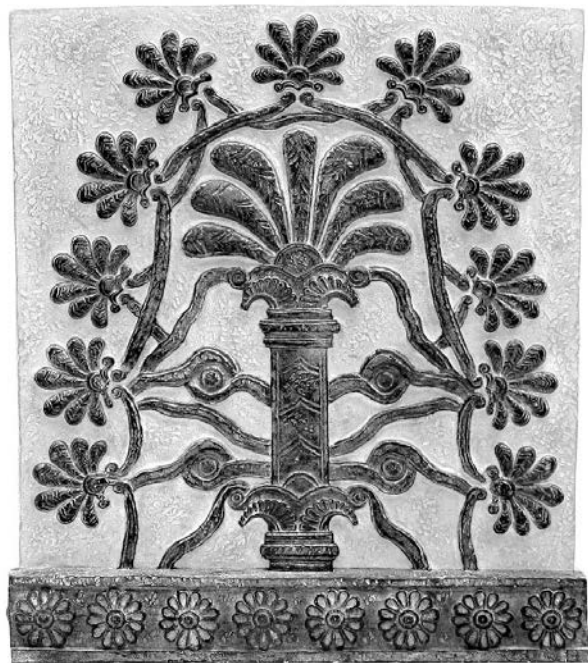
1. Расширение экологических ниш и формирование внутривидовых форм, при обеднении видового богатства в полуизолированных и экстремальных местообитаниях соответствует тенденции противонаправленного изменения оптимальных значений разнообразия на популяционном и ценотическом уровнях в моделях оптимального разнообразия.

2. Выявленные в природных сообществах положительные корреляции между показателями видового и генетического разнообразия формально противоречат тенденции разнонаправленных изменений оптимальных значений видового и внутривидового разнообразия, которую предсказывают модели оптимального разнообразия. Однако эти эмпирические корреляции объясняются, прежде всего, ковариацией показателей видового и генетического разнообразия с площадью сообществ, численностью популяций или степенью нарушенности сообществ. Кроме того, нельзя прямо сопоставлять генетическое и фенотипическое разнообразие. Поэтому можно считать, что эти положительные корреляции не опровергают принцип оптимального разнообразия.

3. Увеличение удельного веса относительно примитивных и архаичных таксонов в экстремальных местообитаниях, в том числе в Арктике, сопровождающееся снижением видового богатства и увеличением внутривидового разнообразия соответствует предположению, сделанному на основе принципа опти-

мального разнообразия, о том, что повышение эволюционного уровня организмов может вести к увеличению оптимального числа видов и сокращению межфенотипического компонента их экологических ниш и, наоборот, снижение эволюционного уровня ведет к уменьшению числа видов и повышению их внутренней фенотипической гетерогенности.

**3.4.
Биоразнообразие
как фактор
экосистемного функционирования**



3.4.1.

Второе рождение «новой» парадигмы



3.4.1.1. Биоразнообразие и условия среды: что от чего зависит?

Традиционно ключевым для экологии был вопрос о том, как разнообразие биосистем – популяций, видов, сообществ – зависит от факторов среды и от продуктивности, которая также понималась, прежде всего, как производная от условий среды. Эти вопросы были кратко освещены в предыдущем разделе 3.2. Однако еще со времен Дарвина ставился и обратный вопрос – как разнообразие биосистем регулирует их продуктивность. 150 лет назад Дарвин и Уоллес так суммировали результаты первого эксперимента с видовым разнообразием: «... было экспериментально показано, что участок земли будет давать больший урожай, если посеять несколько видов и родов трав, чем если посеять только 2 или 3 вида» (цит. по: Schmid et al., 2008). С тех пор в сельскохозяйственной науке продолжались исследования различий в продуктивности моно- и поликультур.

Что касается исследований природных систем, то, как отмечает Ricklefs (2004), до 1960-х гг. большинство работ, затрагивавших тему биологического разнообразия, относилось к областям биогеографии и эволюции. В 1960-е гг., прежде всего, благодаря работам МакАртура понятие разнообразия было включено в фокус интересов экологии. Были сформулированы новые математические гипотезы на основе модели Лотки-Вольтерры, которые объясняли, как виды могут сосуществовать вместе (см. раздел 4.2.2.1). Одум, Мак Артур, Элтон и

другие экологи высказывали идеи о том, что разнообразие видов и сложность пищевых цепей должны усиливать экосистемные функции и увеличивать их стабильность (см. Tilman, 1997 b). Появлялись отдельные исследования зависимости продуктивности от разнообразия. Так, например, Carlander в 1952 г. выявил позитивную зависимость между разнообразием пресноводных рыб и суммарной вторичной продуктивностью, которую он интерпретировал как результат более полного заполнения ниш (цит. по: Naeem et al., 2009). Bell в начале 1990-х гг. показал, что комплементарные различия между видами хламидомонад ведут к росту и стабилизации продуктивности (цит. по: Naeem et al., 2009). Также было очевидна важная роль в функционировании сообществ и экосистем отдельных видов – эдификаторов, «экологических инженеров» и ключевых видов. Кроме того, благодаря концепциям биосферы и Геи, в науку вошло представление о ключевой роли живого покрова Земли в обеспечении биосферных процессов. Однако *разнообразие* видов как фактору экосистемного функционирования еще не уделялось существенного внимания. Более того, после публикации моделей May (1973), которые показывали, что стабильность падает с ростом сложности системы, интерес к роли биоразнообразия в поддержании функционирования экосистем еще больше ослаб.

Акценты экологических исследований изменила обеспокоенность нарастающим процессом уничтожения живой природы. В начале 1980-х гг. (Ehrlich, Ehrlich) прозвучал призыв обратить внимание на то, что уничтожение биоразнообразия человеком может изменить экосистемные функции. Если раньше основное внимание уделялось ответам на вопросы, как показатели разнообразия биосистем зависят от условий среды, то теперь на первый план выдвинулся вопрос о том, влияет ли биоразнообразие на экосистемные процессы и параметры среды, и если влияет, то как. С прагматической точки зрения вопрос ставился так: нужно ли биоразнообразию, чтобы обеспечить выполнение важных для человека экосистемных функций, каков уровень нарушений биоразнообразия, при котором ущерб для благополучия человека станет ощутимым, и какова польза от сохранения биоразнообразия в сравнении с выгодами от экономического развития (см. Noorer et al., 2005; Srivastava, 2002)? Собственно, и само понятие «биоразнообразие» тоже появилось именно в это время.

Эти запросы сформировали новую быстро развивающуюся область экологических исследований, которая в англоязычной литературе получила название парадигмы «биоразнообразие – экосистемное функционирование» (Biodiversity-Ecosystem Function Paradigm, BEFP) (Naeem, 2002). Новая парадигма предусматривала активную роль биоты и ее разнообразия в формировании условий среды – от локальных экосистем до биосферы (Loreau et al., 2001 a; Naeem, 2002). До этого экология рассматривала биоразнообразие прежде всего как функцию от факторов среды (температуры, осадков, почвенного плодородия и др.) и экосистемных характеристик (продуктивности, биомассы, циклов питательных веществ и др.), которые понимались как производные от условий среды. Новая концепция «перевернула» эти связи и

стала рассматривать биоразнообразие как фактор, влияющий на экосистемное функционирование, которое, в свою очередь, влияет на характеристики среды (рис. 3.4.1.1). Если раньше биологи интересовались, прежде всего, тем, как формируется разнообразие и как оно распределено в пространстве, то теперь они стали искать ответ на вопрос, каково значение разнообразия для функционирования экосистем и биосферы (Naeem, 2002). Например, Fjeldsa, Lovett (1997) так описали это изменение хода мысли в отношении тропических лесов и климата: не понятно, в какой степени тропические леса обязаны своим разнообразием климату или наоборот, леса сформировали этот климат.

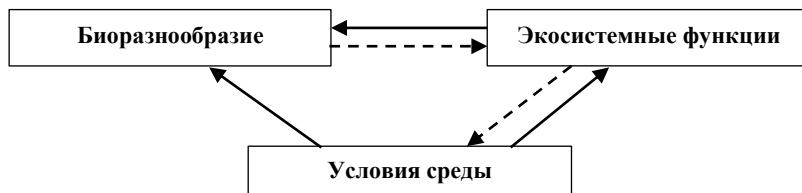


Рис. 3.4.1.1. Основные факторы в традиционной экологии (сплошные стрелки) и в парадигме «биоразнообразие – экосистемное функционирование» (пунктирные стрелки).

Конечно, парадигма «биоразнообразие – экосистемное функционирование» ни в коей мере не отменяет традиционные представления о воздействии среды на биосистемы: биоразнообразие определяется средой и воздействует на нее, экосистемные функции зависят биоразнообразия и от условий среды.

3.4.1.2. Развитие исследований по теме «биоразнообразие – экосистемное функционирование»

Формирование программы «Экосистемное функционирование биоразнообразия» («Ecosystem Functioning of Biodiversity») Научного комитета по проблемам окружающей среды SCOPE (Scientific Committee of Problems of the Environment) в 1991 г. обозначило начало быстрого развития этой области исследований. После конференции в Bayreuth (Германия) в 1991 г. исследования влияния биоразнообразия на экосистемное функционирование оформились в самостоятельную научную область (Naeem et al., 2009). В следующем году на конференции ООН по окружающей среде и устойчивому развитию была принята Конвенция о биологическом разнообразии (ратифицирована Российской Федерацией в 1995 г).

Первым результатом этой программы явилось обобщение имевшихся на тот момент знаний в книге *Biodiversity and ecosystem function* (1993), которая сформулировала первые гипотезы о влиянии биоразнообразия на показатели

экосистем и подчеркнула недостаток знаний о возможных последствиях от утраты биоразнообразия для экосистемного функционирования. Продолжение программы SCOPE базировалось на полевых обследованиях сообществ с разным уровнем биоразнообразия в лесах Европы и Восточной Азии. Однако стало ясно, что такие сравнительные исследования с трудом выявляют причинные связи из-за множества коварирующих факторов, и что их надо дополнять экспериментами. После почти 10 лет интенсивных исследований были проведены две конференции – в 1999 и 2000 гг. под эгидой the International Geosphere-Biosphere Program – Global Change and Terrestrial Ecosystems (IGBP – GCTE), которые суммировали результаты этой работы (The functional consequences..., 2002; Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives. 2002; Hooper et al., 2005). В рамках международной программы DIVERSITAS был образован ключевой проект ecoSERVICES (наряду с двумя другими проектами по биоразнообразию – BioDISCOVERY и BioSUSTAINABILITY), посвященный изучению влияния изменений биоразнообразия на экосистемные функции. Проект призван выявить эту связь на более крупных пространственно-временных масштабах и в системах большей сложности, чем это было сделано ранее, а также дать экономическую оценку экосистемных услуг и разработать методы для определения возможного экономического ущерба от утраты биоразнообразия (Bulte et al., 2005).

В целом, за последние 20 лет исследования роли биоразнообразия в осуществлении экосистемных функций стали одним из наиболее быстроразвивающихся направлений экологии. Рост работ в этой области имел лавинообразный характер (рис. 3.4.1.2-1, Balvanera et al., 2006; Caliman et al., 2010; Solan et al., 2009). С 1990 до 2006 г. в рецензируемых журналах по этой теме опубликовано 942 работы (Solan et al., 2009).

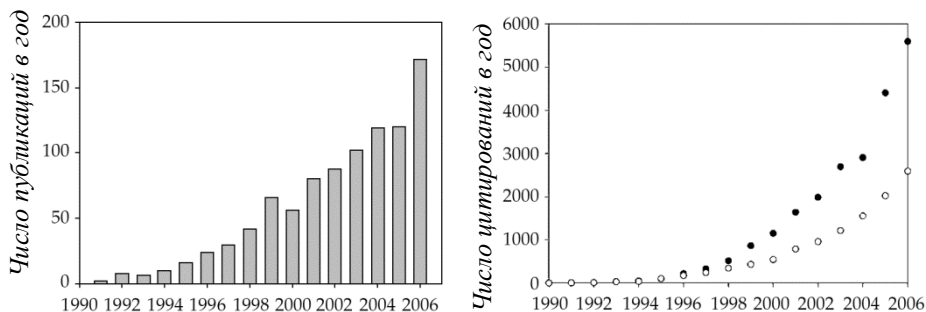


Рис. 3.4.1.2-1. Рост числа публикаций и частоты цитирования по проблеме «биоразнообразие – экосистемное функционирование» с 1990 по 2006 гг. Черные точки – включая самоцитирование, белые – без самоцитирования (Solan et al., 2009).

Так же стремительно увеличивалось и финансирование данной тематики, особенно со стороны National Science Foundation в США (рис. 3.4.1.2-2).

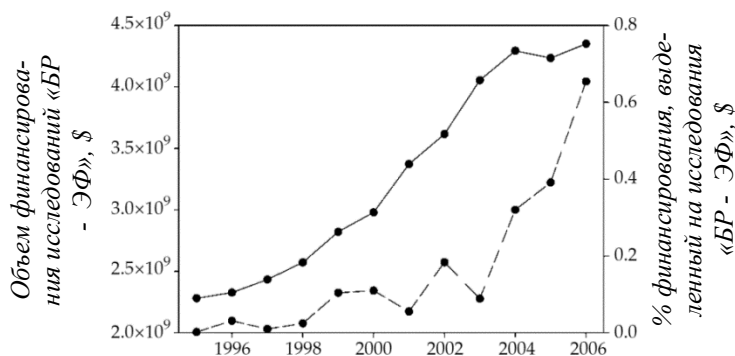


Рис. 3.4.1.2-2. Финансирование исследований по теме «биоразнообразие – экосистемное функционирование» National Science Foundation в США (Solan et al., 2009).

3.4.1.3. Что такое экосистемное функционирование?

Представление об экосистемных функциях для биологов не является чем-то новым. Оно формировалось одновременно с представлением о самих экосистемах. Экосистемные функции – это результат суммарной активности всех живых организмов, входящих в экосистему, ее интегральное влияние на окружающую среду, сумма процессов, которую она «выдает на выходе». Например, важнейшие экосистемные функции болот – связывание и накопление углерода, аккумуляция воды и регуляция гидрологического режима.

Можно выделить три основных класса экосистемных функций (Pacala, Kinzig, 2002):

- накопление и хранение запасов энергии и вещества (выражаются показателями биомассы, накопленного углерода и т.п.);
- формирование и поддержание потоков энергии и вещества (выражаются показателями продуктивности, скорости разложения органики, потоков CO₂, элементов минерального питания и т.п.);
- стабилизация потоков и запасов во времени (выражаются показателями устойчивости, упругости, предсказуемости, величины колебаний во времени и т.п.).

Многообразие экосистемных функций попытались также классифицировать Giller et al., (2004). Любой процесс они предлагают оценивать через среднее значение, временные вариации, экстремальные значения и скорость возвращения функции в состояние до нарушения (табл. 3.4.1.3). Очевидно, что в предложенной схеме учтена лишь небольшая часть экосистемных функций.

Табл. 3.4.1.3. Иерархическая классификация экосистемных функций для водных экосистем (Giller et al., 2004).

Тип экосистемных функций	Класс процессов, или свойств	Экосистемный процесс или свойство	Примеры переменных
Экосистемные процессы, определяемые через скорость	Продукция биомассы	Первичная продукция	- включение бикарбоната в сестон - выделение кислорода - биомасса в конце вегетационного сезона
		Вторичная продукция	- изменение веса и численности организмов
	Трансформации органических веществ	Разложение органики	- коэффициент разложения листьев в мешках; - профиль органических веществ в осадках
		Импорт/экспорт органики	- количество опада в ловушках - изменение концентрации сестона
		Изъятие органики из сообщества	- поедание животными - активность ферментов
	Экосистемный метаболизм	P/R соотношение	- изменения концентрации кислорода
		Минерализация углерода	- выделение CO ₂ - выделение CH ₄
		Производство и потребление кислорода	- изменения концентрации кислорода во времени
	Циклы элементов	Денитрификация, нитрификация, азотфиксация	- скорость включения азота в биомассу - активность генов, включенных в реакции с азотом
		Обмен лимитирующих веществ	- движение P, N, Si, Fe
	Физическое структурирование	Биотурбация	- глубина нестратифицированных осадков - выделение P - выделение NH ₄
		Строительство рифов	- изменение периметра рифа - скорость осаждения кальцита
		Формирование осадков	- накопление вещества в ловушках
		Развитие микробных пленок	- толщина микробных пленок - накопление экзополимерных субстанций
		Формирование островов в русле реки	- возраст островов по дендрохронологическим оценкам

		Поток частиц	- концентрация сестона и скорость воды
Экосистемные свойства (присутствует/отсутствует или уровень состояния)	Стабильность экосистемных процессов	Устойчивость	- изменения продуктивности после нарушений - вероятность инвазий
		Упругость	- скорость возвращения процессов к прежним значениям после нарушений
		Временная вариабельность	- межгодовой коэффициент вариабельности продуктивности
	Трофическая структура сообщества	Биомассы групп видов	- фитомасса
		Топология пищевых сетей	- связность сообщества - соотношение хищников и жертв - доля всеядных видов
Ценность экосистем	Экологические товары	Производство пищи	- рыбные запасы - доход от продажи лицензий
		Другая полезная продукция	
	Экологические услуги	Качество воды Сток углерода Защита от штормов	

Основные показатели экосистемного функционирования, использованные в экспериментах, которые проводились в рамках парадигмы «биоразнообразие – экосистемное функционирование», приведены на рис. 3.4.2.2-5. Они сгруппированы по экосистемным услугам⁶¹, на которые оказывают наибольшее воздействие (Balvanera et al., 2006). В большинстве экспериментов использовались показатели продуктивности, биомассы или обилия организмов, а также степень использования питательных веществ. В последнее время растет число исследований процессов разложения органики и динамики питательных веществ (см. раздел 3.4.2.2).

Недостатком подавляющего большинства исследований является то, что они используют только отдельные функции, в то время как для поддержания стабильного функционирования экосистем и биосферы нужен весь комплекс функций. Так, среди исследований, учтенных в мета-анализе Balvanera et al. (2006) 45% учитывали только одну функцию, и лишь около 13% работ учитывали более 3-х функций. Однако в последние годы мультифункциональные подходы быстро развиваются (см. 3.4.2.2).

В моделях оптимального разнообразия, представленных в данной книге, критерием оптимизации популяций и сообществ является максимальная численность (биомасса), которую они могут поддерживать на единицу ресурса.

⁶¹ Экосистемные услуги определяются через пользу, которую человек получает от экосистемного функционирования (см. ниже раздел 5.1).

Как отмечено выше, биомасса или численность сама по себе может быть показателем экосистемных функций. Кроме того, мощность многих экосистемных функций, прежде всего средообразующих, прямо зависит от численности и биомассы организмов, которые ее осуществляют. Таким образом, вполне правомерно говорить о том, что принцип оптимального разнообразия предполагает максимизацию экосистемных функций при оптимальном разнообразии.

3.4.1.4. Эксперименты по теме «биоразнообразие – экосистемное функционирование»

Эксперименты составляют около 40% всех исследований по проблеме «биоразнообразие - экосистемное функционирование».

Первое поколение экспериментов было нацелено на проверку «нулевой гипотезы». Они отвечали на вопрос, есть ли вообще связь между числом видов и показателями экосистемных функций. Можно сказать, что они имели ту же цель, что эксперименты, описанные еще Дарвином в «Происхождении видов», – определить, где виды дают наибольшую продукцию – в монокультуре или в смеси? В экспериментах следующих поколений были поставлены более сложные вопросы (Hooper et al., 2005; Giller et al., 2004):

- какие показатели экосистемного функционирования, кроме продуктивности, необходимо учитывать, и как они связаны между собой и с биологическим разнообразием;
- какова форма зависимости продуктивности и других экосистемных свойств от числа видов в диапазоне от одного вида до естественного уровня видового разнообразия; если экосистемное функционирование усиливается с увеличением видового разнообразия, то при каких значениях разнообразия они приближаются к своему максимальному уровню;
- какова относительная роль в формировании экосистемного функционирования свойств отдельных видов (видового состава), видового и функционального разнообразия;
- как влияет на эти закономерности пространственная гетерогенность среды разных масштабов;
- каким образом характеристики среды (интенсивность потока ресурса в среде, средовой стресс, нестабильность среды и др.) влияют на взаимозависимость экосистемного функционирования и биологического разнообразия.

Одним из первых был поставлен эксперимент в камере с контролируемыми условиями Ecotron (рис. 3.4.1.4-1. Naeem et al., 1994; 1995). В нем создавались искусственные наземные сообщества из растений и беспозвоночных животных (9, 15 и 31 вид) из 4 трофических уровней (продуценты, редуценты, консументы и паразиты растительоядных насекомых). Сравнивались показатели функционирования (продуктивность, дыхание сообщества, разложение и

удержание питательных веществ) сообществ с разным числом видов. Эксперименты с Экотроном показали, что продуктивность увеличивается в 2-3 раза с ростом числа видов, сокращение числа видов растений уменьшает способности сообществ аккумулировать CO_2 . Однако другие показатели функционирования либо не проявили зависимости от числа видов, либо достигали максимальных значений уже при небольшом числе видов, а затем практически не изменялись (Naeem et al., 1995; 2002). Дополнительные трудности в интерпретации результатов создавало также взаимодействие трофических уровней в эксперименте.



Рис. 3.4.1.4-1. Камеры Экотрона
(<http://www3.imperial.ac.uk/cpb/history/theecotron>).

Чтобы преодолеть эти ограничения, Тильман в 1994 г. заложил эксперименты на Кедровой реке (Cedar Creek) в рамках проекта LTER (Long Term Ecological Research). На полевых делянках 3 x 3 м и 9 x 9 м создавались сообщества травянистых растений с разным числом видов (от 1 до 24), выбранных из регионального пула видов (рис. 3.4.1.4-2). Для одного и того же числа видов создавались варианты сообществ с разным видовым составом, выбранным случайным образом (Tilman et al., 1996).

Еще один эксперимент с травяными сообществами был поставлен в Калифорнии в Jasper Ridge (Hooper, Vitousek, 1997), однако тут авторы изменяли не число видов, а число функциональных групп растений⁶².

Следующим важным этапом исследований стал международный экспериментальный проект BIODPTH (BIODiversity and Ecological Processes in Terrestrial Herbaceous ecosystems) с травяными сообществами в 8 регионах Европы (Великобритания, Германия, Греция, Ирландия, Португалия, Швеция, Швейцария). Этот проект исследовал связь между числом видов или функциональных групп растений и показателями экосистемного функционирования в экспериментальных травяных сообществах, составленных из аборигенных видов в есте-

⁶² О выделении функциональных групп см. раздел 3.4.2.2.

ственных условиях. Главной целью проекта было установить, как изменяются зависимости между биоразнообразием и экосистемным функционированием в разных условиях среды и с разными локальными пулами видов. Максимальное число видов в экспериментах было близко к естественным показателям (Nector et al., 1999; Spehn et al., 2005). В дополнение к экспериментальным площадкам в этом проекте были заложены выделы в естественных сообществах для сравнения с результатами экспериментов. Забегая вперед, можно сказать, что показатели экосистемного функционирования природных сообществ были сходны с максимальными значениями на экспериментальных площадках (Spehn et al., 2005).



*Рис. 3.4.1.4-2. Экспериментальные площадки на Кедровой реке
(<http://www.sciencedaily.com/releases/2012/05/120503200557.htm>).*

Эксперименты на Кедровой реке и BIODERTH явились крупнейшими проектами, которые были призваны ответить на вопрос, как биоразнообразие связано с экосистемными процессами. Преимущество проекта BIODERTH заключалось в том, что он проводился в разных природных условиях, а проекта на Кедровой реке – в его продолжительности, которая составила более 10 лет.

Всего с начала 1990-х годов были проведены сотни экспериментов, нацеленных на выявление зависимости экосистемного функционирования от биоразнообразия. Это вызвало серию мета-анализов для обобщения их результатов. В 2006 г. вышли две таких работы – Balvanera et al. (2006) и Cardinale et al. (2006). Всего в них были проанализированы данные более 900 отдельных экспериментов (Schmid et al., 2009). Наиболее полным мета-анализом экспериментов с 1974

до 2004 г. (446 публикаций) является работа Balvanera et al. (2006). В ней проанализированы коэффициенты корреляции между показателями разнообразия (чаще всего это было число видов) и показателями функционирования экосистем, сообществ и популяций. В мета-анализе Cardinale et al. (2006) обобщены данные из 111 публикаций с 1985 по 2005 г. и проанализирована зависимость биомассы и потребления ресурсов на разных трофических уровнях от числа видов на том же уровне, а также от числа видов на нижнем и на верхнем трофическом уровнях.

После этих работ вышло еще несколько мета-анализов, в том числе по морским сообществам (Stachowicz et al., 2007), сообществам пресноводных водотоков (Lecerf, Richardson, 2010) и бентосным сообществам (Covich et al., 2004).

Основным экспериментальным подходом является прямое манипулирование разнообразием (чаще всего – числом видов, реже – числом функциональных групп видов или другими показателями разнообразия) при постоянных условиях среды, а затем – сравнение характеристик функционирования сообществ с разными показателями разнообразия. Наиболее многочисленная группа экспериментов (“synthetic community approach”) исследует искусственные сообщества, составленные из разного числа видов (чаще всего это травянистые растения, выбранные из регионального пула видов). Чтобы отделить влияние видового разнообразия от влияния особенностей видов, создаются серии сообществ со случайным видовым составом для каждого из исследуемых уровней разнообразия. Эксперименты на Кедровой реке относятся к этой группе исследований. Реже градиенты разнообразия создаются путем изъятия видов из естественных сообществ («removal experiments»)⁶³. Еще реже градиенты разнообразия создаются непрямым способом, например, путем формирования серий сукцессионных стадий или за счет манипулирования условиями среды, например, концентрацией питательных веществ (см.: Balvanera et al., 2006).

Более 70% экспериментов исследует сообщества продуцентов, что в определенной степени оправдано, так как первичная продуктивность – основа всех экосистемных процессов. Меньше всего работ нацелено на исследование систем из нескольких трофических уровней (36 из 446) (Balvanera et al., 2006). В последние годы число экспериментов с несколькими трофическими уровнями растет, но из-за сложности постановки они пока ограничиваются микро- и мезоко-сками (Ноорег et al., 2005). Интересно, что схема распределения числа работ, исследовавших разные трофические уровни, сама оказалась удивительно похожа на довольно сложную трофическую сеть (рис. 3.4.1.4-3, Balvanera et al., 2006).

⁶³ В экспериментах с изъятием растений возникает трудность интерпретации их результатов, поскольку непонятно, чем вызван наблюдаемый эффект – изменением числа видов или нарушениями почвы при изъятии растений (Diaz, Cabido, 2001).

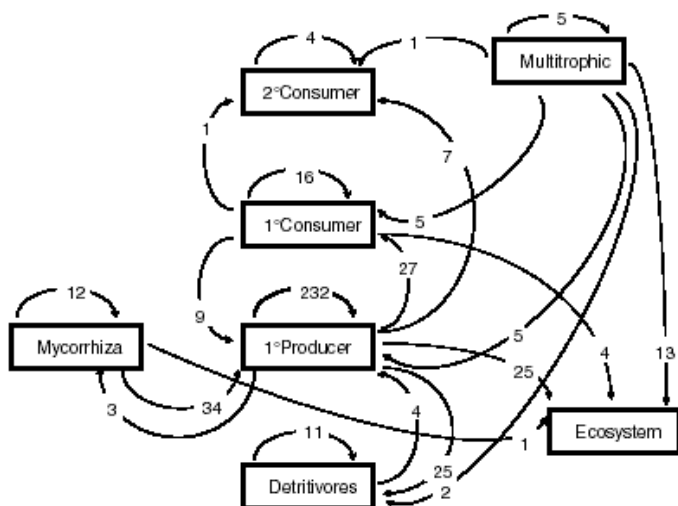


Рис. 3.4.1.4-3. Число экспериментов с сообществами разных трофических уровней. Под исследованиями «экосистемного уровня» понимается регистрация свойств экосистемы в целом, включая ее абиотическую часть, например, объем выноса питательных веществ за пределы экосистемы). Стрелки направлены от уровней, на которых создавались градиенты разнообразия, к уровням, на которых измерялись характеристики функционирования. Очевидно абсолютное преобладание исследований внутри уровня продуцентов (Balvanera et al., 2006).

Больше половины всех экспериментов имеют дело с травяными сообществами (58%), 15% – с пресноводными сообществами, 10 % – с сообществами деревьев⁶⁴, 7 % – с морскими сообществами. Другие варианты экспериментальных сообществ, в том числе бактериальные и почвенные, составляют по 1-3%. Говоря о представленности различных типов сообществ в экспериментах, надо подчеркнуть, что специфика процессов в различных типах экосистем различна, поэтому нельзя прямо переносить результаты экспериментов, полученные, например, для травяных сообществ, на другие типы сообществ. Так, водные экосистемы, по сравнению с наземными, характеризуются более высокой биогеохимической динамикой, более высокими скоростями обмена энергией и веществом между местообитаниями, более крутыми физическими и химическими градиентами, особенно в прибрежных экосистемах, более быстрой реколонизацией освободившихся мест и другими

⁶⁴ Эксперименты с посадками деревьев, как правило, оперируют лишь несколькими видами, чаще всего – 2-3-мя (см. ниже).

особенностями. В то же время, озера и реки четко ограничены в пространстве, что иногда позволяет манипулировать целыми экосистемами (Covich et al., 2004; Giller et al., 2004).

Большинство экспериментов проводятся на полевых делянках (61%), остальные – в лабораторных контейнерах или горшках (25%), а также в теплицах или климатических камерах (14%). Тип экспериментальной системы (бутылка, теплица, полевая делянка) существенно влияет на результат. В экспериментах, где условия контролируются лучше (контейнеры, теплицы), зависимость экосистемных функций от биоразнообразия проявляется сильнее (Balvanera et al., 2006).

В качестве показателей биоразнообразия по данным Balvanera et al. (2006) в подавляющем большинстве экспериментов используется видовое богатство (393 исследования из 446) и довольно редко – число функциональных групп видов (23), выровненность (11), другие индексы разнообразия (19).

3.4.2.

Влияние видового разнообразия на мощность экосистемных функций



3.4.2.1. Гипотезы о характере зависимости мощности экосистемных функций от видового разнообразия

Первый вопрос заключается в том, имеется ли вообще какая-то выраженная зависимость экосистемного функционирования от биоразнообразия? Другими словами, «нулевая гипотеза», которую необходимо проверить, прежде всего, заключается в том, что связь между разнообразием и функционированием отсутствует. Это может происходить в следующих случаях:

- функционирование сообщества практически полностью определяется доминированием единственного вида, если этот вид отсутствует, то и самого сообщества нет, а если этот вид присутствует, то наличие других видов никак не сказывается на его работе (рис. 3.4.2.1-1);
- виды идентичны в использовании ресурса и в осуществлении рассматриваемой экосистемной функции, причем имеющиеся виды, сколько бы их ни было, выполняют экосистемную функцию в максимальном объеме.

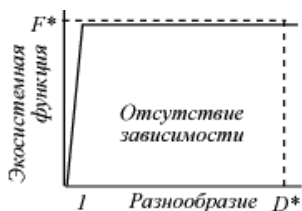


Рис. 3.4.2.1-1. Отсутствие зависимости экосистемных функций от разнообразия. D^* - уровень разнообразия в ненарушенном сообществе; F^* - уровень экосистемной функции ненарушенного сообщества.

К ситуации отсутствия связи между разнообразием и функционированием фактически можно отнести также так называемую «идиосинкратическую» зависимость, когда воздействие прибавления или изъятия видов на экосистемное функционирование зависит исключительно от их уникальных свойств и состояния сообщества в данный момент. Изменение функционирования после утраты (добавления) видов каждый раз разнонаправленно и непредсказуемо (рис. 3.4.2.1-2).



Рис. 3.4.2.1-2. «Идиосинкратическая» зависимость функционирования от числа видов.

Если функционирование сообщества каким-то образом зависит от числа входящих в него видов, то форма этой функции может быть различной. На конференции 1991 г. в Bayerth, где были сформулированы задачи исследований в области парадигмы «биоразнообразие – экосистемное функционирование» были обозначены три основных типа зависимости экосистемных функций от числа видов: линейный рост (вклады видов в суммарный показатель экосистемного функционирования примерно равны); плоская зависимость (функционирование полностью определяется несколькими видами); асимптотический рост (каждый новый вид делит функции с уже имеющимися). После этого количество предположений о возможной зависимости экосистемного функционирования от числа видов увеличивалось и через несколько лет Schlapher, Schmid (1999) описали более 50 гипотез, которые можно разделить на следующие три группы.

1 – Виды в существенной степени функционально избыточны, то есть дублируют друг друга (ниши сильно перекрываются), или имеются функциональные группы видов, внутри которых виды сходны по своим функциям. В этом случае при большом числе видов экосистемное функционирование мало меняется при изъятии (добавлении) видов, так как оставшиеся виды продолжают выполнять функции утраченных видов. Однако если видов мало, их добавление или изъятие существенно влияет на суммарную функцию. Зависимость имеет *асимптотический* вид, то есть по мере увеличения числа видов интенсивность экосистемной функции растет все медленнее, асимптотически приближаясь к некоторому верхнему пределу, происходит «насыщение» видами (рис. 3.4.2.1-3). Такая форма предсказывается нишевой теорией, которая основана на комплементарном разделении ресурса и усилении перекрывания ниш при росте числа видов (Logeau, 1998; Schmid et al., 2002; Tilman, 1997 b). Чем меньше перекрываются ниши, тем медленнее растет показатель экосистемного функцио-

нирования, приближаясь при отсутствии перекрытия ниш к линейной функции (см. Schwartz et al., 2000).

В опросе экспертов о форме зависимости экосистемных функций от числа видов более половины участников предсказывали именно этот вид зависимости (Schläpfer et al., 1999). Забегая вперед, стоит отметить, что именно этот тип зависимости наиболее часто выявляется в экспериментах (см. раздел 3.4.2.2, «асимптотический характер...»).



Рис. 3.4.2.1-3. Асимптотический вид зависимости экосистемных функций от разнообразия при частичной функциональной избыточности видов.

К этой группе можно отнести так называемую «гипотезу заклепок», сравнивающую роль видов в экосистеме с заклепками, соединяющими конструкцию. После выпадения нескольких видов-заклепок определенный узел экологической конструкции разрушается и переводит функционирование на более низкий уровень. При дальнейшей утрате видов образуется еще одна ступенька вниз (рис. 3.4.2.1-4).

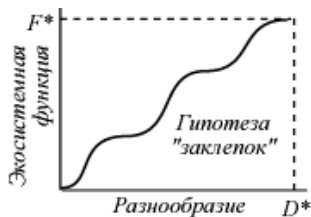


Рис. 3.4.2.1-4. Вид зависимости для «гипотезы заклепок».

2. Основная часть видов функционально уникальна, виды выполняют в сообществе совершенно различные функции (ниши практически не перекрываются). Поэтому изъятие или добавление любого вида существенно влияет на экосистемные функции. В случае примерно равного вклада видов в экосистемную функцию образуется линейная зависимость (рис. 3.4.2.1-5).



Рис. 3.4.2.1-5. Линейная зависимость в случае примерно одинакового вклада видов в экосистемное функционирование.

3. Если вклады видов в экосистемное функционирование сильно различаются (например, при наличии «ключевых» видов или видов-эдификаторов), вид зависимости определяется порядком их исчезновения или добавления. Если вероятность утраты видов-эдификаторов низка и вначале исчезают редкие виды, то на первых порах суммарная функция будет мало меняться. Исчезновение видов-доминантов на заключительных стадиях деградации сообщества сразу сильно снизит его показатели. Аналогично и в случае развития сообщества – вначале добавляются виды-эдификаторы и функция быстро растет, а потом добавляются все более редкие виды и функция растет все медленнее. В результате получается асимптотическая форма зависимости, хотя ее причины другие, чем в случае сильного перекрытия ниш (рис. 3.4.2.1-6, левый график). Если вероятность исчезновения «ключевых видов», которые вносят непропорционально большой вклад в экосистемное функционирование относительно их численности, высока, то суммарная функция при снижении числа видов будет сразу существенно снижаться (рис. 3.4.2.1-6, правый график). Однако такая форма зависимости представляется маловероятной, так как в этом случае при формировании сообщества ключевые виды должны входить в него позже всех других видов. Поэтому форма зависимости функции от числа видов может быть разной для процессов вымирания видов и развития сообщества (рис. 3.4.2.1-7).

Экспоненциальная функция может быть также результатом мутуалистических взаимоотношений видов, которые ведут к тому, что суммарная функция усиливается быстрее, чем дает просто сложение функций видов. Такая форма зависимости выявлена для некоторых природных сообществ (см. раздел 3.4.2.3, рис. 3.4.2.3-7).

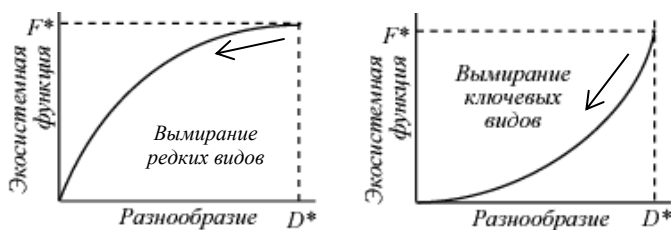


Рис. 3.4.2.1-6. Разные формы зависимости при приоритетном вымирании редких и ключевых видов.

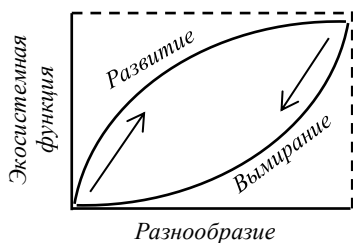


Рис. 3.4.2.1-7. Разные формы зависимости для процессов развития и деградации сообщества.

На примере множества моделей была проиллюстрирована возможность изменения формы зависимости экосистемной функции от числа видов при изменении степени перекрытия ниш видов и доминирования (см., например, Logeau, 2000; Petchey, 2000). Один из примеров показан на рис. 3.4.2.1-8.

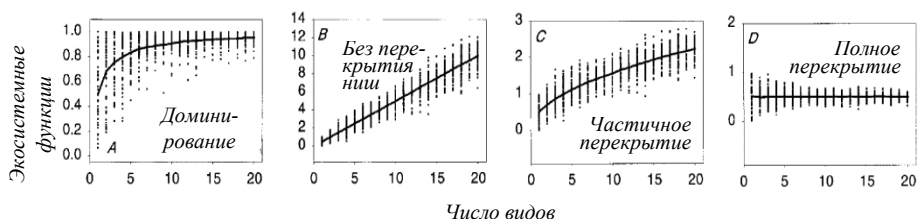


Рис. 3.4.2.1-8. Результаты моделирования зависимости показателя экосистемных функций от числа видов при разной структуре сообществ (Petchey, 2000).

Как уже очевидно из приведенного выше примера с исчезновением редких или ключевых видов, форма зависимости чувствительна к интенсивности взаимодействия видов. Naeem (2002) приводит гипотетический график изменения зависимости при разной степени взаимодействия видов (чем выше значения коэффициента c на графике, тем сильнее взаимодействия видов). При очень сильной зависимости видов друг от друга ($c = 25$) исключение из сообщества любого из них сильно снижает суммарную функцию – она быстро падает при движении от показателя разнообразия «1» к «0» (мелкий пунктир на рис. 3.4.2.1-9). Когда же виды относительно слабо зависят друг от друга ($c = 1$), то реализуется выпуклая зависимость (сплошная кривая на рис. 3.4.2.1-9).

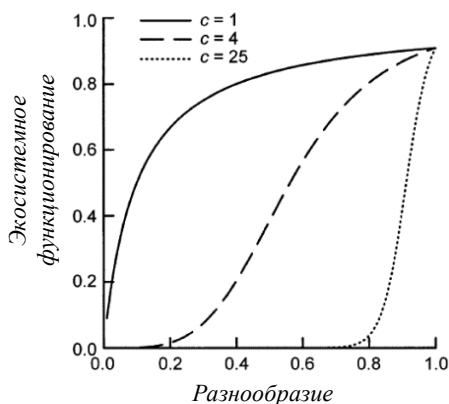


Рис. 3.4.2.1-9. Изменения формы зависимости экосистемных функций от числа видов при разной интенсивности взаимодействия видов. Увеличение значения коэффициента c соответствует более интенсивным межвидовым связям. Значение «0» на шкале «биоразнообразие» соответствует состоянию без живых организмов, «1» – «максимально возможное биоразнообразие» (Naeem, 2002).

Принцип оптимального разнообразия является еще одной гипотезой о форме зависимости экосистемного функционирования от числа видов. В соответствии с нашим принципом, форма зависимости является унимодальной с максимальными значениями экосистемных функций от показателей разнообразия (рис. 3.4.2.1-10).

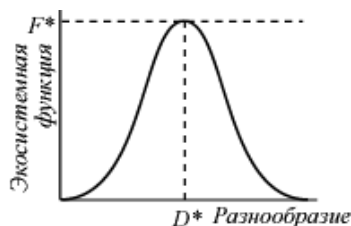


Рис. 3.4.2.1-10. Унимодальная форма зависимости экосистемной функции от числа видов в соответствии с принципом оптимального разнообразия.

Перечисленные выше гипотезы явно или неявно рассматривают прежде всего случаи исчезновения видов из сообщества. Такой акцент понятен, так как бурное развитие исследований по теме «биоразнообразие – экосистемное функционирование» (см. 3.4.1) было вызвано ростом тревоги по поводу исчезновения видов. Поэтому рассмотренные выше гипотезы оперируют диапазоном числа видов от «0» до естественного уровня. Мы предполагаем, что ненарушенные природные сообщества наиболее близки к оптимальному состоянию (F^* ; D^* на рис. 3.4.2.1-10), то есть перечисленные выше гипотезы соответствуют левой, восходящей фазе унимодальной зависимости.

Унимодальная форма зависимости экосистемных функций от числа видов возникает во многих моделях, которые рассматривают сообщество как часть мета-сообщества, то есть в условиях существенной миграции особей (Logeau et al., 2003; Mouquet, Logeau, 2003). В качестве примера можно привести модель Bond, Chase (2002). В их модели на начальных этапах роста видового разнообразия экосистемное функционирование повышается за счет эффекта комплементарности ниш видов и более полного использования ресурсов. После того, как число видов начинает превышать некоторое значение, экосистемное функционирование начинает снижаться в силу усиления межвидовой конкуренции из-за постоянного притока мигрирующих видов из регионального пула (рис. 3.4.2.1-11). Однако в региональном масштабе при этом формируется монотонная положительная зависимость показателей экосистемных функций от числа видов, которую авторы объясняют «региональной комплементарностью», то есть увеличением вероятности формирования наиболее комплементарных видовых составов в локальных сообществах.

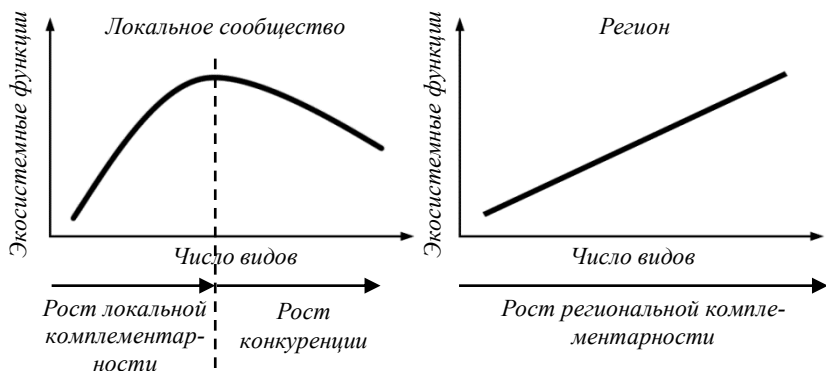


Рис. 3.4.2.1-11. Причины изменения показателей экосистемных функций при увеличении разнообразия в локальном и региональном масштабах в модели Bond, Chase (2002).

3.4.2.2. Результаты экспериментов

Общие результаты экспериментов: наличие положительной зависимости экосистемных функций от числа видов

Уже первые эксперименты с искусственными сообществами в камерах Есо-трон позволили сделать вывод о том, что утрата видового разнообразия растений сокращает продуктивность и способность сообщества аккумулировать CO_2 (рис. 3.4.2.2-1).

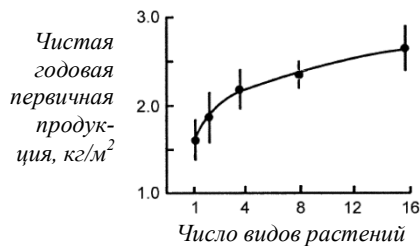


Рис. 3.4.2.2-1. Один из результатов эксперимента в Экотроне (из: Naeyt, 2002).

Один из первых экспериментов с микробными сообществами, в котором также, как и в Экотроне, исследовались сообщества из нескольких трофических уровней (продуценты, I консументы, бактериофаги, хищники), показал рост потока CO_2 через сообщество при увеличении числа видов (рис. 3.4.2.2-2, McGrady-Steed et al., 1997).

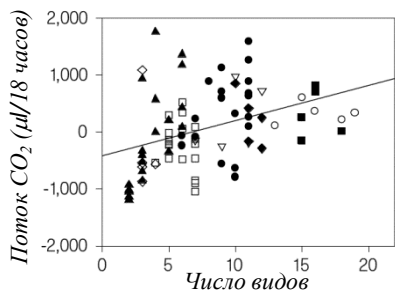


Рис. 3.4.2.2-2. Результат эксперимента с микробными сообществами. Разные значки обозначают состояние разных экспериментальных сообществ, зафиксированные в разные дни эксперимента (McGrady-Steed et al., 1997).

Эксперименты с травяными сообществами на Кедровой реке также показали, что при росте числа видов повышается суммарная биомасса и снижается количество неиспользованного азота в почве (рис. 3.4.2.2-3, Tilman et al., 1996).

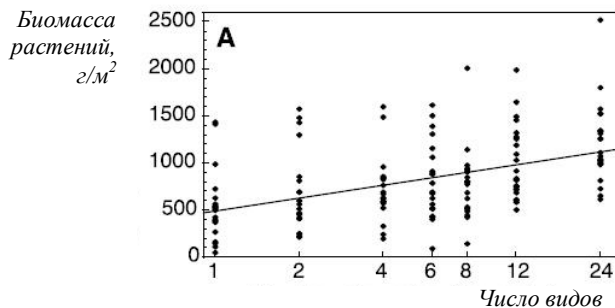


Рис. 3.4.2.2-3. Ответ суммарной биомассы растений на экспериментальное изменение числа видов (Tilman et al., 1996, Tilman, 2001).

В проекте BIODDEPTH было зарегистрировано увеличение продуктивности при росте числа видов (от 1 до 32) на экспериментальных площадках в 7-ми регионах Европы (кроме Греции⁶⁵). Было показано, что сообщества с большим числом видов имеют более высокий растительный покров, более продуктивны и более полно используют ресурсы – свет, азот, пространство (рис. 3.4.2.2-4, Hector et al., 1999, 2009; Hector, Loreau, 2005; Spehn et al., 2005).

⁶⁵ Отсутствие зависимости в Греции может определяться аномальным доминированием в местных сообществах одного самого продуктивного многолетнего вида.

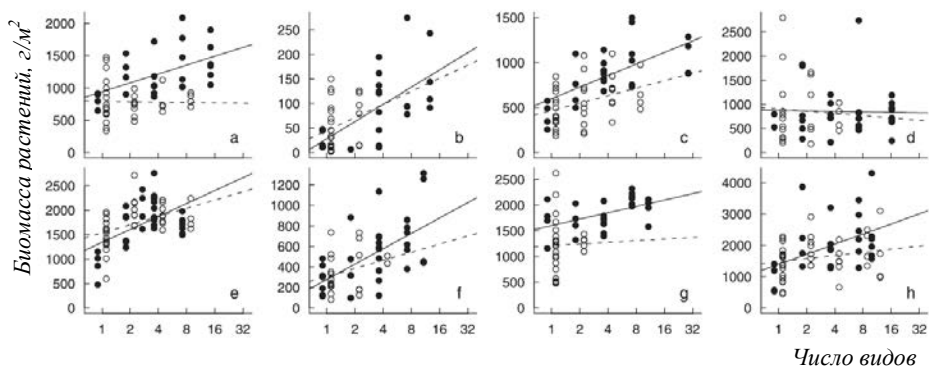


Рис. 3.4.2.2-4. Зависимость между числом посеянных видов и суммарной надземной и подземной биомассой растений в конце третьего года экспериментов. Черные точки и сплошные линии – сообщества с бобовыми, пустые точки и пунктирные линии – сообщества без бобовых. (а) Германия, (b) Португалия, (c) Швейцария, (d) Греция, (e) Ирландия, (f) Швеция, (g, h) Великобритания.

Таким образом, в конце 1990-х гг. уже можно было сделать выводы о том, что разнообразие повышает продуктивность сообществ, снижает количество неиспользованных ресурсов, снижает подверженность сообществ инвазиям других видов (Hector et al., 1999; Naeem et al., 1994; 1996, Symstad et al., 1998, Tilman, 1999; Tilman et al., 1996, 2001).

Однако эти результаты вызвали волну критики, которая, во-многом была справедлива, так как эксперименты и методы их статистического анализа результатов были далеки от совершенства. Huston (1997) подчеркивал, что в проведенных экспериментах не всегда можно отделить причины изменения функций от случайных корреляций. Когда на сообщество действует много факторов, но только один из них фиксируется экспериментатором как изменяемая величина, могут быть сделаны неверные выводы о том, что именно этот фактор и является причиной изменений функционирования сообщества, в то время как эти изменения происходят под воздействием совсем других факторов.

Эти нераспознанные причины Huston (1997) назвал «скрытым воздействием (hidden treatment)» и выделил следующие основные типы ошибок:

- намеренное или ненамеренное изменение условий среды в целях создания градиентов разнообразия, в результате чего причиной изменения функций оказываются не градиенты разнообразия, а условия среды;
- неслучайный отбор видов с определенными свойствами в эксперименте, что дает эффект, превышающий эффект от разнообразия как такового;

- рост статистической вероятности включения в более разнообразные сообщества видов с сильным негативным или позитивным влиянием на функционирование сообщества («выборочный эффект», см. ниже).

По мнению Хьюстона, эффект от «скрытых воздействий» ошибочно принимался за эффект от числа видов. Так, после первых сообщений о результатах проекта DIODEPTH (Hector et al., 1999) критики утверждали, что повышение продуктивности обусловлено лишь более высокой вероятностью присутствия бобовых растений в сообществах с большим числом видов, а не увеличением числа видов как таковым (Huston et al., 2000). Однако позже было показано, что присутствие бобовых растений усиливало эффект числа видов, но без бобовых он также сохранялся (Spehn et al., 2005). Ряд других методических ошибок также был устранен в ходе продолжения экспериментов.

В целом, по данным мета-анализа Balvanera et al., (2006), в массиве экспериментальных данных за 50 лет (1954 – 2004 гг.) были выявлены все варианты формы зависимости экосистемных функций от показателей биоразнообразия: позитивная (160 из 446 исследований), отсутствие зависимости (113 исследований), негативная (173). Несмотря на то, что число работ, зафиксировавших отрицательную зависимость выше, положительные эффекты проявлялись более сильно, поэтому усредненные показатели для большинства показателей экосистемных функций являются положительными (рис. 3.4.2.2-5. При этом важно, что среди случаев регистрации негативной зависимости экосистемных функций от показателей разнообразия многие относятся к популяционному уровню (см. ниже). Отсутствие связи между показателями функций и разнообразием чаще наблюдалось в работах с малым числом видов (менее 20), то есть увеличение числа видов в эксперименте увеличивает шанс обнаружения зависимости.

Мета-анализ Cardinale et al. (2006) также показал, что биомасса и полнота использования ресурсов увеличиваются при росте числа видов в водных и наземных сообществах на разных трофических уровнях – продуцентов, I консументов, редуцентов и хищников (рис. 3.4.2.2-6).

Авторы других мета-анализов и обзоров (Covich et al., 2004; Giller et al., 2004; Hector et al., 2009; Lecerf, Richardson, 2010; Loreau et al. 2001a; Schmid et al., 2002; Stachowicz et al., 2007; Worm et al., 2006) пришли к выводу, что в большинстве манипулятивных экспериментов *выявляется положительная зависимость показателей экосистемного функционирования от показателей разнообразия. Другими словами, было показано, что сокращение биоразнообразия ослабляет и дестабилизирует функции сообществ.* Эта закономерность наблюдается на всех трофических уровнях (продуценты, растительоядные, детрито-ядные, хищники) и в разных типах наземных, пресноводных и морских сообществ. Таким образом, было показано, что разнообразие видов само по себе много значит для функционирования сообществ.

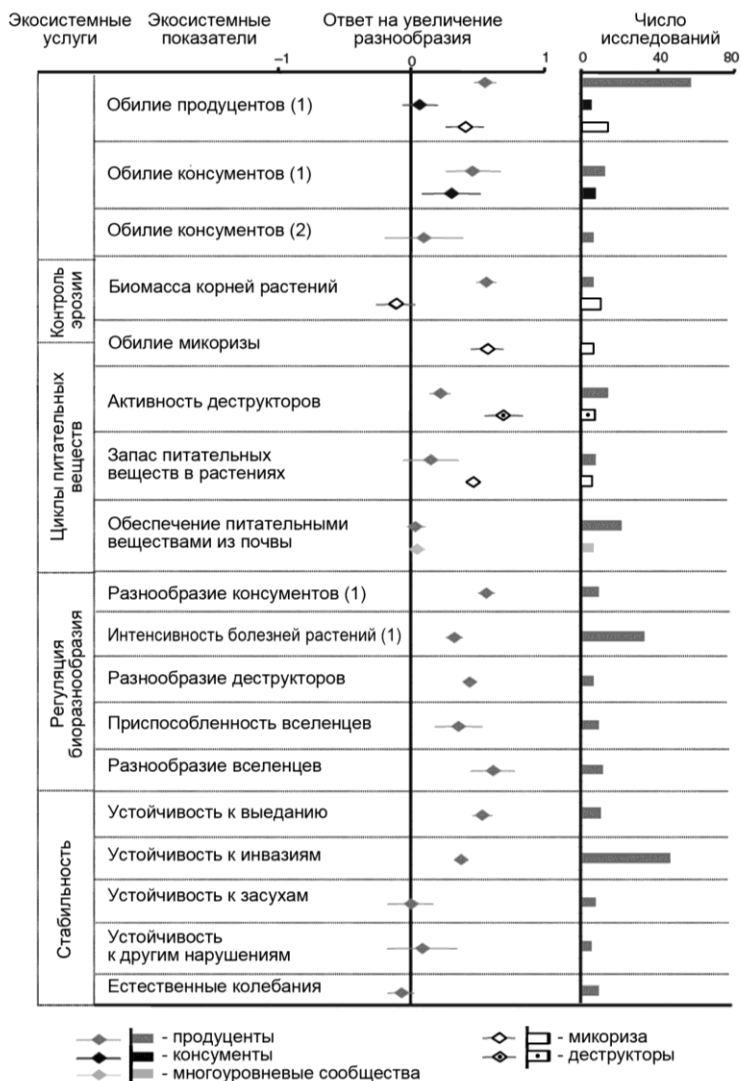


Рис. 3.4.2.2-5. Результаты экспериментов. Воздействие биоразнообразия на различные экосистемные показатели. Показаны средние для каждой группы значения нормализованной величины ответа и число «измерений». Экосистемные показатели сгруппированы по экосистемным услугам, для которых они имеют значение (Balvanera et al., 2006).

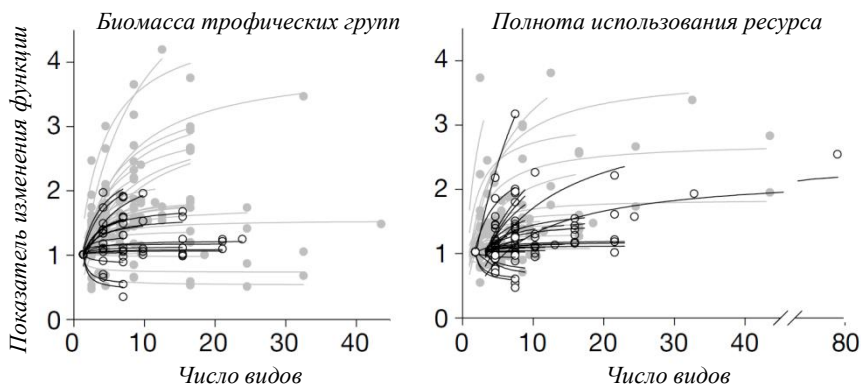


Рис. 3.4.2.2-6. Зависимости между числом видов и показателями экосистемных функций в экспериментальных сообществах различных трофических уровней. Черные кружки и линии – водные сообщества, серые – наземные. Каждая кривая соответствует данным одного исследования. В качестве показателя изменения функции использовано отношение среднего для трофической группы значения биомассы или использования ресурса к среднему значению для монокультур всех видов в этой группе (Cardinale et al., 2006).

Вторичный анализ данных мета-анализов Balvanera et al. (2006) и Cardinale et al. (2006) показал, что генеральные тенденции влияния биоразнообразия на показатели экосистемного функционирования одинаковы для наземных и водных экосистем (Schmid et al., 2009). Конечно, определенные различия в результатах экспериментов в наземных и водных экосистемах имеются. Так, например, в манипулятивных экспериментах с водорослями только половина работ выявила положительное влияние числа видов на биомассу, и оно было довольно слабым (Stachowicz et al., 2007), что может объясняться тем, что в сообществах водорослей продукция и биомасса сильнее зависят от выедания, чем от числа видов водорослей. Однако, несмотря на важные различия структуры и процессов в водных и наземных сообществах, основные механизмы взаимосвязи биоразнообразия и экосистемного функционирования в них сходны.

Отдельного внимания с точки зрения принципа оптимального разнообразия заслуживают результаты экспериментов с сообществами псаммофильных инфузорий литорали Белого моря, которые выявили унимодальную «горбатую» зависимость ширины групповой трофической ниши от числа видов (рис. 3.4.2.2-7, Азовский, 1989 а). Под групповой нишей автор понимает совокупность ресурсов, используемых несколькими видами⁶⁶. Ее можно представить, как результат наложения ниш видов, входящих в сообщество. Показано, что при добавлении новых видов общее разнообразие используемых пищевых видов растет только до определенного предела. Максимальная ширина групповой ниши обнаружи-

⁶⁶ Пища инфузорий – диатомовые и перидиниевые водоросли, зоофлагелляты, бактерии.

вается в сообществах, состоящих из 7 – 9 видов, а при дальнейшем добавлении видов начинает снижаться. Автор отмечает, что включение новых видов происходит не за счет подключения новых ресурсов, а за счет усиления эксплуатации уже используемых. Несмотря на то, что механизм сужения групповой ниши на нисходящей ветви данного графика до конца не ясен, можно предположить, что наиболее полно имеющийся спектр ресурсов используют сообщества с оптимальным числом видов (7 – 9), а при снижении или увеличении числа видов спектр используемых ресурсов снижается.

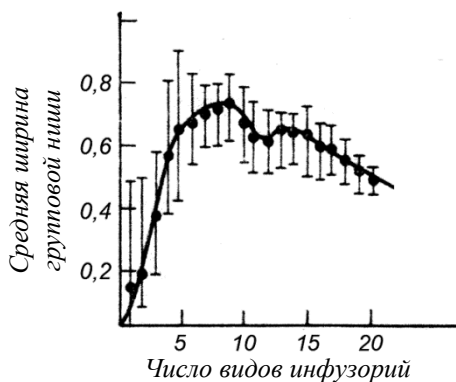


Рис. 3.4.2.2-7. Изменение индекса ширины групповой ниши сообщества инфузорий при разном числе видов (Азовский, 1989 а). Ширина ниши оценивалась нормированным энтропийным индексом.

Несколько особняком от основной массы исследований стоят эксперименты с деревьями. Несмотря на ключевую важность экосистемных функций лесных сообществ, экспериментов с ними проводится мало, что объясняется понятными трудностями – для таких экспериментов нужны большие площади и длительное время. Большинство работ представляет собой сравнение древесных монокультур и посадок из 2-х или нескольких видов. Эти работы подтверждают общую закономерность. Так, в обзоре Thompson et al. (2009) из 14 экспериментов, проведенных с 1976 по 2006 г., 12 выявили положительную зависимость показателей экосистемного функционирования (продуктивность, плодородие почвы) от числа видов. Другой обзор, посвященный сравнению монокультур и смешанных плантаций деревьев также показал, что продуктивность смесей, как правило, выше (Piotto, 2008), не говоря о других экосистемных услугах, которые, очевидно, гораздо выше в смешанных посадках, чем в монокультурах. Посадки из нескольких видов, как правило, являются более устойчивыми к изменению условий среды и различным природным нарушениям. Смеси поддерживают относительно высокую продуктивность на более широком диапазоне условий, чем монокультуры, но максимальной продуктивности все равно достигает самая продуктивная монокультура в наилучших для нее условиях (Pretzsch, 2005).

Функциональное и филогенетическое разнообразие как факторы экосистемного функционирования

Как мы отмечали выше, в подавляющем числе работ в качестве показателя разнообразия используется число видов. Однако очевидно, что функционирование сообщества определяется не таксономическим составом, а свойствами особей и популяций. Поэтому многие исследователи сходятся во мнении, что функциональное разнообразие, определяемое как «значение и диапазон свойств видов и организмов, которые влияют на экосистемное функционирование в данной экосистеме» (Tilman, 2001), потенциально имеет большую объяснительную силу, чем число видов.

Функциональные признаки можно разделить на две группы: «признаки воздействия (effect traits)», которые вносят вклад в общую функцию сообщества, например, функции популяций в процессах нитрификации, денитрификации, поглощения CO_2 и т.д.; и «признаки ответа (response traits)», определяющие ответ видов на изменения среды, например, устойчивость к засухе или диапазон температур, при которых организмы активны (Naeem, Wright, 2003; Hooper et al., 2002). Такое деление соответствует понятиям функциональной экологической ниши и ниши местообитания. В исследованиях по теме «биоразнообразие – экосистемное функционирование» важны, прежде всего, «признаки воздействия», так как именно они определяют суммарные показатели экосистемного функционирования. Пример связи между функциональными свойствами растений, экосистемными функциями и экосистемными услугами можно найти в статье Diaz et al. (2007). «Признаки ответа» важны для оценки устойчивости экосистемного функционирования.

Несмотря на то, что многие исследователи полагают, что функциональное разнообразие может быть более важным фактором, чем число видов (Hector et al., 1999; Hooper, Vitousek, 1997; Symstad et al., 1998; Tilman et al., 1997 a), эти показатели используются в экспериментах сравнительно редко (Diaz, Cabido, 2001). Так, в данных, обработанных Balvanera et al. (2006) число видов использовалось 393 раза, а число функциональных групп – всего 23 раза. Это можно объяснить дополнительными трудностями, возникающими при определении показателей функционального разнообразия.

Наиболее простой способ учета функционального разнообразия – разделение видов на функциональные группы. Примерами могут служить выделение жизненных стратегий (виоленты, пациенты, эксплеренты), жизненных форм у растений (однолетние и многолетние травы, кустарнички...), жизненных форм и экологических групп и животных (например, по типу питания), выделение групп на основе «метаболических стратегий» у животных, продемонстрированное на примере морской биоты (Шульман, Токарев, 2006). Разработан также метод определения функциональных групп на основе выделения кластеров в пространстве признаков без изначального выбора свойств, определяющих разделение видов на группы (Hooper et al., 2002). Обзор существующих классификаций функциональных признаков и примеры

выделения разных функциональных групп приведены в обзорах Naeem, Wright (2003), Hooper et al. (2002), Lavorel et al. (2007).

Одним из первых соотношение между числом функциональных групп и продуктивностью сообществ исследовал Тильман в эксперименте на Кедровой реке (Tilman et al. 1997 а). Было показано, что биомасса растений растет как при увеличении числа видов, так и при увеличении числа функциональных групп травянистых растений ⁶⁷ (рис. 3.4.2.2-8).

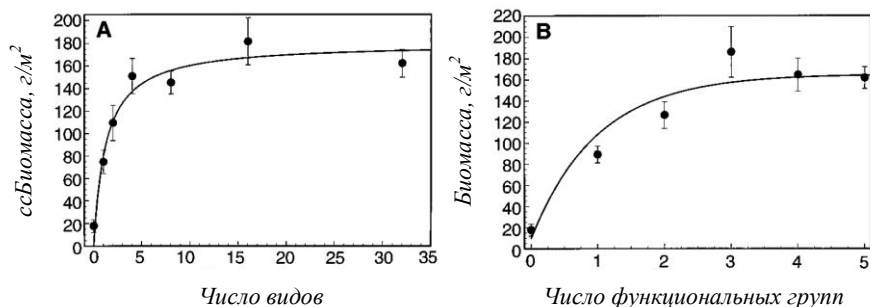


Рис. 3.4.2.2-8. А – зависимость биомассы растений от числа видов, В – зависимость биомассы растений от числа функциональных групп (Tilman et al., 1997 а).

В первых экспериментах трудно было отделить воздействие числа видов и функциональных групп от эффекта увеличения вероятности включения той или иной группы или вида в сообщество (выборочный эффект). Поэтому возникло предположение, что рост биомассы определялся присутствием бобовых растений, а не ростом числа видов или функциональных групп (Huston et al., 2000). Второй эксперимент с числом функциональных групп растений в Калифорнии в Jasper Ridge вообще не выявил зависимости суммарной биомассы сообщества от числа функциональных групп (Hooper, Vitousek, 1997). Ряд экспериментов выявил влияние функциональных групп на функционирование сообщества сходное с влиянием числа видов. Так, в 6-летнем эксперименте около Иены (Германия) была выявлена сильная положительная зависимость биомассы от числа видов и числа функциональных групп⁶⁸ (рис. 3.4.2.2-9, Marquard et al., 2009). По данным мета-анализа Balvanera et al. (2006), в большинстве экспериментов влияние числа функциональных групп на экосистемные функции сильнее, чем влияние числа видов, хотя и не намного.

⁶⁷ Были использованы следующие группы: бобовые, злаки С3, злаки С4, медленно растущие многолетники, разнотравье.

⁶⁸ 16 видов были разделены на 4 группы: бобовые, злаки, низкие травы и высокие травы

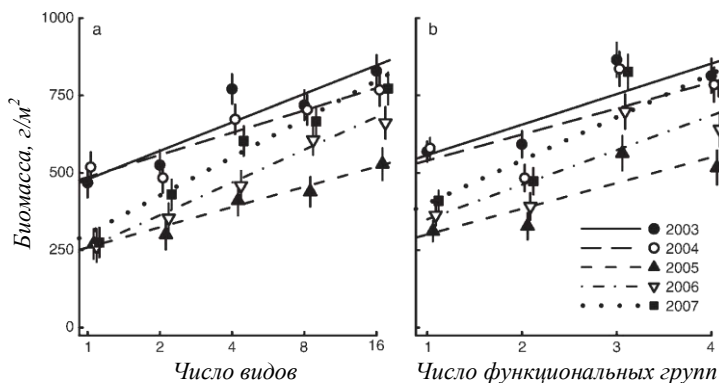


Рис. 3.4.2.2-9. Надземная биомасса сообщества как функция (а) от числа видов и (б) от числа функциональных групп. Разные символы показывают данные за разные годы (Marquard et al., 2009).

Выделение функциональных групп видов является отдельной проблемой. От того, как они выделены, сильно зависят результаты экспериментов. Если число видов *внутри* функциональных групп слабо влияет на продуктивность (как у Dukes, 2001 b), то группы выделены правильно и виды внутри групп существенно повторяют функции друг друга. Если же в экспериментах влияние функциональных групп на экосистемные функции практически не выявляется, это может быть результатом неудачного выделения групп (Lanta, Leps, 2007).

Однако выделение групп разными авторами – достаточно произвольный процесс. При выделении функциональных групп предполагается, что внутри них собираются виды со сходными свойствами. Но это далеко не всегда получается, так как виды могут быть сходны по одному свойству, но различны по другим. Так, в 4-х летнем эксперименте BioCON число видов и число функциональных групп оказывали почти независимые эффекты на всем диапазоне условий, то есть виды внутри групп вносили самостоятельный вклад в функционирование сообщества (Reich et al., 2004). Ряд других экспериментов также показал, что изменение числа видов внутри функциональных групп влияет на показатели экосистемного функционирования, то есть концепция функциональной идентичности видов внутри групп не подтвердилась (например, Jonsson, Malmqvist (2003 b)).

В последние годы началась разработка непрерывных индексов функционального разнообразия. Эти показатели учитывают различные аспекты функционального разнообразия видов, не объединяя их в искусственные группы, и позволяют суммировать множество свойств разных видов вдоль нескольких функциональных осей (Petchey, 2002; Petchey et al., 2004 b; Petchey, Gaston, 2002 a, 2006). Например, показатель FAD (functional attribute diversity)

вычисляется через дисперсию свойств видов в пространстве признаков, показатель FD (functional diversity) вычисляется через суммарную длину ветви функциональной дендрограммы в результате кластеризации функциональных признаков видов (Petchey, Gaston, 2002 a). Обзор индексов функционального разнообразия можно найти у Petchey et al. (2009) и Mouchet et al. (2010). Petchey et al. (2004 b) проанализировали данные проекта BIODPTH и выявили положительную зависимость биомассы растений от числа видов, числа функциональных групп и от двух показателей функционального разнообразия FAD и FD. Для оценки функционального разнообразия растений авторы использовали такие признаки, как площадь и толщина листьев, форма и высота растения, масса семян, относится оно к бобовым или нет, и ряд других. Подсчеты авторов показали, что наибольшей объяснительной силой обладает индекс FD.

Если из концепции функциональных групп можно сделать вывод, что утрата видов сама по себе не страшна, пока не сокращается число функциональных групп, то утрата функционального разнообразия, измеряемого непрерывными индексами может происходить гораздо быстрее утраты функциональных групп. (Petchey, Gaston, 2002 a). Это значит, что для сохранения комплекса функциональных свойств необходимо сохранение существенной доли всех видов. То есть, по сути, при переходе от функциональных групп к непрерывным индексам все вернулось к задаче сохранения видового разнообразия.

Недавно был предложен еще один показатель – *филогенетическое разнообразие* (Cadotte et al., 2008) – который вычисляется на основе эволюционных связей видов, составляющих сообщество. По мнению авторов, этот показатель объединяет систематические и функциональные аспекты разнообразия. Экологические свойства видов зависят от их эволюционной истории, а разнообразие этих свойств определяется положением видов в эволюционном древе – дальние родственники, скорее всего, будут сильнее различаться своими свойствами и ролью в экосистеме, что позволит им более эффективно разделить ниши и использовать ресурсы. Авторы проанализировали данные 29 экспериментов с травяными сообществами и показали, что биомасса сообщества зависит от филогенетического разнообразия так же, как от числа видов и функциональных групп (рис. 3.4.2.2-10).

Возможно, наиболее продуктивным может оказаться комбинирование всех трех подходов к измерению разнообразия – таксономического, функционального и филогенетического – для разных масштабов (локального, регионального, континентального, глобального) и для выявления разных аспектов формирования сообществ (Pavoine, Bonsall, 2011).

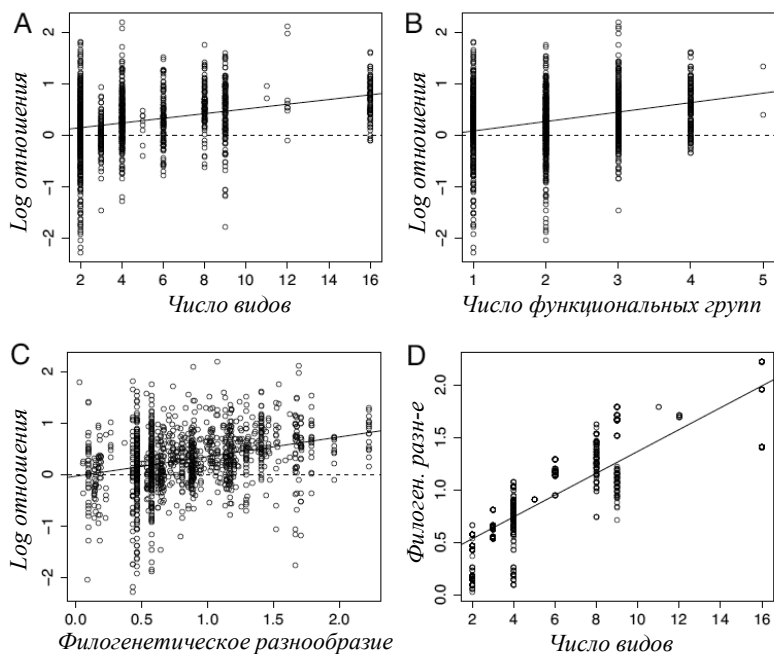


Рис. 3.4.2.2-10. Разница между биомассой многовидовых сообществ и средней биомассой монокультур видов, составляющих сообщества положительно связана (А) с числом видов в сообществе, (В) с числом функциональных групп растений и (Д) с показателем филогенетического разнообразия. Пунктирная линия – биомасса многовидового сообщества равна суммарной биомассе монокультур входящих в них видов. Существенная связь выявлена также между филогенетическим разнообразием и числом видов в сообществе (Cadotte et al., 2008).

Для нас в данной книге важно ответить на вопрос – можем ли мы данные о функциональном разнообразии экспериментальных и природных сообществ сравнивать с результатами нашего моделирования? На наш взгляд, это вполне возможно. Во-первых, как сказано выше, характер взаимосвязи экосистемного функционирования с таксономическим и функциональным разнообразием качественно одинаков. Во-вторых, степень генерализации моделей оптимального разнообразия, представленных в данной книге достаточно высока для того, чтобы считать виды и функциональные группы видов однотипными объектами.

Показатели экосистемного функционирования

Основные показатели экосистемного функционирования, использованные в экспериментах, приведены на рис. 3.4.2.2-5 (Balvanera et al., 2006). Они сгруппированы по экосистемным услугам⁶⁹, на которые оказывают наибольшее воздействие. В большинстве экспериментов использовались показатели продуктивности, биомассы или обилия организмов, а также степень использования питательных веществ (Balvanera et al., 2006; Cardinale et al., 2006; Hooper et al., 2005; Worm et al., 2006). Например, в проекте BIODERTH фиксировали 11 показателей экосистемного функционирования: надземная биомасса, подземная биомасса, покрытие, высота, плотность биомассы травостоя и ее распределение по высоте, использование света, запас азота в надземной биомассе, доступный неорганический азот в почве, степень разложения стандартных органических материалов на третий год эксперимента (Spehn et al., 2005). Позитивная связь с ростом биоразнообразия найдена для большинства экосистемных свойств, связанных с биомассой, продуктивностью сообществ и с циклами питательных веществ (Balvanera et al., 2006).

Наиболее часто учитываются показатели первичной продукции и биомассы сообществ. Несомненно, что это – ключевые характеристики, которые во многом определяют экосистемное функционирование в целом. Однако механический перенос данных, полученных в отношении продуктивности и биомассы на остальные процессы может приводить к неверным выводам. Более того, определенные противоречия возникают и между самими этими показателями.

В кратковременных экспериментах с искусственными сообществами между показателями *продуктивности и биомассы* большой разницы может и не быть. Например, в экспериментах с травянистыми растениями основной показатель – масса ежегодных укосов, которую можно считать показателем как продуктивности, так и биомассы сообщества. Но в природных сообществах биомасса и продуктивность часто связаны обратной зависимостью. Когда речь идет о разных сукцессионных стадиях, по мере роста суммарной биомассы продуктивность падает. Например, в лесотаксационных справочниках легко найти отрицательные зависимости прироста запаса древесины от запасов древесины (рис. 3.4.2.2-11). А, поскольку в ходе сукцессии, как правило, видовое разнообразие растет, то при сравнении разных стадий сукцессии получается отрицательная корреляция между числом видов и продуктивностью и положительная корреляция между числом видов и биомассой сообщества (подробнее изменения разнообразия в ходе сукцессий рассмотрены ниже, в разделе 4.2.1)

⁶⁹ Экосистемные услуги определяются через пользу, которую человек получает от экосистемного функционирования (см. ниже раздел 5.1).

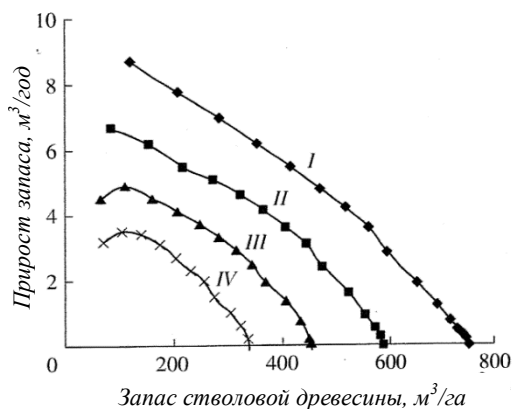


Рис. 3.4.2.2-11. Снижение прироста запаса древесины при увеличении ее запасов в насаждениях разного бонитета в Архангельской области. Бонитет указан цифрами (Исаев и др., 2008).

Соотношение показателей биомассы и продуктивности различно для наземных и водных сообществ. Во многих водных экосистемах биомасса макрофитов также может быть связана с продуктивностью обратной зависимостью из-за истощения ресурсов по мере роста биомассы. Например, показано, что потребление питательных веществ в поликультурах макроводорослей на 22% больше, чем предсказано на основании среднего потребления видов в монокультурах, что может быть причиной снижения концентрации питательных веществ в воде (Stachowicz et al., 2007). Кроме того, эксперименты с пресноводными и морскими сообществами показали сильное влияние верхних трофических уровней на нижние, что менее явно наблюдается в наземных экосистемах⁷⁰ (Giller et al., 2004; Lecerf, Richardson, 2010; Stachowicz et al., 2007). Это значит, что в море такой традиционный показатель экосистемного функционирования как продуктивность может сильнее зависеть от разнообразия консументов, чем от разнообразия продуцентов (Duffy, 2003; Paine, 2002; Stachowicz et al., 2007).

Для проверки гипотезы о том, что разнообразие по-разному действует на биомассу сообщества и на динамические показатели (скорость изменения биомассы и скорость потребления ресурсов), был проведен специальный анализ данных мета-анализов. Однако этот вторичный «мета-анализ мета-анализов» показал, что на качественном уровне характер влияния разнообразия на показатели биомассы и продуктивности одинаков – в обоих случаях выявляется положительная зависимость. Интересно, что зависимость биомассы сообществ от их разнообразия более сильная и лучше выражена, чем зависимость продуктивности от разнообразия (рис. 3.4.2.2-12, Schmid et al., 2009). Этот вывод для нас важен, так как мы в своих моделях оптимального разнообразия оперируем именно показателями биомассы.

⁷⁰ Очевидно, что консументы также важны для формирования растительной биомассы и видового состава в наземных сообществах и морские «уроки» могут быть полезны и там.

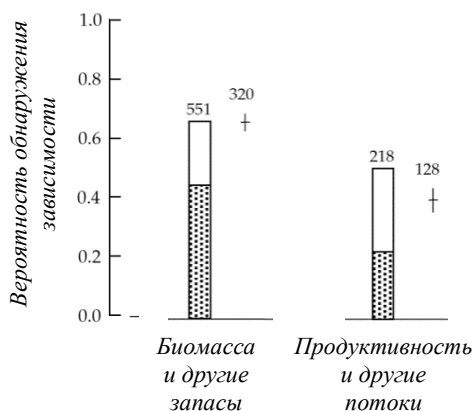


Рис. 3.4.2.2-12. Вероятность обнаружения зависимости показателей «запасов» и «потоков» от разнообразия. Суммарная вероятность выявления любого типа зависимости показана общей высотой столбиков. Серые части столбиков соответствуют положительным зависимостям (Schmid et al., 2009).

Еще один существенный аспект – связь показателей продуктивности и соотношения питательных веществ. Первичная продукция определяет количество веществ, доступное для потребления на высших трофических уровнях. Но рост первичной продукции и ассимиляции углерода продуцентами не всегда ведут к росту биомассы на следующих уровнях. Например, показано, что при повышенной продуктивности водорослей в их тканях снижается содержание важных микроэлементов по отношению к углероду. А при соотношении углерода и фосфора в продуцентах выше 300 наблюдается ограничение роста дафний из-за недостатка фосфора. То есть, увеличение первичной продукции может сопровождаться ухудшением качества пищи для консументов, что будет блокировать рост их популяций (Striebel, et al., 2009 b). При этом лабораторные и полевые эксперименты с озерными фитопланктонными сообществами⁷¹ показали, что видовое богатство фитопланктона влияет не только на продуктивность, но и на соотношение «углерод-фосфор» (Striebel et al., 2009 b). Одним из показателей, который учитывает соотношение биогенных элементов в биомассе может быть «эффективность использования ресурсов (resource use efficiency (RUE))» – количество углерода, которое может быть ассимилировано на единицу лимитирующего элемента, например, фосфора (Ptacnik et al., 2008). Эксперименты показали, что в фитопланктонных сообществах с высоким видовым разнообразием показатель RUE был выше из-за лучшего поглощения света и ассимиляции углерода. Из-за этого эти сообщества имели более высокое содержание углерода на единицу лимитирующего вещества (фосфора) и более высокое соотношение C:P при любых концентрациях фосфора в среде (рис. 3.4.2.2-13, Striebel et al., 2009 b). Авторы считают, что зависимость соотношения C:P от видового богатства может быть фактором стабилизации системы фитопланктон-зоопланктон.

⁷¹ Лабораторные эксперименты с фитопланктонными сообществами от 1 до 10 видов и выращивание в мезокосмах проб фитопланктона их 46 озер Южной Германии и Австрии (Striebel et al., 2009 b).

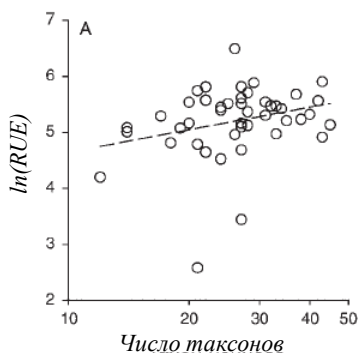


Рис. 3.4.2.2-13. Соотношение эффективности использования ресурсов (RUE) и таксономическим разнообразием фитопланктона (Striebel et al., 2009 b).

Кроме показателей биомассы и продуктивности для обеспечения экосистемных функций крайне важны *показатели процессов разложения органики*. Задача выявления влияния разнообразия беспозвоночных животных на разложение листового опада была привнесена в тему «биоразнообразие - экосистемное функционирование» исследованиями сообществ пресноводных ручьев (Lecerf, Richardson, 2010). До этого большинство исследований касалось влияния разнообразия растений на продуктивность растительных сообществ. После исследований в ручьях эта исследовательская задача стала распространяться на другие типы сообществ. Число исследований процессов разложения органики и динамики питательных веществ быстро растет в последнее время (Hooper et al., 2005).

В ручьях была выявлена положительная зависимость скорости переработки органики от видового богатства беспозвоночных деструкторов (Lecerf, Richardson, 2010). В отношении наземных экосистем также хорошо известно, что видовое разнообразие почвенной фауны – это основа плодородия почв. В частности, показано, что качество гумуса при высоком разнообразии беспозвоночных, перерабатывающих растительные остатки, гораздо выше, чем при их низком разнообразии (Чернова и др., 1989). Tiunov, Scheu (2005) показали, что видовое разнообразие почвенных грибов повышает эффективность разложения органики. Что касается влияния разнообразия бактерий на почвенные процессы, то здесь ясной картины нет. Бактерии выполняют ключевые экосистемные функции, но роль их разнообразия в осуществлении этих функций почти не известна (Hillebrand, Matthiessen, 2009). Хотя некоторые эксперименты показали усиление разложения органики при росте микробного разнообразия (см. Chapin et al., 2000), общий вывод пока заключается в том, что в почвах и пресноводных экосистемах изменения микробного разнообразия слабо влияют на разложение органики (Peter et al., 2011). Универсальные бактериальные функции, такие как накопление биомассы и дыхание, выполняются множеством видов, поэтому утрата или добавление тех иных видов мало влияют на эти процессы. Зависеть от разнообразия бактерий могут более специфические функции, осуществляемые малым числом видов бактерий (Peter et al., 2011).

Статистически значимых зависимостей процессов разложения органики и запасов питательных веществ в почве от разнообразия растений в большинстве исследований также не выявлено⁷² (Balvanera et al., 2006; Schmid et al., 2002; Spehn et al., 2005), хотя Srivastava и Vellend (2005) сообщают, что 44% проанализированных ими работ нашли положительную связь разнообразия с разложением органики. Все-же, пока можно сделать вывод, что свойства отдельных видов растений⁷³ важнее для почвенных процессов, чем их видовое разнообразие (Loreau et al., 2001).

Соотношение показателей функционирования популяций и сообществ

Эксперименты показывают, что увеличение числа видов в сообществе улучшает показатели сообщества, но ухудшает показатели популяций (Balvanera et al., 2006). Вторичный анализ данных мета-анализов Balvanera et al. (2006) и Cardinale et al. (2006) подтвердил этот вывод (рис. 3.4.2.2-14, Schmid et al., 2009)

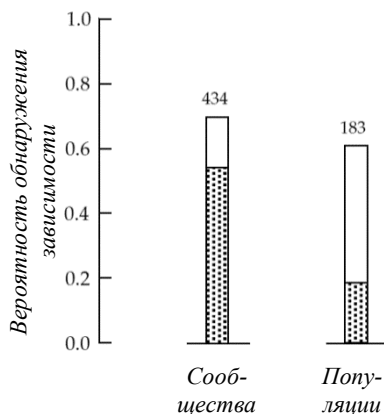


Рис. 3.4.2.2-14. Вероятность обнаружения статистически значимого влияния биоразнообразия на показатели экосистемного функционирования (суммарная величина столбика) и соотношение частоты позитивного (серая часть) и негативного (белая часть) влияния в экспериментах. Над столбиками показано число проанализированных экспериментов (Schmid et al., 2009).

Эти результаты косвенно подтверждают теоретические предсказания, сделанные на основе математических моделей, о том, что рост числа видов должен стабилизировать сообщество и дестабилизировать популяции (см. раздел 3.4.3.1). Также эти тенденции соответствуют выводу моделей оптимального разнообразия о разнонаправленных тенденциях изменения оптимальных значений на популяционном и ценолитическом уровнях.

⁷² Разнообразие растений может влиять на содержание питательных веществ в почве за счет изменения потребления питательных веществ растениями и влияния растений на активность микробного населения и почвенной фауны (Hooper et al., 2005).

⁷³ Для процессов разложения органики важны не только свойства видов растений, но даже отдельных генотипов растений (см. раздел 3.4.5.3).

Изменение результатов экспериментов при их разной длительности

Подавляющее большинство экспериментов, рассмотренных в разделе 3.4, являются кратковременными и охватывают не более нескольких поколений организмов, а нередко ограничиваются одним поколением. Эти экспериментальные сообщества можно сопоставить с самыми первыми стадиями заселения освободившихся участков в начале вторичной сукцессии. Как отмечают многие исследователи, в этих незрелых сообществах еще не начали работать механизмы, характерные для стационарных природных сообществ (см., например, Symstad et al., 2003; Thompson et al., 2005).

Многолетние эксперименты показали, что результат может существенно изменяться с течением времени. Так, в эксперименте с имитацией различного режима осадков в травяных сообществах Калифорнии оказалось, что те условия, которые в течение двух первых лет вызвали увеличение биомассы и разнообразия, затем привели к упрощению сообществ и сокращению биомассы (Suttle et al., 2007). Принципиальную важность фактора времени показали также эксперименты с изъятием морских водорослей из природных сообществ на скалах (Stachowicz et al., 2008). С течением времени выявляемая зависимость показателей экосистемного функционирования от видового разнообразия может изменять свою силу и даже направление. Так, в эксперименте с 3-мя видами зеленых микроводорослей (*Chlamydomonas*, *Scenedesmus*, *Selenastrum*) на протяжении нескольких поколений зависимость биомассы сообщества от числа видов менялась с положительной на отрицательную. Однако большинство долговременных экспериментов с травяными сообществами, включая исследования на Кедровой реке и проект BIODPTH, показали, что с течением времени влияние биоразнообразия на экосистемные функции усиливается (Tilman et al., 2001; Marquard et al., 2009; Spehn et al., 2005; van Ruijven, Berendse, 2005; Fargione et al., 2007). Примером могут служить данные проекта на Кедровой реке (рис. 3.4.2.2-15).

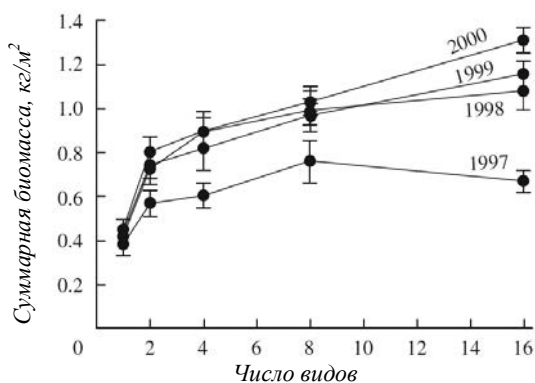


Рис. 3.4.2.2-15. Усиление положительной зависимости биомассы от числа видов со временем в эксперименте на Кедровой реке (из Loreau, 2010).

Многолетние эксперименты на Кедровой реке, Джаспер Ридж и в проекте BIODERTH показали, что одновременно с усилением взаимосвязей между разнообразием и показателями экосистемного функционирования изменялось соотношение выборочного и комплементарного эффектов⁷⁴. Так, на Кедровой реке выборочный эффект был более важен первые три года, а комплементарность стала более важной после 5 – 6 лет (Tilman et al., 2001). Другой анализ экспериментов на Кедровой реке показал, что вначале выборочный эффект был позитивным, а в последние годы стал негативным. При этом суммарный эффект усиливался, так как комплементарность росла сильнее, чем снижался выборочный эффект. Интересно, что этот сдвиг механизмов определяется изменением отношений тех же самых видов, и не связан со сменой сукцессионных стадий, так как сообщество все время остается под полным контролем экспериментаторов и его изначальный видовой состав поддерживается прополкой (рис. 3.4.2.2-16, Fargione et al., 2007).

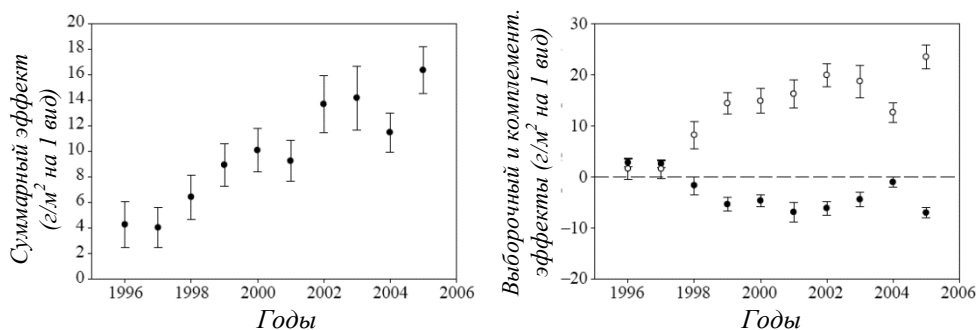


Рис. 3.4.2.2-16. Изменение наклона зависимостей суммарного, выборочного и комплементарного эффектов от числа видов с течением времени (Fargione et al., 2007).

В 7-летнем эксперименте с травяными сообществами Isbell et al. (2009) комплементарность также росла со временем. Аналогичные результаты были получены и в других экспериментах (рис. 3.4.2.2-17, Marquard et al., 2009).

Кратковременность и мелкомасштабность манипулятивных экспериментов не позволяет проявляться эффектам комплементарности в полной мере (Cardinale et al., 2006). Поэтому частота регистрации трансгрессивного сверхурожа, который считается доказательством комплементарности, также растет в экспериментах с течением времени. Так, Tilman et al. (2001) установили, что процент площадок, на которых регистрировался трансгрессивный сверхурожай, увеличивался в поздние годы эксперимента. По оценкам Cardinale et al. (2007), необходимо около 5 лет, чтобы экспериментальные сообщества начали проявлять

⁷⁴ О выборочном и комплементарном эффектах от изменения числа видов см раздел 4.3.2.1.

трансгрессивный сверхурожай. Аналогичный результат был получен и в эксперименте с водорослями Stachowicz et al. (2008), но там время измерялось месяцами – трансгрессивный сверхурожай начинал проявляться после 18 месяцев от начала эксперимента.

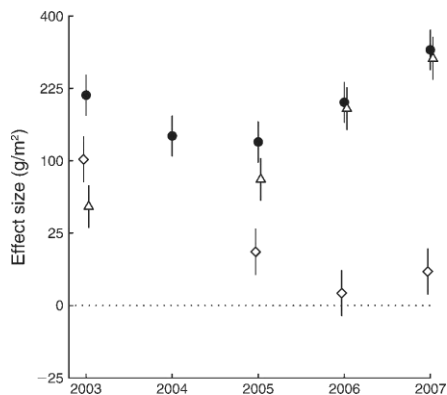


Рис. 3.4.2.2-17. Суммарный эффект от биоразнообразия (черные кружки), эффект от комплементарности (треугольники) и выборочный эффект (ромбы). В 2004 г. не удалось разделить эффекты, так как биомасса не была разделена на виды (Marquard et al., 2009).

Эти результаты экспериментов соответствуют концепции сукцессий Одума (1986), которая предполагает, что в ходе сукцессий уменьшается значение конкурентных отношений и растет роль комплементарных и мутуалистических отношений.

Асимптотический характер усиления экосистемного функционирования при росте разнообразия

Результаты экспериментов показывают, что положительная зависимость различных функций от показателей разнообразия часто имеет асимптотическую форму⁷⁵ – вначале она быстро растет по мере увеличения числа видов или функциональных групп, но довольно быстро достигает максимального уровня и далее остается на нем (рис. 3.4.2.2-6, Cardinale et al., 2006; Zavaleta et al., 2010). По данным некоторых мета-анализов, положительная зависимость в экспериментах с травянистыми сообществами начинает выходить на плато уже при 5-10 видах (Hooper et al., 2005), в водных сообществах – несколько позже (Cardinale et al., 2006). Замедление или прекращение роста показателей функционирования при продолжении увеличения числа видов авторы экспериментов объясняют функциональной избыточностью добавляемых видов, в частности, тем, что внутри функциональных групп виды сходны по своим функциональным характеристикам.

Из асимптотического характера зависимости был сделан вывод об избыточности существенной части видового разнообразия (Schwartz et al., 2000;

⁷⁵ В природных сообществах выявлены другие формы зависимости (см. раздел 3.2.2.2).

см. также Hector, Bagchi, 2007). По оценке Schwartz et al. (2000), для выполнения исследуемых функций достаточно менее половины участвующих в экспериментах видов. Logeau et al. (2001) отмечают, что пока мы не можем отбросить предположение, что небольшого числа доминирующих видов достаточно для необходимого функционального разнообразия, определяющего основную часть продуктивности травяных сообществ. Однако тут же возник вопрос – насколько результаты простых экспериментов можно распространять на реальные сообщества и использовать выводы из экспериментов в практике природопользования? Ведь эксперименты являются очень сильным упрощением процессов, происходящих в природе и не учитывают множества важных факторов, которые в реальных сообществах играют ключевую роль. Tilman (1997 b) подчеркивает, что в простых экспериментах кривая может насыщаться при малом числе видов, но в природе действует много различных факторов и выход зависимости на плато может происходить медленнее. Как показали исследования мультифункциональности сообществ, именно так и происходит (см. ниже в этом разделе).

Подавляющая часть видового разнообразия – это малочисленные и редкие виды, а основную часть экосистемных функций осуществляют многочисленные доминантные виды. Встает вопрос – почему существует множество относительно малочисленных видов? Одна из гипотез заключается в том, что эти виды выполняют те же функции, что и доминанты, но по-другому отвечают на изменения среды. Эта идея находится также в основе «страховой гипотезы» (см. раздел 3.4.3.1).

Walker et al. (1999) проверили эту гипотезу на основе анализа 21 вида злаков и осок в саваннах Австралии и показали, что виды-доминанты занимают разные ниши (причем их ниши различаются сильнее, чем в среднем у всех видов) и виды со сходными нишами сильно различаются по плотности (далеко отстоят друг от друга в ранговом распределении). Также было показано, что у видов-доминантов есть «экологические двойники» с меньшей численностью, которые выполняют те же экосистемные функции, но реагируют на изменения среды по-другому (то есть имеют одинаковые «признаки воздействия», но разные «признаки ответа»). Сравнение участков саванны с разной степенью выпаса показало, что при сильном выпасе снижается обилие и биомасса доминирующих видов, но виды со сходными экосистемными функциями, которые были прежде менее обильными, компенсируют это снижение. Lyons, Schwartz (2001) в эксперименте с изъятием растений сравнили площадки, с которых изымались редкие виды, и площадки, с которых изымалась такая же биомасса обильных видов. Вероятность вселения и распространения инвазийных видов была выше на площадках, где сокращалось видовое разнообразие, а не биомасса. Таким образом, было показано, что редкие виды играют важную функциональную роль в сообществах, которая не может быть заменена доминирующими видами.

Роль относительно малочисленных ключевых видов животных хорошо известна, их примерами могут быть хищники на концах пищевых цепей, и виды,

изменяющие условия среды (бобры, кроты, слепыши, суслики...). Lyons et al. (2005) показали, что ключевые виды есть и среди растений. Например, виды хвоща, довольно малочисленные (менее 5% от общей биомассы) в кустарниковых сообществах на Аляске вносят непропорционально большой вклад в функционирование этих сообществ, обеспечивая 29% Р и 39% К в ежегодном опаде и 55% Р, 41% К и 75% Са в почве. Корни хвоща проникают в глубокие горизонты почвы и «достают» оттуда минеральные вещества, выводя их на поверхность и делая доступными для других растений (Marsh et al., 2000). Другой пример касается роли редких видов в формировании циклов питательных веществ на альпийских лугах. Несмотря на то, что виды-доминанты поглощают основную часть азота, наибольшая концентрация азота на одно растение характерна для малочисленных видов. Поэтому удаление редких видов из этих сообществ приведет к снижению запасов азота в биомассе (см.: Lyons et al., 2005).

Мультифункциональность сообществ и вид зависимости экосистемных функций от разнообразия

В наших моделях рассматривается только один ресурс, который можно считать либо лимитирующим, либо некоторым обобщенным ресурсом. Моделирование существования популяций и сообществ на одном ресурсе можно соотнести с выполнением какой-то одной функции. Несмотря на это, мы считаем необходимым рассмотреть вопрос о мутифункциональности сообществ, так как он чрезвычайно важен для интерпретации полученных нами результатов и для формирования практических рекомендаций в области природопользования и сохранения биоразнообразия.

Большинство экспериментов рассматривают отдельные экосистемные функции в стабильных условиях, в то время как природные сообщества мультифункциональны и существуют в разнообразных и изменяющихся условиях. Учет этих двух важнейших факторов – разнообразия условий и разнообразия экосистемных функций необходим для понимания реальных взаимосвязей экосистемного функционирования и биоразнообразия.

Для нормальной жизни людей и устойчивого функционирования природных систем необходимо выполнение множества экосистемных функций – от опыления растений – до регулирования климата. При этом некоторые функции, например, продуктивность и стрессоустойчивость, связаны друг с другом обратной зависимостью и их нельзя максимизировать одновременно. Один и тот же вид может выполнять несколько функций и одна функция может выполняться несколькими видами, но, как правило, разные функции выполняются разными наборами видов. Моделирование показывает, что из-за мультифункциональной комплементарности между видами, функционирование сообщества в целом более чувствительно к утрате видов, чем отдельные функции (Gamfeldt et al., 2008).

Эти предположения были подтверждены анализом данных проекта BIODERTH в отношении 7 экосистемных характеристик: продукции надземной и подземной биомассы, содержания азота в надземной растительности, поглощения

света лиственной, поглощения азота из почвы, разложения лигнина и целлюлозы в почве. Каждая функция была проанализирована в отдельности и были определены виды, влияющие на нее. Среднее число видов, необходимых для выполнения индивидуальных функций составило от 3,2 до 6,6. Затем были выделены виды, присутствие которых оказывает положительным эффект на все возможные комбинации функций. Было показано, что при переходе от отдельных функций к множеству функций число необходимых видов существенно увеличивается (рис. 3.4.2.2-18). Среднее число видов, которые влияют на одну и более функций составило уже от 8 до 18 (Hector, Bagchi, 2007).

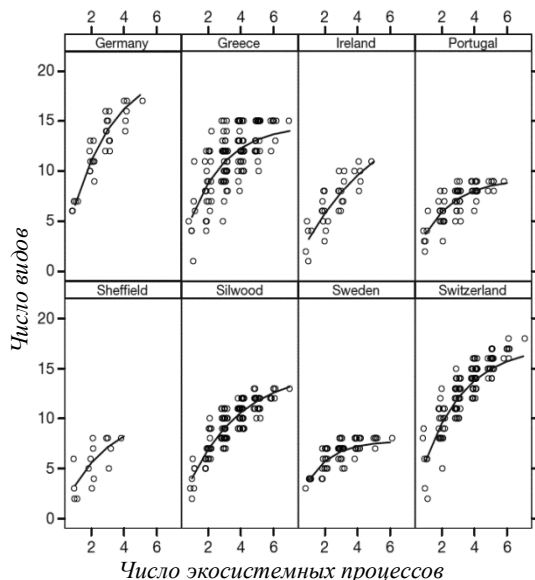


Рис. 3.4.2.2-18. Рост числа видов, влияющих на комплексы функций, при увеличении их числа по данным экспериментов BIODEPTH (Hector, Bagchi, 2007).

В другом исследовании были проанализированы данные экспериментов на Кедровой реке. Учитывались 8 экосистемных функций у 168 вариантов травяных сообществ (Zavaleta et al., 2010). В качестве показателя использовали порог мультифункциональности T , показывающий сколько процентов от максимума каждой функции выполняет данный набор видов, например $T=30\%$ обозначает, что от максимума каждой из 5 функций выполняется 30%. Было показано, что минимальное число видов, необходимое для преодоления разных порогов мультифункциональности, растет при росте числа функций и при увеличении порога мультифункциональности ($T=30\%, 40\%, 50\%$) (рис. 3.4.2.2-19).

Еще один важнейший фактор, влияющий на экосистемное функционирование – разнообразие условий в природе. Так, эксперимент BioCON на Кедровой реке показал, что большее разнообразие условий⁷⁶ требует большего числа ви-

⁷⁶ Исследовалась реакция сообществ на удобрение азотом и повышение концентрации CO_2 в воздухе.

дов для достижения максимальных значений экосистемных функций (Craine et al., 2003; Hector, Loreau, 2005).

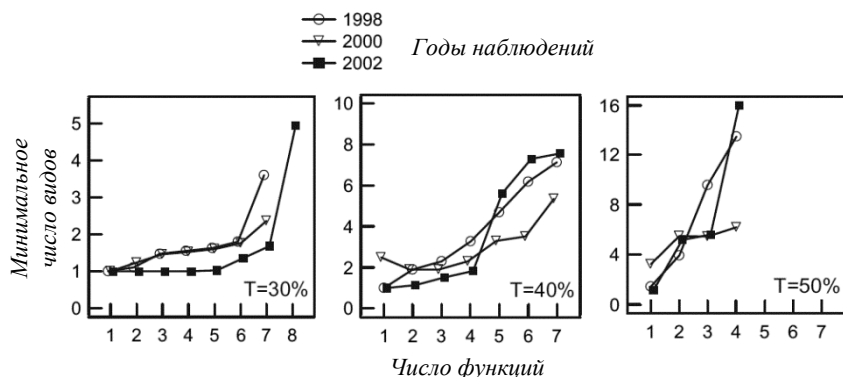


Рис. 3.4.2.2-19. Минимальное число видов, необходимое для обеспечения мультифункциональности при разных порогах по данным наблюдений за разные годы (Zavaleta et al., 2010).

В анализе Isbell et al. (2011) факторы мультифункциональности и разнообразия условий были объединены по данным 17 экспериментов. Вначале были определены наборы видов, которые воздействовали на экосистемные функции в каждой точке. Оказалось, что в среднем 27% видов (от числа исследованных в эксперименте) обеспечивают выполнение индивидуальных функций в конкретных условиях. То есть большинство видов в конкретных условиях экспериментов, действительно, оказались функционально избыточными. Однако затем было показано, что разные наборы видов обеспечивают выполнение разных функций, в разные годы, в разных местах и при разных сценариях изменения среды. Число видов, необходимых для выполнения функций, растет при увеличении числа функций, лет, мест и сценариев изменения среды (рис. 3.4.2.2-20). После суммирования всех данных было показано, что 84% из 147 видов травянистых сообществ, исследованных в 17 экспериментах, необходимы для какой-то функции хотя бы при одном наборе условий (рис. 3.4.2.2-21). Редкие виды также необходимы для функционирования сообщества. Виды, которые при определенных условиях и в данный момент слабо влияют на экосистемное функционирование, могут оказывать существенное кумулятивное влияние на процессы на всем диапазоне условий (Isbell et al., 2011).

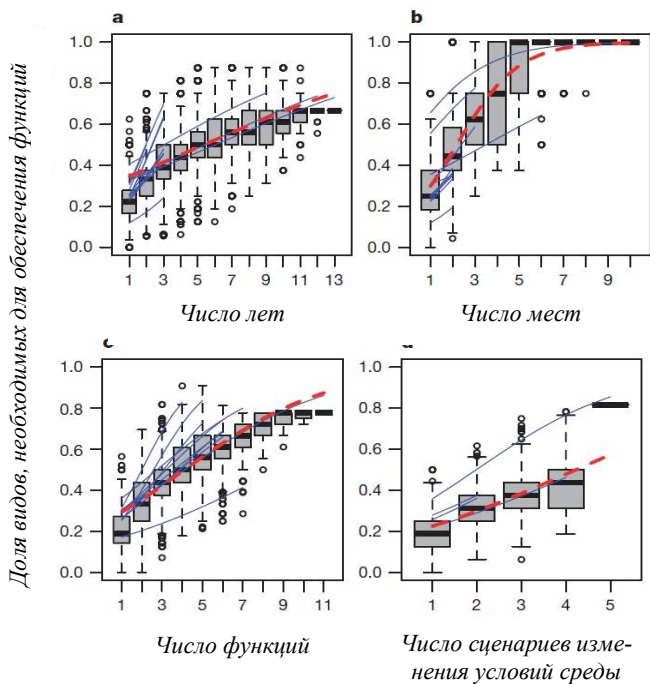


Рис. 3.4.2.2-20. Доля видов (от числа исследованных в экспериментах), которые необходимы для выполнения экосистемных функций, растет с увеличением числа лет (а), числа мест (б), числа функций (с) и числа сценариев изменения среды (д) (Isbell et al., 2011).

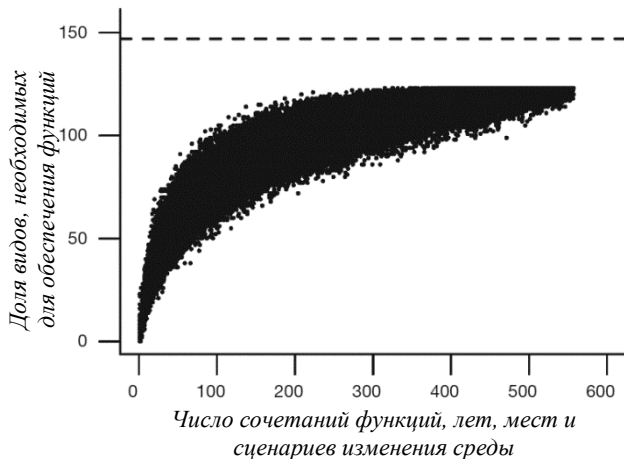


Рис. 3.4.2.2-21. Рост числа видов, необходимых для выполнения функций, при увеличении числа учитываемых наборов условий, лет, мест и сценариев изменения среды. Пунктирная линия обозначает все 147 исследованных видов (Isbell et al., 2011).

В целом мультифункциональный подход подтвердил, что для обеспечения экосистемного функционирования в полном объеме необходимо гораздо больше видов, чем было выявлено экспериментами с индивидуальными функциями.

Таким образом, большинство экспериментов выявило положительную зависимость показателей экосистемного функционирования от числа видов. Число видов в экспериментах всегда меньше значений видового богатства в природных сообществах. Можно считать, что результаты экспериментов соответствуют восходящей ветви унимодальной зависимости экосистемных функций от числа видов, расположенной в диапазоне от 1 до оптимального числа видов, и косвенно подтверждают предположения принципа оптимального разнообразия.

Несмотря на то, что разнообразие по-разному действует на биомассу сообщества и на динамические показатели, на качественном уровне характер влияния разнообразия на показатели биомассы и продуктивности одинаков, причем зависимость биомассы сообществ от их разнообразия более сильная и лучше выражена, чем зависимости продуктивности от разнообразия. Таким образом, данные экспериментов сопоставимы с результатами нашего моделирования, в которых в качестве критерия оптимизации используются показатели биомассы (численности).

Выявленные в экспериментах противоположные направления влияния числа видов на показатели экосистемного функционирования на уровне сообществ и популяций соответствуют предположению о разной роли разнообразия на популяционном и ценотическом уровнях, сделанному, исходя из принципа оптимального разнообразия.

3.4.2.3. Данные обследований природных сообществ

В последнее время в рамках концепции «биоразнообразие – экосистемное функционирование» стали развиваться работы, направленные на выявление зависимости экосистемных характеристик от числа видов и других показателей биоразнообразия в природных сообществах. Они выявили как положительные, так и отрицательные зависимости продуктивности от числа видов.

Наеем (2002) приводит примеры *отрицательных зависимостей* биомассы и продуктивности от числа видов. В одном случае речь идет о снижении биомассы растительности при увеличении числа видов растений, которую выявили при сравнении разных участков саванны. В другом примере при сравнении разных участков травяных сообществ в штате Нью-Йорк было выявлено снижение продуктивности сообществ при росте числа видов (рис. 3.4.2.3-1).

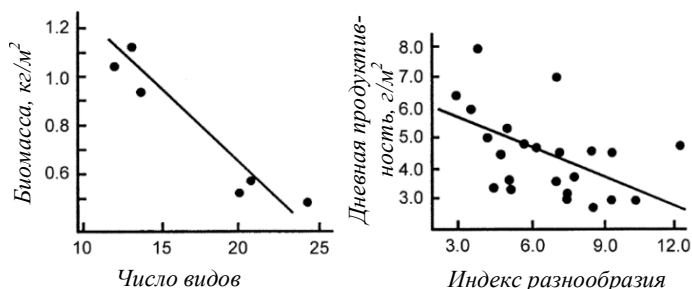


Рис. 3.4.2.3-1. Примеры отрицательной зависимости продуктивности и биомассы из Naeem (2002). Слева – сравнение отдельных участков в саванне, справа – сравнение разных участков травяных сообществ в штате Нью-Йорк (индекс разнообразия вычислялся как отношение числа видов к логарифму плотности растений).

Положительные зависимости выявлены при обследовании лесных сообществ. Так, Caspersen, Pacala (2001) на основании данных лесной службы США (данные о 24670 площадках в 11 штатах) показали, что прирост деревьев увеличивается в древостоях с большим числом видов (рис. 3.4.2.3-2). Увеличение средней биомассы древостоя при росте видового разнообразия зафиксировано также в исследовании (Wirth, 2005).

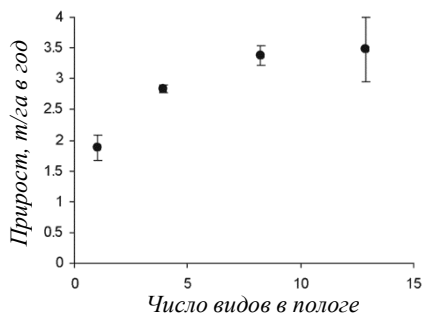


Рис. 3.4.2.3-2. Увеличение продуктивности в древостоях из большего числа видов в североамериканских лесах (Caspersen, Pacala, 2001).

В обзоре Nadrowski et al. (2010) проанализировано 31 исследование лесных сообществ после 2007 г. В них чаще всего регистрировалась положительная зависимость показателей экосистемного функционирования от числа видов деревьев. В качестве показателей экосистемного функционирования использовались устойчивость к нарушениям, улавливание осадков, разложение органики, дыхание почвы, цикл элементов, углерод в почве, биомасса корней, продукция опада, прорастание деревьев, выживание деревьев, продукция деревьев, устойчивость к инвазиям и травоядным. Также часто отмечалось ключевое влияние свойств отдельных

видов. В обзоре Thompson et al. (2009) проанализирована 21 публикация с 1976 по 2008 гг. 76% из них свидетельствуют о наличии положительной зависимости продуктивности от числа видов деревьев. Однако только 6 из них касаются исследований природных сообществ, остальные посвящены экспериментам с посадками деревьев. Из этих 6 работ 3 выявили положительную зависимость продуктивности от числа видов, а 3 – отрицательную.

Сравнение ранне- и позднесукцессионных участков показало, что прирост древесины максимален в раннесукцессионных древостоях с высоким разнообразием, а биомасса максимальна в позднесукцессионных древостоях с высоким разнообразием. То есть, было показано, что видовое разнообразие в зависимости от стадии сукцессии увеличивает как прирост, так и биомассу древостоя (Caspersen, Pacala, 2001; рис. 3.4.2.3-3).

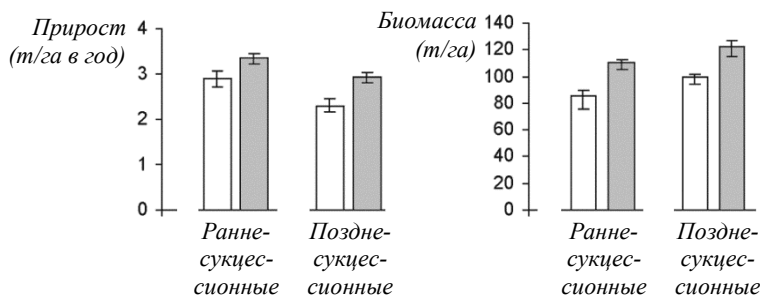


Рис. 3.4.2.3-3. Прирост и биомасса в ранне- и позднесукцессионных древостоях с низким (белые столбики) и высоким (серые столбики) видовым разнообразием деревьев. Категория лесов с низким разнообразием включает 1-2 вида деревьев, с высоким разнообразием – более 2 видов (Caspersen, Pacala, 2001).

Анализ данных по лесам провинции Каталония (Испания) показал, что древесная продукция смешанных лесов в среднем на 30% больше, чем в одновидовых древостоях, причем эта закономерность прослеживается в разных климатических условиях для трех основных типов лесов провинции – листопадных, хвойных и жестколистных (рис. 3.4.2.3-4, Vila et al., 2007).

Обследования водных экосистем также выявили положительные зависимости продуктивности от числа видов. Сильная положительная связь между числом родов фитопланктона и эффективностью использования ресурсов была выявлена в озерах Скандинавии и Балтийском море (более 3000 проб) (Ptacnik et al., 2008). Эффективность использования ресурсов измерялась как отношение биомассы фитопланктона к концентрации фосфора в воде. Было показано, что с ростом числа родов при одинаковой концентрации фосфора в воде биомасса фитопланктона увеличивается. Причем эта зависимость более сильно выражена для сообществ с меньшим разнообразием, что видно на рис. 3.4.2.3-5 по данным из озер Норвегии (крестики) и Балтийскому морю

(треугольники) по сравнению с данными из озер Финляндии (плюсики) и Швеции (ромбы). Важно, что при наличии положительной зависимости эффективности использования ресурсов от числа родов нет зависимости эффективности от концентрации фосфора.

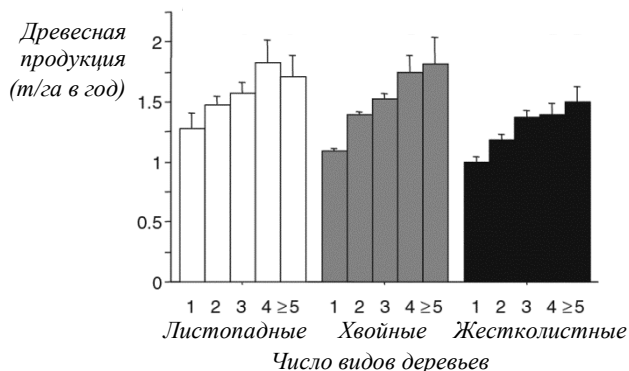


Рис. 3.4.2.3-4. Древесная продукция листопадных, хвойных и жестколистных древостоев из разного числа видов (Vila et al., 2007).

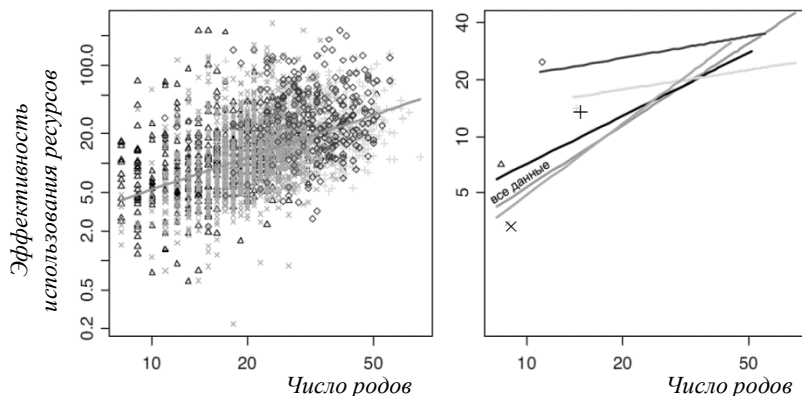


Рис. 3.4.2.3-5. Положительная зависимость эффективности использования ресурсов от числа родов фитопланктона. Треугольники – Балтийское море, ромбы – Швеция, плюсики – Финляндия, крестики – Норвегия. Слева – все данные, справа – линейные зависимости для отдельных регионов (Pätsnik et al., 2008).

Обзор данных о почти 2000 сообществах рифовых рыб (Mora et al., 2011) свидетельствует о линейной положительной зависимости суммарной биомассы рыб от их функционального разнообразия (рис. 3.4.2.3-6). Функциональное разнообразие рыб оценивалось как число функциональных групп⁷⁷ на 50 м²

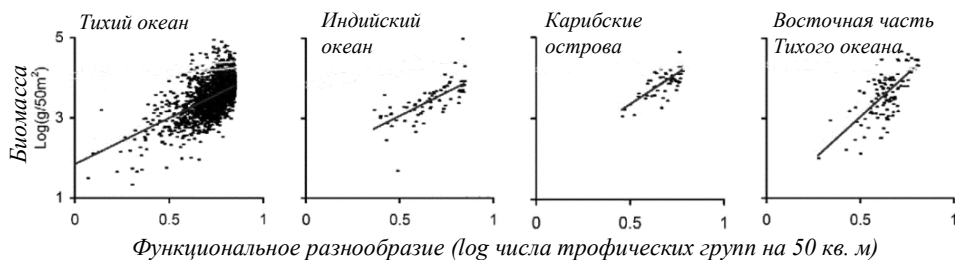


Рис. 3.4.2.3-6. Зависимость биомассы от функционального разнообразия в сообществах рифовых рыб (Mora et al., 2011).

Мета-анализ Danovaro et al. (2008) исследовал связь между разнообразием и экосистемными функциями в глубоководных сообществах. Анализ включает 270 наборов данных из 116 глубоководных экосистем по всему миру. Функционирование глубоководных экосистем базируется на переработке поступающей сверху органики. В качестве показателей экосистемных функций авторы исследовали продукцию бентосных прокариот, суммарную биомассу мейофауны, степень разложения и рециклирования органики. Во всех исследованных глубоководных системах обнаружены положительные экспоненциальные зависимости показателей экосистемных функций от числа видов (рис. 3.4.2.3-7).

Более того, было выявлено увеличение эффективности глубоководных экосистем при росте видового богатства бентоса. Эффективность выражается в способности экосистемы использовать имеющуюся энергию (пищевые ресурсы) и таким образом максимизировать свою биомассу и продуктивность. В качестве показателей эффективности авторы использовали:

- отношение биомассы мейофауны к потоку органического углерода, то есть мера способности системы использовать органику, поступающую из фотической зоны;
- отношение углеродной продукции прокариот к потоку органического углерода, то есть мера способности системы конвертировать органический детрит в бактериальную биомассу и таким образом рециклировать органику из донных отложений;

⁷⁷ Рыб делили на 7 групп: крупные хищники, планктофаги, потребители колониальных беспозвоночных, бентосные растительноядные рыбы, всеядные рыбы, детритофаги, потребители рыбы и беспозвоночных.

- отношение суммарной биомассы мейофауны к содержанию биополимерного углерода в осадках, то есть мера способности системы передавать энергию и вещество из детрита на верхние трофические уровни.

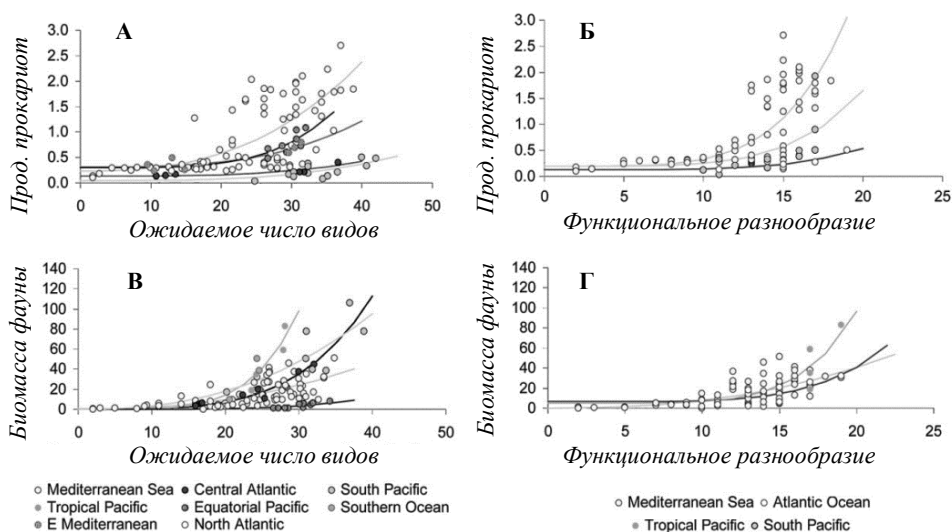


Рис. 3.4.2.3-7. Зависимость между БР и ЭФ: А – между ожидаемым числом видов и продукцией С прокариот (mg C/g в день); Б – между функциональным разнообразием (разнообразие трофических признаков) и продукцией С прокариот; В – между ожидаемым числом видов и биомассой фауны (mg C/m²); Г – между функциональным разнообразием и биомассой фауны (Danovaro et al., 2008).

Все три показателя экспоненциально растут при увеличении числа видов (рис. 3.4.2.3-8). Экспоненциальная связь имеется в широком диапазоне придонных температур, трофических условий и масштабов.

Экспоненциальный характер зависимости может быть результатом мутуалистических отношений между видами. Например, высокое видовое разнообразие роющих животных повышает перемешивание осадков, что увеличивает количество доступных ресурсов для других видов; высокое число видов нематод стимулирует продукцию прокариот, что увеличивает количество ресурсов для других видов (Danovaro et al., 2008).

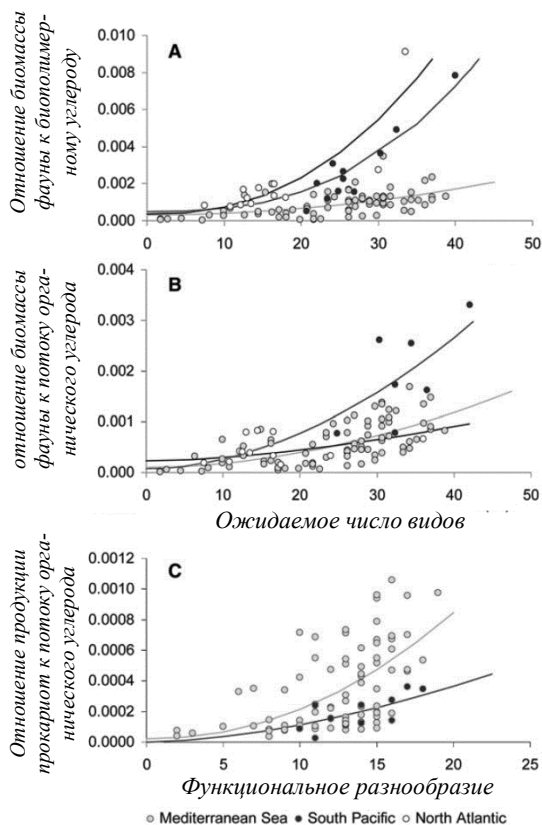


Рис 3.4.2.3-8. Зависимость эффективности сообществ от числа видов и функционального разнообразия бентоса. Показатели эффективности:

А – отношение биомассы фауны к биополимерному углероду; В – отношение биомассы фауны к потоку органического углерода; С – отношение продукции прокариот к потоку органического углерода (Danovaro et al., 2008).

Loreau (2007) подчеркивает, что данные об экспоненциальной форме зависимости подвергают сомнению универсальность асимптотической функции, выявленной в экспериментах (см. раздел 3.4.2.2). Кстати, приведенные выше данные о сообществах фитопланктона и рыб тоже указывают на то, что «насыщения» зависимостей при росте числа видов не происходит (рис. 3.4.2.3-5 и 3.4.2.3-6). Линейная, а тем более экспоненциальная форма зависимости функций от числа видов говорит о том, что последствия утраты видов могут быть более значительными, чем считалось ранее. Даже небольшое сокращение разнообразия в этих экосистемах может сильно ослабить их функционирование.

Таким образом, при обследовании природных сообществ были выявлены случаи отрицательных и положительных зависимостей продуктивности и биомассы от числа видов. К этим результатам можно прибавить также отрицательные и положительные корреляции, описанные в разделе 3.2.2.4. Авторы этих исследований искали ответ на вопрос, как видовое разнообразие зависит от условий среды и от продуктивности сообществ. Однако во многих случаях выявленная корреляция

ляция между числом видов и продуктивностью не дает однозначного ответа на вопрос, что является причиной, а что – следствием. Поэтому многие случаи положительных или отрицательных зависимостей числа видов от продуктивности, выявленные на локальном масштабе исследований, можно также трактовать как свидетельства зависимости продуктивности сообществ от числа видов.

Негативные зависимости между показателями экосистемных функций и числом видов можно объяснить двумя способами. Во-первых, их можно объяснить точно так же, как нисходящую ветвь «горбатой» кривой зависимости числа видов от продуктивности (см. раздел 3.2.2.4), то есть недостатком видов, адаптированных к сверхбогатым местообитаниям. Во-вторых, в соответствии с принципом оптимального разнообразия, их можно объяснить тем, что при числе видов, превышающем оптимальные значения, показатели функционирования сообщества снижаются. Возможные причины возникновения таких состояний с чрезмерным видовым богатством рассмотрены в разделе 4. Эти два объяснения представляют собой две противоположные ситуации – в первом случае видов не хватает до оптимального числа, во втором – число видов превышает оптимальное число. И в том, и в другом случае показатели функционирования снижаются.

Позитивные зависимости показателей экосистемных функций от таксономического и функционального разнообразия, выявленные при обследовании природных сообществ, можно объяснить на основании принципа оптимального разнообразия двумя процессами: 1 – существованием градиентов «богатства» среды, на которых располагаются сообщества, причем в более богатых местообитаниях находятся сообщества с большим числом видов и с более мощными функциями; 2 – нехваткой видов в сообществах с малым числом видов, то есть их субоптимальным состоянием, при котором экосистемные функции ослаблены. Возможные причины возникновения субоптимальных состояний сообществ рассмотрены в разделе 4). И в том, и в другом случае одновременно увеличивается число видов и показатели экосистемных функций, что и наблюдается в данных исследованиях.

Таким образом, положительные и отрицательные зависимости показателей экосистемных функций от числа видов могут быть объяснены как восходящая и нисходящая части унимодальной зависимости или как результат субоптимального состояния биосистем, когда они по разным причинам не могут достичь оптимального разнообразия.

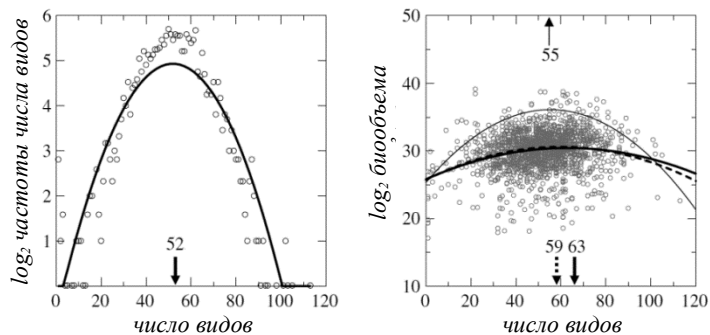
Однако наиболее интересным случаем с позиций принципа оптимального разнообразия является выявление полной унимодальной зависимости показателя функционирования сообщества от числа видов в исследовании Passy, Legendre (2006). Авторы анализировали зависимость биообъема микроводорослей от числа их видов по данным о сообществах пресноводных водорослей в США (4898 сбора водорослей из 1553 локальных сообщества по программе национальной оценки качества вод). Были выделены три типа местообитаний: сообщества микроводорослей на песчаных и органических донных субстратах вдоль границ водоемов; сообщества микроводорослей на камнях, корягах и макрофитах; планктонные сообщества. Во всех трех типах местообитаний выявлена гор-

большая зависимость биообъема водорослей от числа их видов (рис. 3.4.2.3-9). В бентосных местообитаниях число видов больше, чем в планктонных, что авторы объясняют трудностью разделения ниш в гомогенной толще воды по сравнению с бентосными местообитаниями (при этом разнообразие в планктонных сообществах имеет более высокий таксономический уровень). Кроме того, в бентосных сообществах много примеров взаимоусиления видов, когда поселение одних делает возможным развитие других (сукцессия) и увеличивает эффективность использования ресурсов, а для планктонных сообществ более характерны явления конкурентного исключения.

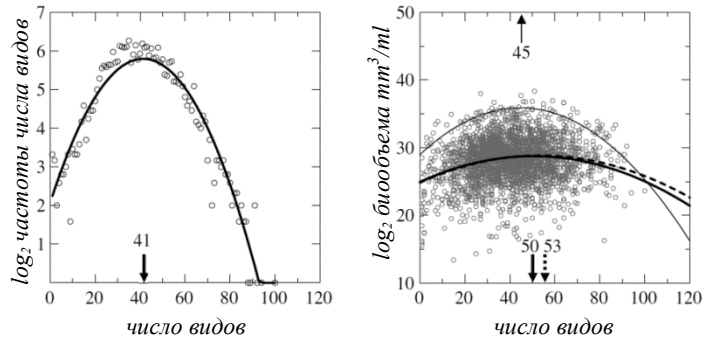
Авторы исследования объясняют такую форму зависимости сменой ведущих механизмов по мере увеличения числа видов по аналогии с объяснениями «горбатой» формой зависимости числа видов от продуктивности (см. раздел 3.2.2.4). Восходящую ветвь они объясняют взаимоусилением видов, комплементарным и выборочным эффектами, нисходящую – возможным усилением конкурентного исключения видов. Однако в случае «горбатой» зависимости числа видов от продуктивности конкурентное исключение объясняется увеличением продуктивности, а здесь оно, наоборот, сопровождается снижением продуктивности.

Конечно, эти кривые нельзя прямо сопоставить с зависимостями биомассы от числа видов, которые возникают в моделях оптимального разнообразия, поскольку сообщества водорослей, представленные точками в «горбатых» зависимостях, находятся в разных условиях. Максимум биообъема водорослей наблюдается при числе видов, которое немного больше, чем типичное для (наиболее часто встречающееся) для исследованных сообществ (рис. 3.4.2.3-9, левый столбик графиков). Как отмечают авторы, сообщества, в которых видов больше или меньше, чем типичные значения видового богатства, подвержены разного рода нарушениям: загрязнению или закислению в первом случае, и изменениям потоков питательных веществ или света – во втором. Нетипичные условия в этих водоемах, очевидно, влияют как на число видов, так и на биообъем водорослей, то есть унимодальная форма зависимости биообъема является результатом не только изменения числа видов, но и одновременного изменения условий среды. И все-же, выявление оптимальных значений числа видов, которое соответствует типичным условиям для исследованных типов сообществ, можно считать косвенным подтверждением возможности существования оптимальных значений разнообразия, при которых показатели суммарной биомассы (численности) сообщества максимальны.

Сообщества на песчаных и илистых субстратах



Сообщества на камнях, корягах и макрофитах



Планктонные сообщества

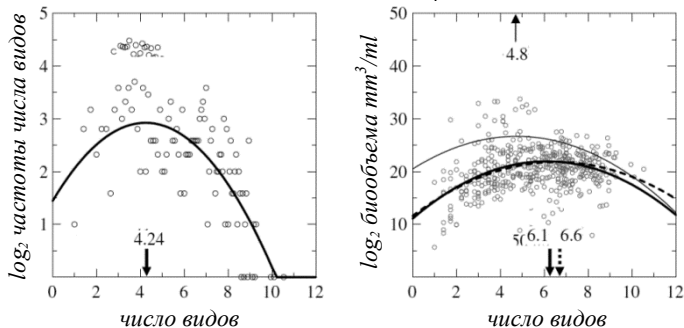


Рис. 3.4.2.3-9. Частота встречаемости сообществ с разным числом видов (левый столбик графиков, стрелки показывают моду распределения) и зависимость показателей биообъема водорослей от числа видов (правый столбик, тонкая, жирная и пунктирная линия показывают разные аппроксимации данных, стрелки показывают моды этих распределений) (Passy, Legendre, 2006).

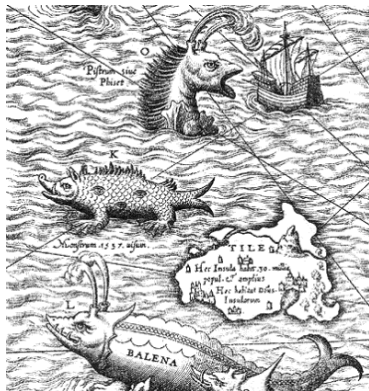
Таким образом, положительные и отрицательные зависимости показателей экосистемных функций от числа видов могут быть объяснены двумя способами.

1. Они могут формироваться на градиентах «богатства» среды аналогично нисходящей и восходящей ветвям «горбатой» зависимости числа видов от продуктивности местообитания, рассмотренной выше (см. раздел 3.2.2.4). При этом выявленные в одних исследованиях зависимости показателей экосистемных функций от числа видов могут быть идентичны зависимостям числа видов от продуктивности, выявленным в других исследованиях. В большинстве случаев установить причинно-следственную связь между параметрами трудно и правильнее говорить лишь о выявленных корреляциях.

2. Положительные и отрицательные зависимости показателей экосистемных функций от числа видов могут быть результатом субоптимального состояния биосистем, когда они по разным причинам не могут достичь оптимального разнообразия. В этом случае эти зависимости соответствуют восходящей и нисходящей ветвям предполагаемой нами унимодальной зависимости эффективности сообществ от числа видов (рис. 2.1-4). Наиболее интересным подтверждением принципа оптимального разнообразия могут служить выявленные в природных сообществах унимодальные зависимости суммарной биомассы сообщества от числа видов.

3.4.3.

Влияние видового разнообразия на стабильность экосистемного функционирования



3.4.3.1. Теоретические представления о взаимосвязи видового разнообразия и устойчивости сообществ и популяций

Идею о том, что большее число видов, обитающее на той или иной территории, делает ее природу более стабильной, высказывал еще Дарвин (Peterson et al., 1998). С тех пор исследования связи разнообразия и устойчивости биосистем развивались довольно противоречивым путем. До 1960-х годов преобладал «классический» взгляд Одума, МакАртура, Элтона, Клементса, Маргалефа что стабильность является неотъемлемым свойством экологических сообществ, которое обеспечивается их сложностью. Элтон подчеркивал, что богатые видами сообщества более устойчивы к инвазиям. Мак Артур предполагал, что чем больше число путей движения энергии и вещества в экосистеме, тем меньшее влияние будет оказывать утрата любого из них. Это были интуитивные представления, основанные на небольшом числе наблюдений, но они широко распространились, так как соответствовали общему представлению о «природном балансе». Эти гармоничные взгляды были нарушены в начале 1970-х гг. выводами из довольно простых математических моделей конкурирующих популяций и пищевых цепей (Levins, Gardner, Ashby, May), которые показали, что чем сложнее устроено сообщество и пищевые сети, тем они неустойчивее. Этот взгляд быстро распространился и стал преобладающим в 70 - 80-е гг. (см.: Griffin et al., 2009; Loreau, 2000, 2010; Loreau et al., 2002 a, 2009; McCann, 2000; Tilman, 1999). Такой поворот представлений на какое-то время снизил интерес к

роли биоразнообразия в обеспечении устойчивости сообществ и экосистем. Но в начале 1990-х гг. бурное развитие работ в рамках парадигмы «биоразнообразие – экосистемное функционирование» (см. 3.4.1) вновь усилило внимание к вопросу о том, как видовое разнообразие влияет на стабильность живой природы. Выводы 1970-х гг. о снижении устойчивости при росте разнообразия были сделаны на основе довольно простых моделей случайно построенных сообществ. Модели более реалистичных пищевых сетей оказались не только гораздо более устойчивыми, но и показали, что стабильность может расти по мере их усложнения (см. McCann, 2000). Было расширено само понимание «устойчивости» биосистем, в которое вошли следующие основные аспекты (см.: Loreau, 2000; Pimm, 1984):

- константность, постоянство, сопротивляемость, то есть способность системы не менять свои характеристики, несмотря на воздействия среды (такое понимание мало применимо на длительных периодах времени к развивающимся системам);
- упругость, эластичность, то есть способность системы возвращаться после нарушения в прежнее состояние или на прежнюю траекторию развития;
- стабильность, то есть малая степень колебания характеристик системы во времени (обратная характеристика – вариабельность)⁷⁸.

Были предложены и другие варианты понимания аспектов устойчивости (см., например, McCann, 2000; Loreau et al., 2002 a). Ives, Carpenter (2007) предлагают гораздо более расширенный спектр понятий устойчивости, включая показатели устойчивости и амплитуды колебаний в нескольких альтернативных состояниях, в стационарных колебательных режимах, устойчивость к постоянному стрессу и к изменению видового состава в случае инвазий или вымирания видов и др. Нередко для исследования устойчивости биосистем привлекаются концепции из теории информации (см., например, Пузаченко, 2009). Из всего многообразия возможных показателей устойчивости наиболее часто исследуются вариабельность, устойчивость сообществ к инвазиям, устойчивость биосистем к нарушениям и скорость их восстановления (Ives, Carpenter, 2007). Все эти аспекты могут иметь разное значение в зависимости от типа биосистемы, условий среды и рассматриваемых свойств биосистемы (показателей ее структуры или экосистемного функционирования).

Интересно, что теоретические представления о форме зависимости устойчивости сообществ от видового разнообразия аналогичны представлениям о зависимости продуктивности от разнообразия (см. выше, 3.2.2.1). Среди них также выделяются модели «идиосинкратического» изменения устойчивости при добавлении видов, модель «заклепок», модель функциональных групп видов («водителей и пассажиров») и др. При этом, так же как и в случае зависимости про-

⁷⁸ Примером такого показателя может быть отношение минимальной за год биомассы к максимальной $S=B_{\min}/B_{\max}$, который предлагает Алимов (1994). Также Алимов (1997) предлагает использовать понятие «выносливости», то есть способности системы выдерживать колебания собственных параметров.

дуктивности от числа видов, форма зависимости показателей устойчивости от числа видов определяется степенью доминирования и степенью перекрытия ниш видов. Чем больше перекрытие ниш, тем более выпуклой является форма зависимости, то есть после определенного числа видов она начинает «насыщаться» и выходить на плато (рис. 3.4.3.1, Peterson et al., 1998).

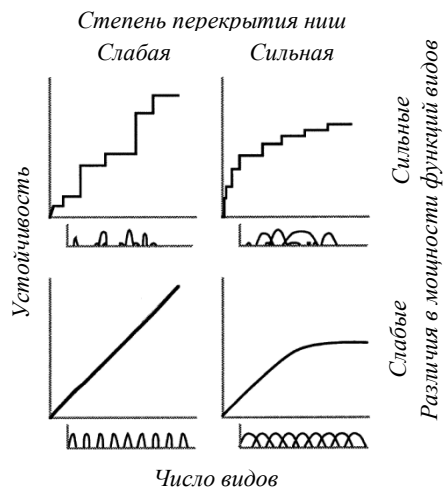


Рис. 3.4.3.1. Зависимость устойчивости от числа видов при разной степени перекрытия ниш и доминирования видов. По Peterson et al., 1998, с изменениями.

Новым шагом в понимании взаимосвязи биоразнообразия и стабильности стало объединение в теоретических моделях, а потом и в экспериментах показателей стабильности на популяционном и ценотическом уровнях (см.: Cottingham et al., 2001; Loreau, 2010; Tilman, 1999). Сформировались два противоположных взгляда на взаимодействие этих двух уровней разнообразия. Один говорит, что рост числа видов сопровождается увеличением стабильности популяций, а увеличение стабильности на популяционном уровне определяет стабильность всего сообщества (Valone, Hoffman, 2003 a; Steiner et al., 2005; Romanuk, Kolasa, 2004). Другой взгляд заключается в том, что разнообразие видов увеличивает стабильность сообществ, но уменьшает стабильность популяций. Моделирование конкурирующих популяций предсказывает, что рост численности одной популяции должен приводить к сокращению численности другой, то есть, что колебания их численностей должны быть во многом противофазными. Эти асинхронные колебания должны стабилизировать сообщество. Чем больше асинхронных колебаний, тем стабильнее их сумма. На этой основе сформировались «страховая гипотеза» и гипотеза «эффекта портфолио», которые предсказывают стабилизацию сообщества благодаря различной реакции отдельных популяций на колебания условий среды. Однако, забегаю вперед, можно сказать, что эксперименты и наблюдения в природе не подтвердили существенную роль конкуренции и отрицательных ковариаций в

стабилизации сообщества при росте числа видов (Hector et al., 2010; Steiner et al., 2005; Tilman et al., 2006; Valone, Hoffman, 2003 b).

Различные механизмы, предложенные для объяснения увеличения стабильности сообществ при росте числа видов, можно объединить в три группы (см: Chapin et al., 2000; Cottingham et al., 2001; Loreau et al., 2002; Tilman, 1999).

- Механизмы «асинхронного ответа», «статистического усреднения» или «эффект портфолио» (по аналогии с портфелем ценных бумаг в биржевом бизнесе), основанные на усреднении независимо или противофазно колеблющихся величин. Сумма таких величин более стабильна, чем каждая из них; К асинхронному и разнонаправленному ответу разных видов на колебания условий среды приводит их конкуренция друг с другом и различная реакция на изменения среды (Doak et al., 1998; Tilman et al., 1998).

- «Страховая» гипотеза», подразумевающая, что часть видов функционально дублирует друг друга (так называемые «избыточные» виды), но на изменения среды они отвечают по-разному и тем самым обеспечивают компенсаторную динамику и стабильность суммарных функций сообщества. Кроме того, в более разнообразном сообществе с большей вероятностью найдутся виды, толерантные к изменениям среды или нарушениям, которые будут продолжать выполнять экосистемные функции. Таким образом, за счет «избыточных» видов сообщество как бы «страхует» себя от изменений среды (Tilman, 1996; Walker, 1992; Yachi, Loreau, 1999).

- Механизм «повышения урожая», основанный на более высокой продуктивности поликультур по сравнению с монокультурами. Показано, что многовидовые сообщества более эффективно используют ресурс и наращивают большую биомассу. Если абсолютные значения амплитуды колебаний сохраняются, то их относительные показатели уменьшаются при увеличении суммарной биомассы сообщества (Tilman, 1996, 1999).

К этим механизмам можно добавить новый теоретический взгляд, который говорит о том, что стабильность экосистем во многом определяется распределением первичной продукции через потоки, проходящие через консументов с разной массой тела, и распределение консументов по размерам в природных сообществах именно таково, что обеспечивает максимальную стабильность сообществам (Makarieva et al., 2004).

Рассматривая устойчивость биоценозов не «здесь и сейчас», а на более протяженных пространственно-временных масштабах, необходимо различать кратковременную (сукцессионную) и долговременную (эволюционную) устойчивость биосистем. Следует иметь в виду не отдельные сообщества, а сукцессионные системы и говорить о динамической устойчивости сукцессионной системы (сукцессионного процесса), которая обеспечивается сохранением биоразнообразия, характерного для всех стадий сукцессии. Другой важный аспект долговременной устойчивости биоценоза – замкнутость вещественно-энергетических потоков. Если продукция и поток поступающего в систему вещества не уравновешены деструкцией и потоком выходящего вещества, то система не может

быть устойчивой – она будет изменяться в сторону равновесия этих потоков (сукцессия). Наиболее устойчивы сообщества с максимальной степенью «за-
цикленности круговоротов вещества и энергии». Как отмечает Заварзин (1992), таковыми можно считать некоторые микробные сообщества. Их устойчивость определяется присутствием всех основных функциональных компонентов, осуществляющих полный цикл превращения вещества. В ацетогенном сообществе пищеварительного тракта сверчка таких компонентов 6, в метаногенном сообществе – несколько сот видов.

Очевидно, что важнейшее значение для устойчивости сообществ имеет устойчивость входящих в них популяций, которая, в свою очередь, зависит от внутривидового разнообразия. Этот аспект влияния биоразнообразия на устойчивость рассмотрен в разделе 3.4.5.

В моделях оптимального разнообразия на данном этапе исследований показатели устойчивости в явном виде возникают только на популяционном уровне в виде диапазона значений внутривидового разнообразия при которых популяция может выходить в стационарный режим (рис. 2.2.3-4), прямая зависимость устойчивости сообщества от числа видов не моделируется. Устойчивость сообществ определяется устойчивостью популяций, из которых они состоят. Другими словами, сообщество утрачивает устойчивость, если ее утрачивают популяции из-за сильного отклонения показателей фенотипического разнообразия от оптимальных значений. Это больше соответствует упомянутому выше взгляду на увеличение устойчивости сообществ за счет повышения устойчивости популяций. С другой стороны, выявленные нашими моделями противонаправленные тенденции изменения оптимальных значений на популяционном и ценозическом уровнях говорят о разной роли разнообразия на этих уровнях, что может выражаться и в противонаправленном изменении их устойчивости, что соответствует другому теоретическому взгляду о том, что устойчивость сообщества обеспечивается асинхронными колебаниями ответов популяций на изменения среды.

Косвенным показателем устойчивости биосистем в наших моделях можно считать степень отклонения их характеристик от оптимальных. То есть устойчивость популяций и сообществ может утрачиваться при сильном отклонении показателей внутривидового и видового разнообразия от оптимальных значений – как в сторону снижения, так и в сторону увеличения. Сопоставить эти результаты с предсказаниями изменения устойчивости в моделях взаимодействия конкурирующих популяций и пищевых цепей довольно трудно.

3.4.3.2. Данные экспериментов

Данные экспериментов в целом поддерживают теоретические представления о большей устойчивости многовидовых сообществ. Первые эксперименты были сделаны в микрокосмах с микробными сообществами (McGrady-Steed et al., 1997; Naeem, Li, 1997) и показали, что увеличение числа видов ведет к уве-

личению мощности и стабилизации таких показателей функционирования сообщества как суммарная биомасса, суммарная плотность, дыхание сообщества (пример показан рис. 3.4.3.2-1)

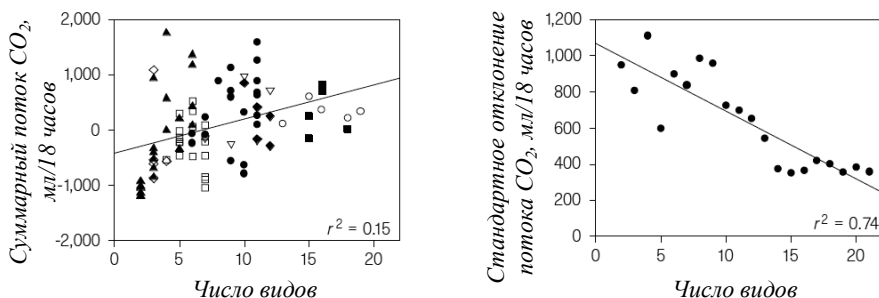


Рис. 3.4.3.2-1. Суммарный поток CO_2 и его колебания при разном числе видов простейших в стабилизировавшихся сообществах (после 6 недель). Разные значки на левом графике показывают разные микрокосмы (McGrady-Steed et al. 1997).

Однако поначалу было довольно много свидетельств того, что видовое разнообразие снижает стабильность характеристик сообщества, что однако можно объяснить методологическим несовершенством экспериментов (Cottingham et al., 2001). Затем стало накапливаться все больше свидетельств в пользу гипотез о стабилизирующем действии видового разнообразия.

Экспериментальные свидетельства увеличения стабильности сообществ при росте видового богатства имеются для сообществ травянистых растений, водорослей, морских беспозвоночных, грибов микоризы, искусственных микробных экосистем (см. Worm, Duffy, 2003). Эксперименты с травяными сообществами в целом подтвердили вывод о повышении стабильности сообщества при росте числа видов за счет эффектов асинхронности, сверхурочая и статистического усреднения (Isbell et al., 2009). Мета-анализ экспериментов Balvanera et al. (2006) показывает, что более разнообразные сообщества имеют большую временную стабильность и сопротивляемость внешним воздействиям. На это же указывают в своем обзоре Chapin et al. (2000). Обзор эмпирических проверок гипотезы «биоразнообразие-стабильность» Griffin et al. (2009) показали, что из 22 исследований (в основном – травяные сообщества и водные микрокосмы) 13 зависимостей оказались положительными, в 8 случаях зависимости не обнаружено и в одном случае выявлена негативная зависимость. Обзор Ives, Carpenter (2007) включает 64 исследования (33 - травяные сообщества, 10 - микробные микрокосмы), 69% из которых выявили позитивную зависимость устойчивости сообществ от числа видов, 14% – негативную, в остальных случаях явные корреляции отсутствовали. Большинство позитивных зависимостей обнаружено в отношении устойчивости сообществ к инвазиям. Из 18 работ, изучавших вариации

бельность показателей сообществ, 72% показали снижение вариабельности при росте числа видов. В обзоре Loreau et al. (2002) из 14 экспериментов, которые оценивали устойчивость к засухе и другим неблагоприятным воздействиям, вариабельность показателей сообществ и способность восстанавливаться после нарушений, 8 показали стабилизацию свойств сообщества при росте числа видов, 5 – дестабилизацию, 1 – не выявил связи. В обзоре Srivastava, Vellend (2005) работ, свидетельствующих о положительном влиянии видового разнообразия на стабильность сообществ и их устойчивость к инвазиям (по 73% работ) оказалось даже больше, чем свидетельств в пользу увеличения мощности экосистемных функций (67% работ).

Некоторые эксперименты показали, что видовое разнообразие может увеличивать показатели биомассы и продуктивности через снижение их флуктуаций во времени. Так, было показано, что видовое богатство сообществ микроводорослей на скалах сильнее влияет на показатели стабильности и устойчивости, чем на средние значения биомассы и продуктивности (Stachowicz et al., 2007). Поэтому, как пишут авторы этого эксперимента, позитивное влияние разнообразия на продукцию морских растений заключается, прежде всего, в стабилизации процессов.

Ряд экспериментов показал, что увеличение видового разнообразия стабилизирует сообщества не только во времени, но и в пространстве (см. Boyer et al., 2009). Так, полевые эксперименты с сообществами водорослей, организованные в 4-х местах с разными природными условиями (расстояние между ними составляло около 20 км) продемонстрировали, что различия продуктивности в разных локальностях уменьшаются в сообществах с большим числом видов, то есть видовое разнообразие увеличивает пространственную стабильность сообществ (рис. 3.4.3.2-2).

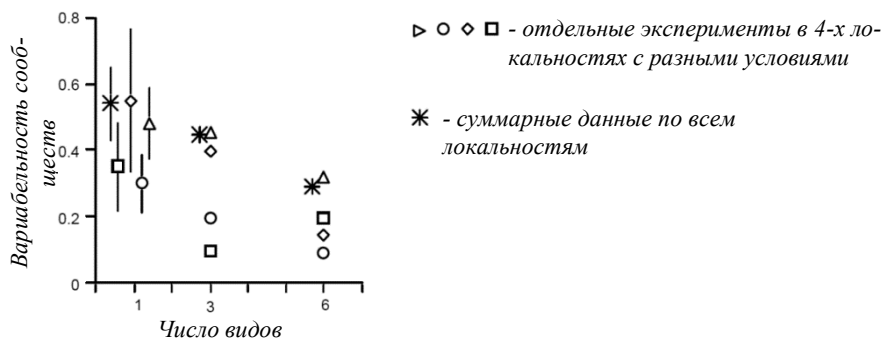


Рис. 3.4.3.2-2 Уменьшение вариабельности продуктивности сообществ водорослей из разных локальностей при увеличении числа видов в них (Boyer et al., 2009).

В ряде экспериментов с травяными и водными сообществами сравнивались изменения стабильности популяций и сообществ. Эти эксперименты показали

стабилизирующий эффект видового разнообразия на суммарные характеристики сообществ, но стабильность популяций в одних экспериментах уменьшалась (Gonzalez, Descams-Julien, 2004; Griffin et al., 2009; Tilman et al., 2006), а в других – увеличивалась (Romanuk, Kolasa, 2004; Steiner et al., 2005).

Наиболее известны результаты 10-летних экспериментов с травяными сообществами на Кедровой реке Tilman et al. (2006). Экспериментальные сообщества включали от 1 до 16 видов. Стабильность сообщества и популяций определялась по отношению средних значений продуктивности к стандартному отклонению этих величин. Эти эксперименты показали, что стабильность сообщества растет при увеличении числа видов, а стабильность популяций – снижается (рис. 3.4.3.2-3). При этом выявленные эффекты не зависят от средней биомассы сообщества – при одинаковой средней биомассе вариабельность более разнообразных сообществ ниже (рис. 3.4.3.2-4). Авторы считают, что эти эффекты определяются работой эффектов «портфолио» и «повышения урожая».

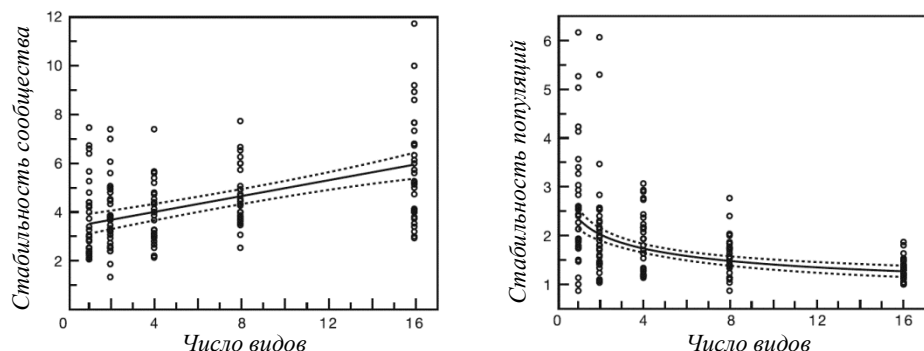


Рис. 3.4.3.2-3. Стабилизация показателей сообщества и дестабилизация показателей популяций по данным проекта на Кедровой реке (Tilman et al., 2006).

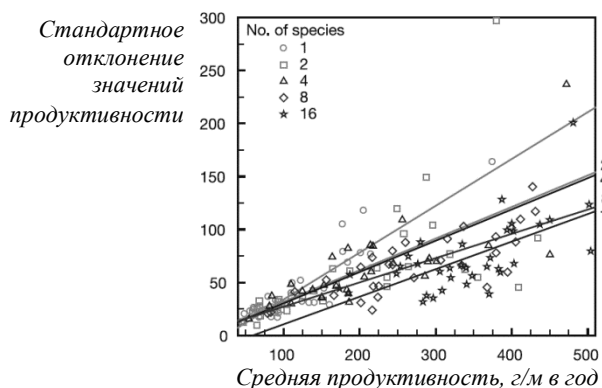


Рис. 3.4.3.2-4. Зависимость вариабельности продуктивности сообществ от их средней биомассы (Tilman et al., 2006).

К аналогичным результатам пришли van Ruijven, Berendse (2007) по результатам 6-летнего эксперимента с травяными сообществами. Они показали, что с ростом числа видов (1, 2, 4, 8) вариабельность суммарной биомассы сообщества снижается, а средняя вариабельность биомасс отдельных видов – повышается (но если использовать сумму показателей вариабельности разных видов, то связи нет).

Данные проекта BIODEPTH за три года основных экспериментов также подтвердили стабилизацию показателей сообщества и дестабилизацию показателей отдельных популяций в силу механизмов «асинхронного ответа» и «повышения урожая» (рис. 3.4.3.2-5, Hector et al., 2010).

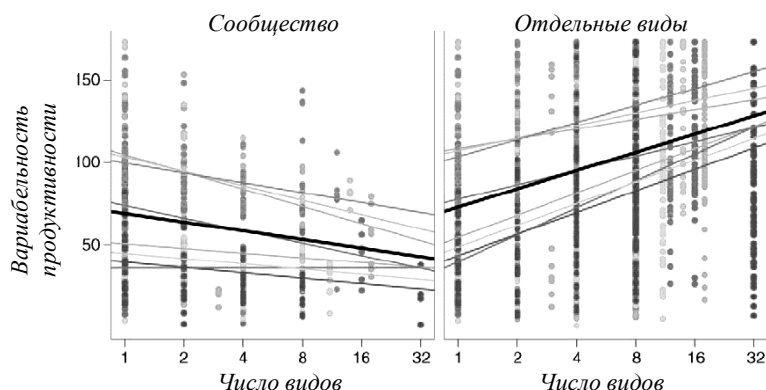


Рис. 3.4.3.2-5. Изменение вариабельности продуктивности сообщества и отдельных видов в сообществах с разным числом видов в проекте BIODEPTH. Точки разного цвета и тонкие линии показывают данные из разных мест, жирная линия – средние значения. Вариабельность продуктивности измерялась как отношение стандартного отклонения к средним значениям (Hector et al., 2010).

Как мы отмечали выше, эксперименты манипулируют числом видов, которое всегда ниже значений видового богатства в природных сообществах. То есть, эксперименты показали, что при снижении числа видов ниже естественных значений, сообщества утрачивают устойчивость. Это косвенно соответствует предположениям принципа оптимального разнообразия о том, что при отклонении показателей разнообразия от оптимальных (в данном случае – в сторону снижения) эффективность биосистем снижается.

Выявленные в экспериментах факты усиления колебаний показателей популяций при стабилизации показателей сообществ по мере роста числа видов не находят прямого объяснения в рамках моделей оптимального разнообразия. Однако эти тенденции косвенно соответствуют противонаправленным изменениям показателей оптимального разнообразия на популяционном и ценотиче-

ском уровнях в наших моделях, что свидетельствует о различной роли этих иерархических уровней в обеспечении функционирования биосистем в изменяющейся среде.

3.4.3.3. Данные о природных сообществах

Обследования природных сообществ показывают разные результаты, что можно объяснить тем, что воздействие различных факторов среды на стабильность сообществ может превышать воздействие видового разнообразия (Ives, Carpenter, 2007). Примером такой ситуации, вероятно, могут служить результаты сравнения 5 различных сообществ из водорослей и беспозвоночных в приливной зоне на о. Гельголанд (Valdivia, Molis., 2009). Авторы обследовали в течение 6 лет площадки разной экспозиции, испытывающие разное воздействие волн, расположенные в разных местах на берегу и в порту. Наблюдения показали, что вариабельность суммарного покрытия из водорослей не зависит от числа видов (от 30 до 43 видов). При этом в сообществах с большей вариабельностью покрытия отдельных видов суммарные показатели также более вариабельны, то есть, можно предположить, что это результат более сильного воздействия среды на них.

Несмотря на сильную модификацию результатов наблюдений разнообразными воздействиями среды, все же, получены определенные подтверждения гипотезы о стабилизирующей роли видового разнообразия. Ниже приведено несколько примеров таких работ.

Сравнение данных, собранных за 21 год наблюдений за 35 сообществами рыб в 19 разных водотоках штата Оклахома, показало, что сообщества, состоящие из большего числа видов, более стабильны, а стабильность⁷⁹ популяций в этих сообществах примерно одинакова (Franssen et al., 2011). При этом стабильность популяций зависит от размера водотока – парадоксальным образом она снижается в более крупных реках, которые в целом имеют более стабильные условия, в то время как стабильность сообществ не зависит от типа водоема (рис. 3.4.3.3-1). Плотность и биомасса рыб не зависят от размера водоема. Возможной причиной увеличения показателей колебаний популяций в более крупных водоемах может быть то, что популяции там были недообследованы, так как сборы проводились только на мелководье, к тому же в течение периода наблюдений именно в крупных водотоках местообитания изменялись сильнее из-за сноса грунта из верховий. Авторы считают, что их данные подтверждают гипотезу «статистического усреднения». Другой возможной причиной стабилизации более разнообразных сообществ они считают то, что они находятся в регионах, менее подверженных антропогенному воздействию.

⁷⁹ Стабильность сообществ и популяций оценивалась по отношению средней биомассы к ее стандартному отклонению.

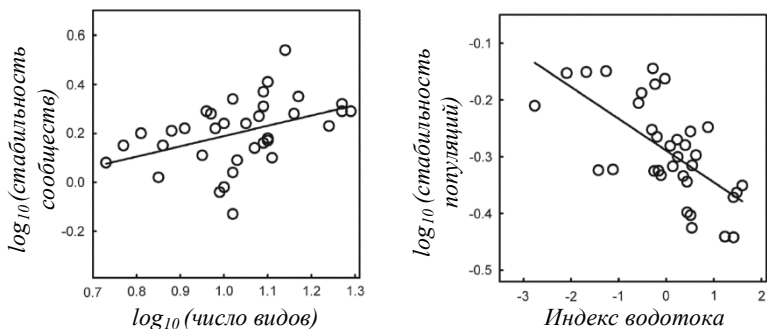


Рис. 3.4.3.3-1. Рост стабильности сообществ одновременно с увеличением числа видов и снижение стабильности популяций в более крупных водотоках (Franssen et al., 2011).

Valone, Hoffman (2003 a), сравнивая сообщества однолетних растений, нашли, что в более разнообразных сообществах стабилизируются как показатели сообщества, так и отдельных популяций. Также увеличивается плотность отдельных видов. Из этих наблюдений авторы сделали вывод, что видовое разнообразие, плотность и стабильность популяций коварируют на градиенте абиотических факторов (в том числе на градиенте «богатства» среды).

Изучение сообществ мелких беспозвоночных в лужах на береговых скалах Ямайки также показало, что стабильность показателей сообществ и популяций положительно связана с видовым разнообразием (Romanuk, Kolasa, 2004). 49 небольших водоемов (диаметром в несколько десятков см.) обследовались в течение 8 лет. В них была выявлена отрицательная корреляция между вариабельностью плотности популяций отдельных видов и средним числом видов в пробах, где встречался данный вид (показатели усреднялись по пробам). Этот результат, как отмечают сами авторы, может говорить лишь о том, что в водоемах с сильно колеблющимися условиями может жить только малое число видов, и как раз их популяции высоко вариабельны. Или же о том, что в водоемы, где мало видов, смогли попасть только широко распространенные виды, популяции которых способны к более активному распространению и более вариабельны, чем популяции редких видов, которые встречаются только в водоемах, где много видов.

Еще одна причина возможных различий с результатами экспериментов заключается в том, что эффекты, выявленные в экспериментах Isbell et al., 2009 – в диапазоне от 1 до 4-х видов на 1 м²), в то время как видовое богатство природных сообществ существенно выше и в них могут проявляться совсем другие эффекты. Например, Polley et al. (2007) исследовали сообщества восстановленных и природных прерий в Техасе, расположенные в сходных природных условиях. Видовой состав восстановленных прерий представляет собой подмноже-

ство видового разнообразия природных прерий, причем доминантные виды везде одинаковы. Авторы показали, что колебания биомассы сообщества в ответ на колебания осадков определяются, прежде всего, ответом доминирующих видов, а не различиями в разнообразии. Отличие этих наблюдений от результатов экспериментов с травянистыми растениями можно объяснить тем, что различия числа видов в природных сообществах находятся за пределами диапазона значений, в котором выявляются зависимости в экспериментах.

Стоит упомянуть исследование Bai et al. (2004), которые на основании данных 20 лет наблюдений за 2-мя участками с различными типами природных сообществ степей во Внутренней Монголии показали, что стабильность биосистем повышается в ряду иерархических уровней: отдельные виды – функциональные группы видов – сообщество в целом (рис. 3.4.3.3-2). Эти данные соответствуют выявленным в некоторых экспериментах с травянистыми растениями противоположным изменениям стабильности сообществ и отдельных популяций при увеличении числа видов (см. выше, в разделе 3.4.3.2). В определенной степени эти данные поддерживают наш вывод о разной роли разнообразия на популяционном и ценотическом уровнях в обеспечении функционирования биосистем в изменяющейся среде (см. раздел 2.3, вывод 5).

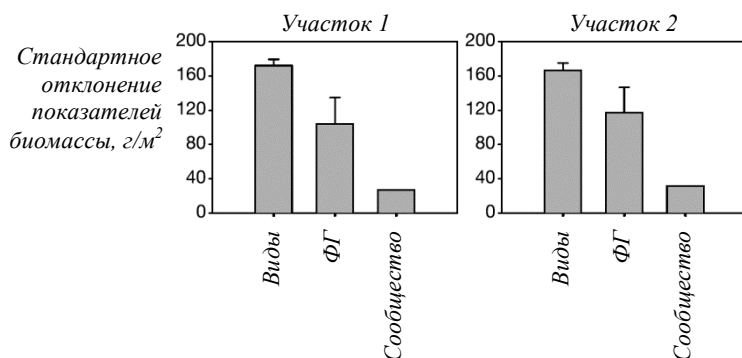


Рис. 3.4.3.3-2. Увеличение стабильности в растительных сообществах от уровня отдельных видов к уровню сообщества в целом (Bai et al., 2004).

С интерпретацией данных о корреляции числа видов и стабильности природных сообществ возникает та же проблема, что и с данными об их продуктивности, которые мы рассматривали выше (см. разделы 3.2.2 и 3.4.2). Причинно-следственную связь в выявленных корреляциях установить трудно, особенно на фоне различных условий среды. С одной стороны, стабильность сообществ зависит от числа видов, как показывают эксперименты, а с другой стороны – она зависит от факторов среды, которые, в свою очередь, влияют на число видов. Зависимость стабильности сообществ от стабильности условий среды очевидна (зависимость показателей разнообразия от стабильности среды мы рас-

сма тривали выше, в разделе 3.2.3). Другим важнейшим фактором среды, воздействующим на стабильность сообщества, является количество ресурсов. Увеличение «богатства» среды до определенного уровня (не превышающего типичных для данного региона значений) и происходящее с определенной скоростью (позволяющей сообществам адаптироваться), сопровождается увеличением числа видов и стабилизацией сообщества. Однако, если среда «обогащается» слишком сильно или слишком быстро, то развиваются явления эвтрофикации, которые сопровождаются противоположными изменениями сообщества – его упрощением и дестабилизацией. То есть, зависимость стабильности сообществ от «богатства» среды при определенных условиях является унимодальной и в этом смысле похожа на «горбатую» форму зависимости числа видов от продуктивности сообществ (см. 3.2.2.4).

Примеры упрощения и дестабилизации экологических сообществ в озерах приводит Алимов (1997). Сравнение данных об озерах, расположенных в разных регионах мира показывает, что средний размах колебаний биомассы фитопланктона, зоопланктона и зообентоса ($B_{\min}/B_{\max}$, то есть отношение минимального и максимального за год значений биомассы) начинает увеличиваться, когда первичная продукция превышает 1000 ккал/м^2 в год. При дальнейшем росте продуктивности стабильных сообществ становится все меньше, а когда первичная продукция превышает 3000 ккал/м^2 в год, все водоемы становятся крайне нестабильными (рис. 3.4.3.3-3).

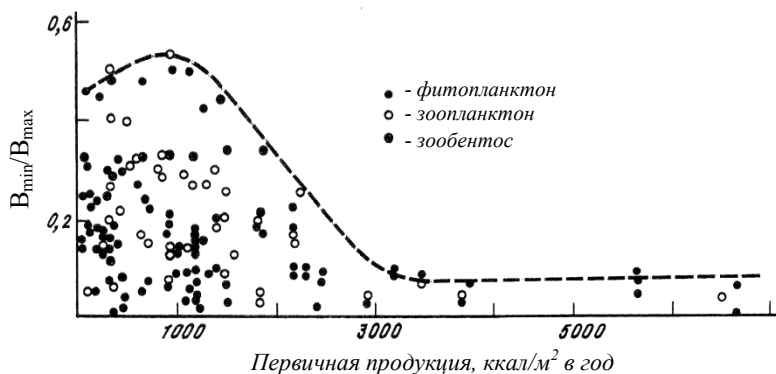


Рис. 3.4.3.3-3. Постепенное исчезновение стабильных сообществ в водоемах при росте первичной продукции от 1000 до 3000 ккал/м^2 в год, и полное отсутствие стабильных сообществ в водоемах с первичной продукцией выше 3000 ккал/м^2 в год (Алимов, 1997).

Анализ тех же данных показывает, что средняя скорость изменения продуктивности в ответ на изменение температуры на 1°C в водоемах увеличивается при снижении соотношения концентраций азота и фосфора в воде (рис. 3.4.3.3-

4). Соотношение N:P отражает характер источников биогенных элементов в водоеме: в олиготрофных озерах оно высокое, так как они получают биогены с ненарушенных водосборов, для которых характерен в основном сток азота; мезотрофные и эвтрофные озера получают больше фосфора из различных источников, в том числе и антропогенных; самое низкое соотношение N:P характерно для сточных вод. Таким образом, продуктивность медленнее всего меняется в олиготрофных, быстрее всего - в эвтрофных водоемах.

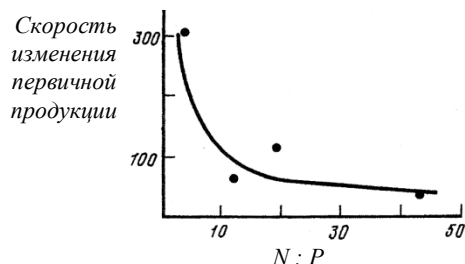


Рис. 3.4.3.3-4. Снижение скорости изменений первичной продукции при повышении отношения N:P (Алимов, 1997).

Сравнение сообществ фитопланктона в скандинавских озерах показало, что при увеличении числа родов фитопланктона стабилизируются видовой состав и эффективность использования ресурсов (т.е. отношение биомассы планктона к содержанию фосфора в воде). Однако при увеличении содержания фосфора в воде эти показатели уменьшаются, то есть сообщества становятся менее стабильными (рис. 3.4.3.3-5, Ptachnik et al., 2008). В этом же исследовании авторы также показали, что эффективность использования ресурсов увеличивается при росте числа родов, а в другом исследовании они же (Ptachnik et al., 2010) показали, что в указанном на рис. 3.4.3.3-5 диапазоне концентраций фосфора число родов в озере растет при ее увеличении. То есть, увеличение концентрации фосфора увеличивает число родов фитопланктона, что, в свою очередь, увеличивает эффективность и стабильность, но при этом сам по себе рост концентрации фосфора снижает стабильность сообществ.

Как отмечает Алимов, в целом, сложность сообществ пресноводных водоемов положительно коррелирует со стабильностью их показателей, и наоборот, упрощение структуры сопровождается увеличением вариабельности показателей сообществ, прежде всего, биомассы (Алимов, 2006). Однако выявить в этой закономерности причинно-следственную связь довольно трудно. Не понятно, что является причиной, а что следствием — более стабильная среда (проявляющаяся в снижении колебаний характеристик сообщества) позволяет развиваться более сложному сообществу, или более сложное сообщество стабилизирует свои собственные характеристики. А, возможно, имеют место оба этих процесса. Этот же вопрос, но в отношении наиболее разнообразных и, в то же время, наиболее стабильных сообществ — коралловых рифов и дождевых тропических лесов — ставил Одум (1986). Он писал, что в отношении этих экосистем возможны два взгляда. Один заключается в том, что сложность и разнообразие

этих сообществ обеспечивают их высокую стабильность, а другой говорит о том, что эти сообщества смогли достигнуть высокой сложности и разнообразия, благодаря своей стабильности а стабильных условиях среды. Подробнее вопрос о двусторонних связях между показателями разнообразия и условиями среды рассмотрен в разделе 3.5.2.

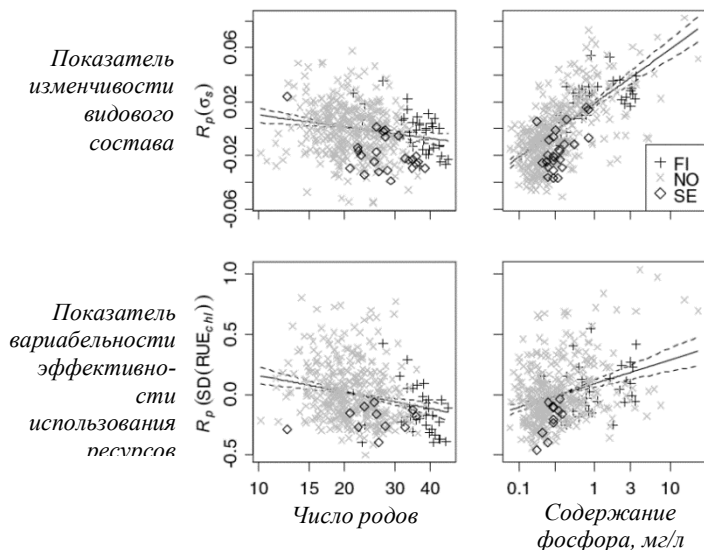


Рис. 3.4.3.3-5. Увеличение показателей стабильности фитопланктонных сообществ при увеличении числа родов и снижение стабильности при увеличении содержания фосфора в воде. Разными значками обозначены озера в Финляндии, Швеции и Норвегии (Ptacnik et al., 2008).

В целом, несмотря на довольно разноречивые результаты экспериментов и обследований природных сообществ, можно сделать вывод, что разнообразие имеет тенденцию поддерживать экосистемную стабильность (Logeau, 2000; McCann, 2000; Tilman et al., 2006). Среди специалистов в этой области имеется консенсус по следующим вопросам (Hooper et al., 2005).

- Разнообразие видов с различными функциями и различными ответами на изменения условий среды должно вести к большей стабильности экосистемных свойств. В этом смысле «избыточность» видов со сходными функциями действует как страховка интегральных показателей сообщества.

- Число видов, необходимое для поддержания экосистемных свойств, увеличивается с ростом пространственных и временных масштабов

В соответствии с нашей гипотезой, данные о том, что природные сообщества с высоким видовым богатством характеризуются также и более высокой

стабильностью показателей, можно интерпретировать как увеличение стабильности при приближении показателей разнообразия к оптимальным значениям.

Дестабилизацию сообществ при нетипичном повышении количества ресурса в среде (эвтрофикации) можно объяснить как результат перехода сообщества в субоптимальное состояние, когда имеющиеся показатели разнообразия на популяционном и ценоотическом уровне перестают соответствовать новым условиям, в которых оказалось сообщество (см. раздел 3.2.2.4 о «гипотезе пула видов» и раздел 4.2.1.4 об эвтрофикации сообществ как переходе на более раннюю стадию сукцессии)

3.4.3.4. Устойчивость сообществ к болезням, вредителям и инвазиям

Довольно много исследований посвящено исследованию влияния биоразнообразия на устойчивость сообществ к болезням растений (рис. 3.4.2.2-5, Balvanera et al., 2006). Например, было показано, что процент листьев клевера, поврежденных патогенным грибом, сокращается при росте числа видов растений на экспериментальной площадке (рис. 3.4.3.4-1, Giller, Donovan, 2002). Обзор 54 исследований, проведенных в лесах разных типов, показал, что смешанные древостои менее подвержены нападениям специализированных насекомых-вредителей, и меньше страдают от таких нападений, если они происходят (Jactel et al., 2005). Другие обзоры также подтверждают это, хотя есть и противоположные сведения (см. Thompson et al., 2009). При этом надо учитывать, что плантации чужеродных видов деревьев могут не подвергаться нападениям вредителей, так как в них проводятся специальные мероприятия против вредителей или в регионе выращивания нет соответствующих вредителей. Кроме того, некоторые монокультуры не подвержены заболеваниям (Pautasso et al., 2005).

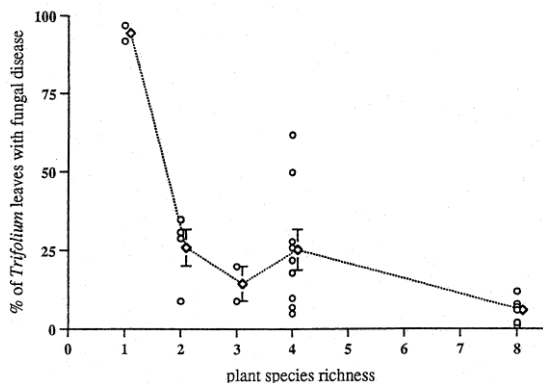


Рис. 3.4.3.4-1. Снижение повреждения листьев клевера патогенным грибом при росте видового разнообразия растений на площадках (Giller, Donovan, 2002).

Еще больше работ исследуют влияние видового разнообразия на вероятность и интенсивность инвазий. Теоретически, следует ожидать, что внутри одного местообитания рост видового разнообразия будет снижать успех все-

ленцев за счет повышения вероятности присутствия в сообществе видов, функционально сходных с ними, а также за счет более полного использования ресурсов, более высокую вероятность включения сильных конкурентов (Hector et al. 2001 a; Fargione et al., 2003; Moore et al., 2001; Naeem et al., 2000; Symstad, 2000; Tilman, 1997 a, 1999; Wardle, 2001). Однако, если рост видового разнообразия увеличивает доступность ресурсов, например азота, это может приводить к росту успеха вселенцев (Prieur-Richard et al., 2002).

Гипотеза «невостребованности ресурсов» (Davis et al., 2000) говорит о том, что вероятность инвазий определяется наличием свободных ресурсов как в результате их «недоиспользования» при сокращении естественного разнообразия или уничтожении части сообществ, так и в результате колебаний количества ресурса в среде. Эту гипотезу, в частности, подтверждает анализ вселения дрейссены в Нарочанские озера (Белоруссия) и корюшки в Сямозеро (Карелия). Основным фактором развития этих инвазий является наличие ресурсов, не утилизируемых аборигенными видами, причем закрепление видов-инвайдеров в сообществах возможно, если объем «свободных» ресурсов превышает определенную пороговую величину (Криксунов и др., 2010).

Большинство экспериментов с наземными сообществами показывают, что рост числа видов существенно снижает вероятность и успешность внедрения в сообщество других видов (Balvanera et al., 2006; Hector et al., 2001 a; Hooper et al., 2005; Lanta, Leps, 2007; Levine et al., 2004; Loreau et al., 2002; Symstad, 2000), как, например, показано на рис. 3.4.3.4-2. Данный вывод был также специально подтвержден мета-анализом Schmidt et al. (2009).

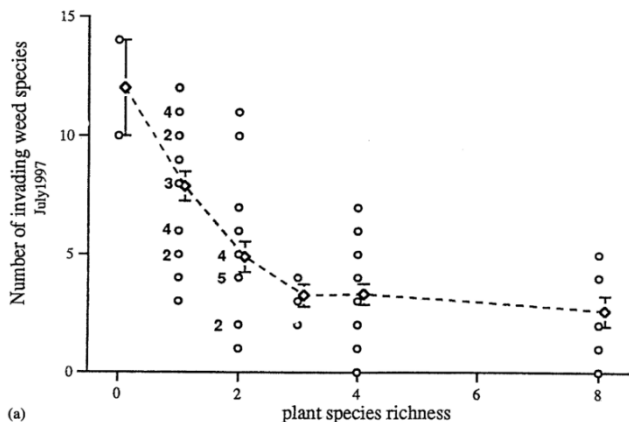


Рис. 3.4.3.4-2. Снижение интенсивности вселения других видов в растительные сообщества при росте числа видов (Giller, Donovan, 2002).

Эксперименты с морскими сообществами также в целом демонстрируют сдерживающий эффект разнообразия по отношению к успеху инвазий, который во многом определяется более полным использованием ресурсов (в том числе пространства) в сообществах с более высоким видовым разнообразием (Hooper et al., 2005; Stachowicz et al., 2007).

При обследовании *природных сообществ* выявляются как негативные (Tilman, 1997 а), так и позитивные (Levine, D'Antonio, 1999) корреляции частоты инвазий с видовым богатством. В природных сообществах воздействие видового разнообразия на устойчивость сообществ к инвазиям зависит от масштаба исследований.

Внутри однородных местообитаний более высокое разнообразие снижает успешность инвазий чужеродных видов, что соответствует результатам экспериментов (Dukes, 2001 а; Fargione et al., 2003; Hector et al., 2001 а; Hooper et al., 2005; Knops et al., 1999; Levine, 2000; Lyons, Schwartz, 2001; Naeem et al., 2000; Stachowicz et al., 1999; Symstad, 2000; Tilman, 1997 а, 1999).

Однако в ландшафтном масштабе различия в условиях среды часто «перекрывают» влияние числа видов на вероятность инвазий, что приводит к позитивной зависимости между успехом вселенцев и числом видов (см. Chapin et al., 2000; Fridley et al., 2007 а; Hooper et al., 2005, Levine, 2000). Так, ряд обследований сидячих беспозвоночных на прибрежных скалах, проведенных в разных масштабах, выявили позитивную корреляцию между числом аборигенных и заносных видов. Негативные корреляции выявлялись только на самых мелких пространственных масштабах (см.: Stachowicz et al., 2007). Гетерогенность субстрата, наличие свободного места и взаимоусиление видов существенно влияют на наклон зависимости и могут изменять его на отрицательный или положительный (рис. 3.4.3.4-3). Если свободного места много, то имеется сильная позитивная связь между числом аборигенных и экзотических видов, в том числе в результате различных факторов нарушения сообщества, которые воздействуют на все виды. Если свободного места мало, наклон зависимости зависит от присутствия видов, улучшающих условия существования других видов. Например, в одном из исследований причиной переключения зависимости между числом видов аборигенных и экзотических видов с негативной на позитивную была инвазийная мшанка, которая создавала структурно сложную среду, что способствовало увеличению видового богатства. Негативная зависимость проявляется, если взаимоусиление видов не выражено и мало свободного места (Stachowicz et al., 2007).

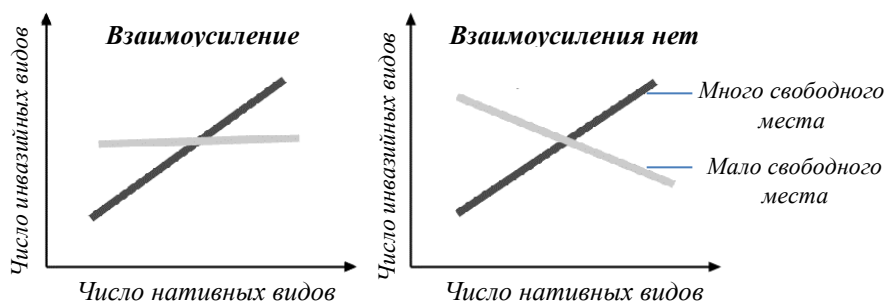


Рис. 3.4.3.4-3. Эффект числа аборигенных видов, доступности ресурсов и взаимоусиления на число экзотических видов (Stachowicz et al., 2007) .

Выявленные в экспериментах и в природных сообществах тенденции снижения вероятности инвазий, ущерба от вредителей и болезней в сообществах с высоким видовым разнообразием не противоречат предположениям о повышении устойчивости биосистем при приближении к оптимальным значениям разнообразия.

Случаи инвазий, которые объясняются «гипотезой не востребованности ресурсов» соответствуют субоптимальным состояниям сообщества, в которых по тем или иным причинам не хватало видов до оптимального состояния.

Ситуации положительных корреляций между числом заносных и аборигенных видов, объясняющиеся увеличением гетерогенности среды, выходят за рамки вопросов моделирования оптимального разнообразия на данном этапе исследований.

3.4.4.

Видовое разнообразие или свойства отдельных видов – что важнее?



Споры о том, чем в первую очередь определяются свойства сообществ – видовым разнообразием или свойствами отдельных видов, не прекращаются с самого начала исследований влияния биоразнообразия на экосистемное функционирование. Можно выделить две крайние точки зрения на проблему биотического регулирования экосистемных процессов (Wardle et al., 2000):

- существует четкая причинно-следственная связь между разнообразием и экосистемными функциями;
- экосистемные характеристики определяются прежде всего свойствами доминирующих и ключевых видов и структурой функциональных групп, а не разнообразием как таковым.

Экологи традиционно фокусировались на свойствах и экосистемной роли доминантных видов, так как они – наиболее очевидный биотический фактор, регулирующий экосистемные свойства. Так, в бореальных лесах видо-эдификатором является ель, и она, во-многом, определяет среду лесных сообществ и условия жизни других видов. Также большое влияние на функционирование экосистем оказывают так называемые ключевые виды, хотя их обилие относительно невелико. Многочисленные примеры катастрофических экологических последствий инвазий или уничтожения хищников дают наиболее зримые примеры того, как исчезновение или добавление одного вида может сильно изменить экосистему.

На экосистемные процессы влияют не только особенности видов, но и особенности межвидовых взаимодействий. Мутуализм, конкуренция, трофические взаимодействия могут влиять на экосистемные процессы как прямо, изменяя

потоки вещества и энергии, так и косвенно, изменяя обилие ключевых видов. Мутуалистические взаимодействия часто непосредственно влияют на экосистемные функции, например, поступление азота в наземные экосистемы в основном осуществляется мутуалистическими ассоциациями растений и азотфиксирующих микроорганизмов. Микориза между корнями растений и грибами увеличивает поступление питательных веществ в растения из почвы и повышает первичную продукцию. Можно привести множество других подобных примеров. Многие из таких отношений высокоспецифичны и утрата того или иного вида может вызвать каскадный эффект в остальной части экосистемы (Chapin et al., 2000).

Основные аргументы против важности видового разнообразия как такового для экосистемных процессов можно сформулировать следующим образом (Hooper et al., 2005):

- характеристики отдельных видов (доминантов, эдификаторов, «ключевых») сильно влияют на экосистемные процессы;
- многие относительно малочисленные и редкие виды слабо влияют на экосистемные процессы;
- имеется много хорошо изученных случаев, когда добавление или исчезновение одного вида в результате инвазий или антропогенного пресса радикально изменило экосистемные функции и услуги;
- некоторые важные экосистемные характеристики изначально нечувствительны к числу видов так как контролируются преимущественно абиотическими факторами.

Конечно, глупо спорить с тем, что видовые свойства – это ключевой фактор экосистемного функционирования. Многие эксперименты, направленные на выявление зависимости экосистемных функций от числа видов, показали, что состав и индивидуальные свойства видов влияют на экосистемное функционирование не менее сильно, чем число видов, а в ряде случаев – сильнее, чем число видов⁸⁰ (см.: Cardinale et al., 2006; Covich et al., 2004; Hector, 2002; Hooper et al., 2005; Kahmen et al., 2005; Tilman et al., 1996, 1997 a; Wardle et al., 1999; и др.). В частности, показано, что процессы в почве зависят в первую очередь от доминантных видов растений, а не от разнообразия растений (см. Hooper et al., 2005). В экспериментах с морскими сообществами воздействие уникальности видов на экосистемные показатели найдено практически во всех исследованиях (91 из 99 исследований) и действует сильнее, чем видовое разнообразие. Так, почти все эксперименты, которые измеряли число видов водорослей или выс-

⁸⁰ Для того, чтобы отделить эффект видового состава от эффекта числа видов, экспериментаторы вынуждены создавать серии сообществ со случайным видовым составом для каждого уровня разнообразия. В идеале надо иметь все комбинации состава для каждого числа видов, но эта задача практически недостижима: например, если есть всего 16 видов для исследования уровней разнообразия в 1, 2, 4, 8 и 16 видов, надо исследовать 14827 комбинаций (Giller et al., 2004). Очевидно, что при этом экспериментаторы осознанно пренебрегают тем фактом, что состав видов в природных сообществах не случаен (см. раздел 3.5.1.1).

ших растений, выявили сильную зависимость продуктивности от свойств отдельных видов, и только половина выявила зависимость от числа видов (Stachowicz et al., 2007).

Интересная зависимость выявлена на примере экологических сообществ пресноводных водотоков – генеральный тренд к более сильному влиянию числа видов и ослаблению влияния особенностей отдельных видов по мере увеличения трофического уровня (рис. 3.4.4., Lecerf, Richardson, 2010). Объяснений для этой закономерности пока нет.

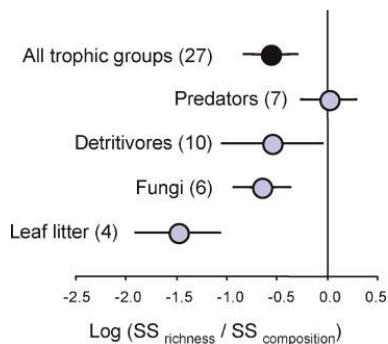


Рис. 3.4.4. Оценка относительной важности влияния числа видов и видового состава на показатели экосистемных функций. Положительные значения на оси абсцисс соответствуют более сильному влиянию числа видов (Lecerf, Richardson, 2010).

Однако некоторые эксперименты показали обратную картину – в них число видов было более важным фактором, в то время как специфика видов практически не играла роли. Такой результат дали, например, эксперименты с изъятием водорослей в сообществах на прибрежных скалах (Stachowicz et al., 2008).

В целом, несмотря на жаркие споры о том, что важнее – особенности видов и видовой состав или число видов, очевидно, что эти факторы не являются взаимоисключающими и в природе работают вместе. Так, результаты проекта BIO-DEPTH показали, что в европейских травяных сообществах работают три основных фактора экосистемного функционирования – различия в локальных условиях среды, видовой состав и число видов. Большая часть вариаций показателей экосистемных процессов объясняется локальными условиями и видовым составом растений. Однако на этом фоне все экосистемные процессы зависят также от числа видов или функциональных групп (Spehn et al., 2005). Несмотря на то, что видовое разнообразие объясняет меньшую часть вариаций, оно является хорошим «предсказателем» свойств сообщества. Что касается других экспериментов с травяными сообществами, то повторный анализ их данных также показал значительное влияние числа видов на биомассу растений даже при сильном контроле со стороны доминирующих видов, например, бобовых (Loreau et al., 2001; Loreau Hector, 2001; Tilman, 2001). Более того, специфические свойства видов играют ключевую роль в наиболее простых экспериментах, когда исследуется небольшое число видов и отдельные экосистемные функции. Если же учитывать весь комплекс экосистемных функций, а также необходи-

мость его выполнения в разных условиях среды, то свойства отдельных видов становятся менее важными по сравнению с показателями разнообразия сообщества (см. конец раздела 3.3.2.2).

Роль уникальных свойств видов и видового состава проявляется, прежде всего, в его неслучайности. Если эксперимент не нацелен специально на исследование влияния видового состава на экосистемные функции, исследователи стремятся минимизировать влияние видового состава путем составления случайных комбинаций видов для каждого уровня разнообразия. В природе же, очевидно, сообществ со случайным видовым составом нет. Случайный состав видов в наборах экспериментальных сообществ с разным числом видов соответствует случайному сценарию исчезновения видов из сообщества, в то время как вымирание видов из реальных сообществ носит неслучайный характер (Schmid, Hector, 2004).

Математические модели предсказывают разные функциональные последствия при случайном и неслучайном характере исчезновения видов (Gross, Cardinale, 2005). Специально организованные эксперименты подтверждают это. Например, в тропическом лесу Панама экспериментально были проверены 18 сценариев утраты видов. В зависимости от сценария, объем сохраняемого в экосистеме углерода изменялся в 6 раз (Bunker et al., 2005). Обзор экспериментов и моделей, которые исследуют функциональные результаты неслучайного порядка исчезновения видов из сообществ можно найти у Duffy et al. (2009).

Если вероятности вымирания видов связаны с такими их характеристиками, которые мало влияют на экосистемные функции, то в этом случае эксперименты со случайными сообществами могут дать сходные с реальностью результаты (Loreau et al., 2001). Однако чаще вероятность вымирания связана с ролью вида в экосистеме, и поэтому порядок вымирания существенно влияет на изменение экосистемных функций.

Наиболее часто вероятность вымирания вида связана с его численностью и степенью доминирования в сообществе. Математические модели убедительно показывают, что зависимость сценария исчезновения видов от их численности и признаков, связанных с доминированием сильно влияет на скорость утраты экосистемных функций (см. Lecerf, Richardson, 2010). Тут мы возвращаемся к разному виду зависимостей экосистемных функций от числа видов при разной степени доминирования и наличии ключевых видов (см. раздел 3.4.2.1). Если вначале вымирают малочисленные виды, а доминанты продолжают контролировать экосистемные функции, то вначале эффект от сокращения числа видов будет не заметен. Однако, как было сказано выше, относительно малочисленные и редкие виды тоже могут оказывать существенное влияние на экосистемные процессы (см. раздел 3.4.2.2).

Для животных высокая вероятность исчезновения связана, прежде всего, с крупными размерами и конечным положением в цепях питания (Duffy et al., 2009). Имеется много примеров того, что вымирание крупных хищников ведет к непропорционально сильным нарушениям структуры сообществ и экосистемно-

го функционирования (см. Srivastava, Vellend, 2005). Сокращение численности хищников ведет к перекосу пищевой пирамиды в сторону нижних этажей и генеральному изменению трофической структуры, что в конце концов трансформирует и растительные сообщества (Duffy, 2003; Petchey et al., 2004 a). Моделирование с использованием наборов реальных данных показывает, что вымирания, смещенные к более крупным видам, ведут к непропорционально большим утратам функционально важных признаков в сообществе (Petchey, Gaston, 2002 b). И это касается не только хищников. Например, среди бентосных морских беспозвоночных наиболее эффективными биотурбаторами являются крупные виды, поэтому функция перемешивания донных осадков наиболее быстро снижается, если вероятность вымирания видов зависит от их размера (Solan et al., 2004). В целом, исчезновение наиболее крупных видов, конечных хищников или других ключевых видов приводит к существенным перестройкам сообществ, «вторичным вымираниям» и сильному изменению показателей экосистемного функционирования (Duffy et al., 2009).

Наиболее опасны сценарии утраты видов, когда вероятность вымирания вида связана с его функциональными характеристиками, а именно так чаще всего и происходит в реальности (Duffy et al., 2009; Petchey, Gaston, 2002 b). Если признаки видов, которые увеличивают вероятность их вымирания, связаны с функционально важными свойствами, то исчезновение уже первых немногих видов вызовет серьезные нарушения экосистемных функций (Hooper et al., 2002). Suding et al. (2008) показали, что степень взаимозависимости функциональных признаков «ответа» и «воздействия» (см. 3.4.2.2) сильно влияет на объем утраченных экосистемных функций в случае вымирания видов. Если они положительно связаны, то следует ожидать более сильного нелинейного сокращения функций по сравнению со случайным вымиранием видов.

Большинство исследований, которые сравнивали последствия разных сценариев утраты видов в сообществах травянистых растений, деревьев, морских водорослей, насекомых, рыб и морских беспозвоночных, пришли к выводу, что реалистичные сценарии вымирания ведут к более существенным последствиям для экосистем и их функционирования, чем случайные сценарии (в обзоре Duffy et al., 2009).

Таким образом, число видов (видовое богатство) – это фактор, дополнительный к другим структурным особенностям экологических сообществ (составу видов, их относительному обилию). Однако существование множества биологических факторов не отменяет важности биоразнообразия как такового. Как важность состава видов и индивидуальных характеристик видов не отменяет важности интегральных оценок биоразнообразия, так и разнообразие не отменяет важности других структурных характеристики. Дилеммы на самом деле тут нет. Разнообразие – это важный показатель, наряду со структурными особенностями сообществ.

Все споры можно перевести в вопрос о том, как характер зависимости экосистемных процессов от разнообразия модифицируется другими биологическими факторами (Ноорег et al., 2005):

- степенью доминантности видов, которые утрачиваются или приобретаются;
- силой их взаимодействия с другими видами;
- порядком утраты или приобретения видов;
- функциональными свойствами этих видов;
- относительной силой биотического и абиотического контроля экосистемных функций.

В моделях оптимального разнообразия на данном этапе исследований все виды считаются одинаковыми. В модели с возможностью расхождения по нишам все параметры видов, кроме их положения на оси ресурса и ширины ниши также одинаковы. То есть наши модели пока не учитывают экологических особенностей видов (кроме ширины ниши) и не отражают понятие видового состава. Однако эта особенность моделей не делает их выводы бессмысленными. Как было показано выше, видовой состав, видовое разнообразие и видовое богатство являются дополнительными друг к другу факторами, действуют одновременно и не исключают друг друга. Наши модели на данном этапе исследований направлены на выявление действия фактора видового богатства.

3.4.5.

Влияние внутрипопуляционного разнообразия на экосистемное функционирование



3.4.5.1. Внутрипопуляционное разнообразие в контексте парадигмы «био-разнообразие – экосистемное функционирование»

В упомянутых в предыдущих разделах исследованиях рассматривается, как правило, разнообразие видов. Между тем, внутривидовое и внутрипопуляционное разнообразие не менее важно для эффективности и устойчивости экосистемных функций. Представители каждого вида живых организмов в составе сообщества выполняют определенную роль. Их воздействие на биотические и абиотические компоненты среды можно считать экосистемной функцией вида или популяции, поэтому популяции можно рассматривать как «единицы, обеспечивающие услуги (service-providing units)» (Luck et al., 2003). В конечном счете, функционирование экосистемы определяется эффективностью и устойчивостью функций входящих в нее популяций, что, в свою очередь, зависит от их внутреннего разнообразия.

Фундаментальная роль генетического и фенотипического разнообразия в адаптации и выживании популяций – одно из основных положений современной популяционной генетики (Левонтин, 1983; Новожинов, 1989; Северцов, 1981, 1988, Сергиевский, 1987, 1988; Шмальгаузен, 1983, и др.). Внутрипопуляционное генетическое и фенотипическое разнообразие имеет приспособительное значение и направлено на выживание в изменяющихся условиях среды и более эффективное использование различных ресурсов среды.

Необходимость сохранения разнообразия внутри популяций и видов для их выживания в изменяющейся среде является в настоящее время центральной проблемой в работах, посвященных генетическим аспектам сохранения биоразнообразия (Биология охраны..., 1983; Ланде, Бэрроуклаф, 1989; Франклин, 1983; Frankel, Soule, 1981). Природоохранная генетика продемонстрировала опасность сокращения генетического разнообразия редких и исчезающих видов. Было показано, что сокращение численности популяции при ее прохождении через «бутылочное горлышко», а тем более, при длительном существовании при низкой численности ведет к утрате генетического разнообразия, что в свою очередь снижает адаптивные возможности видов и популяций и увеличивает вероятность их вымирания (Биология охраны..., 1983; Ланде, Бэрроуклаф, 1989; Франклин, 1983, и др.; Frankel, Soule, 1981; Frankham, et al., 2002; Willi et al., 2006). Было сформулировано представление о минимальной допустимой численности популяции, которая обеспечивает поддержание генетического разнообразия в течение длительного времени (обзор см. Букварева, 1985).

О том, что разнообразие свойств особей внутри вида – это основа адаптации и эволюции видов, писал еще Дарвин. Кратко можно перечислить три основных механизма, связывающих генетическое разнообразие с жизнеспособностью популяций: а) разные генотипы по-разному (комплементарно) используют имеющиеся ресурсы; б) генетическое разнообразие помогает популяции выживать в пространственно гетерогенной и нестабильной среде; в) генетическое разнообразие снижает вред от врагов и болезней (см. Vellend, Geber, 2005).

Генетическое разнообразие – основа всего биоразнообразия. После основополагающих работ Райта и Фишера в 1920-30 гг. несколько десятилетий генетическое разнообразие было сферой интересов, прежде всего, эволюционистов и популяционных генетиков. Исследования фокусировались на вопросах возникновения и поддержания генетического разнообразия в популяциях и на его роли в эволюционных и микроэволюционных процессах. Экологические исследования развивались «параллельным курсом», практически не пересекаясь с работами в области генетики. Большинство экологов рассматривали в качестве характеристик видов их средние параметры, не принимая во внимание разнообразие особей. В 1960-70-е годы начали появляться работы в области интеграции исследований генетического разнообразия и экологии, которые рассматривали экологические и генетические факторы в комплексе и получили название «экологической генетики» (Antonovics, 1976; Ford, 1964). В 1990-е гг. появились работы, направленные на изучение влияния генетических вариаций на характер взаимодействия видов, видовое разнообразие и устойчивость экологических сообществ. Это направление исследований получило название «генетики сообществ» (см. Vellend, Geber, 2005). В то время как эволюционное значение генетических вариаций хорошо исследовано, экологическое значение внутривидовых вариаций стали активно исследовать только последние 10 лет (обзор Hughes et al., 2008).

Очевидно, что экологический эффект генетических вариаций зависит от того, как генетическое разнообразие связано с фенотипическим. Со средой и с другими видами взаимодействуют не гены или генотипы, а фенотипы. Невозможно прямо сопоставлять уровни генетического и фенотипического разнообразия хотя бы потому, что нейтральные молекулярные маркеры, которые часто используются для оценки генетического разнообразия, не дают информации о вариабельности фенотипических признаков, подверженных отбору и важных для выживания особей и популяции. Связь генетического и фенотипического разнообразия очень сложна и отнюдь не прямолинейна, так как неоднозначна связь между генотипом и фенотипом, между аллелем и признаком в силу того, что фенотипическое выражение аллелей – это результат взаимодействия всего генотипа и условий среды (Шишкин, 1987; Северцов, 1981).

С одной стороны, в кратковременном масштабе генетическое разнообразие не является необходимым условием для формирования фенотипического разнообразия. Благодаря фенотипической пластичности один генотип в разных условиях может производить разные фенотипы. За последние десятилетия формирование фенотипической изменчивости без изменения генотипа (эпигенетические изменения) было описано для широко круга организмов из числа бактерий, растений и животных (Phenotypic Plasticity ..., 2004; Whitman, Agrawal, 2009). С другой стороны, в природных популяциях за внешне «нормальными» средними фенотипами стоит множество различных генотипов. Скрытые генетические вариации, не проявляющиеся в фенотипах, могут накапливаться в популяции в стабильной среде и проявляться только при изменении условий. Зафиксировано много случаев, когда популяции, находившиеся долгое время в состоянии стазиса в стабильных условиях, неожиданно быстро эволюционировали при изменении условий среды (см. Whitacre, Atamas, 2011). Скрытое генетическое разнообразие – основа для расширения фенотипического разнообразия в случае изменения условий среды.

Взаимосвязь генетического и фенотипического разнообразия модифицируется под воздействием условий среды, эволюционного уровня и экологических характеристик организмов, истории формирования конкретных популяций. Как показывают эксперименты и обследования природных популяций, соотношение генетической и эпигенетической компонент в фенотипической изменчивости различается не только среди разных популяций, но и у разных особей одной популяции (см. например, Charmantier, Garant, 2005).

Сложные взаимосвязи генетического и фенотипического разнообразия необходимо учитывать при интерпретации данных о показателях этих двух уровней разнообразия, получаемых из природы и экспериментов.

Механизмы влияния внутривидового разнообразия на экологические процессы могут быть разнообразными (обзор см: Bolnik et al., 2011). Считается, что разнообразие особей (генотипов) может повышать показатели функционирования популяций за счет механизмов, аналогичным тем, которыми определяется усиление экосистемных функций сообщества при увеличении

числа видов в нем (см. раздел 4.2.2.1). Генетическое и фенотипическое разнообразие может увеличивать стабильность популяционных функций за счет «эффекта портфолио», аналогично такому же эффекту, действующему в отношении видового разнообразия (см. 3.4.3.1), а также за счет других эффектов, как показывают математические модели (см.: Agashe, 2009). Внутривидовые вариации свойств особей и генетическое разнообразие существенно изменяют динамику экологических сообществ и экосистем (см.: Bolnick et al., 2011; Schreiber et al., 2011).

При всей очевидности того факта, что снижение устойчивости и эффективности популяции при утрате ей генетического и фенотипического разнообразия неизбежно будет вести к ослаблению ее функций в экосистеме, в рамках парадигмы «биоразнообразие - экосистемное функционирование» (см. 3.4.1) этот уровень биоразнообразия до недавнего времени не рассматривался. Основное внимание было привлечено к видовому разнообразию. Влияние внутривидового и внутрипопуляционного разнообразия на экосистемное функционирование исследует относительно небольшое число работ⁸¹ (Balvanera et al., 2006; Hughes et al., 2008; Lecerf, Richardson, 2010). В последние годы появилось несколько обзоров, посвященных влиянию генетического разнообразия видов растений, животных и бактерий на функционирование популяций, сообществ и экосистем. В качестве отвечающих переменных рассматриваются продуктивность, реакция биосистем на нарушения, устойчивость к инвазиям, эффективность разложения органики, показатели циклов питательных веществ (см.: Hughes et al., 2008). Среди экспериментов большую часть составляют работы с организмами, которые размножаются клонами⁸², в частности, с растениями, так в этом случае просто манипулировать числом клонов, то есть числом генотипов (см. Hughes et al., 2008). При сравнении природных популяций используются различные технологии определения аллельного разнообразия и гетерозиготности.

Исследования экологических эффектов внутрипопуляционного разнообразия отвечают на два основных вопроса: как оно влияет на экосистемные функции самих популяций, и как – на взаимодействие видов и характеристики экологических сообществ (Hughes et al., 2008).

⁸¹ Раньше всего интерес к экологическим эффектам генетического разнообразия возник в агрономических исследованиях, в которых было показано, что можно снизить ущерб от вредителей и болезней и повысить урожай, если использовать генетически разнообразные вариации культур на одном поле (см. Hughes et al., 2008).

⁸² Этот экспериментальный подход не дает возможности учитывать эффекты полового размножения в создании генетического разнообразия.

3.4.5.2. Влияние внутрипопуляционного разнообразия на характеристики популяций⁸³

Большинство экспериментов, исследовавших влияние генетического разнообразия на показатели экосистемных функций популяций, выявили увеличение продуктивности популяций при увеличении разнообразия генотипов (см. Vellend, Geber, 2005). В экспериментах с микроорганизмами, растениями, дрозофилой, лососями, жабами показано, что генетически гетерогенные группы (смеси генотипов или генетических линий) более продуктивны (см. Agashe, Bolnik, 2010; Bell, 1991). Показано, что генетическое разнообразие увеличивает устойчивость популяций, успех в колонизации, продуктивность, устойчивость к инвазиям и болезням. Ниже мы приводим некоторые примеры этих экспериментов.

Опыты с мучным хрущак показали, что генетическая однородность особей снижает продуктивность экспериментальных групп (Agashe, 2009). В эксперименте использовали 4 генетические линии хрущаков⁸⁴, которых помещали на привычный корм (пшеничная мука) и новый для них корм (кукурузная мука). Было показано, что увеличение числа генетических линий в популяциях увеличивает их среднюю численность и устойчивость. Среди генетически разнородных популяций в ходе эксперимента вымирала меньшая доля особей и коэффициент колебаний численности снижался (рис. 3.4.5.2-1). Более того, при содержании популяций на непривычном корме эти эффекты усиливались.

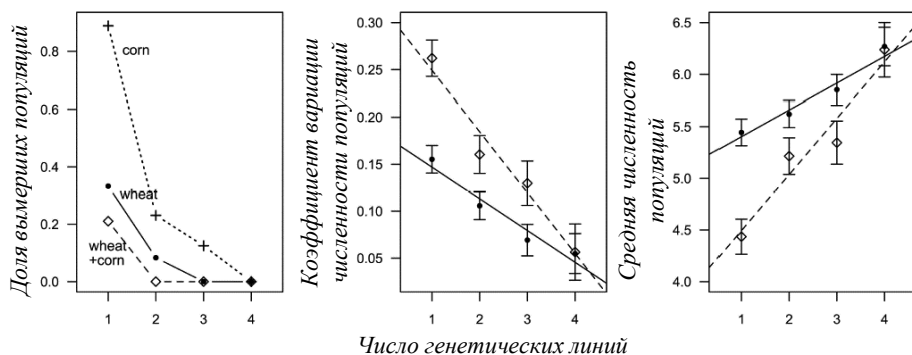


Рис. 3.4.5.2-1. Увеличение устойчивости численности экспериментальных популяций хрущака, состоящих из большего числа генетических линий (Agashe, 2009).

⁸³ В данном разделе мы не рассматриваем случаи отрицательных последствий снижения генетического разнообразия популяций при сильном сокращении их численности, которые подробно разбираются в литературе по природоохранной генетики (см. раздел 3.4.5.1).

⁸⁴ Генетические линии хрущаков содержатся в Beeman lab (Biological Research Unit, Grain Marketing and Production Research Center, Kansas на протяжении 25 лет (250 поколений)

Группа полевых экспериментов в монодоминантных растительных сообществах (рогозовых болотах, зарослях морской травы, ламинариевых «лесах») была нацелена на выявление влияния генотипического разнообразия на экосистемные функции доминирующих видов (Crutsinger et al., 2006, 2008; Hargrave, 2011; Hughes, Stachowicz, 2004; Reusch et al., 2005.). Один из экспериментов манипулировал числом генотипов зостеры (1, 3 и 6 генотипов) в естественных условиях. Было показано, что разнообразие генотипов повышает биомассу, плотность растений, обилие и разнообразие животных, обитающих в экспериментальных зарослях, несмотря на чрезвычайно жаркое лето 2003 г, которое пришлось на период эксперимента (рис. 3.4.5.2-2, Reush et al., 2005).

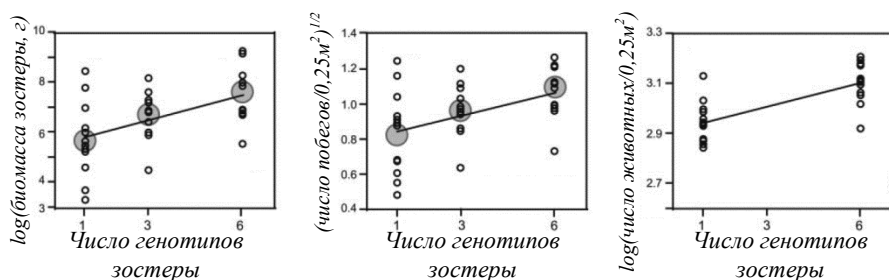


Рис. 3.4.5.2-2. Увеличение биомассы и плотности зостеры, а также плотности животного населения при увеличении генотипического разнообразия зостеры (Reush et al., 2005).

Интересно, что увеличение биомассы и плотности растений обеспечивалось комплементарным эффектом, в то время как выборочный эффект⁸⁵ был отрицательным – наиболее продуктивный в монокультуре генотип снижал свои показатели в присутствии других генотипов (рис. 3.4.5.2-3).

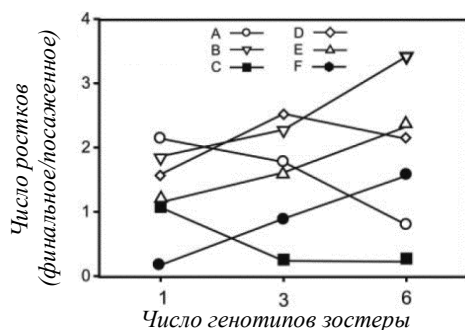


Рис. 3.4.5.2-3. Степень увеличения числа ростков (отношение финального к посаженному числу) разных генотипов зостеры (A – F) в монокультурах и посадках из 3 и 6 генотипов (Reush et al., 2005).

⁸⁵ О соотношении комплементарного и выборочного эффектов см. раздел 4.3.2.1.

Hughes, Stachowicz (2004) показали, что разнообразие генотипов (1, 2, 4 и 8 генотипов) zostеры повышает ее устойчивость к выеданию гусями, хотя в отсутствие нарушений различий между площадками с одним и с несколькими генотипами они не выявили.

В экспериментах с искусственными травяными сообществами (Иена, Германия) было показано, что разные генотипы (15 линий) плевела многолетнего (*Lolium perenne*) по-разному ведут себя в многовидовых посадках. Такие показатели, как число и размер дерновин, число побегов в одной дерновине, размеры побегов, скорость роста растений по мере увеличения числа видов в посадке (от 1 до 60) уменьшались для всех генотипов, но по-разному (рис. 3.4.5.2-4). При этом ни один из генотипов не был наилучшим во всех экспериментальных сообществах. При увеличении числа видов в сообществах увеличивался коэффициент вариации показателей отдельных генотипов плевела. Этот эксперимент показал, что наилучшего универсального генотипа не существует и что только достаточно полный набор генотипов может обеспечить устойчивое существование вида в многовидовом сообществе (Roscher et al., 2008).

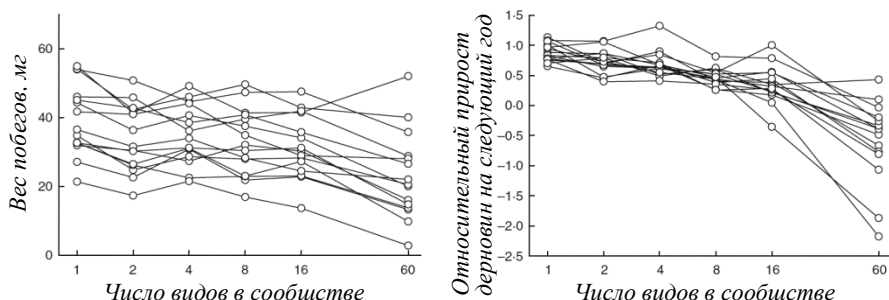


Рис. 3.4.5.2-4. Примеры изменения показателей роста отдельных линий плевела в экспериментальных сообществах с разным числом видов. Отдельные линии – данные для разных генотипов (Roscher et al., 2008).

Griffiths, Armstrong (2001) провели эксперимент с молодью атлантического лосося в природной среде в Шотландии. Из оплодотворенной икры 8-ми самок, отловленных в природе, были выращены 8 групп личинок (внутри одной группы все личинки являются потомками одних родителей). Весной в ручье, недоступном для диких лососей, было сформировано 16 экспериментальных популяций по 1000 мальков, часть из которых состояли из 1 генетической группы, а другие являлись смесью всех 8 групп. Экспериментальные популяции были размещены на таком расстоянии, что обмена особями между ними не было. Мальки росли в природных условиях до осени, когда они были пойманы и проанализированы. Оказалось, что плотность рыб и их упитанность в смешанных (генетически гетерогенных) популяциях была существенно выше (рис. 3.4.5.2-5).

Меншуткин (2003) на компьютерной модели популяции нерки озера Дальнего (Камчатка) с использованием параметров, полученных в ходе многолетних наблюдений, показал, что колебания численности в популяции, которая состоит из трех генотипов с разными темпами роста, существенно меньше, чем в популяциях, которые состоят только из одного генотипа.

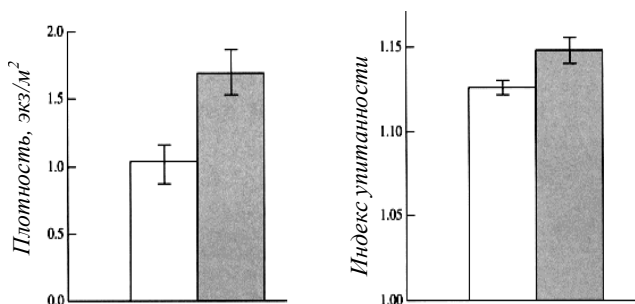


Рис. 3.4.5.2-5. Плотность рыб и их утилитность в генетически гомогенных (светлые столбики) и гетерогенных (темные столбики) в эксперименте с молодью атлантического лосося (Griffiths, Armstrong, 2001).

Внутривидовое разнообразие играет важную роль в устойчивости лесных экосистем, и прежде всего – бореальных лесов, образованных одним или малым числом доминантных видов, что пока недооценивается в практике лесоводства (см. Милютин, 2003, Thompson et al., 2009). Эксперименты с моно- и поликлональными посадками различных видов деревьев показали, что разные генотипы деревьев по-разному ведут себя в различных условиях среды, а также продемонстрировали важность генетического разнообразия деревьев для адаптации, выживаемости и роста их популяций (см. Muller-Starck et al., 2005). Например, было показано, что посадки ивы, состоящие из нескольких генетических клонов, более устойчивы к поражению грибковыми заболеваниями (рис. 3.4.5.2-6, Pautasso et al., 2005).

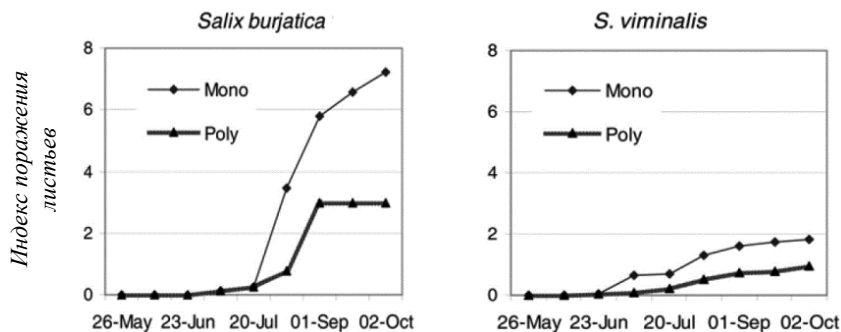


Рис. 3.4.5.2-6. Индекс поражения листьев двух видов ивы ржавчиной *Melampsora* в моно- и поликлональных посадках (Pautasso et al., 2005).

Другой пример – потомство ели, полученное при свободном опылении, имело через 61 год в несколько раз более крупные стволы, чем потомство, полученное при самоопылении (рис. 3.4.5.2-7).



Рис. 3.4.5.2-7. Средний объем ствола в возрасте 61 года у потомков 4-х деревьев (1, 2, 3, 4 – семенные деревья), полученных при свободном опылении и при самоопылении (из Muller-Starck et al., 2005).

Разнокачественность особей является одним из основных положений в концепции И.А. Шилова о механизмах поддержании популяционного гомеостаза (цит. по Мошкин, Шилов, 2008). Разнокачественность особей по физиологическим, экологическим и поведенческим признакам позволяет сохранять стабильность внутрипопуляционных групп в изменяющихся условиях среды и тем самым формируют пространственно-этологическую и социальную структуру популяции. Так, например, показано, что в популяциях мелких млекопитающих присутствуют две категории животных – резиденты и мигранты, что позволяет популяции, с одной стороны, максимально полно осваивать ресурсы стабильных местообитаний, а с другой – поддерживать свою долговременную устойчивость на более обширной территории, включая и временно непригодные участки (Щипанов, 2003). Выше мы приводили примеры внутривидового экологического полиморфизма, который обеспечивает более полное использование ресурсов, усиливает экосистемные функции видов и повышает их устойчивость (см. раздел 3.3.1.1). Алтухов (2003) приводит многочисленные примеры того, что подразделенные, то есть имеющие внутреннюю структуру и разнообразие популяции, являются более устойчивыми, чем неподразделенные, панмиксные популяции.

Таким образом, имеются эмпирические доказательства того, что увеличение внутрипопуляционного разнообразия увеличивает устойчивость и усиливает экосистемные функции популяций. Но это лишь одна – восходящая часть зависимости, предсказанной принципом оптимального разнообразия. В соответствии с нашим принципом, функционирование популяции наиболее эффективно при некоторых средних значениях внутрипопуляционного разнообразия. При его чрезмерном увеличении, так же как и при сокращении, эффективность и устойчивость популяции должна снижаться.

Наш вывод о наличии оптимального уровня фенотипического разнообразия качественно совпадает с результатами, полученными в модели популяции Roughgarden (1972). Эта модель состоит из разных фенотипов, которые способны питаться жертвами разного размера. Среда характеризуется функцией распределения жертв на оси их размеров, которая определяет емкость среды для особей разных фенотипов. При бесполом размножении фенотипы просто самовоспроизводятся и их численность точно соответствует функции емкости среды, что обеспечивает максимально возможную в данных условиях численность популяции. То есть распределение фенотипов и ширина ниши у бесполой популяции являются оптимальными. При половом размножении включается параметр разнообразия потомков, который соответствует среднему квадратичному отклонению их распределения σ_L^2 . Если разнообразие потомков слишком велико, результирующее фенотипическое распределение, то есть ширина ниши популяции, превышает оптимальные значения, если разнообразие потомков мало – ширина ниши уже оптимальной. Но имеется такое значение разнообразия потомков, при котором ширина ниши половой популяции полностью совпадает с функцией емкости среды и обеспечивает максимальную численность популяции, то есть является оптимальной (рис. 3.4.5.2-8).

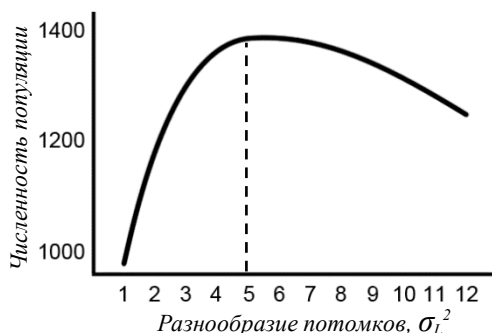


Рис. 3.4.5.2-8. Возникновение оптимального значения разнообразия потомков в модели Roughgarden (1972).

Имеются экспериментальные подтверждения существования оптимального внутрипопуляционного разнообразия. «Гипотеза оптимального аутбридинга» (Bateson, 1978, 1983) говорит о том, что скрещивание с очень дальними родственниками повышает вероятность появления нежизнеспособного или больного потомства, так же, как и близкородственное скрещивание (инбридинг). Животноводам негативные проявления как инбридинга, так и аутбредного дисгенеза (гибридного дисгенеза), хорошо известны. Bateson в качестве механизма, позволяющего поддерживать оптимальный уровень аутбридинга, рассматривает поведенческие реакции животных при выборе полового партнера. В опытах с перепелами он показал, что самцы и самки отдают предпочтение особям, которые имеют среднюю степень родства с ними (рис. 3.4.5.2-9).

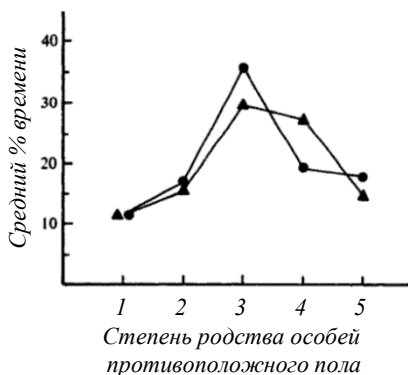


Рис. 3.4.5.2-9. Предпочтение партнеров со средней степенью родства перепелами в опыте Bateson (1983). 1 – знакомые братья и сестры, 2 – незнакомые братья и сестры, 3 – незнакомые двоюродные братья и сестры, 4 – незнакомые четвероюродные братья и сестры, 5 – незнакомые неродственные птицы. Треугольники – самцы, кружки – самки.

Бигон и др. (1989) приводят пример эксперимент с искусственным опылением дельфиниума Price и Waser. Цветки давали максимальное число семян, если пыльца переносилась на них с цветков, которые находились на среднем удалении. Опыление пыльцой от ближайших и от очень далеких растений давало меньше семян (рис. 3.4.5.2-10).

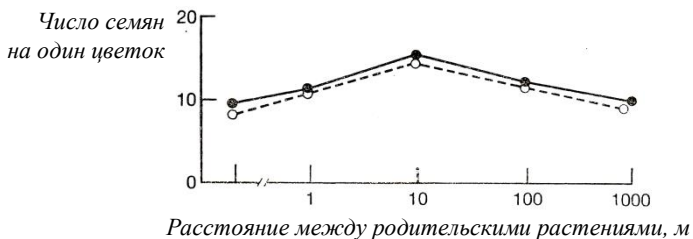


Рис. 3.4.5.2-10. Результаты искусственного опыления дельфиниумов, находящихся на разных расстояниях. Черные и белые кружки показывают результаты двух экспериментов (по Бигон и др., 1989).

Наш вывод о наличии оптимальных показателей внутрипопуляционного разнообразия соответствует представлениям Алтухова (2003) об оптимальном генетическом разнообразии в популяциях. Было показано, что для жизнеспособности популяции важное значение имеют оптимальные (средние) уровни генного разнообразия. Чрезмерно высокая гетерозиготность, обеспечивая максимальную жизнеспособность родителей, может оказаться неблагоприятной для потомства, поскольку значительное количество генотипов потомков может оказаться нежизнеспособным. Так, у горбуши при среднем уровне гетерозиготности родителей наблюдается минимальная смертность личинок (рис. 3.4.5.2-11) и максимальная средняя длина тела потомства (рис. 3.4.5.2-12).



Рис. 3.4.5.2-11. Зависимость смертности личинок и дисперсии длины их тела от уровня гетерозиготности родителей (Алтухов, 2003).

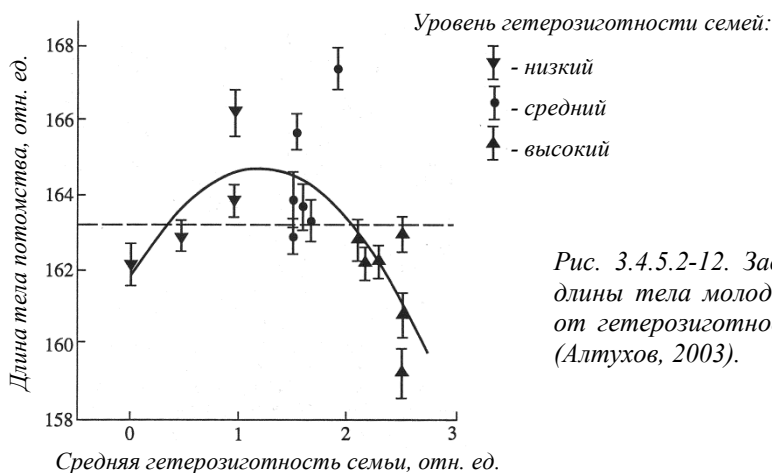


Рис. 3.4.5.2-12. Зависимость длины тела молоди горбуши от гетерозиготности семьи (Алтухов, 2003).

Аналогичные результаты дают исследования генетического разнообразия хвойных деревьев. В природных популяциях ели европейской с увеличением гетерозиготности материнских деревьев доля нежизнеспособных семян вначале уменьшается, а потом начинает расти (рис. 3.4.5.2-13). То есть семена максимально жизнеспособны при средней гетерозиготности материнских деревьев. Интересно, что выявленный таким образом оптимальный уровень гетерозиготности совпадает со средними показателями для популяции. Причем, наиболее явно данная зависимость проявляется в неблагоприятных для ели условиях, например на торфянистой почве в заболоченных биотопах.

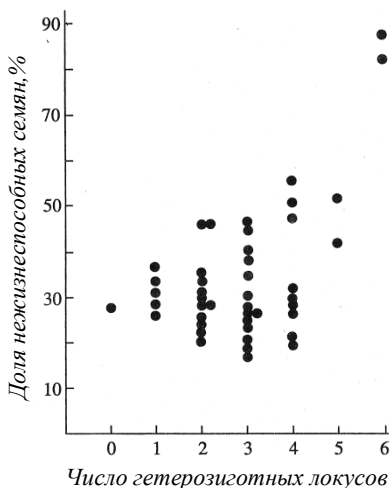


Рис. 3.4.5.2-13. Зависимость доли мертвых семян от гетерозиготности материнских деревьев европейской ели (Алтухов, 2003).

Можно предположить, что более гетерозиготные особи несут больше рецессивных леталей или полумлеталей. Плата за высокую гетерозиготность – выщепление в потомстве значительного числа инадаптивных генотипов. Поэтому, несмотря на то, что высоко-гетерозиготные деревья более урожайны, семенная продуктивность максимальна у среднегетерозиготных деревьев, так как доля здоровых семян у них выше Алтухов (2003).

Оптимальный уровень гетерозиготности может поддерживаться в популяции как компромисс между индивидуальной и популяционной компонентами адаптации (Алтухов, 2003).

Положительные зависимости показателей функций и стабильности популяций от внутрипопуляционного разнообразия можно сопоставить с восходящей ветвью унимодальной зависимости характеристик популяций от их внутреннего разнообразия в диапазоне значений меньше оптимальных.

Свидетельства о существовании оптимальных уровней внутрипопуляционного разнообразия, выявленные в экспериментах и исследованиях природных сообществ, полностью соответствуют одному из основных положений принципа оптимального разнообразия – о существовании оптимальных значений разнообразия на популяционном уровне.

3.4.5.3. Влияние внутрипопуляционного разнообразия на характеристики экологических сообществ и экосистем

Разнокачественность особей внутри популяции влияет не только на параметры этой популяции, но может распространять свое влияние далеко за ее пределы, воздействуя на характеристики экологических сообществ и экосистем.

Так, показано, что фенотипические различия растений влияют на видовой состав растительных сообществ в которые они входят, а также на сообщества животных, которые на них живут, грибов и микроорганизмов, утилизирующих их биомассу.

В экспериментах с 11 видами растений, типичных для английских пастбищ, было показано, что разнообразие генотипов способствует поддержанию более высокого видового разнообразия и стабилизации видового состава (Booth, Grime, 2003). Для каждого вида растений было получено по 16 генотипов, клонированных от разных материнских растений. Все экспериментальные сообщества имели одинаковый видовой состав, но разные уровни генетического разнообразия внутри видов (каждый вид был представлен разным количеством генотипов: 16-ю разными генотипами, 4-мя случайно выбранными генотипами; одним генотипом). Показано, что во всех сообществах на протяжении двух последних лет эксперимента проходило сокращение видового разнообразия (после колебаний в течение первого года, вызванных пересадкой растений и их восстановлением), но на площадках с максимальным разнообразием генотипов это сокращение было минимальным (рис. 3.4.5.3-1). Кроме того, видовой состав площадок с большим числом генотипов был более стабильным. Позже было показано, что видовой состав и обилие видов в этих экспериментальных сообществах зависели также от состава генотипов каждого вида (Whitlock et al., 2007).

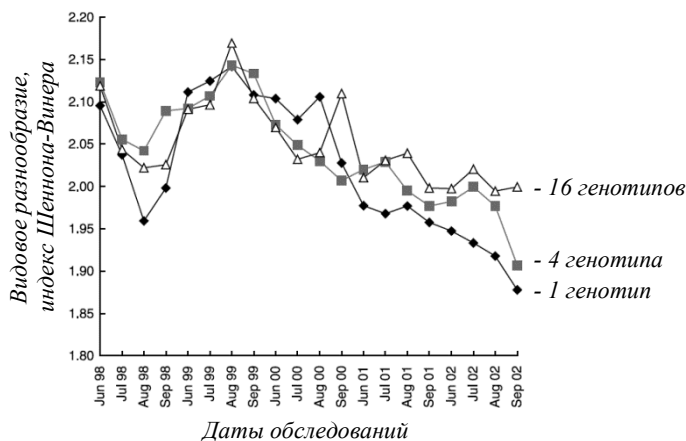


Рис. 3.4.5.3-1. Снижение индекса видового разнообразия в экспериментальных сообществах травянистых растений с разным уровнем разнообразия генотипов каждого вида (Booth, Grime, 2003).

В похожем эксперименте Fridley and Grime (2010) исследовали влияние разнообразия генотипов растений в экспериментальных сообществах в ящиках (рис. 3.4.5.3-2). Были использованы 8 видов травянистых растений, для каждого

из которых было выбрано по 8 клональных генотипических линий (из числа линий, выращиваемых на опытной станции с 1995 г). В каждый ящик высаживалось по 64 растения – по 1, 4 и 8 видов. Каждый вид в разных ящиках был представлен разным числом генотипов – от 1 до 8. Результаты показали, что генотипическое разнообразие играет существенную роль в формировании структуры сообществ (структура сообществ с высоким разнообразием генотипов была более выровненной), но незначительную роль в формировании экосистемных функций (зависимости биомассы от генотипического разнообразия не обнаружено).

Ряд других работ также показали, что интенсивность и характер межвидовой конкуренции зависят от числа генотипов у взаимодействующих видов (см. Fridley, Grime, 2010).

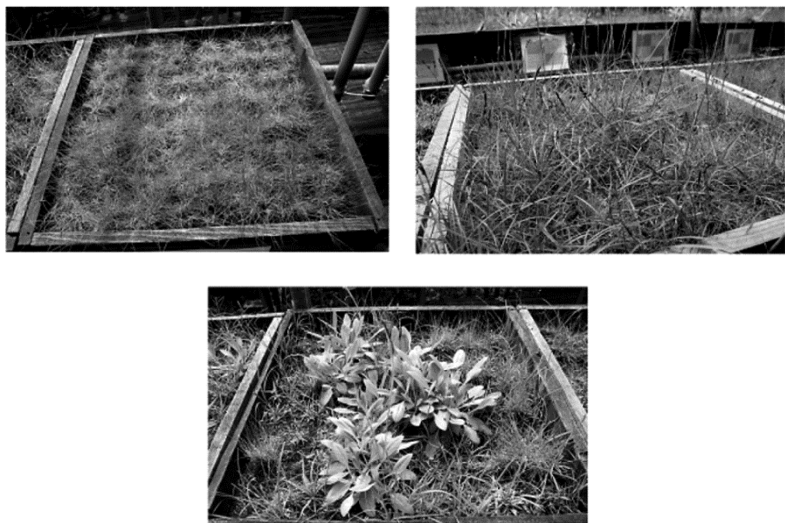


Рис. 3.4.5.3-2. Ящики с 1, 4 и 8 видами в эксперименте Fridley and Grime (2010).

Одним из объяснений положительного влияния генотипического разнообразия на видовое является то, что разнообразие генотипов может играть роль, аналогичную стабилизирующим механизмам Чессона, благодаря которым ни один вид не может оказаться единственным наиболее сильным конкурентом, что позволяет сосуществовать многим конкурирующим видам в одном местообитании (см. 4.2.2.1). Это подтвердили некоторые эксперименты. Так, при выращивании в горшках разных генотипов трех видов растений (осока, колокольчик и злак) исход парных конкурентных отношений разных видов мог быть разным, в зависимости от генотипов этих растений (Fridley et al., 2007 b). В другом эксперименте было показано, что генотипы черной горчицы, производящие высокие

концентрации вещества синигрин, имеют конкурентное преимущество над другими видами, но «проигрывают» генотипам своего же вида, которые производят мало синигрина (Lankau, Strauss, 2007). Благодаря этому поддерживается как внутривидовое разнообразие горчицы, так и видовое разнообразие сообществ, где она участвует. Если бы не было разнообразия генотипов, и популяции горчицы состояли бы только из «малотоксичных» генотипов, то они не выдержали бы конкуренции с другими видами и были бы исключены из сообществ. А горчица, состоящая только из «сильнотоксичных» генотипов, наоборот, «выдавила» бы другие виды из сообщества. Эти результаты соответствуют предсказаниям ряда моделей конкуренции генотипов и видов (см. Hughes et al., 2008).

В экспериментах с разными видами растений (энотера, золотарник, ива, эвкалипт, сосна, дуб) было показано, что разные фенотипы и генотипы растений формируют на себе и вокруг себя разные сообщества членистоногих. Генетическое разнообразие растений в целом увеличивает биомассу и разнообразие ресурсов для членистоногих, поэтому их сообщества становятся более разнообразными (см. Johnson, Stinchcombe, 2007; Whitham et al., 2006; Whitman, Agrawal, 2009). Так, в экспериментах с генотипами золотарника на площадках высаживали по 12 растений, которые представляли 1, 3, 6 и 12 генотипов. Было показано, что увеличение их разнообразия ведет к увеличению ежегодного суммарного прироста биомассы растений и к росту видового разнообразия членистоногих (как растительноядных, так и хищных) (рис. 3.4.5.3-3, Crutsinger et al., 2006). Причем увеличение числа видов членистоногих объясняется не только увеличением биомассы растений-хозяев, но и увеличением разнообразия ресурсов и местообитаний.

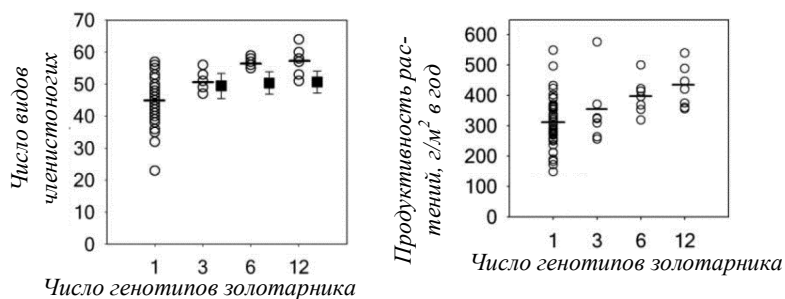


Рис. 3.4.5.3-3. Увеличение продуктивности золотарника и числа видов членистоногих при увеличении числа генотипов золотарника на экспериментальных площадках (Crutsinger et al., 2006).

Серия работ в зоне гибридизации двух видов тополя (*Populus fremontii* и *Populus angustifolia*) в Северной Америке показала, что генотипы и фенотипы деревьев формируют целые комплексы специфических сообществ различных организмов: членистоногих, живущих в кронах; грибов, обитающих на древес-

ной коре; микроорганизмов, осуществляющие переработку листового опада в почве; водных беспозвоночных, перерабатывающих опад в ручьях (см. Whitham et al., 2006). Также было показано, что генетическое разнообразие тополей увеличивает разнообразие сообществ членистоногих, использующих их листья (минеры, галлообразователи, сворачивающие и складывающие листья и др.) (Bangert et al., 2005). Аналогичные исследования были проведены с дубом и ольхой в Европе и Северной Америке. В целом серия работ с деревьями показала, что внутрипопуляционное разнообразие может воздействовать на характеристики сообществ и даже экосистем, в частности на такие важнейшие экосистемные функции как переработка органики и поддержание циклов питательных веществ. Было показано, что генотипы и фенотипы деревьев через изменение характеристик сообществ деструкторов влияют на эффективность разложения их листового опада (Le Roy et al., 2007; Lecerf, Chauvet, 2008; Madritch, Hunter, 2002; Schweitzer et al., 2005). Аналогичные результаты были получены при исследовании тропических деревьев *Metrosideros* (см.: Whitham et al., 2006).

Свидетельства о положительном влиянии внутрипопуляционного разнообразия на показатели экологических сообществ и экосистем не противоречат положению принципа оптимального разнообразия. В соответствии с нашим принципом, оптимальное внутрипопуляционное разнообразие является необходимым условием оптимизации сообщества в целом, поэтому положительные зависимости характеристик сообществ от внутрипопуляционного разнообразия входящих в них видов можно сопоставить с повышением эффективности популяций при увеличении их внутреннего разнообразия в диапазоне от минимальных до оптимальных значений.

3.4.6.

Влияние условий среды на характер взаимосвязи экосистемного функционирования и биоразнообразия



3.4.6.1. Соотношение значимости факторов среды и биоразнообразия для показателей экосистемного функционирования

Несмотря на всю очевидность ключевого значения фактора условий среды как экосистемного функционирования и для формирования биоразнообразия, сравнительно мало экспериментов исследовали влияние факторов среды на характер взаимосвязи экосистемных функций и биоразнообразия⁸⁶ (Hooper et al., 2005). Очевидно, это объясняется многократным увеличением трудоемкости экспериментов при постановке такой задачи.

Исследования травяных сообществ в разных регионах Европы по проекту BIODERTH показали сильное воздействие условий среды на характер этих зависимостей (Sprehn et al., 2005). В других экспериментах также было многократно показано, что различия в среде изменяют силу позитивной зависимости (Cardinale et al., 2000; Fridley, 2001; Hooper, Dukes, 2004).

В мета-анализе Grace et al. (2007) обработаны данные о 12-ти природных травяных экосистемах, собранные силами шести университетов, вовлеченных в программу Knowledge Network for Biocomplexity Project (9 – в США, и по одной – в Танзании, Индии и Финляндии). Для 10-ти из 12-ти экосистем обнаружена зависимость разнообразия от продуктивности (в 4-х случаях – отрицательная, в 1-м – положительная и в 5-ти – унимодальная). Однако влияние абиотических

⁸⁶ В экспериментах по совмещению сельскохозяйственных культур одна из важных задач – подобрать условия среды, при которых продуктивность смеси превышает продуктивность монокультур (сверхурожай).

условий, характеристик почвы и нарушений сообществ (выедание травоядными, пожары и движения грунта) на продуктивность оказалось сильнее, чем влияние числа видов (рис. 3.4.6-1), хотя в разных местах были выявлены очень разные соотношения факторов (рис. 3.4.6-2).

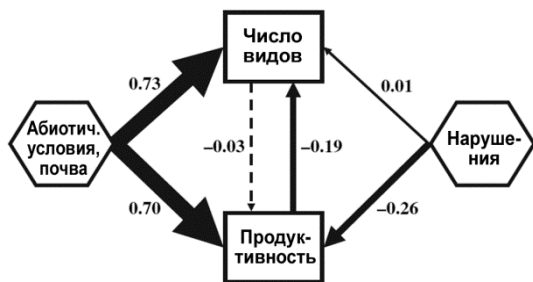


Рис. 3.4.6-1. Относительная сила связей по результатам мета-анализа данных о природных травяных сообществах Grace et al., 2007. Отрицательные значения обозначают отрицательную зависимость. Толщина стрелок соответствует значению данной связи.

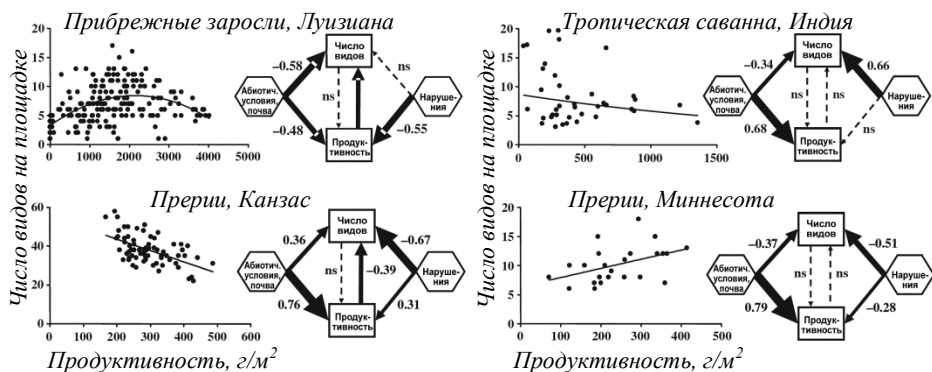


Рис. 3.4.6-2. Соотношения факторов в разных травяных сообществах (Grace et al., 2007).

Ряд других исследований показал, что изменения разнообразия, особенно с учетом последующих изменений в трофических цепях сопоставимы, а в ряде случаев превосходят силу воздействия факторов среды (см.: Duffy, 2009).

Вывод о том, что условия среды более сильно влияют на продуктивность сообществ, чем число видов, может навести на мысль, что фактор биоразнообразия практически не важен для функционирования сообществ. Однако, очевидно, что это неверный вывод. Как будет показано ниже (см. раздел 3.5), необходимо разделять изменение характеристик биосистем в разных условиях среды и зависимость продуктивности и других экосистемных функций от показателей разнообразия в конкретных условиях среды. В каждом локальном местообитании

показатели разнообразия являются главным фактором, который определяет эффективность и устойчивость биосистем, адаптированных к данным условиям.

Влияния условий среды на экосистемные процессы настолько разнообразны, что на сегодняшний день пока невозможно сделать однозначных выводов о том, как среда модифицирует взаимозависимость экосистемных функций и биоразнообразия. Ниже мы рассмотрим примеры влияния основных факторов среды – количества ресурса, пространственной гетерогенности среды и антропогенных нарушений. Примеров специальных исследований того, как влияет на характер зависимости степень нестабильности среды, нам найти не удалось (влияние нестабильности среды на показатели биосистем рассмотрено выше, в разделе 3.2.3).

3.4.6.2. Влияние количества ресурса

Эксперименты показали, что увеличение количества доступного для организмов ресурса может усилить позитивную зависимость экосистемных функций от числа видов (см.: Hooper et al., 2005).

Fridley (2002, 2003) показал, что положительный эффект экспериментального увеличения числа видов травянистых растений на их продуктивность существенно усиливается с ростом плодородия почвы (рис. 3.4.6.1-1). Очевидно, богатство почвы влияет на продуктивность намного сильнее, чем число видов, но влияние числа видов на продуктивность усиливалось по мере роста богатства почвы. Многовидовые сообщества на богатых почвах были существенно более продуктивны, чем сумма продуктивностей входящих в них видов, в то время как многовидовые сообщества на бедных почвах были менее продуктивны, чем ожидаемая сумма продуктивностей. На наиболее бедных почвах зависимость вообще пропадала. К аналогичным результатам в экспериментах с искусственными травянистыми сообществами при разных режимах удобрения пришел Biondini (2007). При более сильном удобрении зависимость продуктивности от числа видов была более сильной (см. рис. 3.4.6.1-1).

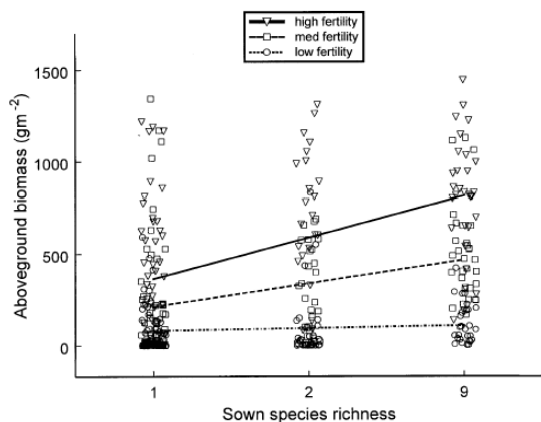


Рис. 3.4.6.1-1. Взаимосвязь между разнообразием поселяемых видов и надземной биомассой при разном плодородии почвы. Эффект разнообразия возрастает на более плодородных почвах (Fridley, 2002).

Эти результаты соответствуют представлению об абиотической модели фитценоза Миркина (см. раздел 3.2.1), когда в скудных и суровых условиях основную роль в формировании сообщества и его функционировании играют абиотические факторы, а биотические отношения минимальны. По мере роста богатства среды роль биотических отношений усиливается. Возможно, ослабление связи между видовым разнообразием и продуктивностью при снижении плодородия почв может быть одной из причин отсутствия такой связи в проекте BIODERTH в Греции, где местообитания наименее продуктивны (Spehn et al 2005).

Считается, что рост обеспеченности ресурсами может разрешить более выжатую комплементарность использования ресурсов разными видами, хотя в экспериментах проявляются также выборочный эффект взаимоусиления видов. Dukes (2001) предложил следующую схему соотношения продуктивности и числа видов в разных условиях среды (рис. 3.4.6.1-2):

- отдельные виды (монокультуры) сильно варьируют по продуктивности (серый прямоугольник на рис.);

- наиболее продуктивные многовидовые сообщества (черный прямоугольник на рис.) состоят из максимально комплементарных видов, которые наиболее полно используют ресурсы среды, и слабо реагируют на добавление видов (поэтому черный прямоугольник горизонтален);

- продуктивность многовидовых сообществ может как превышать, так и не превышать наиболее продуктивные монокультуры в зависимости от условий среды (черный прямоугольник может смещаться вверх и вниз);

- сообщества из менее комплементарных видов могут становиться более продуктивными при добавлении видов (серый треугольник на рис.);

- диапазон варибельности продуктивности сообществ сокращается с ростом числа видов, то есть среди сообществ с малым числом видов имеются как высокопродуктивные, так и низкопродуктивные, а сообщества с большим числом видов все относительно высокопродуктивны;

- в наилучших условиях среды рост числа видов в сообществе из комплементарных видов может привести к небольшому увеличению продуктивности, но всегда есть абсолютный предел эффективности использования ресурса и поэтому зависимость асимптотическая (рис. 3.4.6.1-2 b);

- в плохих условиях приращение продуктивности у высококомплементарных сообществ не происходит (рис. 3.4.6.1-2 c).

Dukes (2001) считает, что сверхурожай в многовидовых сообществах наблюдается только при высокой обеспеченности ресурсами, так как в этих условиях виды-доминанты не способны полностью использовать ресурсы и «разрешают» их использовать другим видам. При плохой обеспеченности ресурсами виды сильнее конкурируют за лимитирующие ресурсы, то есть сокращаются возможности для разделения ресурсов между ними.

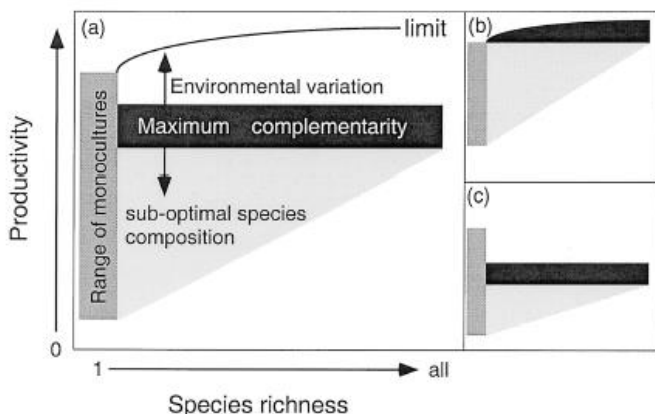


Рис. 3.4.6.1-2 - а) Взаимосвязь между числом видов и продуктивностью травянистых сообществ. б) Возможное распределение уровней продуктивности в наилучших условиях среды. в) отсутствие приращения продуктивности у высококомплемментарных сообществ в плохих условиях среды (Dukes, 2001 б).

Другие гипотезы предсказывают, что обогащение среды будет увеличивать доминирование высокопродуктивных видов, что приведет к росту урожая через выборочный эффект, в то время как разделение ресурсов между видами будет наиболее сильно проявляться при ограниченных ресурсах, увеличивая комплементарный эффект (см.: Boyer et al., 2009). Некоторые эксперименты подтверждают, что выборочный эффект выше на удобренных делянках, а комплементарный – на неудобренных (Lanta, Leps, 2007), однако другие эксперименты не показывают более сильного доминирования наиболее продуктивного вида в более богатой среде (Boyer et al., 2009).

Выявленное в экспериментах усиление положительного влияния числа видов на продуктивность при удобрении среды, на первый взгляд, противоречит данным экспериментов и наблюдений в природе о сокращении числа видов в высокопродуктивных местообитаниях, а также при удобрении или в результате эвтрофикации (см. раздел 3.2.2.4). Очевидно, эти явления находятся в разных частях диапазонов значений числа видов и количества ресурсов в среде. В разделе 3.2.2.4 была рассмотрена «горбатая» форма зависимости числа видов от продуктивности сообществ. Можно предположить, что данные экспериментов об усилении положительной зависимости между числом видов и продуктивностью находятся в восходящей зоне «горбатой» кривой. Они соответствуют одновременному росту числа видов и продуктивности в диапазоне от «0» до средних значений. Данные о негативных зависимостях между этими показателями относятся к нисходящей ее части «горбатой» кривой и соответствуют сокращению числа видов от естественных значений видового богатства при нетипичном

обогащении среды (о возможных причинах сокращения числа видов в сверхбогатой среде см. раздел 3.2.2.4).

В целом, можно сделать вывод, что выявленные в экспериментах тенденции усиления положительной зависимости продуктивности от числа видов при обогащении среды не противоречат положениям принципа оптимального разнообразия.

3.4.6.3. Влияние пространственной гетерогенности среды и нарушения сообществ

Многие исследователи согласны с тем, что пространственная гетерогенность способствует увеличению видового разнообразия (см., например, Lavers, Field, 2006). Известно, что число видов растет при увеличении разнообразия местообитаний, однако, как отмечает Turner (2004), в этом есть некоторая тавтология – если местообитание определяется как некоторый объем экологического пространства, заселенный тем или иным видом, то при максимально подробном выделении местообитаний их число будет равно числу видов.

Подавляющее большинство *экспериментов* не дает возможности оценить действие фактора гетерогенности среды. Наоборот, исследователи, как правило, добиваются гомогенной среды на экспериментальных площадках или в микрокосмах, чтобы исключить любые факторы, которые могут исказить результат. Так, в экспериментах с травяными сообществами верхний слой почвы снимается и заменяется новой гомогенной почвой. Очевидно, это создает условия, которых практически не бывает в природе, и ведет к недооценке роли дифференциации ниш в пространстве.

Некоторые эксперименты были специально нацелены на исследование фактора гетерогенности среды, но их результаты довольно разноречивы. Теоретически, гетерогенность среды должна увеличивать возможность комплементарного использования ресурсов, усиливая положительную зависимость продуктивности от числа видов, что и было показано в ряде экспериментов (Cardinale et al., 2007; Hooper, Dukes, 2004; Stachowicz et al., 2008; Tilman et al., 2001). Однако другие эксперименты не подтвердили эти предположения (например, эксперименты с планктоном Weis et al. (2008) или эксперименты с травянистыми растениями Stevens, Carson (2002).

Ряд экспериментов показал, что гетерогенность среды увеличивает внутри-популяционное разнообразие, так как в разных условиях преимущество имеют разные генотипы и фенотипы (см. например, Roscher et al., 2008).

Данные *о природных сообществах* показывают, что гетерогенность среды оказывает сильное воздействие на число видов⁸⁷ (см.: Bailey et al., 2004). Пианка

⁸⁷ В данном случае мы не рассматриваем крупномасштабную гетерогенность территорий, которая по многим данным также положительно связана с видовым разнообразием (см. Bailey et al., 2004)

(1981) приводит пример исследования Мак-Артура с соавторами, которые выявили сильную корреляцию между видовым разнообразием птиц и сложностью структуры растительности в США, Панаме и на Багамских островах, причем, птицы различали не видовое, а именно структурное разнообразие растительности, то есть, фактически, гетерогенность и разнообразие условий среды. Но в то же время, во многих других случаях разнообразие птиц оказалось не связано со структурой растительности.

Мета-анализ данных о корреляциях между числом видов и продуктивностью в природных сообществах Waide et al. (1999), уже упоминавшийся выше, показал, что гетерогенность среды влияет на форму выявленных корреляций и ее зависимость от масштаба исследований.

Влияние гетерогенности местообитаний на силу взаимосвязи видового разнообразия и экосистемных процессов было исследовано в трех разных типах экосистем: биомассы трав на лугах в Германии, уровня паразитизма в пяти различных прибрежных местообитаниях в Эквадоре и эффективности опыления кофе в Индонезии (Tylianakis et al., 2008). Во всех случаях было показано, что увеличение степени гетерогенности среды усиливает положительную зависимость экосистемных функций от видового разнообразия (например, рис. 3.4.6.2-1). При этом степень гетерогенности практически не коррелировала с другими показателями среды, в частности с плодородием почв. Видовое разнообразие также почти не связано с гетерогенностью или слабо снижается. По мнению авторов, усиление зависимости при увеличении гетерогенности среды объясняется усилением комплементарности использования ресурсов разными видами.

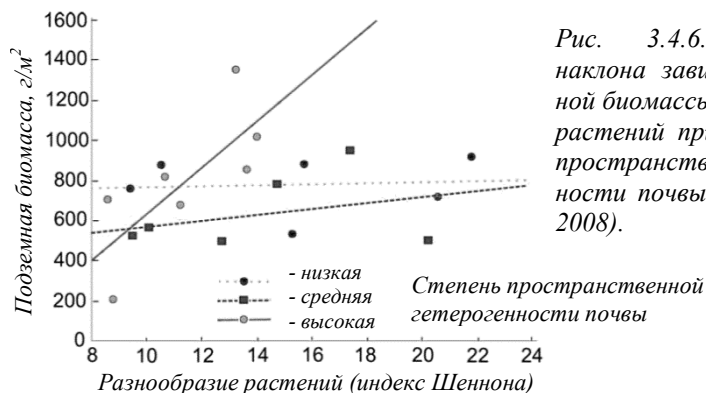


Рис. 3.4.6.2-1. Изменение наклона зависимости подземной биомассы от разнообразия растений при разной степени пространственной гетерогенности почвы (Tylianakis et al., 2008).

Гетерогенность природных местообитаний часто оказывается тесно связана с режимом их нарушений и формированием мозаики различных сукцессионных стадий. Нарушения могут быть эндогенными (результаты оборота поколений деревьев или жизнедеятельности животных), так и экзогенными (антропогенные нарушения, пожары, штормы и др.). Например, в Капском флористическом реги-

оне (один из мировых центров разнообразия растений) показано, что локальные местообитания, подверженные регулярным пожарам, высоко нестабильны, но при этом разнообразие на уровне мета-сообщества стабильно. Более того, редкие виды не более подвержены вымиранию, чем обильные. Таким образом, в этом регионе случайные нарушения поддерживают высокий уровень разнообразия и высокую степень гетерогенности ландшафта (Thuiller et al., 2007).

Важным фактором, который может существенно влиять на форму корреляции между видовым разнообразием и экосистемными функциями, является изменение характера внутренней гетерогенности сообществ в ходе сукцессии. Во многих случаях гетерогенность сообщества нарастает в ходе сукцессии. Например, это показано при сравнении разных стадий зарастания заброшенных полей в Миннесоте (до 56 лет), где локальное разнообразие сокращалось, а разнообразие и несхожесть площадок в пределах поля росли (Inouye et al., 1987). Аналогичная закономерность выявлена и для сообществ животных. В частности, исследования сообществ муравьев на пастбищах, распаханых 1, 3, 8 и 40 лет назад, показали, что структура их сообществ в ходе сукцессии из «мелкозернистой» становится «крупнозернистой». Хорошо известно, что в климаксных лесах устанавливается высокая степень пространственной гетерогенности – оконная мозаика. В соответствии с концепцией мозаично-циклической организации экосистем (Смирнова, Торопова, 2008), разнообразие микроместообитаний поддерживается определенным режимом нарушений.

В ходе сукцессии наземных сообществ происходит смена типа растительных сообществ с травянистых на лесные. Масштаб их внутренней гетерогенности совершенно различен: если в травяных стадиях он определяется кочками и куртинами травы, то в лесных сообществах – группами деревьев и мозаикой их вывалов. Поэтому, если исследовать разные стадии сукцессии в одном масштабе, то можно получить результаты, свидетельствующие о гомогенизации сообществ на более поздних стадиях сукцессии и о снижении в них видового разнообразия. На самом же деле может происходить увеличение масштаба гетерогенности сообществ. Например, в пирогенных сосновых саваннах на юго-востоке США пожары поддерживают высокую степень мозаичности (пятнистости), которая и определяет максимальное видовое разнообразие. При отсутствии пожаров происходит снижение разнообразия, поскольку начинается зарастание саванн древесной растительностью (Kirkman et al., 2001). Возможно, именно этим объясняются и другие свидетельства снижения видового разнообразия при переходе от травянистых и кустарниковых стадий к древесным (см. раздел 4.2.1.4).

Таким образом, фактор гетерогенности местообитаний непосредственно связан с режимом нарушений сообществ. Идея о том, что катастрофическое освобождение кусочков пространства может вести к росту видового разнообразия за счет их заселения менее конкурентоспособными видами, была высказана Хатчинсоном в начале 1950-х гг. (см. Wilson, 1994). С тех пор многие авторы считают периодические нарушения сообществ важным фактором, который предот-

вращает конкурентное исключение и тем самым, позволяет сосуществовать конкурирующим видам⁸⁸.

Connell (1978) предложил «гипотезу средних нарушений (intermediate-disturbance hypothesis)» для объяснения высокого разнообразия в тропических лесах и коралловых рифах. Эта гипотеза предсказывает, что видовое разнообразие максимально при средней интенсивности нарушений. В основе гипотезы лежит представление о компромиссе видовых свойств – способности к колонизации и конкурентоспособности в насыщенных сообществах (пионеры и климаксные виды).

Huston (1979) предложил «динамически-равновесную модель». Среди видов, конкурирующих за один ресурс, обилие этого ресурса ведет к росту самого мощного конкурента, который подавляет другие виды. При разных количествах ресурса (продуктивности) и скорости роста популяций интенсивность конкурентного исключения также будет разной, а от этого будет зависеть частота нарушений, при которой число видов максимально (рис. 3.4.6.2-2). Так, при высокой продуктивности, быстром росте популяций и высокой скорости конкурентного исключения максимальное разнообразие будет при высокой частоте катастроф, а в скудной среде, где конкурентное исключение происходит медленно – при низкой частоте нарушений. При очень низкой продуктивности любые катастрофы могут привести к падению разнообразия. Соответственно, зависимость числа видов от продуктивности может иметь негативную, горбатую и позитивную форму, в зависимости от частоты нарушений (рис. 3.4.6.2-3).

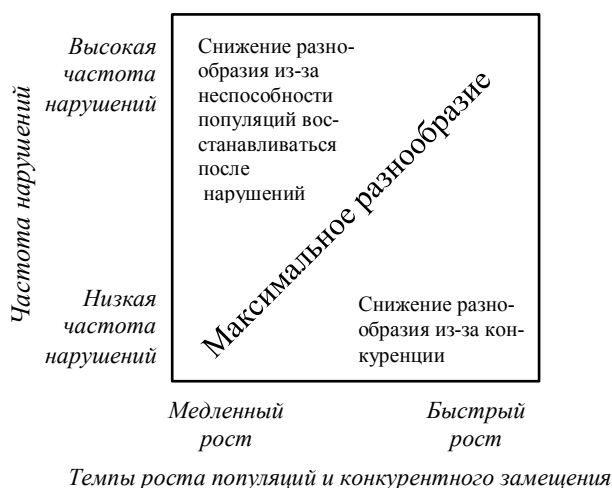


Рис. 3.4.6.2-2. Соотношение частоты нарушений и темпов роста популяций, при которых поддерживается максимальное разнообразие (по Хьюстон, 1992).

⁸⁸ О поисках механизмов, позволяющих избежать конкурентного исключения см. раздел 4.2.2.1.

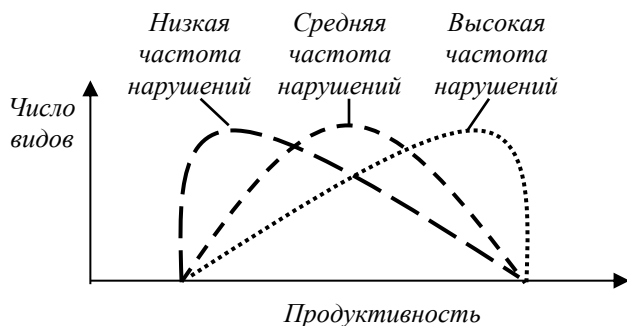


Рис. 3.4.6.2-3. Гипотетическая форма зависимости числа видов от продуктивности при разных режимах нарушений в соответствии с моделью Huston.

К сходным результатам пришел Kondoh (2001) по результатам моделирования конкуренции видов в пятнистой среде, где каждое пятно может быть занято только одним видом. Если исходить из предположения, что рост продуктивности увеличивает скорость колонизации свободных пятен, то зависимость числа видов от продуктивности при отсутствии нарушений получается отрицательной, при средних нарушениях - унимодальной, при высокой интенсивности нарушений – положительной. Уровень продуктивности, который позволяет существовать максимальному числу видов, растет при росте интенсивности нарушений (рис. 3.4.6.2-4). Нарушения снижают разнообразие при низкой продуктивности и повышают при высокой.

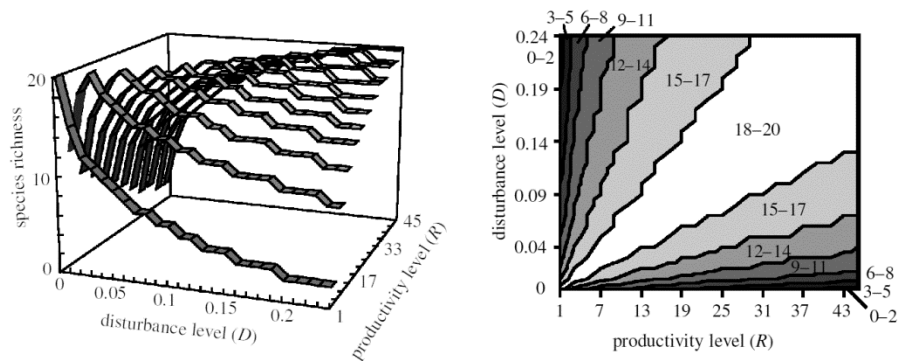


Рис. 3.4.6.2-4. Влияние частоты нарушений и продуктивности на число видов. На правом графике число видов показано цифрами на поле (Kondoh, 2001).

Как отмечает Wilson (1994), высокое видовое разнообразие может создаваться как пятнистыми нарушениями, которые создают пространственную мозаику, занятую разными видами или стадиями сукцессии, так и полным уничтожением сообщества с определенной частотой, при которой не происходит окончательного вытеснения «пионерного» вида более сильным конкурентом (примеры экспериментов и моделей см. Roxburgh et al., 2004).

Эксперименты подтвердили, что режим нарушений может модифицировать вид зависимости экосистемных функций от числа видов. Worm et al. (2002) в экспериментах с микроводорослями на скалах в приливной зоне показали, что консументы, поедающие водоросли, действуют так же, как и нарушения в моделях Huston и Kondoh, то есть снижают разнообразие при низкой продуктивности и повышают при высокой.

Cardinale, Palmer (2002) в эксперименте с тремя видами ручейников в проточных мезокосмах показали, что при отсутствии нарушений между числом видов и первичной продукцией водорослей имеется отрицательная зависимость (она объясняется тем, что в ненарушенных сообществах ручейников доминирует наиболее крупный вид, который выделяет в воду меньше всего азота и фосфора, необходимых для развития водорослей). При наличии нарушений (периодическое уничтожение части ручейников) эта зависимость становится слабо положительной (рис. 3.4.6.2-5). Влияние числа видов на скорость захвата ручейниками из воды частиц органической материи также изменяется в ненарушенных и нарушаемых сообществах. Без нарушений зависимости нет, а при нарушениях выявляется положительная зависимость скорости захвата частиц при росте числа видов (рис. 3.4.6.2-5). Авторы объясняют это тем, что нарушения предотвращают доминирование одного вида, поэтому потребление ресурса является более полным за счет комплементарности.

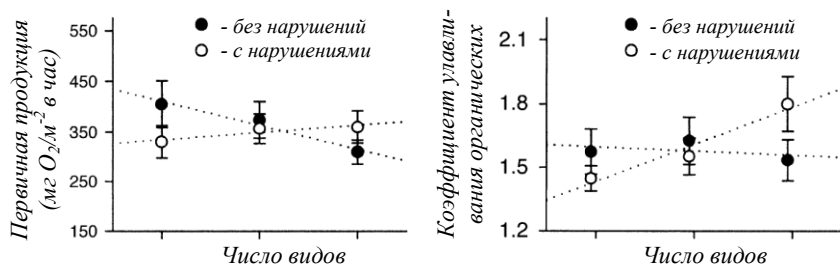


Рис. 3.4.6.2-5. Зависимость показателя первичной продукции водорослей (слева) и скорости улавливания органических частиц из воды (справа) в зависимости от числа видов ручейников в ненарушаемых и нарушаемых сообществах (Cardinale, Palmer, 2002 b).

Похожие результаты получили Mulder et al. (2001) в опытах с мохообразными растениями Новой Зеландии. Искусственные сообщества с числом видов от 1 до 32 видов подвергались периодическим засухам, контрольные сообщества находились в стабильных условиях. Положительная зависимость продуктивности от числа видов была выявлена только для сообществ, которые подвергались засухам (рис. 3.4.6.2-6). Однако авторы объясняют эти результаты не отсутствием конкурентного исключения, а взаимоусилением видов в нестабильной среде, что увеличивает комплементарность ниш в таких условиях. Взаимоусиление

видов мохообразных растений возникает благодаря увеличению общей влажности в пределах сообщества из-за испарения воды растениями с разной архитектурой «стебля» и «листьев».

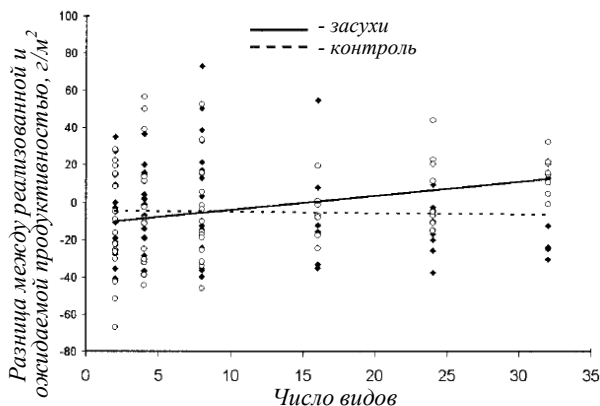


Рис. 3.4.6.2-6. Корреляция между продуктивностью и числом видов в экспериментальных сообществах мохообразных растений при стабильном режиме и при засухах (Mulder et al., 2001).

Похожие результаты дало обследование сообществ перифитона (189 видов микроводорослей и цианобактерий) 83 природных водотоков на востоке США (Cardinale et al., 2005). Водотоки были разделены на две группы – с низким и с высоким уровнями нарушений (непредсказуемый гидрорежим, который приводит к нарушениям бентосных сообществ). Положительная корреляция между числом видов и продуктивностью была выявлена только для водотоков с непредсказуемым режимом и высоким уровнем нарушений (рис. 3.4.6.2-7), что авторы объясняют увеличением роли взаимного усиления видов в нестабильных потоках. Некоторые другие работы также показывают, что взаимоусиление видов чаще встречается в наиболее суровых и наиболее нестабильных местообитаниях (см. Cardinale et al., 2005).

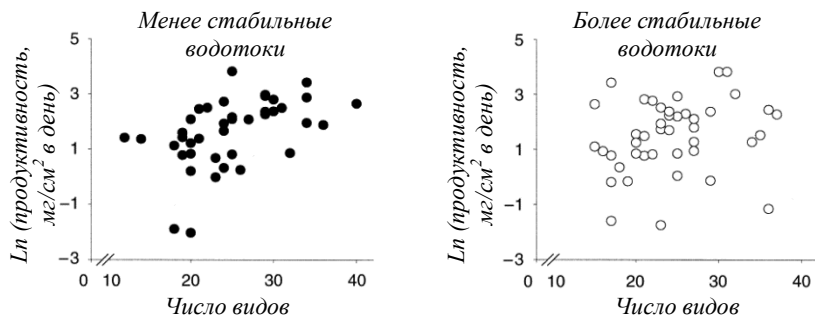


Рис. 3.4.6.2-7. Продуктивность перифитона в сообществах с разным числом видов в водотоках двух типов (Cardinale et al., 2005).

Одновременное действие факторов нарушений сообществ и их гетерогенности проверялось в эксперименте Cardinale (2011) в проточных мезокосмах, в которых манипулировали числом видов пресноводных диатомовых и зеленых водорослей. Гетерогенность среды создавалась определенным режимом нарушений (уничтожением части сообществ с разной частотой). Разные виды микроводорослей доминируют при разных сочетаниях скорости течения и возраста сообщества (рис. 3.4.6.2-8).

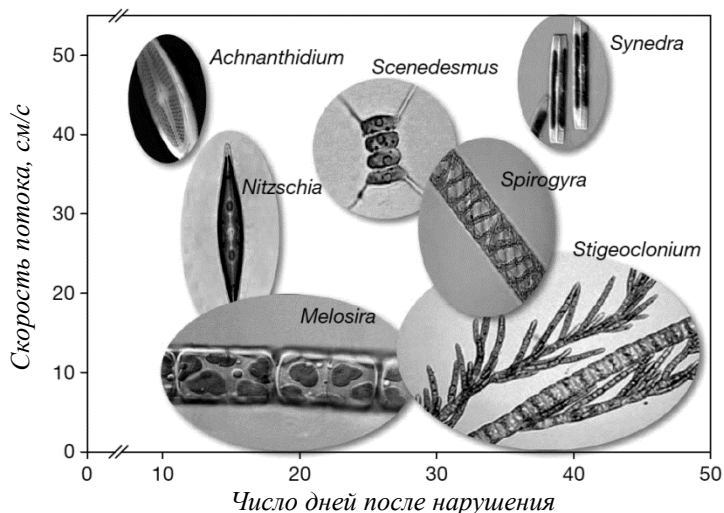


Рис. 3.4.6.2-8. Разделение ниш микроводорослями в эксперименте (Cardinale, 2011).

Быстрорастущие диатомовые водоросли доминировали в местах, где происходили частые нарушения. Там, где нарушений не было, эти ранне-сукцессионные виды замещались нитевидными и медленно растущими видами. Если все сообщество не нарушалось в течение 50 дней, оно становилось гомогенным с доминированием одного самого эффективного вида – *Stigeoclonium* (Cardinale, 2011).

Было показано, что гетерогенные сообщества за счет эффекта комплементарности (разделения ниш) могут более эффективно использовать ресурсы (поглощать азот) и достигать более высокой биомассы (рис. 3.4.6.2-9). В них потребление азота линейно зависит от числа видов. Наиболее разнообразные сообщества (8 видов) поглощают азот в 4,5 раза быстрее, чем в среднем монокультуры, и существенно быстрее, чем самый эффективный вид *Stigeoclonium*. В гомогенных сообществах разнообразие слабее влияет на эти показатели и они не превышают значений *Stigeoclonium*, так как в них меньше возможностей для

разделения ниш и проявления эффекта комплементарности (Cardinale, 2011). Авторы считают, что эти результаты показали, что в сложной среде только разнообразное сообщество может эффективно использовать ресурсы. Если какие-то виды отсутствуют, то ресурсы остаются недоиспользованными и продуктивность снижается. В простых местообитаниях достаточно малого числа видов.

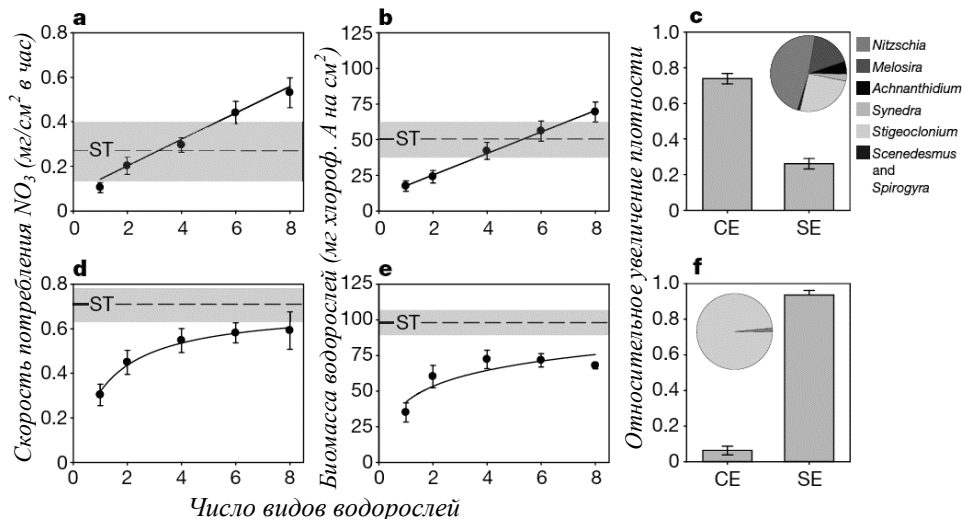


Рис. 3.4.6.2-9. Зависимость поглощения азота и биомассы сообщества от числа видов водорослей в гетерогенных (а – с) и гомогенных (d – f) сообществах. Пунктирная линия - поглощение азота самым эффективным видом *Stigeoclonium*. с, f – относительный эффект комплементарности (CE) и выборочного эффекта (SE) (Cardinale, 2011).

Результаты исследования фактора нарушений в природных сообществах довольно противоречивы. Подтверждения «гипотезы средних нарушений» были найдены в морских (кораллы), пресноводных и наземных (тропические леса, альпийские луга) сообществах (см., например, Collins, Glenn, 1997), но другие исследования ее не подтвердили (см. Graham, Duda, 2011). Анализ литературных данных (197 работ) о зависимости видового разнообразия от режима нарушений, проведенный Mackey, Currie (2001), показал, что в большинстве случаев явной зависимости не обнаружено, а среди тех случаев, когда зависимость была выявлена, она чаще оказывалась негативной или позитивной, а не унимодальной, как то предсказывает «гипотеза средних нарушений». Например, при сравнении лесов разного типа, подверженных периодическим пожарам, показано, что число видов растет по мере увеличения среднего интервала между пожарами примерно до 300 лет, а потом остается примерно на том же уровне. Причем,

по мере увеличения интервала между пожарами в лесных сообществах закономерно сменяются типы деревьев с разными стратегиями выживания по отношению к пожарам. (рис. 3.4.6.2-10, Wirth, 2005).

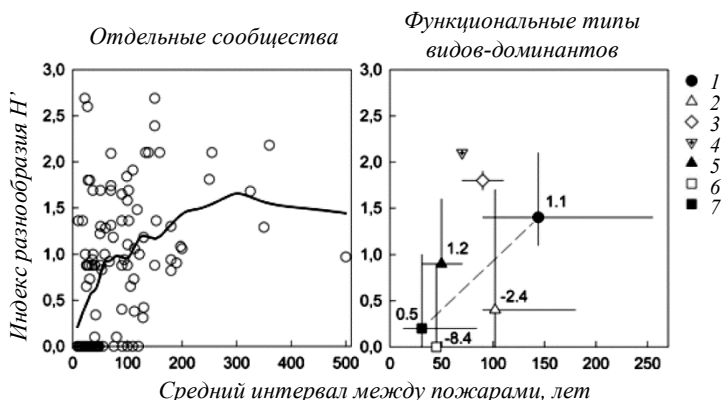


Рис. 3.4.6.2-10. Изменения разнообразия лесов (индекс Шеннона-Винера) в зависимости от частоты пожаров. На правом графике разные значки обозначают разные типы деревьев по отношению к пожарам: 1 – позднесукцессионные виды, не адаптированные к пожарам; 2 – накапливающие семена в шишках, которые раскрываются только после пожара; 3 – полностью уничтожающиеся пожаром, но быстро распространяющиеся с соседних территорий; 4 – сохраняющие подземные части и быстро прорастающие после пожара; 5 – то же самое, что тип 2, но другие виды; 6 и 7 – способные выносить низовой пожар (Wirth, 2005).

В южноафриканских кустарниковых сообществах средиземноморского типа также оказалось, что максимальное число видов наблюдается при наименьшей частоте пожаров (около 40 лет между пожарами), и наименьшим – при средней (15 – 26 лет) и высокой (4-6 лет) частоте пожаров (Schwilk et al., 1997).

Следует ожидать, что нарушения будут по-разному влиять на сообщества, состоящие из организмов с разной длительностью поколений, скоростью роста популяций и способностью к расселению, а также на сообщества с разным соотношением пионерных и климаксных видов.

«Гипотеза средних нарушений», предсказывающая максимальное видовое разнообразие при средней интенсивности нарушений сообществ, и данные экспериментов, подтверждающие ее, на первый взгляд, противоречат положению принципа оптимального разнообразия о снижении оптимального числа видов в нестабильной среде. На самом деле противоречия нет, поскольку наши модели учитывают совершенно другой фактор нестабильности среды. «Гипотеза средних нарушений» предполагает не просто колебания условий среды, а именно нарушения сообществ, то есть их периодическое или мозаичное уничтожение. Наши модели рассматривают колебания параметров среды, которые не ведут к

нарушениям сообщества. Более того, все выводы об оптимальных значениях разнообразия сделаны для популяций и сообществ, находящихся в стационарном режиме. Таким образом, речь идет о разных процессах и противоречия между предположениями «гипотезы средних нарушений» и принципом оптимального разнообразия нет.

Как будет показано ниже (см. раздел 4.2.1.4), изменение масштаба ценотической гетерогенности в ходе сукцессии может быть одним из объяснений так называемого «парадокса снижения разнообразия в климаксе», и тем самым, снимает формальное противоречие между этим парадоксом и нашим предположением о росте видового разнообразия в ходе сукцессии.

3.4.6.4. Влияние антропогенных нарушений сообществ

Сегодня антропогенные изменения сообществ невозможно не учитывать. Так, большинство лесов так или иначе трансформированы человеком – они являются вторичными лесами на месте вырубок или сельскохозяйственных земель или подвергались выборочным рубкам ценных пород деревьев, которые изменяют видовую структуру и влияют на отношения конкуренции между видами.

Многочисленные исследования показали, что история землепользования играет важную роль в формировании структуры сообществ и ходе их сукцессии. В качестве примера можно привести исследования травяных сообществ в Китае. Были обследованы сообщества засушливых степей, подверженные выпасу, сенокосению и недавно заброшенные поля, которые во время исследования никак не использовались. Было показано, что характер корреляции между числом видов трав и их продуктивностью коренным образом зависит от интенсивности использования этих сообществ. Чем меньше биомассы изымается из сообществ, тем сильнее проявляется положительная взаимосвязь между продукцией и числом видов, причем, в отличие от большинства экспериментов, которые манипулируют числом видов (см. раздел 3.4.2.2), эта зависимость не асимптотическая, а скорее, экспоненциальная, как в данных о природных сообществах Danovaro et al. (2008) (см. раздел 3.4.2.3) о глубоководных сообществах. При наиболее интенсивном изъятии биомассы в случае выпаса эта зависимость становится отрицательной (рис. 3.4.6.3-1, Zhou et al., 2006).

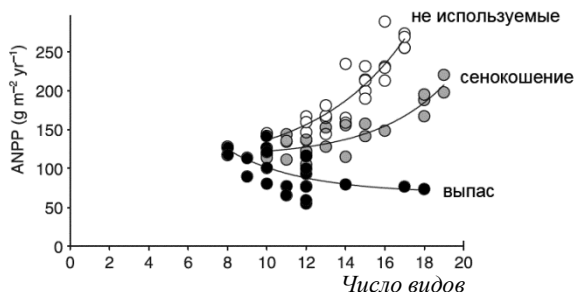


Рис. 3.4.6.3-1. Зависимость между числом видов ежегодной чистой нетто-продукцией (ANPP) при разных типах антропогенного использования травяных сообществ (по Zhou et al., 2006, с изменениями).

Труднее всего объяснить превращение положительной зависимости в отрицательную на участках, которые подвержены выпасу. Авторы объясняют это тем, что на наиболее сильно используемых скотом участках рост доминантов подавлен и там выживают менее конкурентоспособные виды, которых практически нет на ненарушенных участках. То есть выпас ослабляет действие конкуренции, что позволяет увеличиваться видовому разнообразию одновременно с уменьшением продуктивности в этих стрессовых условиях. Но можно предложить и другое объяснение – биомасса травы в наиболее разнообразных сообществах сильнее выедается скотом.

Превращение положительной зависимости в отрицательную в условиях антропогенных нарушений было выявлено и для озерных сообществ. Интересные данные получены при сравнении сообществ планктонных рачков в озерах Северной Америки. 41 озеро было разделено на две группы – природные и испытывающие воздействие человека с окружающего антропогенного ландшафта, которое выражается прежде всего в увеличении потока питательных веществ, поступающих в озеро. Для всего набора озер выявилась горбатая зависимость числа видов рачков от продуктивности, но в наборе природных озер эта зависимость оказалась положительной, а в наборе «антропогенных» озер – негативной (Hoffman, Dodson, 2005, рис. 3.4.6.3-2).

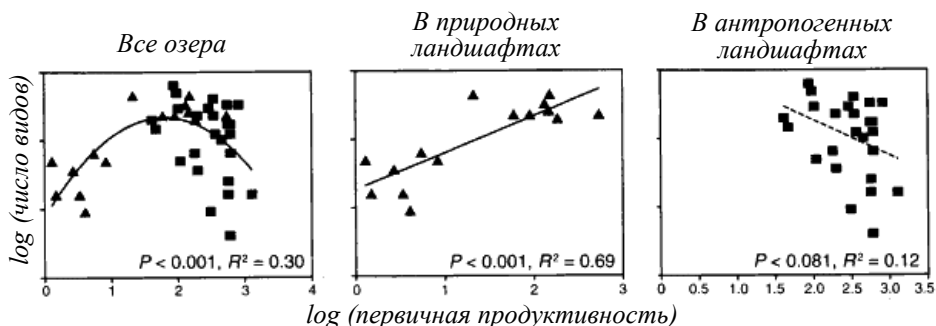


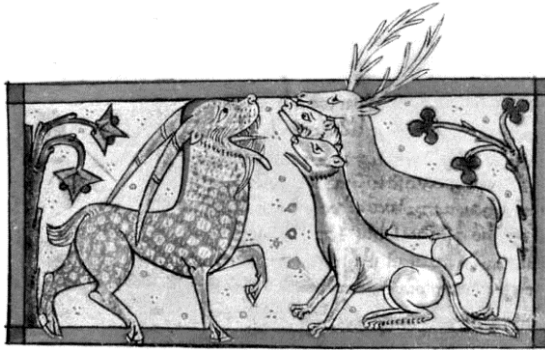
Рис. 3.4.6.3-2. Разные формы зависимости числа видов планктонных рачков от продуктивности в озерах в природных и антропогенных ландшафтах (Hoffman, Dodson, 2005).

На данном этапе исследований мы не можем предложить какое-либо объяснение для превращения положительной зависимости в отрицательную в антропогенных условиях.

3.4.7.

Выводы:

биоразнообразие как фактор экосистемного функционирования и принцип оптимального разнообразия



1. Большинство экспериментов выявило положительную зависимость показателей экосистемного функционирования от числа видов (см. раздел 3.4.2.2). Число видов в экспериментах всегда меньше, чем в природных сообществах, поэтому можно считать, что результаты экспериментов соответствуют восходящей ветви унимодальной зависимости экосистемных функций от числа видов в диапазоне от 1 до оптимального числа видов, и косвенно подтверждают предположения принципа оптимального разнообразия.

Выявленные в экспериментах факты противоположного влияния числа видов на показатели функционирования сообществ и популяций соответствуют нашему предположению о разной роли разнообразия на популяционном и цено-тическом уровнях (раздел 2.3, вывод 4).

2. Выявленные при обследовании природных сообществ положительные и отрицательные зависимости показателей экосистемных функций от числа видов могут быть объяснены двумя способами. Во-первых, они могут формироваться на градиентах «богатства» среды аналогично нисходящей и восходящей ветвям «горбатой» зависимости числа видов от продуктивности местообитания, рассмотренной выше (см. раздел 3.2.2.4). Во-вторых, они могут быть результатом субоптимального состояния биосистем, когда они по разным причинам не могут достичь оптимального разнообразия. В этом случае эти зависимости соответ-

ствуют восходящей и нисходящей ветвям предполагаемой нами унимодальной зависимости эффективности сообществ от числа видов (рис. 2.1-4). Наиболее интересным подтверждением принципа оптимального разнообразия могут служить выявленные в природных сообществах унимодальные зависимости суммарной биомассы сообщества от числа видов.

3. Выявленное в экспериментах уменьшение стабильности сообществ при снижении числа видов ниже естественных значений соответствует предположениям принципа оптимального разнообразия о том, что при отклонении показателей разнообразия от оптимальных (в данном случае – в сторону снижения) эффективность биосистем снижается.

Выявленные в экспериментах факты усиления колебаний показателей популяций при стабилизации показателей сообществ по мере роста числа видов косвенно соответствуют нашему предположению о различной роли популяционно-го и ценотического уровней в обеспечении функционирования биосистем в изменяющейся среде (раздел 2.3, вывод 4).

Выявленная для природных систем положительная корреляция между числом видов и стабильностью показателей сообществ и популяций с позиций принципа оптимального разнообразия может быть объяснена как одновременное увеличение стабильности популяционного и ценотического уровней при приближении показателей разнообразия к оптимальному состоянию. Свидетельства о повышении стабильности в ряду «популяции отдельных видов – функциональные группы - сообщество» соответствуют нашему предположению о разной роли разнообразия на популяционном и ценотическом уровнях в обеспечении функционирования биосистем в изменяющейся среде (раздел 2.3, вывод 4).

Дестабилизацию сообществ при нетипичном повышении количества ресурса в среде (эвтрофикации) можно объяснить как результат перехода сообщества в субоптимальное состояние, когда имеющиеся показатели разнообразия на популяционном и ценотическом уровне перестают соответствовать новым условиям, в которых оказалось сообщество.

4. Свидетельства о существовании оптимальных уровней внутривидового разнообразия, выявленные в экспериментах и исследованиях природных сообществ, соответствуют предположению принципа оптимального разнообразия о существовании оптимальных значений разнообразия на популяционном уровне. Положительные зависимости показателей функций и стабильности популяций от внутривидового разнообразия можно сопоставить с восходящей ветвью унимодальной зависимости характеристик популяций от их внутреннего разнообразия в диапазоне значений меньше оптимальных.

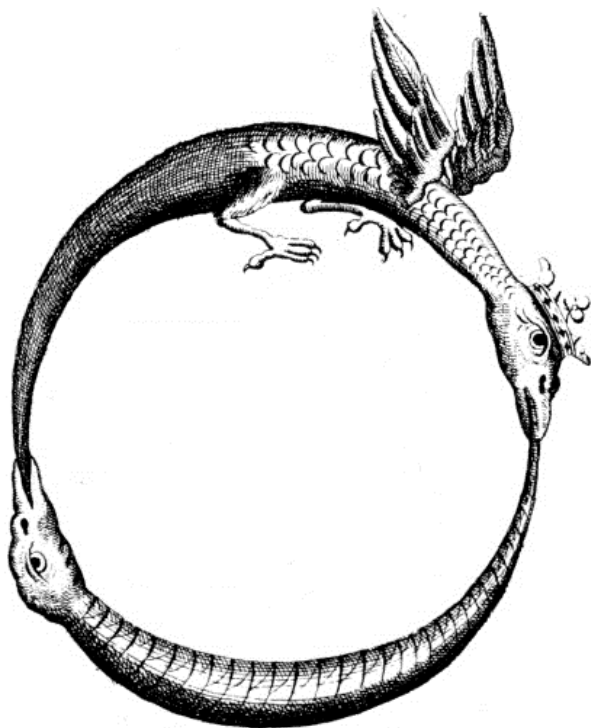
Свидетельства о положительном влиянии внутривидового разнообразия на показатели экологических сообществ и экосистем не противоречат положениям принципа оптимального разнообразия. В соответствии с нашим прин-

ципом, оптимальное внутривидовое разнообразие является необходимым условием оптимизации сообщества в целом, поэтому положительные зависимости характеристик сообществ от внутривидового разнообразия входящих в них видов можно сопоставить с повышением эффективности популяций при увеличении их внутреннего разнообразия от минимальных до оптимальных значений.

5. Выявленные в экспериментах тенденции усиления положительной зависимости продуктивности от числа видов при обогащении среды не противоречат положениям принципа оптимального разнообразия.

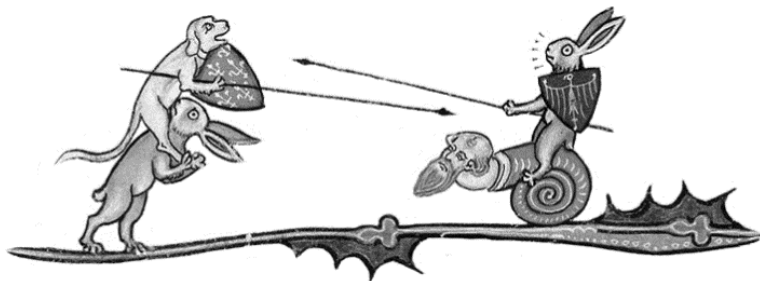
«Гипотеза средних нарушений», предсказывающая максимальное видовое разнообразие при средней интенсивности нарушений сообществ и данные экспериментов и наблюдений, подтверждающие ее, не противоречат нашим предположениям о снижении оптимального числа видов в нестабильной среде, так как речь идет о разных факторах нестабильности: в одном случае – это периодическое или мозаичное уничтожение сообществ, а другом – колебания параметров среды в стационарном режиме.

3.5.
Что от чего зависит?
Экосистемные функции
и биоразнообразие
в контексте факторов среды



3.5.1.

Эксперименты и исследования природных сообществ: два подхода к исследованию биоразнообразия



Существует определенное противоречие между результатами экспериментов в рамках парадигмы «биоразнообразие - экосистемное функционирование» (см. раздел 3.4.1, 3.4.2.2) и исследований природных сообществ. В экспериментах в большинстве случаев выявляется положительная зависимость продуктивности и других экосистемных функций от видового разнообразия (см. раздел 3.4.2.2), а при анализе полевых данных, наряду с положительной, не менее часто выявляется унимодальная («горбатая») зависимость числа видов от продуктивности (см. раздел 3.2.2.2). При этом в силу традиционных различий в понимании причинно-следственной связи и постановке задач исследований, оси «продуктивность» и «число видов» меняются местами (рис. 3.5.1.1-1).

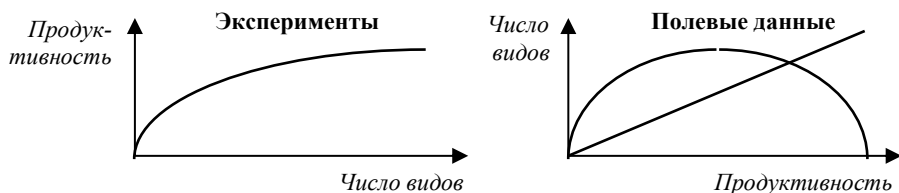


Рис. 3.5.1.1-1. Преобладающие результаты экспериментов и обследований природных сообществ.

Ниже мы рассмотрим основные причины этого несоответствия и возможности объединения результатов разных исследований.

3.5.1.1. Различия экспериментальных и природных сообществ

При сопоставлении результатов экспериментов и полевых данных необходимо учитывать отличия экспериментальных систем от природных сообществ. Ниже приведены лишь некоторые из них.

Размеры экспериментальных сообществ, как правило, невелики – от чашки Петри до делянок площадью 100 м² (Srivastava, Vellend, 2005). Исследования природных сообществ проводятся на площади от нескольких га и больше – вплоть до выявления глобальных закономерностей распределения биоразнообразия. Очевидно, что эксперименты с манипулированием числом видов или условиями среды просто невозможно проводить на обширных площадях. Поэтому одна из основных трудностей при экстраполяции результатов экспериментов на природные сообщества – несопоставимость их масштабов. Эксперименты можно отнести к одному локальному сообществу, а при исследовании сообществ на более крупных масштабах в поле зрения исследователей уже попадают разные локальные сообщества, существующие в разных условиях среды, большую роль играет степень гетерогенности среды и мозаика местообитаний (см. раздел 3.4.6.2), причем в исследованиях разных масштабов выявляются разные корреляции между показателями среды, в первую очередь, между богатством среды (продуктивностью) и числом видов (см. разделы 3.2.2.2, 3.2.2.4).

Подавляющее большинство экспериментов проводится с изолированными сообществами, они «демографически закрыты». Природные же сообщества постоянно обмениваются особями с соседями (концепция мета-сообщества) и могут колонизироваться новыми видами. Поэтому на показатели разнообразия и экосистемного функционирования существенное влияние оказывают процессы миграции особей и видов, которые не учитываются в экспериментах.

Чрезвычайно важное отличие экспериментальных сообществ от природных – их случайный видовой состав. Для того, чтобы выявить зависимость показателей экосистемных функций от числа видов, и минимизировать влияние видового состава, экспериментаторы создают серии экспериментальных сообществ со случайным видовым составом. Видовой состав ненарушенных природных сообществ, напротив, неслучаен и является результатом их длительной эволюции.

Подавляющее большинство экспериментов имеет кратковременный характер и их можно сопоставить с самыми первыми стадиями сукцессии, с моментом первичной колонизации пустых участков первыми видами. С течением времени показатели экспериментальных сообществ начинают меняться.

Число видов, вовлекаемых в эксперименты, как правило, намного ниже, чем в природных сообществах. Во многих экспериментах используется всего несколько видов, то есть они исследуют процессы в диапазоне видового разнообразия, который фактически не встречаются в природе. Взаимосвязи видового разнообразия и показателей экосистемного функционирования в разных диапазонах разнообразия могут быть разными. Оценка разных диапазонов разнообразия для микробных сообществ Bell et al. (2009) показана на рис. 3.5.1.1-2. Эксперименты проводятся только с теми микробами, которые поддаются культиви-

рованию (их число не превышает 100 видов), и в них чаще всего обнаруживается положительная зависимости показателей экосистемных функций от числа видов. В «экспериментах с изъятием» из природных сообществ их видовое богатство также обеднено и они показывают смешанные результаты. Обследования природных сообществ оперируют существенно большим числом видов и нередко выявляют отрицательные зависимости.

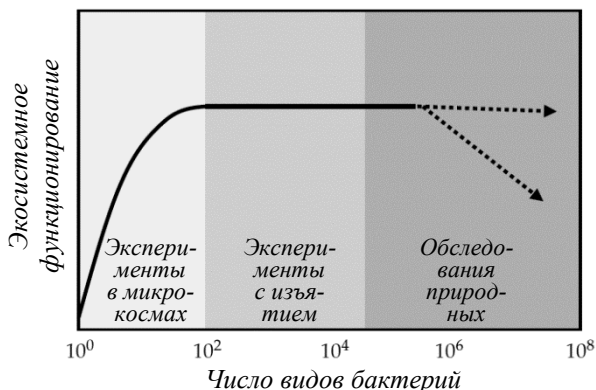


Рис. 3.5.1.1-2. Соотношение диапазонов микробного разнообразия и основных методов исследования микробных сообществ (Bell et al., 2009).

3.5.1.2. Два подхода в исследованиях биоразнообразия: эксперименты с сообществами в выбранных условиях среды и сравнение сообществ, сформировавшихся в разных условиях среды

В основе большинства исследований природных сообществ лежит представление о том, что условия среды и продуктивность «управляют» разнообразием, а в основе экспериментов в рамках парадигмы «экосистемное функционирование – биоразнообразие» (см. раздел 3.4.1) – представление о том, что разнообразие «управляет» продуктивностью (Cardinale et al. 2009 b; Loreau et al., 2001; Schmid, 2002). Наблюдения в природе и эксперименты отвечают на разные вопросы. Манипулятивные эксперименты отвечают на вопрос, как разнообразие влияет на экосистемное функционирование сообщества, в том числе на его продуктивность, в конкретных постоянных условиях среды (см. раздел 3.4.2.2). Наблюдения в природе и эксперименты с «удобрением» сравнивают сообщества, существующие в разных условиях, и выявляют зависимость характеристик сообществ, в том числе разнообразия, от условий среды (см. разделы 3.2.2, 3.2.3). В исследованиях природных сообществ разнообразие традиционно рассматривается как отвечающая переменная, а условия среды и продуктивность – как ведущие факторы, в экспериментах – наоборот, ведущим фактором считается-

ся разнообразие, отвечающими переменными – продуктивность и другие экосистемные функции. Конечно, это соответствие далеко не абсолютное, и есть немало экспериментов, исследующих влияние среды на разнообразие, и наблюдений в природе, исследующих зависимость продуктивности от разнообразия (некоторые из них мы упоминали в разделах 3.2 и 3.4).

Эти две концепции сформировали разные подходы к исследованию биоразнообразия. Графически их соотношение показано на рис. 3.5.1.2. Имеется некоторое распределение биоразнообразия и связанных с ним экосистемных характеристик в зависимости от условий среды, представленное плоскостью между осями факторов среды «А» и «Б» (а можно просто считать это некоторой территорией), на которой расположены экологические сообщества. Первый «классический» подход сравнивает некие подмножества сообществ (пунктирные зоны I, II, III и т.д.), расположенных на этой плоскости. Второй – экспериментальный подход – создает градиенты разнообразия (искусственные сообщества 1, 2, 3, и т.д. с разным числом видов, но, как правило, ниже естественных показателей) в конкретных условиях и исследует, как изменяются характеристики сообщества на этих градиентах.

Практическая разница между этими двумя подходами заключается в том, что первый отвечает на вопрос о том, что может произойти с биоразнообразием при изменении условий среды и функций экосистем, а второй отвечает на вопрос, что может произойти с функциями экосистем при изменении показателей биоразнообразия (прежде всего, рассматриваются возможные результаты сокращения числа видов в сообществах).

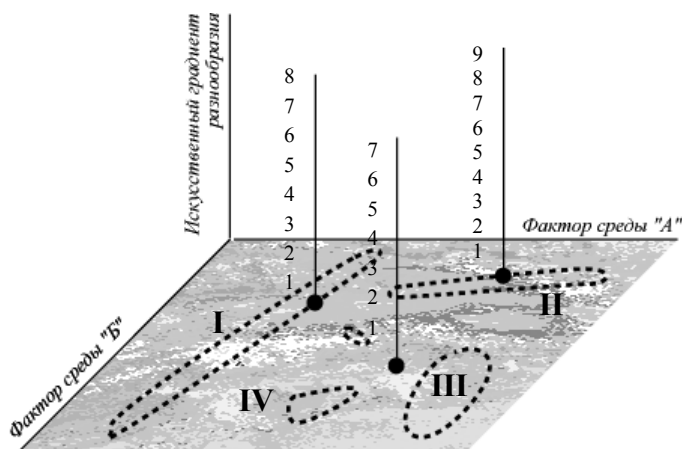


Рис. 3.5.1.2. Два исследовательских подхода: сравнение природных сообществ I, II, III и др., находящихся в разных условиях и сравнение искусственных сообществ с разным числом видов 1, 2, 3, и т.п., находящихся в одних и тех же условиях.

3.5.1.3. Разное понимание «продуктивности»

Идея о том, что продуктивность – основной детерминант разнообразия, имеет глубокие корни в полевой экологии (см. раздел 3.2.2.1). Контраст между этим традиционным взглядом и парадигмой «биоразнообразие – экосистемное функционирование» (см. раздел 3.4.1), которая рассматривает разнообразие как фактор продуктивности, вызвал дебаты о том, что является причиной, а что – следствием в этой паре показателей.

Результаты обследований природных сообществ не позволяют однозначно выявить причинную связь между разнообразием и продуктивностью, так как влияние условий среды на продуктивность может перекрывать воздействие числа видов (см. раздел 3.4.6). Но эксперименты показывают, что при неизменных условиях продуктивность зависит от числа видов (в диапазоне от 1 до числа, характерного для природных сообществ). Другими словами, эксперименты показывают, что продуктивность сообществ будет снижаться при сокращении видового разнообразия. Таким образом, можно считать, что локально проявляется зависимость продуктивности от числа видов, а на крупных масштабах – зависимость числа видов и продуктивности от факторов среды.

Важнейший фактор среды – интенсивность потока доступного для организмов ресурса. Этот фактор сильно влияет как на разнообразие, так и на продуктивность. Поэтому при анализе данных экспериментов и полевых наблюдений необходимо различать продуктивность сообщества (прирост биомассы в единицу времени) как характеристику сообщества; и продуктивность как характеристику «богатства»⁸⁹ среды (интенсивность потока ресурса в среде). Путаница возникает из-за того, что эти понятия смешиваются – при анализе характеристик природных сообществ, как правило, непосредственные показатели плодородия среды (потока ресурса) не измеряются, а в качестве показателя плодородия регистрируются биомасса и продуктивность сообществ (см. раздел 3.2.2.2 – 3.2.2.4).

Как отмечает Logeau (2000), различные варианты связи между разнообразием и продуктивностью сообщества зависят от того, как факторы среды влияют на два этих показателя. Если фактор среды увеличивает и то и другое – будет наблюдаться положительная связь между разнообразием и продуктивностью, если же фактор среды по-разному влияет на разнообразие и на продуктивность, то может возникать отрицательная зависимость (рис. 3.5.1.3-1). Аналогичные рассуждения возможны и в отношении стабильности сообщества.

⁸⁹Некоторые авторы используют для обозначения термин “fertility”, то есть плодородие, однако, это не совсем удачно, так как плодородие это характеристика почвы, которая тоже является производной частью сообщества, то есть, по сути, характеристика сообщества, а не среды.

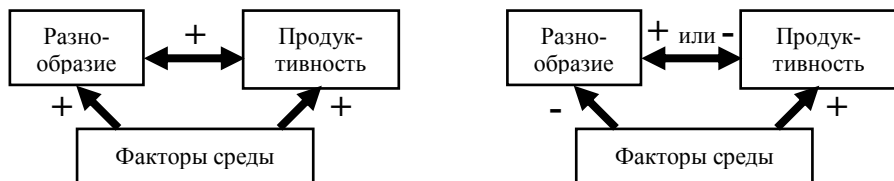
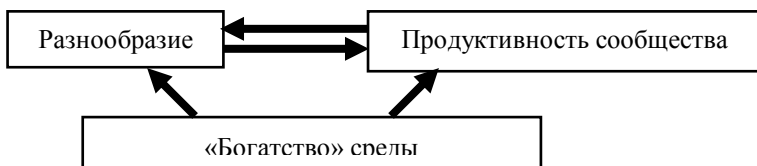


Рис. 3.5.1.3-1. Возможные зависимости факторов и переменных в экспериментах и полевых наблюдениях (Loreau, 2000).

Эксперименты, манипулирующие числом видов, устанавливают, как продуктивность сообщества зависит от числа видов, то есть, как одна характеристика сообщества зависит от его другой характеристики в неизменных в течение эксперимента условиях среды. Эксперименты с удобрением и наблюдения за природными сообществами в разных условиях устанавливают, как видовое разнообразие зависит от «богатства» среды, но при этом в качестве показателя «богатства» среды регистрируют продуктивность и биомассу сообщества, которые в определенной степени зависят от числа видов. Схематично это представлено на рис. 3.5.1.3-2. При этом результаты экспериментов на первый взгляд противоречат полевым данным, где наиболее продуктивные сообщества состоят из небольшого числа видов, и положительная зависимость, выявляемая в экспериментах, не совпадает с «горбатой» кривой, которая часто регистрируется при сравнении природных сообществ.

Полевые наблюдения и эксперименты с «удобрением»



Эксперименты, манипулирующие числом видов

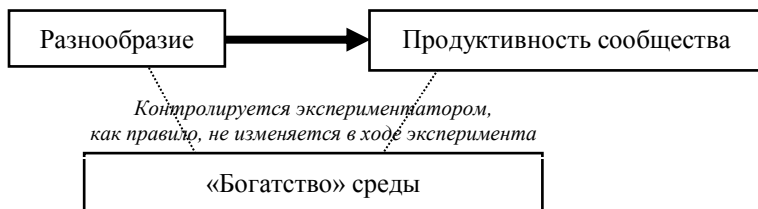


Рис. 3.5.1.3-2. Влияние среды на характер связи между показателями разнообразия и экосистемного функционирования.

3.5.1.4. Объединение положительной, отрицательной и унимодальной зависимостей

Loreau et al., (2001) и Schmid (2002) показали, что на самом деле противоречия между данными экспериментов и исследований природных сообществ нет. Как отмечает Schmid (2002), данные полевых обследований часто представляют собой облако под «горбатой» кривой, а траектории, которые получаются в экспериментах, находятся внутри этого «облака» (рис. 3.5.1.4-1).

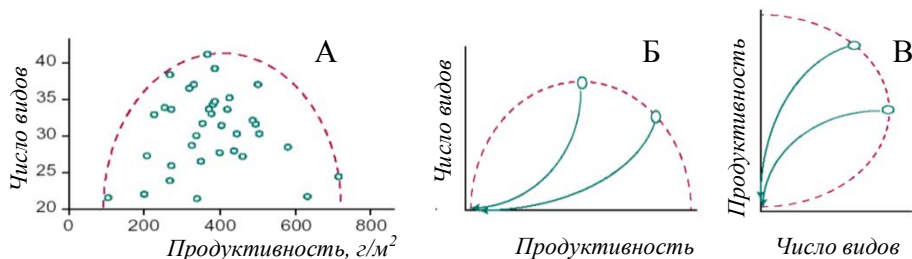


Рис. 3.5.1.4-1. А - Пример данных Pauli по обследованию 36 альпийских лугов в Швейцарии. Б, В – Соотношение данных экспериментов и исследований природных сообществ. Штриховая линия – данные полевых обследований, сплошные линии – траектории, которые получаются в экспериментах, манипулирующих числом видов (Schmid, 2002).

Анализ базы данных о канадских лесах (Квебек) выявил существенную положительную зависимость продуктивности лесов от показателей функционального⁹⁰ и видового разнообразия. Это исследование показало, что, несмотря на то, что климат (средняя температура) является наиболее важным фактором, определяющим продуктивность, разнообразие тоже существенно влияет на нее (Paquette, Messier, 2011). Авторы выявили разные формы зависимости продуктивности от видового разнообразия деревьев для бореальных и умеренных лесов (рис. 3.5.1.4-2). Наиболее сильная положительная зависимость выявлена для бореальных лесов, более слабая положительная зависимость – для умеренных лесов. Авторы считают, что в более суровых условиях сильнее проявляется эффект комплементарности, включая взаимоусиление видов, а в более благоприятных условиях умеренных лесов сильнее действует конкурентное исключение и поэтому влияние разнообразия на продуктивность ослабевает. Для самых продуктивных и рудеральных сообществ была выявлена отрицательная зависимость между продуктивностью и разнообразием. Здесь увеличение продуктивности сопровождается сокращением разнообразия в силу трех возможных

⁹⁰ Наиболее сильно на продуктивность влиял индекс функционального разнообразия, включающий показатели репродуктивной стратегии, скорости роста и принадлежности к той или иной стадии сукцессии.

причин: а) эти местообитания подвержены или были подвержены антропогенным преобразованиям; б) при высокой продуктивности усиливается конкурентное исключение; в) ощущается недостаток пула видов из-за эволюционных ограничений. Также авторы предложили схему соответствия выявленных зависимостей «горбатой кривой» (рис. 3.5.1.4-2). При этом надо учесть, что кривые 1, 2 и 3 – это сравнение разных сообществ между собой, а не аналоги экспериментальных кривых «внутри» одного сообщества.

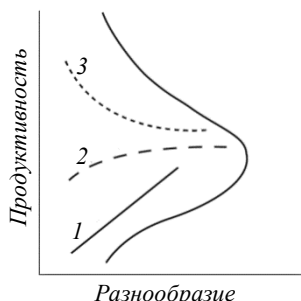


Рис. 3.5.1.4-2. Предполагаемый вид взаимозависимостей продуктивности и разнообразия в лесах разных типов. 1 – бореальные леса; 2 – умеренные леса; 3 – сверхпродуктивные и рудеральные сообщества (Paquette, Messier, 2011).

Schmid (2002) объясняет возникновение горбатой кривой, исходя из концепции регионального пула видов. Он исходит из того, что в пуле может не оказаться видов, которые бы могли обеспечить высокую продуктивность при высоком плодородии почв. Если возможности регионального пула видов в достижении высоких значений продуктивности при разных значениях «богатства» среды ограничены (серая зона на рис. 3.5.1.4-3), то регистрируемая в полевых наблюдениях горбатая кривая помещается над диагональю «богатство среды – продуктивность», которая отражает максимальную продуктивность, которая может быть достигнута на почвах данного уровня плодородия видами, имеющимися в пуле. Однако надо отметить, что горбатая кривая в этом случае получается только при совершенно определенной форме трехмерной поверхности, которую образуют кривые «число видов – богатство среды». Почему эта форма такая, а не иная, автор не объясняет.

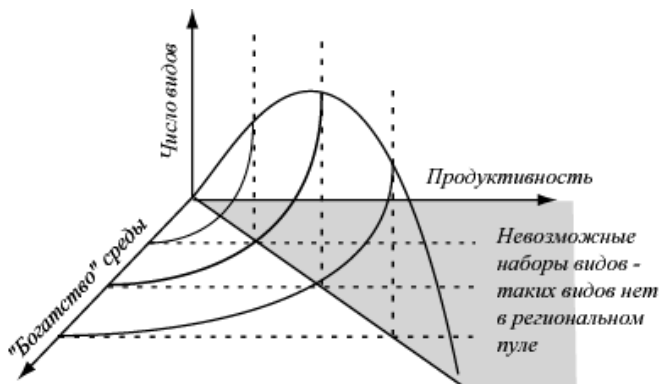


Рис. 3.5.1.4-3. Соотношение числа видов с показателями продуктивности сообщества и «богатства» среды по Schmid (2002).

Эти рассуждения можно продолжить следующим образом. На рис. 3.5.1.4-4 показаны 4 зоны в осях «разнообразие – продуктивность». В соответствии с гипотезами «энергия – виды» (число видов увеличивается при росте доступной для организмов энергии, см. раздел 3.2.2.1), а также в соответствии с принципом оптимального разнообразия, число видов увеличивается при росте количества доступного ресурса, показателем которого считается продуктивность. Можно считать, что при низкой продуктивности невозможно устойчивое существование систем с очень высоким видовым разнообразием. Эти невозможные состояния находятся в темно-сером треугольнике на рис. 3.5.1.4-4. В светло-сером треугольнике «В», который находится в зоне нетипично высокой продуктивности и высоких значений видового разнообразия, тоже нет видов, хотя эти состояния не запрещены соотношением «энергия – виды». Возможные причины снижения числа видов в сверхпродуктивных местообитаниях мы обсуждали в разделе 3.2.2.4. Отсутствие сообществ в треугольнике «В» и приводит к формированию нисходящей ветви «горбатой» кривой, вместо продолжения роста числа видов при увеличении продуктивности. В треугольниках «А» и «Б» находятся природные сообщества. В треугольнике «А», который занимает диапазон типичных для данного региона значений продуктивности, выявляются положительные корреляции между числом видов и продуктивностью. В каждом конкретном местообитании при этом выявляется положительная зависимость продуктивности от числа видов, аналогичная результатам экспериментов (тонкие черные линии). При сравнении ненарушенных сообществ также выявляется положительная корреляция между числом видов и продуктивностью (серая линия в треугольнике, которая объединяет максимальные значения «индивидуальных» зависимостей для отдельных местообитаний). В треугольнике «Б», который находится в диапазоне нетипично высоких значений продуктивности, при сравнении сообществ между собой, выявляются отрицательные корреляции между продуктивностью и числом видов (серая линия в треугольнике), несмотря на то, что внутри отдельных сообществ сохраняется положительная зависимость продуктивности от числа видов. Как сказано выше, отрицательная корреляция при сравнении разных сообществ может быть обусловлена недостатком видов в наиболее продуктивных местообитаниях. Вместе треугольники «А» и «Б» формируют «горбатую» зависимость числа видов от продуктивности (сумма положительной и отрицательной серых зависимостей), причем оси «переворачиваются» в соответствии с традиционным для натуралистов представлением о числе видов как отвечающей переменной.

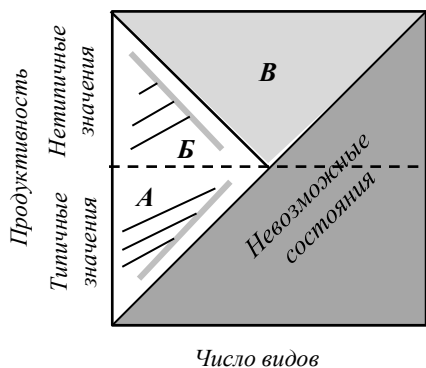


Рис. 3.5.1.4-4. Зоны возможных и невозможных состояний сообществ в осях «число видов – продуктивность». Объяснения в тексте.

Происходящее в треугольниках «А» и «Б» иллюстрирует модель конкурирующих растений Logeau (2000). В каждом локальном местообитании максимальное число видов определяется сочетанием факторов среды и наличием видов в региональном пуле. Как было отмечено выше, вариации воздействия факторов среды на число видов и на продуктивность могут приводить как положительной (жирная линия на графике А на рис. 3.5.1.4-5), так и к отрицательной корреляции между продуктивностью и числом видов (жирная линия на графике В на рис. 3.5.1.4-5). Но для всех сообществ эксперименты, манипулирующие числом видов, дают увеличение продуктивности при росте числа видов внутри характерного для данного диапазона (тонкие линии на двух графиках на рис. 3.5.1.4-4).

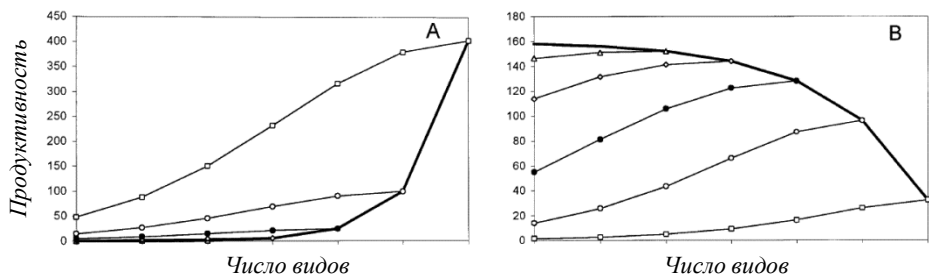


Рис. 3.5.1.4-5. Результаты моделирования популяций конкурирующих растений Logeau (2000). Объяснения в тексте.

Таким образом, формально не соответствующие друг другу данные о корреляциях между числом видов и показателями экосистемного функционирования, полученные при исследовании экспериментальных и природных сообществ можно объединить. При этом зависимости продуктивности от числа видов внутри одного местообитания всегда положительны. Они соответствуют восхо-

дядшей ветви унимодальной зависимости эффективности биосистем от их разнообразия, то есть субоптимальным состояниям, в которых число видов меньше оптимального (рис. 2.1-4). Состояния с числом видов, превышающим оптимальные значения, вероятно, редко реализуются в природе. Такие ситуации могут возникать при резких изменениях внешних условий или перестройках структуры сообществ (один из возможных примеров описан в разделе 4.2.1.4, рис. 4.2.1.4-3). Поэтому белый треугольник реально наблюдаемых в природе и экспериментах состояний в основном заполнен положительными частями унимодальных зависимостей (черные линии на рис. 3.5.1.4-6, серая пунктирная линия соединяет оптимальные состояния сообществ в конкретных условиях среды). «Горбатая» зависимость числа видов от продуктивности, как мы говорили выше, образована сообществами на границе белого и серых треугольников, то есть сообществами, которые находятся на максимальной границе реально достижимых состояний. Данная схема показывает, что принцип оптимального разнообразия не противоречит имеющимся данным о корреляциях показателей экосистемного функционирования и числа видов в сообществах.

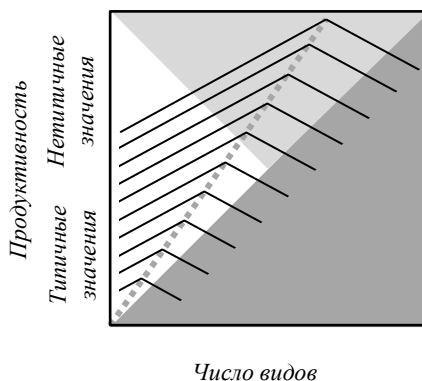


Рис. 3.5.1.4-6. Унимодальные оптимизационные зависимости продуктивности от числа видов в пространстве реализующихся и нереализующихся в природе условий (объяснения в тексте).

3.5.2.

Двунаправленные связи между разнообразием и функционированием в контексте внешних факторов



Какова направленность связей между биоразнообразием и функционированием экосистем? Что является причиной, а что – следствием? Эти вопросы касаются как мощности экосистемных функций, так и стабильности сообществ. Например, Tilman (1999) ставил вопрос так: зависит ли разнообразие сообществ растений от продуктивности сообществ, или продуктивность зависит от разнообразия, или эта связь двунаправленная (см. раздел 3.4.1.1)? Одум (1986) задавал вопрос о сообществах коралловых рифов и дождевых тропических лесов: сложность и разнообразие этих сообществ обеспечивают их высокую стабильность, или эти сообщества смогли достигнуть высокой сложности и разнообразия, благодаря своей стабильности (см. раздел 3.4.3.3)?

На современном этапе исследований уже очевидно, что взаимосвязи биоразнообразия и характеристик экосистемного функционирования имеют двусторонний характер, и изменение биоразнообразия может быть как причиной, так и следствием изменений экосистемных функций, включая продуктивность сообществ (Huston, 1997; Loreau et al, 2001; Worm, Duffy., 2003). Две концепции, одна из которых считает биоразнообразие переменной, отвечающей на условия среды и продуктивность сообществ, а другая - фактором, определяющим продуктивность и другие экосистемные функции сообществ, мы рассмотрели в разделах 3.2 и 3.4.

Однако дело не только в двунаправленности этих связей, но и в воздействии среды одновременно на все характеристики сообществ – видовое или функцио-

нальное разнообразие, экосистемные функции и их стабильность. Сегодня в числе важнейших факторов среды необходимо рассматривать также воздействие человека, которое может изменять как характеристики внешней среды (например, разные виды загрязнения), так и характеристики самого сообщества (например, уничтожение видов или изъятие биомассы). Кроме того, как уже отмечалось выше, важны взаимодействия локального сообщества с окружающими сообществами и региональным пулом видов.

Worm, Duffy (2003) рассматривают локальное сообщество как систему с двунаправленными связями между показателями ее разнообразия, стабильности и продуктивности в контексте ее взаимодействия с региональным пулом видов, потоком ресурсов в среде и режимом нарушений сообщества (рис. 3.5.2-1). Интенсивность потока ресурса в среде непосредственно регулирует продуктивность, а через нее – локальное разнообразие. Увеличение размеров регионального пула видов может повысить потенциальные возможности повышения продуктивности локального сообщества. Стабильность сообщества зависит от режима нарушений и разнообразия (см. разделы 3.4.3 и 3.4.5).

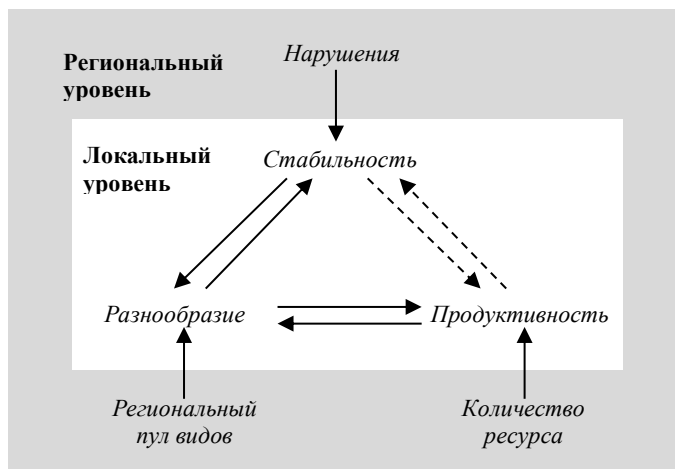


Рис. 3.5.2-1. Двунаправленные связи между разнообразием, стабильностью и продуктивностью в контексте условий окружающей среды (по Worm, Duffy, 2003).

Группа других авторов (Gross, Cardinale, 2007; Cardinale et al. 2009 b) предложила модель, объединяющую концепцию мета-сообщества, различия между региональным пулом видов, и факторами, влияющими на число видов в локальном сообществе и его продуктивность (рис. 3.5.2-2). В исторически сложившихся двух подходах к определению причинно-следственных отношений в паре «продуктивность» и «разнообразие» авторы уточнили понимание «продуктивности». Подход, исследующий зависимость разнообразия от продуктивности

(график и стрелки «А» на рис. 3.5.2-2) на самом деле исследует зависимость числа видов в локальном сообществе от количества ресурса в среде. Подход, исследующий зависимость продуктивности от разнообразия («В» на рис. 3.5.2-2), на самом деле исследует зависимость существующей биомассы от количества видов в региональном пуле. Три причинных связи определяют биомассу сообщества: а) количество ресурса непосредственно ограничивает биомассу продуцентов в локальном сообществе; б) локальное число видов также прямо влияет на биомассу; в) количество ресурса косвенно влияет на биомассу через долю видов из регионального пула, которые могут сосуществовать в данном месте. Если ресурсов очень мало или очень много, число видов снижается и остаются только лучшие конкуренты. В этом случае большое число видов в пуле просто увеличивает шанс, что в сообществе окажутся наиболее продуктивные виды (выборочный эффект). Если количество ресурсов в среде имеет средние значения, может сосуществовать максимальное число видов, а большое число видов в региональном пуле увеличивает возможность составления наиболее комплементарного видового состава в данном месте (комплементарный эффект). То есть, данная модель полагает, что верхний предел числа видов, которые могут быть рекрутированы из регионального пула в сообщество, определяется количеством ресурса, а степень эффективности видового состава, который окажется в данном местообитании, определяется числом видов в региональном пуле.

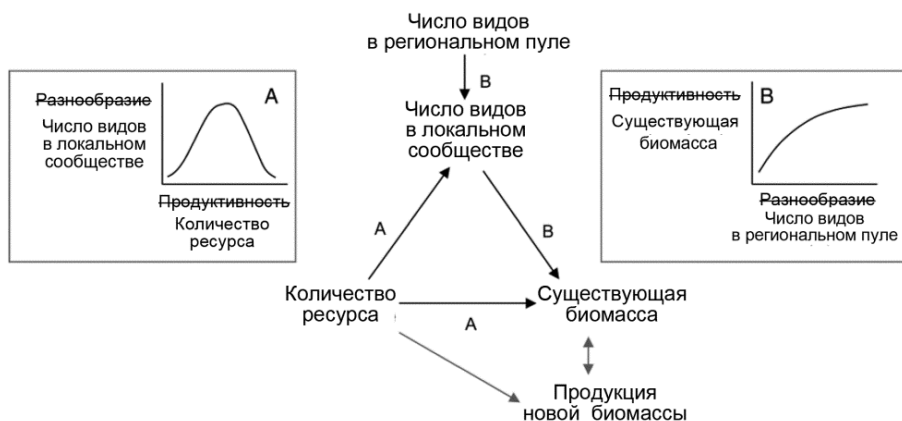


Рис. 3.5.2-2. Модель, объединяющая два подхода «разнообразие зависит от продуктивности» (А) и «продуктивность зависит от разнообразия» (В), в которых уточнены переменные. Пояснения в тексте. (Cardinale et al., 2009 b).

Для проверки этой модели был поставлен эксперимент в 20 ручьях в Сьерра-Неваде (Калифорния). В ручьях размещали субстраты, не обогащенные и обогащенные фосфором и азотом, на которых могли селиться диатомовые и зеле-

ные микроводоросли и цианобактерии (всего 294 вида). Увеличение питательных веществ в субстратах существенно изменяло видовой состав, хотя он в разных ручьях и так был разным. В разных ручьях прослеживались одинаковые тенденции реакции на обогащение азотом и фосфором: увеличение биомассы и горбатая зависимость доли видов из регионального пула колонистов, поселившихся на субстрате через 42 дня (10-15 поколений). Результаты эксперимента, показанные на рис. 3.5.2-3, в целом подтвердили предсказания модели.

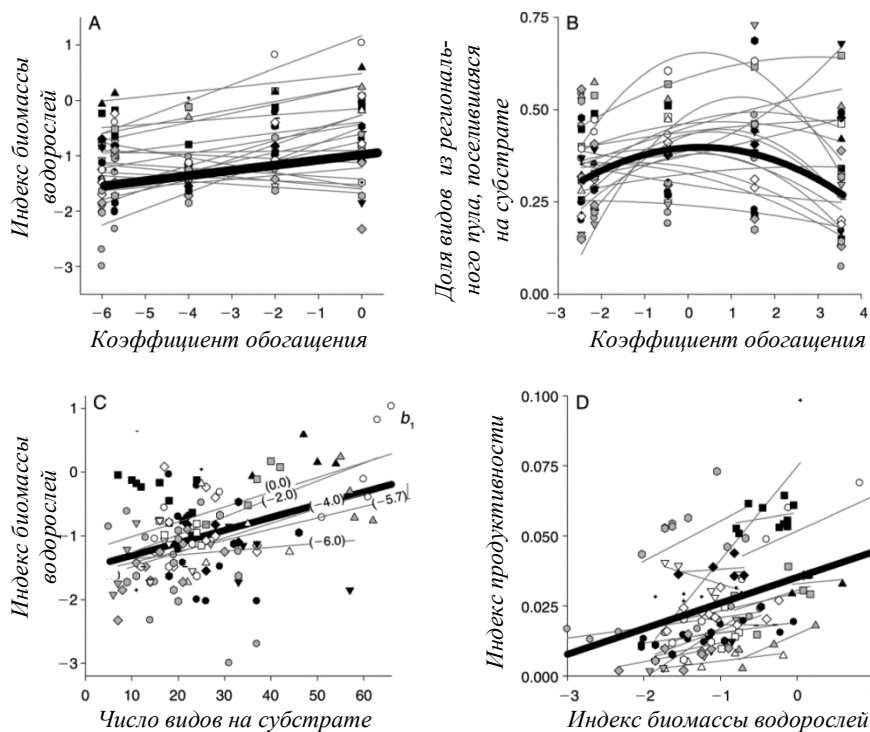


Рис. 3.5.2-3. Результаты эксперимента с микроводорослями в ручьях (объяснения в тексте) (Cardinale et al., 2009 b).

Сходные модели, рассматривающие комплекс процессов в локальных сообществах и их взаимодействие с региональным пулом видов предложили также Stevens (2006) и Fridley (2001).

Можно считать, что принцип оптимального разнообразия также предполагает двустороннюю связь показателей разнообразия и экосистемного функционирования. В наших моделях эффективность функционирования биосистем неразрывно связана с их разнообразием. Максимальная эффективность функционирования биосистем возможна при их оптимальном разнообразии. Показатели

максимальной эффективности и оптимального разнообразия определяются условиями среды, также как и значения эффективности и разнообразия субоптимальных систем.

3.6.

**Выводы о соответствии
принципа оптимального разнообразия
имеющимся теоретическим представлениям
и эмпирическим данным**



Как сказано в разделе 3.1.1, мы можем принять предлагаемый принцип оптимального разнообразия в качестве рабочей гипотезы, если он не противоречит основным эмпирическим фактам о биоразнообразии. Основные результаты сопоставления положений принципа оптимального разнообразия имеющимся теоретическим представлениям и эмпирическим данным, которые обсуждались в разделе 3, суммированы в табл. 3.6.

Табл. 3.6. Соответствие основных положений принципа оптимального разнообразия теоретическим представлениям и эмпирическим данным о биоразнообразии.

<i>Положение принципа оптимального разнообразия</i>	<i>Его соответствие или несоответствие имеющимся теоретическим представлениям и эмпирическим данным</i>
Влияние факторов среды на биоразнообразие	
Увеличение количества ресурса в среде ведет к росту числа видов	Соответствует генеральной идее группы теоретических представлений о росте числа видов при увеличении количества доступной для организмов энергии в среде (группа гипотез «виды – энергия», см. 3.2.2.1). Соответствует данным исследований природных сообществ о положительных корреляциях между числом видов и количеством доступной энергии или продуктивностью сообществ (см. 3.2.2.2, 3.2.2.3). Формальное противоречие с эмпирическими данными о «горбатой» форме корреляции между числом видов и продуктивностью сообществ может быть преодолено несколькими путями. Два из них - ковариация количества ресурса в среде с уровнем ее нестабильности и «гипотеза пула видов» (см. 3.2.2.4) соответствуют предположениям, сделанным на основании принципа оптимального разнообразия.
Увеличение степени нестабильности среды ведет к росту внутривидового разнообразия (ширины экологической ниши) и снижению числа видов.	Соответствует теоретическим представлениям расширении ниши и сокращении числа видов в нестабильной среде, хотя они основаны на других моделях (см. 3.2.3). Подтверждается рядом эмпирических наблюдений в природе (см. 3.2.3.1 – 3.2.3.3), которые выявили одновременное снижение числа видов и расширение их экологических ниш на географических градиентах.

Взаимосвязь показателей биосистем	
Снижение числа видов может сопровождаться увеличением внутрипопуляционного разнообразия (ширины экологической ниши)	Соответствует эмпирическим фактам о расширении экологических ниш и формирование внутривидовых форм при обеднении видового богатства в полуизолированных и экстремальных местообитаниях (3.3.1.1, 3.3.1.2). Эмпирические данные о положительных корреляциях между показателями видового и генетического разнообразия не опровергают принцип оптимального разнообразия, так как часто объясняются ковариацией показателей видового и генетического разнообразия с площадью сообществ, численностью популяций или степенью нарушенности сообществ (3.3.2). Кроме того, нельзя прямо сопоставлять генетическое и фенотипическое разнообразие, в отношении которого сделаны наши предположения. Косвенно соответствует выявленному в экспериментах противоположному влиянию числа видов на показатели экосистемного функционирования на уровне сообществ и популяций (см. 3.4.2.2)
Повышение эволюционного уровня организмов может вести к увеличению числа видов и сокращению межфенотипического компонента их экологических ниш и наоборот, снижение эволюционного уровня ведет к уменьшению числа видов и повышению их внутренней фенотипической гетерогенности	Соответствует эмпирическим данным об увеличении удельного веса относительно примитивных и архаичных таксонов в экстремальных местообитаниях, в том числе в Арктике, сопровождающемся снижением видового богатства и увеличением внутривидового разнообразия (с оговорками, представленными в разделе 3.3.3)
Влияние разнообразия на экосистемное функционирование	
Максимальные показатели экосистемного функционирования наблюдаются при оптимальном видовом разнообразии (не минимальном и не максимальном)	Выявленные в экспериментах положительные зависимости показателей экосистемного функционирования от числа видов (3.4.2.2) соответствуют восходящей ветви унимодальной зависимости экосистемных функций от числа видов, расположенной в диапазоне от 1 до оптимального числа видов. Критерий максимизации биомассы, использованный в моделях сопоставим с данными экспериментов, так как на качественном уровне характер влияния разнообразия на показатели биомассы и продуктивности одинаков. Соответствует выявленным в природе унимодальным зависимостям суммарной биомассы от числа

	видов (3.4.2.3). Позитивные зависимости между показателями экосистемных функций и числом видов, выявленные в природе (3.4.2.3), можно объяснить либо нехваткой видов в сообществах с малым числом видов, либо существованием градиентов «богатства» среды, на которых располагаются сообщества, причем в более богатых местообитаниях находятся сообщества с большим числом видов с более мощными функциями. И в том, и в другом случае одновременно увеличивается число видов и показатели экосистемных функций, что и наблюдается в данных исследованиях. Негативные зависимости между показателями экосистемных функций и числом видов, выявленные в природе (3.4.2.3), можно объяснить либо недостатком видов, адаптированных к сверхбогатым местообитаниям, либо чрезмерным сверхоптимальным числом видов. И в том, и в другом случае показатели экосистемного функционирования снижаются. Косвенно соответствует эмпирическим данным о том, что в сообществах с большим видовым богатством увеличивается стабильность показателей как ценотического, так и популяционного уровней, что можно объяснить приближением показателей разнообразия к оптимальному состоянию (3.4.3). Косвенно соответствует случаям инвазий, которые объясняются «гипотезой не востребованности ресурсов», то есть соответствуют субоптимальным состояниям сообщества, в которых по тем или иным причинам не хватает видов до оптимального состояния. Косвенно соответствует дестабилизации сообществ при эвтрофикации, что можно объяснить как результат перехода сообщества в субоптимальное состояние при изменении среды
Максимальные показатели экосистемного функционирования наблюдаются при оптимальном внутривидовом разнообразии (не минимальном и не максимальном)	Соответствует теоретическим представлениям об оптимальном генном разнообразии и данным о существовании оптимальных уровней внутривидового разнообразия, выявленные в экспериментах и исследованиях природных сообществ (3.4.3.1; 3.4.5.2). Положительные зависимости показателей функций и стабильности популяций от внутривидового разнообразия можно сопоставить с восходящей ветвью унимодальной зависимости

	характеристик популяций от их внутреннего разнообразия в диапазоне значений меньше оптимальных.
Популяции наиболее устойчивы при оптимальном внутривидовом разнообразии, при его сокращении или увеличении они утрачивают устойчивость	Соответствует эмпирическим фактам снижения жизнеспособности популяций при сокращении внутривидового разнообразия (3.4.5.2)

Таким образом, имеющиеся в мировой литературе эмпирические данные о зависимости биоразнообразия от факторов среды и зависимости показателей функционирования биосистем от их разнообразия, не противоречат положениям принципа оптимального разнообразия, а в ряде случаев подтверждают их. Принцип оптимального разнообразия также не противоречит основным теоретическим представлениям о закономерностях формирования биоразнообразия. Это позволяет принять защищаемый принцип в качестве рабочей гипотезы, которая может расширить спектр возможных механизмов формирования биоразнообразия.



4. ПРОЦЕССЫ И МЕХАНИЗМЫ ОПТИМИЗАЦИИ РАЗНООБРАЗИЯ НАДОРГАНИЗМЕННЫХ БИОСИСТЕМ

...Эту линию продукции характеризует строгий и элегантный дизайн в сочетании с оптимальным разнообразием конфигураций при демократичной стоимости...»

Из рекламы электронной техники

4.1.
Общая схема
формирования биоразнообразия
в ходе экологических, микроэволюционных
и эволюционных процессов



Оптимальное разнообразие и лицензионно-нишевая концепция

Процессы оптимизации внутрипопуляционного и видового разнообразия, на наш взгляд, удобно интерпретировать в терминах лицензионно-нишевой концепции Левченко и Старобогатова (Левченко, Старобогатов, 1990; Старобогатов, Левченко, 1993), понимающей под лицензиями совокупность условий, которые экосистема предоставляет популяциям (вместо логически противоречивого понятия «пустой ниши»). Мы предлагаем несколько расширить этот взгляд и считать, что «геометрия» ячеек пространства лицензий определяется показателями оптимального внутрипопуляционного разнообразия (ширина ячеек) и оптимального видового разнообразия (число ячеек) в конкретных условиях среды. В данном случае нас интересуют не функциональные характеристики индивидуальных лицензий (положение в пространстве экологических признаков), а только их ширина и общее число. Как следует из результатов моделирования (см. раздел 2.3), оптимальные значения внутрипопуляционного и видового разнообразия, то есть оптимальные параметры пространства лицензий, определяются условиями среды (количество ресурса и степень нестабильности) и характеристиками видов, которым оно предоставляется. Конечно, тут есть некоторое логическое противоречие в том, что пространство лицензий зависит от свойств видов. Но тут речь идет о *потенциальных* свойствах видов и заранее не известно, в какой форме эти потенции могут быть реализованы в конкретном местообитании. Например, очевидно, что пространства лицензий в наземных сообществах, скажем, девонского периода и современных сообществах совершенно различны, прежде всего, из-за разного эволюционного уровня организмов, которые в принципе могли их заполнить. На наш взгляд, можно говорить о том, что оптимальные параметры пространства лицензий определяются эволюционным уровнем биоты и условиями среды в конкретных местообитаниях.

В соответствии с лицензионно-нишевой концепцией, реализованные ниши представляют собой пересечения фундаментальных ниш видов с лицензиями. В рамках нашей модели стационарное фенотипическое распределение, формируемое популяцией в конкретных условиях среды, можно считать ее одномерной реализованной нишей. Все множество таких распределений, которое данная популяция может сформировать в области своего существования (при всех условиях среды, где она устойчиво существует) – фундаментальной нишей вида. Достижение популяциями и сообществом оптимальных значений разнообразия представляет собой случай полного совпадения реализованных ниш и лицензий (полного заполнения ячеек лицензионного пространства).

В рамках лицензионно-симбиотического подхода основным направлением развития сообщества считается заполнение имеющихся лицензий реализованными нишами видов. Это совпадает с основным вектором развития биосистем в соответствии с принципом оптимального разнообразия – в сторону максимального соответствия реализованных показателей внутрипопуляционного и видо-

вого разнообразия оптимальным значениям, то есть оптимальной «геометрии» ячеек лицензионного пространства.

Влияние условий среды на оптимальные значения биоразнообразия

Как мы упоминали выше (см. раздел 2.3, вывод 9, рис. 2.3-9), в соответствии с принципом оптимального разнообразия, ненарушенные природные сообщества, существующие в «богатых» и стабильных средах, должны состоять из большого числа видов с узкими нишами, в «бедных» и нестабильных средах – из малого числа видов с широкими нишами, в «богатых» нестабильных средах может обитать среднее число видов с широкими нишами, в «бедных» стабильных нишах – среднее число видов с узкими нишами. Предполагаемое расположение возможных примеров природных сообществ в осях «богатства» и стабильности среды показано на рис. 4.1-1.

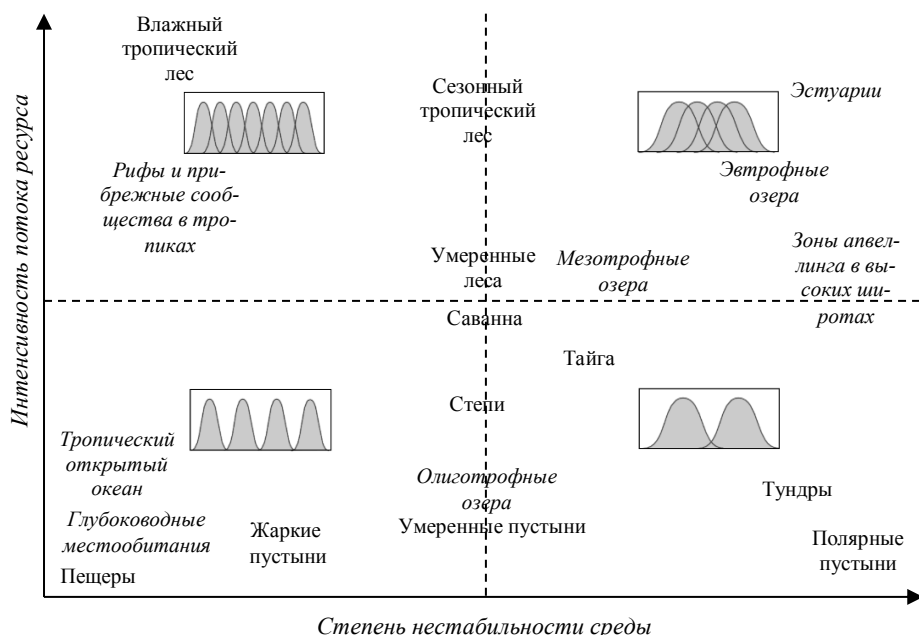


Рис. 4.1-1. Предполагаемые уровни внутривидового разнообразия и число видов в сообществах, адаптированных к различным средам. Соотношение интенсивности потока ресурса показано на основании данных Реймерса (1990), соотношение степени стабильности среды – оценка авторов. Курсив – водные сообщества, прямой шрифт – наземные.

Несоответствие реализованной структуры сообщества оптимальным параметрам разнообразия как причина оптимизационных процессов

Оптимизация показателей разнообразия будет происходить в тех случаях, когда имеющиеся в данный момент значения числа видов и ширины видовых ниш не соответствуют оптимальным параметрам лицензионно-нишевого пространства. Возможны следующие основные группы причин возникновения такого несоответствия (чаще всего, видимо, следует ожидать комбинации этих причин).

1- Действие внешних факторов изменения абиотических условий (климатические, геологические процессы, антропогенные воздействия, в том числе эвтрофикация и др.) или биотической среды (например, при вселении чужеродных видов, антропогенном вымирании видов или сокращении их численности), что ведет к нарушению достигнутого ранее соответствия уровней реализованного и оптимального разнообразия.

2 – Изменения среды в ходе сукцессии сообщества, которые вызывают изменения оптимальных параметров лицензионно-нишевого пространства (см. далее раздел 4.2.1).

3 - Несоответствие между потенциальными возможностями регионального пула видов и оптимальными параметрами лицензионно-нишевого пространства, включая случаи нехватки видов при заселении изолированных местообитаний (островов, озер и т.п.).

4 – Изменение характеристик видов в ходе их эволюции, что также изменяет оптимальные значения внутривидового и видового разнообразия в сообществах (вывод 7, раздел 2.3).

В первых двух случаях оптимальные значения могут быть достигнуты в ходе экологических процессов – вселения видов из регионального пула и «настройки» их ниш за счет онтогенетических механизмов или изменения поведения. В третьем случае оптимизация может идти за счет микроэволюционных процессов, то есть изменений параметров внутривидового и внутривидового разнообразия на генетическом уровне. Четвертая группа причин относится к оптимизации биоразнообразия в ходе эволюционных процессов.

В рамках нашей модели эти случаи неотличимы. Главное, что число и ширина реализованных ниш не соответствуют оптимальным значениям. Учитывая описанный в разделе 2.3 характер зависимости значений оптимального разнообразия от параметров среды (рис. 2.3-9), можно выделить основные варианты этого несоответствия и направления оптимизации разнообразия при изменении условий среды (рис. 4.1-2, Табл. 4.1-2):

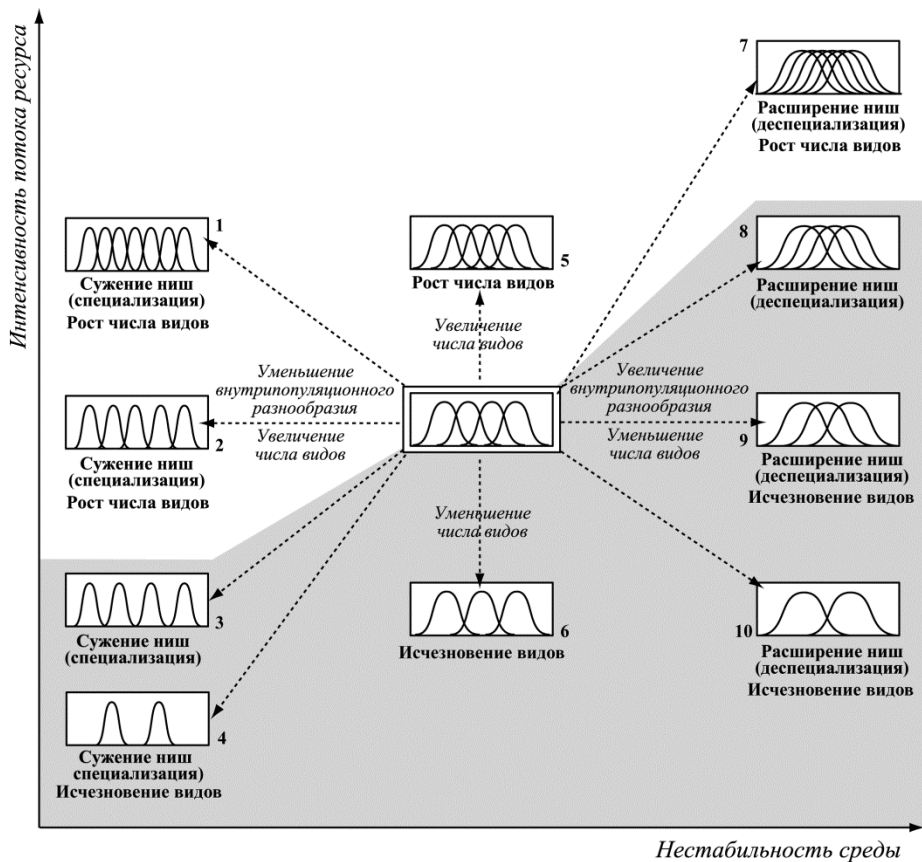


Рис. 4.1-2. Основные направления оптимизации разнообразия при изменениях среды. Реализованное в данный момент времени состояние сообщества обведено двойной рамкой, в одинарных рамках оптимальные состояния после соответствующих изменений среды, пунктирные стрелки – направления оптимизации. Серая зона оказывает состояния, при которых оптимальное число видов не увеличивается.

Таблица 4.1-2. Несоответствия между реализованными и оптимальными значениями разнообразия и направления его оптимизации при изменениях среды.

Изменения среды		Несоответствие реализованных параметров оптимальным	Направления оптимизации разнообразия	
Стабильность	Поток ресурса		Внутрипопуляционное разнообразие	Число видов
Стабилизация	Постоянный или увеличивается	Ниши шире оптимальных Число видов меньше оптимального	Уменьшение (сужение ниш, специализация)	Рост числа видов (вселение видов, видообразование)
	Уменьшается	Ниши шире оптимальных Число видов оптимально	- \\\ -	Не меняется
	Сильно уменьшается	Ниши шире оптимальных Число видов больше оптимального	- \\\ -	Сокращение (локальное вымирание)
Не меняется	Увеличивается	Ширина ниш оптимальна Число видов меньше оптимального	Не меняется	Рост числа видов (вселение видов, видообразование)
	Уменьшается	Ширина ниш оптимальна Число видов больше оптимального	Не меняется	Сокращение (локальное вымирание)
Дестабилизация	Постоянный или уменьшается	Ниши уже оптимальных Число видов больше оптимального	Увеличение (расширение ниш, деспециализация)	Сокращение (локальное вымирание)
	Увеличивается	Ниши уже оптимальных Число видов оптимально	- \\\ -	Не меняется
	Сильно увеличивается	Ниши уже оптимальных Число видов меньше оптимального	- \\\ -	Рост числа видов (вселение видов, видообразование)

Экологический, микроэволюционный и эволюционный аспекты оптимизации

В соответствии с нашей гипотезой, оптимальные уровни внутрипопуляционного и видового разнообразия устанавливаются в ходе взаимодействия популяционного и ценотического иерархических уровней и зависят от эволюционного уровня биоты и характеристик среды – степени ее стабильности и количества доступного для организмов ресурса (рис. 4.1-3).

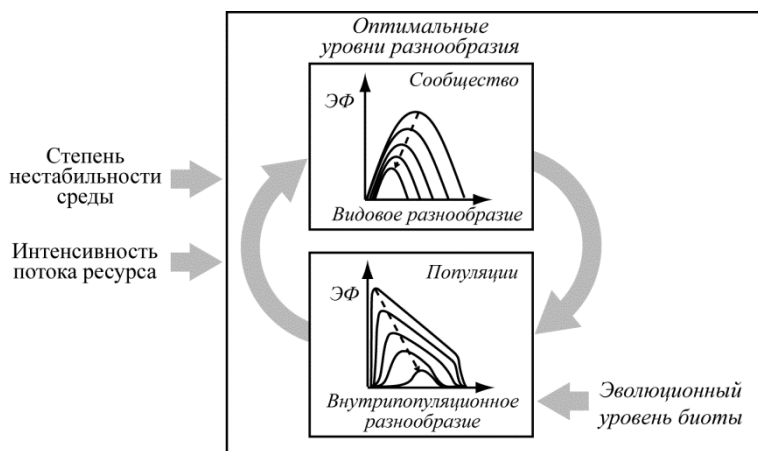


Рис. 4.1-3. Схема формирования оптимальных значений разнообразия на популяционном и ценотическом уровне (пунктирные стрелки показывают изменение оптимизационных функций при дестабилизации среды).

Как мы писали выше, оптимальные значения разнообразия можно рассматривать как оптимальные параметры лицензионно-нишевого пространства – оптимальное число и ширину ниш. Однако это лишь основа для формирования разнообразия в реальных биосистемах. Оптимальные значения разнообразия могут быть достигнуты биосистемами или нет в ходе экологических, микроэволюционных и эволюционных процессов развития биосистем (Букварева, Алещенко, 2010 а, б). При этом под «экологическим, микроэволюционным и эволюционным» надо понимать именно характер процессов, а не время их длительности. Различия времени протекания этих процессов условны и они могут происходить одновременно (Antonovics, 1976). Так, имеются примеры быстрой эволюции и видообразования которые у быстроразмножающихся организмов могут занимать лишь несколько лет (или даже еще меньше – у микроорганизмов), и есть немало долговременных экологических процессов, таких как развитие экосистем, которые могут занимать сотни лет (лесная сукцессия) или даже сотни тысяч лет (процессы почвообразования или торфообразования).

Под *экологическими* мы понимаем процессы, в ходе которых в имеющихся условиях среды происходит оптимизация структуры сообщества путем его «самосборки» из доступного пула видов, параметры видов и популяций при этом могут меняться за счет сдвигов в поведении или модификаций организмов в ходе онтогенеза, то есть не затрагивают генофонд популяций. Как сказано выше (см. раздел 2.2) на данном этапе исследований мы рассматриваем стационарные сообщества и не рассматриваем в динамике процесс их развития. Несмотря на это, предположения, сделанные на основе принципа оптимального разнообразия, полезно проанализировать в аспекте экологических сукцессий, сопоставив со-

общества, адаптированные к разным условиям среды с климаксными и сериальными стадиями.

В качестве *микроэволюционных* мы рассматриваем процессы оптимизации внутрипопуляционного и видового разнообразия за счет «настройки» ширины стационарного фенотипического распределения (ширины реализованной ниши популяции) за счет изменения генофонда популяции (изменение генетического разнообразия в популяции, изменения средней ширины нормы реакции, характерной для популяции). Такой подход соответствует с лицензионно-нишевой концепции, которая считает микроэволюцией процессы, приводящие реализованные ниши в соответствие с лицензиями, то есть приспособление популяций к имеющимся условиям без эволюции видов и экосистем (Старобогатов, 1988; Старобогатов, Левченко, 1993).

В ходе *эволюционных* процессов происходит изменение параметров оптимальности биосистем в связи с изменением характеристик видов (например, величины затрат энергии или спектра потребляемых ресурсов, показателей смертности и рождаемости) и с эволюцией сообществ.

Общая схема формирования разнообразия в соответствии с нашей гипотезой показана на рис. 4.1-4. Процесс формирования разнообразия состоит из следующих основных фаз (цифры соответствуют обозначениям на рис. 4.1-4):

- 1 - определение оптимальных параметров лицензионно нишевого пространства в зависимости от эволюционного уровня биоты и условий среды;
- 2 - заполнение ячеек лицензионного пространства видами из регионального пула в ходе «нишевых» и «нейтральных» межвидовых взаимодействий;
- 3 - «настройка» внутрипопуляционного и внутривидового разнообразия за счет изменений поведения и модификаций организмов в ходе онтогенеза;
- 4 - корректировка оптимальных параметров лицензионно-нишевого пространства в ходе сукцессий;
- 5 - «настройка» внутрипопуляционного и внутривидового разнообразия в ходе микроэволюционных процессов;
- 6 - изменение оптимальных параметров лицензионно-нишевого пространства в ходе эволюции организмов и сообществ.

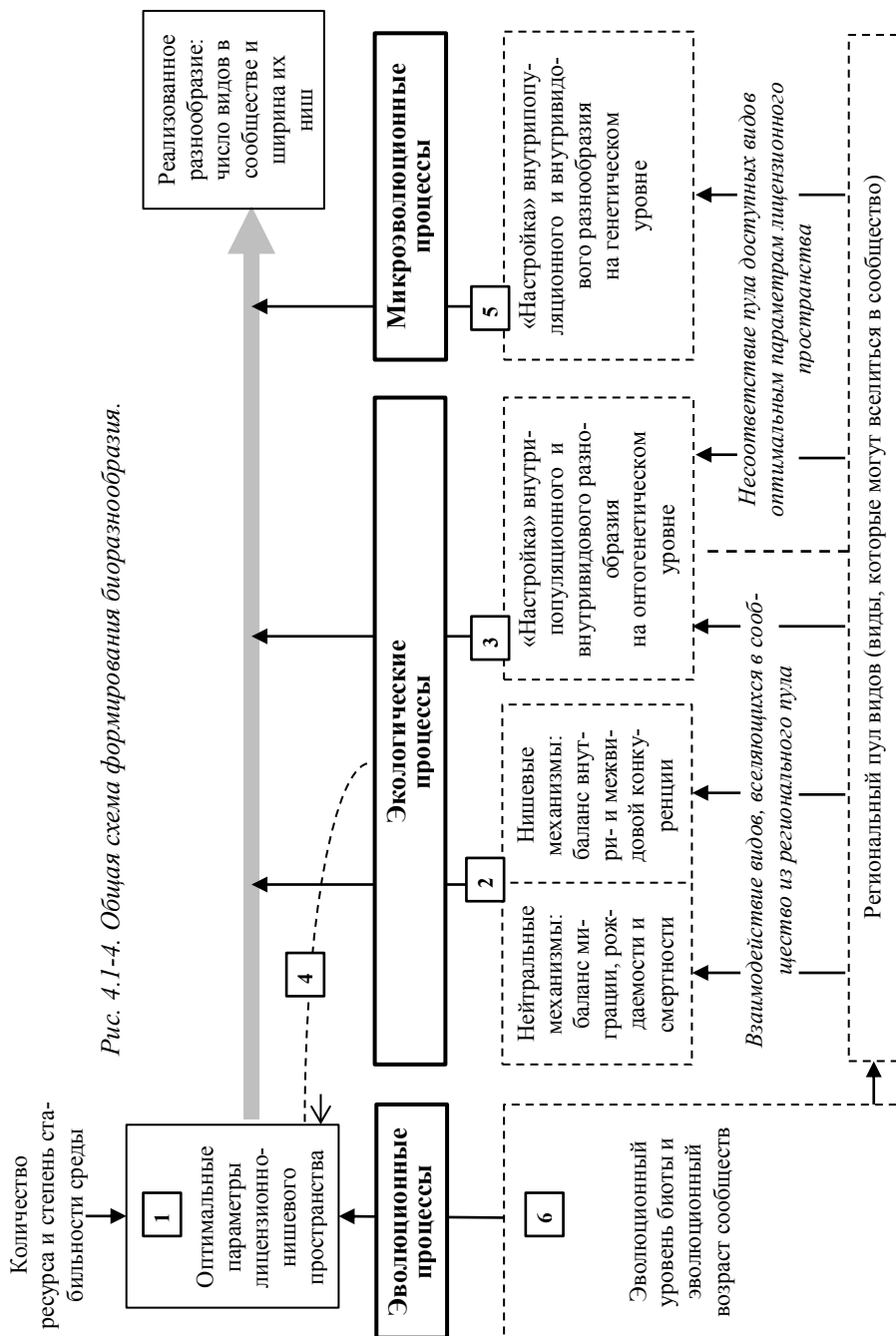


Рис. 4.1-4. Общая схема формирования биоразнообразия.

Возможно ли достижение оптимального состояния биосистемами? Можно предположить, что такие случаи могут быть довольно редкими. Как было сказано выше, оптимальные значения разнообразия зависят от характеристик среды и самих биосистем. И те, и другие постоянно меняются. Поэтому оптимальные значения разнообразия постоянно сдвигаются, и, поскольку вектор развития биосистем в каждый момент времени направлен в сторону оптимальных значений разнообразия, биосистема как бы находится в постоянной «погоне» за своим оптимальным состоянием. Максимально приближенных к оптимальным значениям разнообразия можно считать ненарушенные климаксные сообщества и входящие в их состав ценопопуляции. Насколько близки реальные параметры этих биосистем к оптимальным – зависит от соотношения скорости изменения оптимальных значений и скорости адаптации биосистем к этим изменениям. Однако, случаи достижения биосистемами оптимального состояния и стационарного существования в нем, вероятно, возможны - их можно сопоставить со случаями длительного эволюционного стазиса.

4.2.
Оптимизация разнообразия
в ходе экологических
и микроэволюционных процессов



4.2.1.

Изменение оптимальных значений разнообразия в ходе сукцессии



Несмотря на то, что представленные в работе модели оптимального разнообразия не рассматривают в динамике процесс развития биосистем, предположения, сделанные на основе принципа оптимального разнообразия, полезно проанализировать в аспекте экологических сукцессий, сопоставив сообщества, адаптированные к разным условиям среды с климаксными и сериальными стадиями.

Сегодня имеется довольно широкий спектр понимания терминов «сукцессия» и «климакс» с точки зрения концепций континуализма и организмизма, предложенных Глизоном и Клементсом (см.: Одум, 1986; Смирнова, Торопова, 2008). Эти подходы различаются, прежде всего, представлением о балансе факторов, действующих на уровне отдельных видов и сообщества в целом. Как отмечает Одум (1986), суть аргументов сторонников континуализма сводится к тому, что если наблюдаемые процессы можно объяснить взаимодействием отдельных видов, то нет нужды рассматривать процессы развития систем верхних иерархических уровней – сообществ и экосистем. Холистический (организмический) подход предполагает, что сукцессия – это процесс развития сообщества как целостной системы, который имеет оптимизирующую стратегию. Континуальный подход рассматривает сукцессию как смену одних видов другими в результате борьбы особей и видов за пространство и ресурсы.

Принцип оптимального разнообразия биосистем можно отнести к категории холистических (организмических) концепций, так он рассматривает экологические сообщества как самостоятельные системы со специфическими свойствами и подразумевает формирование оптимальных уровней разнообразия на двух взаимосвязанных иерархических уровнях – популяционном и ценотическом – в ходе их взаимодействия (при этом мы далеки от сопоставления биоценозов и сообществ со «сверхорганизмами»). С этих позиций сукцессия представляется как развитие экологического сообщества, в ходе которого закономерно изменя-

ется его структура и «метаболизм», то есть потоки вещества и энергии. Климаксным сообществом мы считаем равновесное состояние экосистемы, при котором полностью реализованы потенции биоты в современных условиях (Смирнова, Торопова, 2008) и в дальнейших рассуждениях придерживаемся концепции сукцессии, предложенной Одумом (1986).

4.2.1.1. Изменение эффективности использования ресурсов и стабильности сообществ в ходе сукцессии

Основной двигатель сукцессионного процесса – несоответствие показателей валовой продукции⁹¹ P_G и суммарного дыхания R (Одум, 1986). В большинстве развивающихся природных сообществ продукция превышает суммарное дыхание, то есть $P_G > R$ или $P_G/R > 1$. При этом в системе накапливаются органические вещества (чистая продуктивность сообщества $P_N > 0$) – растет биомасса, происходит накопление почвы, торфа, органических осадков в водоемах. Это называется автотрофной сукцессией. В ходе сукцессии соотношение P_G/R уменьшается, пока валовая продуктивность не сравняется с дыханием системы, и чистая продуктивность не станет равна нулю. После этого содержание органического вещества в системе перестает расти. В средах, перенасыщенных органическими веществами может создаваться противоположная ситуация, когда дыхание сообщества превышает его суммарную продукцию ($P_G/R < 1$). В этих случаях идет гетеротрофная сукцессия, пока не будет достигнуто состояние $P_G \approx R$. Это возможно, если в экосистеме имеется автотрофная часть, например, если речь идет об эвтрофированном водоеме. Если же автотрофная часть отсутствует, то после израсходования всей энергии система просто прекращает свое существование (примеры – сукцессии в разлагающейся древесине, в трупах животных и т.п.) (рис. 4.2.1.1-1; Одум, 1986).

В обоих случаях соотношение P_G/R в ходе сукцессии стремится к 1, то есть к состоянию, когда вся энергия, ассимилированная системой, расходуется на поддержание уже существующей биомассы. Отношение P_G/R – функциональный показатель зрелости экосистемы. Одновременно по мере накопления органического вещества в биомассе (B) увеличиваются отношения B/P_G , B/R (в климаксе $B/P_G \approx B/R$, поскольку $P_G \approx R$) и отношение суммарной биомассы к поступающей в экосистему энергии. То есть в ходе сукцессии возрастает эффективность использования энергии и биогенных элементов, и в состоянии климакса на единицу доступного потока энергии приходится максимум биомассы (Одум, 1986). Валовую продукцию сообщества, то есть всю энергию, которая им ассимилируется, можно сопоставить с количеством ресурса в среде при условии его полного использования. То есть, можно считать, что показатель B/P_G соответствует критерию оптимальности в наших моделях – максимизации

⁹¹ Валовая продукция или валовой фотосинтез (P_G) - суммарная ассимилированная продуцентами энергия, которая делится на органическое вещество, накопленное в сообществе (чистая продукция P_N) и потраченное на суммарное дыхание сообщества (R).

отношения суммарной биомассы к имеющемуся ресурсу при условии его полного использования или минимизация количества ресурса, затрачиваемого на поддержание единицы биомассы (см. раздел 2.2).

Таким образом, направление сукцессии соответствует критерию оптимизации в представленных моделях и оптимизацию сообществ можно сопоставить с сукцессией. Оптимизация разнообразия может быть дополнительным фактором смены стадий в ходе сукцессии. Каждая следующая стадия более эффективно использует ресурсы среды и поэтому может поддерживать все большую биомассу. Увеличение эффективности использования ресурсов можно считать одним из механизмов закономерной смены стадий сукцессии.

Можно считать, что на рис. 4.2.1.1-1 оптимальные сообщества, существующие в разных средах, находятся в светлой зоне на диагонали $P_G \approx R$, субоптимальные – по сторонам от нее. Положение оптимальных модельных сообществ на этой диагонали, то есть объем поглощенной энергии P_G , определяется количеством энергии в среде, учитывая условие полного поглощения ресурса в наших моделях. Серые стрелки показывают направления сукцессии, то есть оптимизации сообществ.

Одум (1986) предлагает показатель B/R , то есть отношение биомассы сообщества к его дыханию, рассматривать как отношение энергии, заключенной в структуре системы, к затратам энергии на поддержание жизнедеятельности, то есть как меру термодинамической упорядоченности системы. Этот показатель нельзя прямо сопоставить с нашими моделями, поскольку они не включают показатель дыхания систем. У нас используется показатель общего количества ресурса, который можно сопоставить с P_G . Однако, учитывая, что в климаксных системах, которыми мы считаем оптимальные сообщества, показатель дыхания примерно равен валовой продукции, отношение B/R идентично отношению B/P_G , которое соответствует критерию оптимизации в наших моделях. То есть, критерий оптимизации в наших моделях можно сопоставить с термодинамической упорядоченностью систем.

Отношение B/P_G для каждого сообщества в его климаксном состоянии является максимальным. Но этот максимум различен у разных сообществ и он, в соответствии с нашей гипотезой, определяется степенью стабильности среды и эволюционным уровнем организмов в сообществе (если нет внешних ограничений, например, недостатка видов в региональном пуле). Как видно из рис. 2.3-4 (раздел 2.3), оптимальные популяции, существующие в нестабильной среде, достигают меньшей численности, чем существующие в стабильной среде, при этом оптимальное внутривидовое разнообразие увеличивается (при прочих равных параметрах). Если учесть, что оптимальное число видов в менее стабильных средах также снижается, то, очевидно, что отношение B/P_G для сообществ, адаптированных к нестабильным средам также снижается. Другой важный фактор, который может изменить соотношение B/P_G – эволюционный уровень организмов. Его повышение снижает затраты на поддержание биомассы, то есть позволяет иметь более высокую суммарную биомассу сообщества в

данных условиях среды и увеличивает соотношение V/P_G . Таким образом, в соответствии с нашей гипотезой, соотношение V/P_G максимально для сообществ, состоящих из эволюционно продвинутых видов, и существующих в стабильной среде.

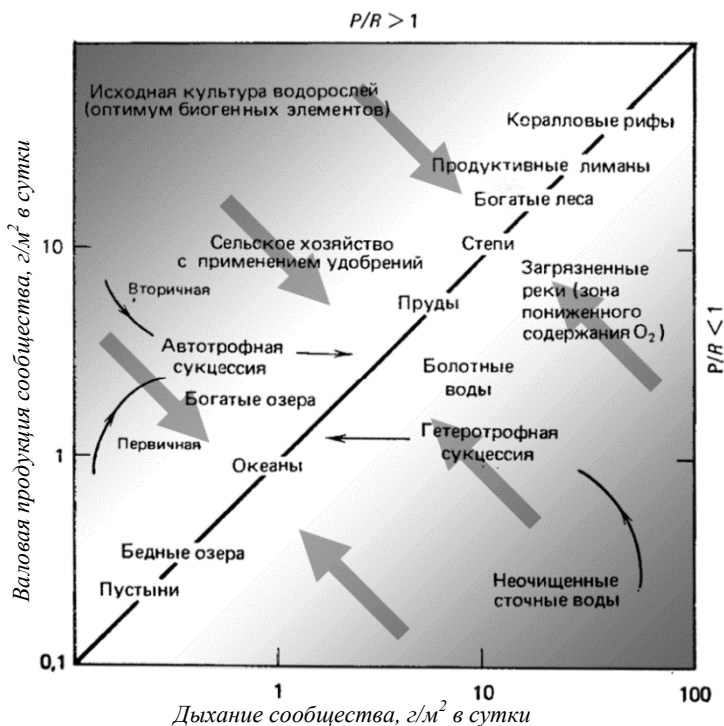


Рис. 4.2.1.1-1. Стадии сукцессии и равновесные (климаксные) сообщества в осях «метаболизма сообщества». Сообщества расположенные по диагонали $P=R$ находятся в равновесии, содержание органического вещества в этих экосистемах не меняется (Одум, 1986, с изменениями).

Необходимо учитывать, что в рассуждениях, приведенных выше, фигурирует валовая продукция сообщества. Если же перейти к показателям чистой продукции, то тенденция оказывается противоположной. Так, Алимов (2006) приводит данные об изменении индекса Шеннона для сообществ зоопланктона и зообентоса в озерах в зависимости от соотношения продуктивности и дыхания (рис. 4.2.1.1-2). Из этого рисунка видно, что усложнение сообществ сопровождается снижением отношения P_N/R . Очевидно, что в этих данных использован показатель чистой продукции сообщества, который и должен закономерно сни-

жаться в ходе сукцессии. Более сложные сообщества характеризуются меньшей продуктивностью в полном соответствии с концепцией сукцессии Одума.

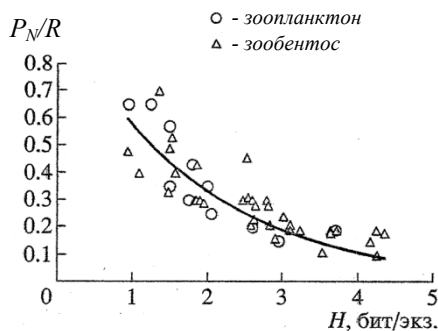


Рис. 4.2.1.1-2. Корреляция между индексом Шеннона для сообществ зоопланктона и зообентоса в озерах и отношением P_N/R (Алимов, 2006).

Чистая продуктивность единицы биомассы сообщества максимальна на самых первых стадиях сукцессии, а продуктивность единицы площади (объема) сообщества максимальна на некоторых средних стадиях сукцессии, так как она какое-то время растет благодаря росту биомассы. Но затем продуктивность начинает снижаться. В климаксных стадиях чистая продуктивность минимальна. Поскольку биомасса сообщества не увеличивается, вновь образованная продукция, если говорить о наземных сообществах, направляется на образование почвы или торфа⁹². Таким образом, для производства максимального урожая, который может быть изъят из экосистемы, оптимальны начальные и средние стадии сукцессии, которые характеризуются высокой продуктивностью и невысоким уровнем разнообразия. Эта закономерность имеет важное значение для разработки стратегии использования и сохранения биоразнообразия.

4.2.1.2. Сукцессия как аналог серии сообществ, оптимальных в разных средах

В ходе сукцессии круговороты элементов становятся более замкнутыми, увеличивается запас и время оборота питательных элементов, стабилизируется внутренний микроклимат экосистемы, стабильность системы в целом увеличивается (Одум, 1986). Климаксная биота в значительной степени автономна от среды и имеет активную средопреобразующую функцию (см. Смирнова, Торопова, 2008). Несмотря на то, что само развитие сообщества в ходе сукцессии изменяет среду, что и обуславливает смену стадий, можно считать, что внутренняя среда сообщества при этом становится все более стабильной. В соответ-

⁹² Это подтверждается данным о старых лесах, которые продолжают накапливать углерод в почве (Knohl et al., 2009; Luysaert et al., 2008).

ствии с нашей гипотезой, стабилизация самого сообщества и его внутренней среды является важным фактором, влияющим на показатели оптимального разнообразия. Можно предположить, что в ходе сукцессии по мере стабилизации внутренней среды сообщества будет происходить увеличение оптимальных показателей видового разнообразия и снижение оптимальных показателей внутривидового разнообразия, то есть ячейки пространства лицензий будут становиться меньше, их число будет расти (см. ниже).

Как сказано выше, мы можем сопоставить с климаксными стадиями оптимальные сообщества, а с сериальными стадиями - субоптимальные сообщества. Можно предположить, что эти субоптимальные состояния, соответствующие разным стадиям сукцессии, могут быть аналогичны сообществам, адаптированным к менее стабильным условиям среды, а климаксные сообщества – к более стабильным условиям. Такое сопоставление, на наш взгляд, правомерно еще и потому, что нередко сукцессионные стадии по разным причинам могут довольно долго существовать в стационарных режимах. Например, если говорить о растительных сообществах, то луговые и рудеральные сообщества являются стационарными в данных условиях среды, хотя назвать их климаксными нельзя (Миркин, Наумова, 1997). Стационарность сукцессионных стадий может определяться множеством факторов, включая воздействие человека (сенокосение, выпас скота), колебания климата, периодические возмущения среды, особенности расселения растений. Примеры стационарных состояний, не достигающих климаксной стадии (циклических климаксов, антропогенных субклимаксов, локальных или эдафических климаксов) многочисленны (Одум, 1986).

В ходе сукцессии происходит закономерная смена видового состава сообществ, при которой изменяется соотношение видовых свойств. Виды пионерных стадий, в целом, обладают более широкими экологическими нишами, их можно отнести к категории генералистов, в то время как с развитием сукцессии увеличивается доля специализированных видов. На ранних стадиях преобладают быстро растущие, неспециализированные виды, с широкими нишами, ориентированные на выживание в относительно слабопредсказуемой среде, что соответствует небольшому числу широких ячеек пространства лицензий. На более поздних стадиях сукцессии они постепенно сменяются специализированными видами, занимающими более узкие ниши и ориентированными на существование в стабильных сообществах в исторически типичной среде. Сужение ниш и упорядочивание нишевой структуры может происходить даже в пределах одного небольшого таксоценоза. Например, анализ «изотопной подписи» (^{15}N , ^{13}C) сообществ коллембол в 4-х типах местообитаний (компостные кучи, городской газон, суходольный луг, ельник кисличник), которые можно сопоставить с разными стадиями сукцессии, показал, что в этом ряду ширина ниш разных видов коллембол становится уже, структура ниш упорядочивается. Также важно, что сообщества при этом становятся более стабильными (Kuznetsova, Semenina, 2010; Kuznetsova et al., 2012).

Видовое разнообразие в ходе сукцессии, как правило, увеличивается. Так называемый «парадокс снижения разнообразия в климаксе» можно объяснить увеличением характерных масштабов ценотической мозаики (см. раздел 4.2.1.4).

Аналогом сукцессии⁹³ может служить сезонная самоорганизация литоральных сообществ псаммофильных инфузорий в Белом море, описанная Бурковским с соавторами (Бурковский и др., 2003). Весной, по мере увеличения поступления света и тепла (то есть доступной энергии) сообщество усложняется, растет видовое разнообразие и суммарная биомасса, одновременно стабилизируются видовая структура и численности отдельных видов. Результатом этого является обратная зависимость между числом видов и коэффициентами вариации структуры сообщества (рис. 4.2.1.2-1). При этом, как отмечают авторы, стабильность видовых популяций зависит не только от колебаний условий среды, но и от присутствия других видов в сообществе. Наиболее стабильны летние сообщества, которые характеризуются также максимальной сложностью. Осенью, по мере уменьшения количества света и снижения температуры происходит обратный процесс деградации сообщества – видовая структура упрощается и дестабилизируется. Сходные процессы зафиксированы также и в экспериментах с искусственным затенением сообществ.

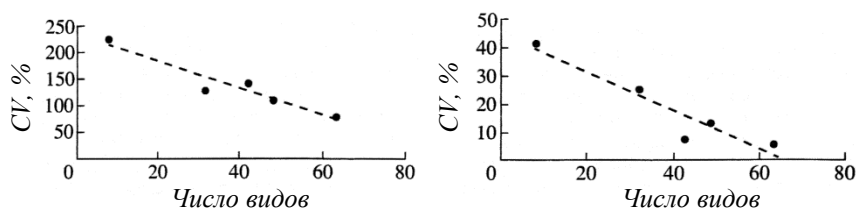


Рис. 4.2.1.2-1. Снижение вариабельности численности видов (слева) и видовой структуры сообществ (справа) по мере роста числа видов в ходе сезонной сукцессии (Бурковский и др., 2003). CV – коэффициент вариации.

Описанные выше тенденции полностью соответствуют направлениям изменения оптимальных уровней разнообразия при стабилизации сообщества в ходе сукцессии. На первых этапах развития сообщества, когда механизмы внутренней экологической регуляции еще отсутствуют, оптимальные уровни разнообразия определяются параметрами стабильности внешней среды и интенсивности потока ресурса в ней. По мере развития сообщества, его усложнения и увеличения видового разнообразия происходит стабилизация его внутренней сре-

⁹³ Авторы считают, что сообщество простейших за свет быстрой смены поколений организмов может за один сезон пройти путь настоящей сукцессии. Долговременные изменения сообщества, которые наблюдаются в течение ряда лет, авторы связывают с изменениями среды под действием внешних факторов (заиление и уплотнение грунта, снижение концентрации кислорода и т.п.) (Бурковский, Мазей, 2008).

ды. В соответствии с нашей гипотезой, сообщества ранних стадий сукцессии должны состоять из популяций, оптимальных в нестабильной среде, и в ходе сукцессии заменяться популяциями, оптимальными в более стабильных средах. Поэтому сообщества ранних стадий можно сопоставить с сообществами, оптимальными в менее стабильных средах, климаксные сообщества – с сообществами, оптимальными в более стабильных средах. Последовательные переходы между оптимальными сообществами, адаптированными к средам с разной степенью стабильности, образуют оптимальную траекторию сукцессии (рис. 4.2.1.2-2). Отклонения от оптимальных траекторий сукцессии могут быть вызваны различными внешними факторами, которые изменяют условия среды или нарушают сообщества. Ниже, в разделе 4.2.1.4 в качестве примеров таких отклонений приведены эвтрофикация и влияние на сообщество инвазийного вида.

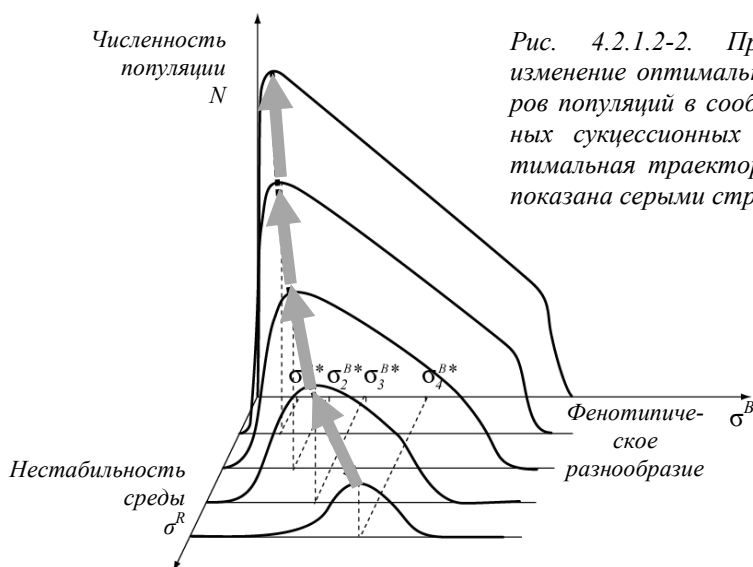


Рис. 4.2.1.2-2. Предполагаемое изменение оптимальных параметров популяций в сообществах разных сукцессионных стадий. Оптимальная траектория сукцессии показана серыми стрелками.

Рост числа видов и усложнение структуры сообщества сопровождаются совершенствованием механизмов регуляции и дальнейшей стабилизацией среды. Этот «автокаталитический» процесс идет до тех пор, пока не будет достигнут предел дробления ниш, который в рамках нашей модели определяется интенсивностью потока ресурса, степенью стабильности внешней по отношению к сообществу среды и максимальным использованием потенциала регионального пула видов. Это соответствует взгляду Одума (1986) на сукцессию как на механизм самоорганизации биосистем, при котором система накапливает разнообразие и специализацию до тех пор, пока уровень неопределенности внешней среды не обратит дальнейшее усложнение организации во вред системе.

4.2.1.3. Изменение соотношения видовых свойств в ходе сукцессии

В ходе сукцессии изменяется соотношение признаков г- и К-стратегии в видовом составе сообщества (Одум, 1986). Основным показателем этих стратегий является соотношение затрат на размножение или приспособление организмов к среде: г-стратегия направлена на образование максимально возможного числа потомков (большая часть энергии и времени тратится на размножение); К-стратегия – на максимизацию приспособленности потомков к данной среде (больше энергии и времени тратится на приспособление и выживание в среде) (Одум, 1986; Пианка, 1981). Закономерно изменяются также размеры потомства и взрослых организмов: г-стратеги имеют более мелкие размеры и много мелких потомков или семян; К-стратеги имеют более крупные размеры и меньшее количество более крупного потомства или семян.

Мак-Артур предложил общую модель г- и К-отбора (см.: Одум, 1986): в среде, где ресурсов много, а плотность организмов низка, побеждают г-стратеги с быстрым ростом популяций, а в среде с высокой плотностью организмов побеждают К-стратеги⁹⁴. Виды с быстрым размножением преобладают в ненасыщенной и неопределенной среде, подверженной периодическим стрессам (штормы, засухи). К-стратеги, у которых больше энергии идет на повышение конкурентоспособности, выигрывают в стабильной насыщенной среде. Если соотносить эти две стратегии со стадиями сукцессии, то г-стратеги соответствуют пионерным стадиям, К-стратеги – климаксным стадиям⁹⁵ (Одум, 1986). Если говорить о растениях, то раннесукцессионные виды быстро колонизируют новые участки и быстро растут на свету, но являются слабыми конкурентами в плотно заселенном сообществе. Позднесукцессионные виды – медленно растут, дольше живут, теневыносливы, имеют более крупные размеры. В ходе сукцессии г-стратеги замещаются К-стратегами (Одум, 1986; Пианка, 1981).

Наиболее заметна замена г-стратегов на к-стратегов в ходе сукцессии растительных сообществ от травянистых стадий до зрелого леса, в ходе которой короткоживущие и мелкие травянистые растения замещаются все более крупными и долгоживущими кустарниками и деревьями. Но и внутри сукцессий травяных сообществ (например, степных) происходит аналогичный процесс. При восстановлении распаханной степи за 20 - 40 лет сменяются стадии однолетних сорняков (2-5 лет), короткоживущих злаков (3 – 10 лет), среднесукцессионных многолетних злаков (10-20 лет), климаксных многолетних злаков (Одум, 1986).

В водных сообществах проследить сукцессию сложнее, так как в них большую роль имеют внешние потоки вещества, которые сильно влияют на ход сукцессии, и даже могут его поворачивать вспять, например, при эвтрофикации (см. раздел 4.2.1.4). И все же, для прибрежных мелководных экосистем показано, что в них происходят примерно такие же процессы – увеличение размеров

⁹⁴ Мак Артур считал, что К-стратегия преобладает в тропиках, а г-стратегия - в сезонном климате (выводки у птиц умеренной зоны больше, чем у тропических птиц) (цит. по Одум (1986))

⁹⁵ Одум (1986) отмечает также, что г-стратеги свойственны для начальных стадий заселения островов, а на поздних стадиях давление отбора начинает благоприятствовать вселению К-стратегов.

организмов, снижение продуктивности и скорости размножения видов (Одум, 1986). Кроме того, исследования озер дают множество примеров, когда антропогенные воздействия (эвтрофирование, загрязнение, перелов и др.) ведут к замене животных с длительными циклами развития на более мелкие короткоцикловые виды, что соответствует переходу к доминированию г-стратегов (Алимов, 1994). В простых озерных сообществах преобладают г-стратеги с высокой скоростью размножения и короткими жизненными циклами, которые могут быстро наращивать биомассу, в сложных сообществах преобладают К-стратеги с длинными циклами развития.

Изменение соотношения г- и К-стратегов в ходе сукцессии непосредственно не предсказывается нашими моделями. Как следует из вывода 2.3.6 (раздел 2.3), популяции могут адаптироваться к нестабильным средам разными способами: увеличением разнообразия производимых потомков, увеличением скорости роста популяции, увеличением ширины зоны индивидуальной толерантности, снижением смертности. Первые два способа можно отнести к г-стратегии, вторые два – к К-стратегии. То есть, мы предполагаем, что соотношение г- и К-стратегов в сообществах, адаптированных к стабильным и нестабильным стационарным средам, может быть одинаковым и не изменяться закономерным образом при изменении стабильности среды. Однако в случае сукцессий речь идет не только об изменении степени стабильности среды, а, прежде всего, о выходе системы из стационарного режима, которое заключается в уничтожении или существенном нарушении существовавшего ранее сообщества. Очевидно, что в этих условиях преимущество получают, прежде всего, быстро размножающиеся и расселяющиеся виды, то есть г-стратеги, которые затем уступают свое место более конкурентоспособным К-стратегам.

4.2.1.4. Различные траектории сукцессий и принцип оптимального разнообразия

Парадокс снижения разнообразия в климаксе

В соответствии с концепцией Одума (1986), в ходе сукцессии сложность системы нарастает и видовое богатство увеличивается, что соответствует предположениям гипотезы оптимального разнообразия биосистем. Примеров того, что разнообразие в ходе сукцессии растет, а затем стабилизируется на некотором максимальном уровне, довольно много. Например, при сравнении различных стадий зарастания полей (до 200 лет) в Джорджии (США) Nicholson, Monk, (1974) показали, что число видов растений увеличивается в наземном ярусе, подлеске, кустарниковом ярусе и в древесном пологом, и выходит на плато в промежутке от 70 до 120 лет. Доля травянистых растений, при этом снижается.

Однако ряд авторов указывают на то, что на последних стадиях сукцессии видовое разнообразие снижается. Например, есть данные о том, что максимальное видовое разнообразие наблюдается в конце травяной стадии или в молодом

лесу, а в спелом лесу оно существенно ниже⁹⁶ (см.: Бигон и др., 1986; Уиттекер, 1980). В лесах Карелии выявлено самое высокое разнообразие на вырубках, которое затем неуклонно снижается в древостоях всех типов (Крышень, 2006).

Одной из причин регистрируемого снижения показателей видового богатства в климаксных сообществах может быть увеличение масштаба ценотической мозаики в ходе сукцессии. Характер изменения видового разнообразия в ходе сукцессии зависит от соотношения двух процессов, которые влияют на «точечное» видовое разнообразие противоположным образом - роста числа потенциальных ниш и увеличения размеров организмов. Исследователи часто оперируют данными о видовом богатстве лишь каких-то фрагментов биоценоза, поэтому данные могут показывать снижение видового разнообразия на климаксных стадиях.

В ходе сукцессии виды-эдификаторы создают биотически гетерогенную среду, необходимую для существования подчиненных видов. Средопреобразующий эффект ключевых видов определяется размерами их популяционных мозаик (Смирнова, Торопова, 2008), масштаб которых, очевидно, намного больше, чем в травяных сообществах. Увеличение характерного масштаба проявляется даже в ходе развития травяных стадий. Так, исследование зарастания на протяжении 60 лет заброшенных полей в Миннесоте (США) показало, что локальное разнообразие внутри пробных площадок снижалось, в то время как общее разнообразие в пределах полей увеличивалось одновременно с ростом несхожести отдельных площадок в пределах поля. Одновременно сокращалось число однолетних видов, росло число многолетних и древесных видов (Inouye et al., 1987) – при зарастании заброшенных полей происходит увеличение почвенного азота и одновременно сокращение локального разнообразия. Но разнообразие на поле увеличивается одновременно с ростом несхожести отдельных площадок в пределах поля (рис. 4.2.1.4-1).

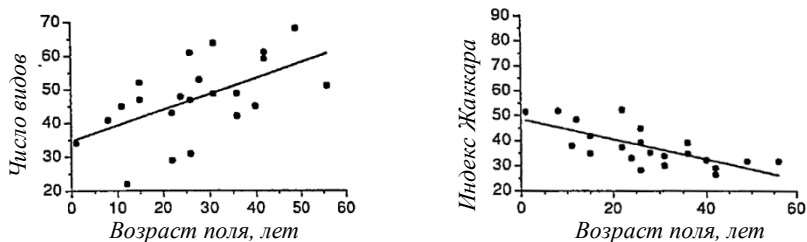


Рис. 4.2.1.4-1. Рост числа видов на поле с увеличением времени после его заброшивания и уменьшение индекса сходства Жаккара между площадками внутри одного поля (Inouye et al., 1987).

⁹⁶ Увеличение разнообразия на средних стадиях сукцессии и сокращение на поздних, когда биомасса продолжает расти, может быть причиной выявления «горбатой» зависимости числа видов от биомассы (см. раздел 3.2.2.4), если в этот график попадают участки с разными стадиями сукцессии.

Можно предположить, что из-за изменения характерного масштаба сообществ в ходе сукцессии локально и ненадолго могут возникать более высокие, чем оптимальные, уровни разнообразия. Например, при переходе от травяных стадий к кустарниковым и древесным.

Как отмечают Смирнова, Торопова (2008), снижение видового разнообразия, как правило, совпадает с развитием взрослых растений первого поколения позднесукцессионных деревьев, образующих сомкнутый затеняющий полог. Этот этап ошибочно принимается за климакс. Однако формирование первого поколения позднесукцессионных видов – это лишь начальный этап восстановительных сукцессий, когда еще не сформировались устойчивые потоки поколений видов-эдификаторов. Так, для бореальной зоны Европейской части России 100-200-летние ельники не являются климаксными сообществами. Минимальное время сукцессии, приводящей к формированию квазиклимакса, охватывает 2-3 поколения позднесукцессионных видов, то есть 600 – 1000 лет. Сегодня в таежных лесах Европейской России настоящие климаксные сообщества практически полностью отсутствуют, они распались на два типа сообществ – собственно лесные и сообщества открытых местообитаний и экотонов - каждый из которых может поддерживать существование только части видов (Смирнова и др., 2006; Смирнова, Торопова, 2008).

Кроме того, необходимо учитывать изменения масштабов зоогенной ценотической мозаики, которая в некоторых типах сообществ может играть существенную роль.

Сокращение видового разнообразия на последних стадиях сукцессии формально противоречит предположениям гипотезы оптимального разнообразия. Но, как мы показали выше, это противоречие исчезает, если учесть увеличение в ходе сукцессии размеров особей, образующих сообщество, и, соответственно, размеров биоценотической мозаики.

Эвтрофикация как переход на более раннюю стадию сукцессии

Эвтрофикация - результат нетипичного для данной экосистемы увеличения потока ресурсов. Такое изменение среды выводит сообщества из стационарного режима и дестабилизирует их. В разделе 3.4.3.3 мы приводили данные Алимова (1997) о дестабилизации сообществ озер при превышении показателя первичной продуктивности уровня 3000 ккал/м^2 в год.

Как было сказано выше (раздел 4.2.1.1), сукцессия направлена в сторону равенства количеств поглощенной сообществом энергии (P_G) и затраченной им на самоподдержание (R), то есть $P_G/R=1$. Резкое увеличение поступающего в систему потока ресурса увеличивает это соотношение, то есть отбрасывает систему на более раннюю стадию сукцессии, причем – на другую траекторию развития, соответствующую более интенсивному потоку ресурса в среде (перемещение с траектории 1 на траекторию 2 на рис. 4.2.1.4-2). Видовое разнообразие при этом может изменяться в разных направлениях – как увеличиваться, так и уменьшаться, поскольку более ранние стадии сукцессии на другой траектории

развития могут характеризоваться как меньшими, так и большими уровнями разнообразия, учитывая больший поток ресурса. Характер изменения видового разнообразия, вероятно, будет определяться величиной и скоростью изменений потока ресурса, поступающего в экосистему.

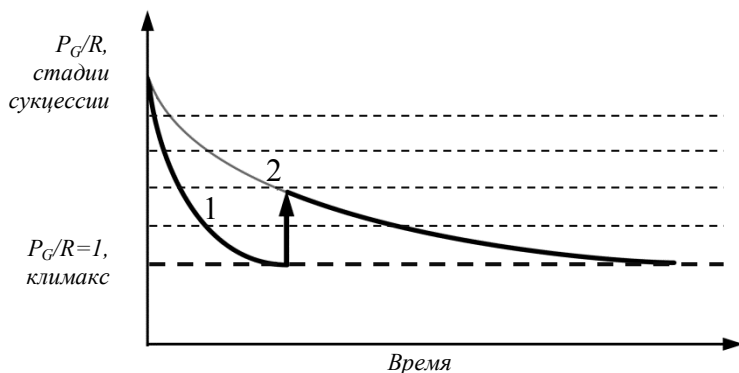


Рис. 4.2.1.4-2. Перемещение экосистемы на более раннюю стадию сукцессии при добавлении ресурса (объяснения в тексте).

Снижение числа видов при эвтрофикации формально противоречит принципу оптимального разнообразия, так как наши модели говорят о повышении оптимальных значений видового разнообразия при увеличении потока ресурса. Однако тот факт, что эвтрофикация выводит сообщества из стационарного режима и, по нашему предположению, переводит экосистему на более раннюю стадию другой траектории сукцессии, снимает это противоречие. При выходе сообщества из стационарного состояния и его перемещении на более раннюю стадию сукцессии число видов вполне может снижаться.

Влияние регионального пула видов и инвазий на ход сукцессии

Как и любую совокупность видов, региональный пул можно представить в виде набора фундаментальных ниш. В соответствии с лицензионно-нишевой концепцией, процесс оптимизации разнообразия на популяционном и биоцено-тическом уровнях будет заключаться в максимально плотном заполнении ячеек пространства лицензий реализованными нишами из регионального пула видов. Этот процесс можно сопоставить с автогенной сукцессией.

Возможности регионального пула видов далеко не всегда совпадают с оптимальной структурой ячеек лицензионного пространства. Для формирования устойчивого сообщества необходимо не просто достаточное (оптимальное) число видов, но эти виды должны представлять собой исторически сложившиеся

коадаптивные комплексы⁹⁷, способные максимально эффективно использовать ресурсы среды и устойчиво поддерживать геохимический круговорот (Вахрушев, Раутиан, 1993).

Результатом недостатка видов в региональном пуле могут быть различные «парадоксальные» эффекты в распределении биоразнообразия. Один из примеров - наблюдаемая для некоторых типов экосистем «горбатая» форма зависимости числа видов от продуктивности местообитания (см. раздел 3.2.2.4), показывающая, что видовое разнообразие максимально при средних значениях продуктивности, хотя из теоретических соображений следовало бы ожидать положительной зависимости числа видов от продуктивности и максимального числа видов в наиболее продуктивных местообитаниях.

Вселение чужеродных видов может приводить к радикальной перестройке видовой структуры сообществ. Наиболее интересен случай трансформации сообщества рыб в Рыбинском водохранилище (рис. 4.2.1.4-3, Карабанов, 2009; Павлов и др., 2009; Dgebuadze et al., 2008), поскольку он, на наш взгляд, может быть ситуацией возникновения разнообразия, превышающего оптимальный уровень. Примеров таких ситуаций практически нет, так как в большинстве случаев разнообразие в результате различных нарушений сообществ оказывается ниже оптимального.

Как видно из рис. 4.2.1.4-3, в 1970-80-е гг. в нем доминировала корюшка, популяции которой обосновались в водохранилище спустя небольшое время, после его заполнения в 1947 г. В 1990-е гг. сообщество рыб было выведено из этого стационарного режима, возможно, в результате климатических изменений и одновременного появления южного вселенца – каспийской тюльки. Однако в начале 2000-х гг. сообщество вновь вышло на стационарный режим, но уже с другим доминантом – тюлькой. При этом наибольшее разнообразие наблюдалось в период дестабилизации сообщества. На основании гипотезы об оптимальном разнообразии мы можем предположить, что до и после периода дестабилизации и перестройки сообщества рыб разнообразие приближается к оптимальному уровню, насколько это возможно в имеющихся условиях. В период перестройки разнообразие превышало оптимальный уровень.

⁹⁷ По определению Длусского (1981), коадаптивный комплекс – группа видов, связанных конкурентными и мутуалистическими отношениями, заселяющая один биогеоценоз.

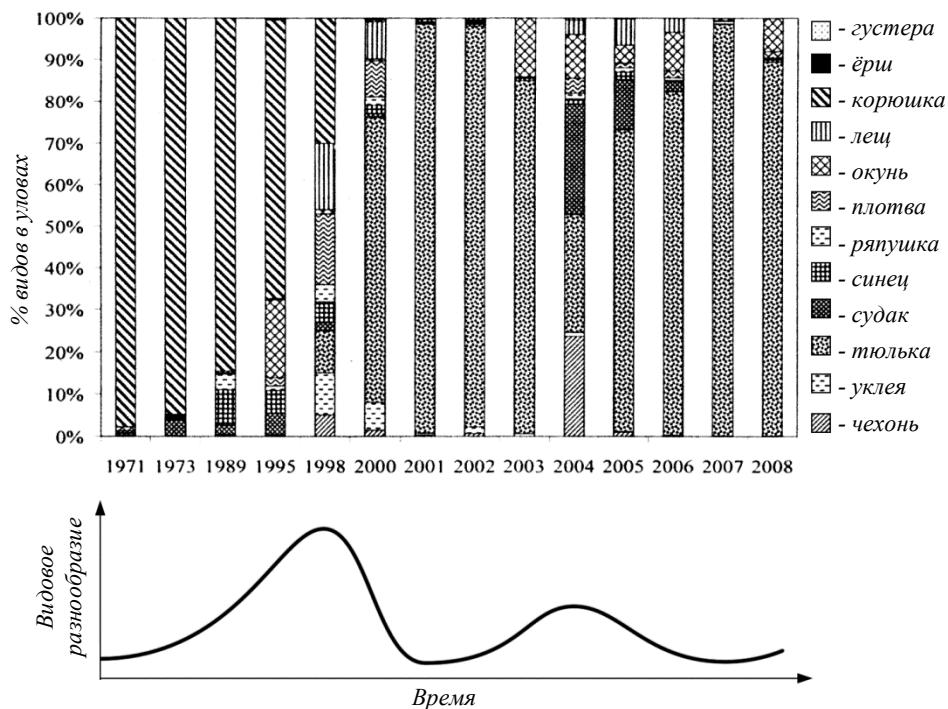


Рис. 4.2.1.4-3. Вверху – относительная численность различных видов рыб в осенних уловах пелагического трала в Рыбинском водохранилище (Карабанов, 2009). Внизу – примерная оценка качественного характера изменений видового разнообразия в ходе перестройки сообщества рыб.

4.2.2.

Механизмы формирования видового разнообразия: конкуренция, «нейтральные» взаимодействия видов и оптимизация



4.2.2.1. Формирование структуры сообществ в результате взаимодействия видов

Принцип конкурентного исключения и поиск механизмов, нейтрализующих его

Межвидовая конкуренция традиционно считается одним из основных факторов, определяющих видовое разнообразие в экологических сообществах. Более того, извилистый путь развития науки привел к тому, что вопрос о биотических факторах, формирующих разнообразие как бы «вывернулся наизнанку» и превратился в поиск механизмов, позволяющих видовому разнообразию существовать вопреки межвидовой конкуренции и принципу конкурентного исключения.

Представление о том, что виды, использующие одни и те же ресурсы и нуждающиеся в одинаковых условиях, не могут обитать вместе, существует уже более 100 лет (Palmer, 1994). После работ Вольтерры и Гаузе в 1920-30 гг. оно стало одним из центральных положений экологии сообществ. Вольтерра, исследуя систему уравнений, описывающих конкуренцию двух видов за один ресурс, показал, что среди её решений имеются «точки равновесия», в которых они могут сосуществовать, но эти решения не являются устойчивыми и реализация таких состояний маловероятна. Из этого был сделан вывод, что при конкуренции нескольких видов за один ресурс, скорее всего, будет выживать только один из них. Возможность полного вытеснения одного вида другим продемонстрировал Гаузе в лабораторных опытах с инфузориями. Представление о том, что виды с одинаковыми потребностями, занимающие одну и ту же экологиче-

скую нишу, не могут устойчиво сосуществовать, стало восприниматься как одно из основных экологических правил и получило название "принципа конкурентного исключения» или «принципа Гаузе (Вольтерры-Гаузе)»⁹⁸. Уже в самой формулировке этого принципа заключается основной механизм, позволяющий избежать его действия – различный характер использования видами ресурсов, то есть разделение их экологических ниш. При существовании видов в разных нишах выполняется условие, вытекающее из модели Вольтерры - сосуществование конкурентов возможно, если внутривидовая конкуренция сильнее межвидовой, то есть каждая популяция должна подавлять свой собственный рост больше, чем она подавляет рост своего конкурента.

Исследованиям конкуренции было посвящено большое число экспериментов и наблюдений в природе результаты которых подтверждают, что конкуренция и разделение экологических ниш действительно существуют (краткий обзор см. Букварева, Алешенко, 2012), причем примеры конкуренции имеются не только между близкими видами, но и между далекими друг от друга таксонами и даже между представителями различных царств природы, например, между росянками и пауками (Jennings et al., 2010).

Поиски механизмов, которые бы позволяли «обойти» принцип конкурентного исключения и сосуществовать видам в природе, сформировали обширную область исследований, включающую эксперименты, наблюдения в природе и математическое моделирование. Предложено более сотни механизмов и несколько вариантов их классификации (Barot, 2004; Chase, 2005; Chesson, 2000; Palmer, 1994; Wilson, 1990; Wright, 2002). Многообразие механизмов, позволяющих избегать конкурентного исключения, можно представить в виде схемы на рис.4.2.2.1-1 (на основании классификации Chesson, 2000).

Виды могут сосуществовать благодаря действию как одного типа указанных на рис. 4.2.2.1-1 механизмов, так и в результате их комбинации. Например, как показал Logeau (2004), пространственная и временная вариабельность среды делают возможным сосуществование «избыточных» видов в локальном местобитании, что в рамках классической модели Лотки-Вольтерры невозможно, и именно наличие этих «избыточных» видов обеспечивает устойчивость сообщества в изменяющейся среде.

Tilman, Pacala (1993) приводят обзор 7 различных гипотез о механизмах сосуществования конкурирующих видов, в результате которых может формироваться положительная связь разнообразия и продуктивности, которая выявляется как в экспериментах, так и при обследовании природных сообществ (см. разделы 3.2.2.2, 3.4.2.2):

- сочетание одного ресурса и одного физического или химического фактора среды, которые варьируют в пространстве;
- два или больше лимитирующих ресурса, которые распределены в пространстве гетерогенно;

⁹⁸ Различные формулировки этого принципа приведены в статье Palmer (1994).

- колебаний факторов во времени;
- сочетание конкуренции и колонизации местообитаний в гетерогенной среде;
- взаимодействие трех трофических уровней;
- агрегированное расселение видов (аналог гетерогенности среды, который создается самими организмами);
- конкурентная идентичность видов, аналог нейтральной теории.



Рис.4.2.2.1-1. Группы основных механизмов, позволяющих нейтрализовать действие принципа конкурентного исключения.

Конкуренция как механизм формирования ниш

Теорию ниш можно считать одним из ключевых компонентов экологии сообществ. Основным фактором, который формирует структуру ниш в сообществе, традиционно считается соотношение внутривидовой и межвидовой конкуренции.

Теория предсказывает, что *внутривидовая* конкуренция за один ресурс должна способствовать *расширению* ниши и даже ее *разделению* ниши на суб-ниши через направленный или дизруптивный отбор. Это способствует увеличению внутривидовых вариаций и экологическому полиморфизму. Несколько экспериментальных тестов подтвердили, что при усилении внутривидовой конкуренции происходит рост вариаций (см. Svanback, Bolnik, 2007). В экспериментах усиление внутривидовой конкуренции имитируется с помощью увеличения плотности популяций. Например, показано, что при повышении плотности дрозофилы быстрее развивают устойчивость к токсическим добавкам в пищу, что интерпретируется как расширение ниши (Bolnik, 2001). В экспериментах с трехиглой колючкой Svanback, Bolnik (2007) показали, что при увеличении плотности рыб в садках происходит быстрое расширение пищевой ниши за счет изменения поведения (см. ниже, раздел 4.2.3.2). Некоторые наблюдения в природе, в частности за жабами и каланами, также подтверждают, что внутривидовая конкуренция усиливает внутривидовые вариации в использовании ресурсов (см. Agashe, Bolnik, 2010).

Межвидовая конкуренция, наоборот, теоретически должна приводить к *сужению* ниш и к их *расхождению* на оси факторов среды. Наиболее ярко это проявляется в явлении межвидового смещения признаков, когда ниши конкурирующих видов при совместном обитании расходятся дальше, чем при их раздельном обитании расходятся по разным нишам (см. обзор Dayan, Symberloff, 2005). При ослаблении или отсутствии межвидовой конкуренции наблюдается увеличение фенотипической изменчивости, известное как явление «высвобождения признака», что свидетельствует о расширении экологических ниш (см. раздел 3.3.1).

«Правило лимитирующего сходства» пытается ответить на вопрос, какова максимальная степень перекрытия ниш, которая позволяет видам сосуществовать, деля одномерный ресурс. 40 лет назад для модификаций модели Лотки-Вольтерры было показано, что вероятность сосуществования видов достаточно велика, если средние значения функций потребляемых ими ресурсов различаются не меньше, чем на величину стандартного отклонения этих функций (May, MacArthur, 1972)⁹⁹. Позже Мэй также показал, что чем сильнее перекрываются ниши видов, тем меньше диапазон условий, в которых они могут сосуществовать (цит. по Бигон и др., 1989). С тех пор это правило принципиально не изменилось, несмотря на разработку все более изощренных моделей (Szabo, Mezena, 2005).

«Правило разнообразия лимитирующих факторов» рассматривает разделение видами многомерного нишевого пространства. Самый простой вариант сосуществования видов – использование ими разных ресурсов, когда ниши не перекрываются. В более сложном случае все виды используют один и тот же набор ресурсов, но лимитирующими для разных видов оказывают разные ре-

⁹⁹ Допустимая степень перекрытия ниш увеличивается в нестабильной среде (см. раздел 3.2.3)

сурсы. Каждый вид ограничен своим ресурсом, то есть менее эффективен при низкой концентрации того ресурса, которого ему нужно больше всех, чтобы увеличивать численность (Petersen, 1975) или каждый вид в большей степени потребляет тот ресурс, который больше ограничивает его собственный рост (Tilman, 1982). В соответствии с этим правилом, принцип конкурентного исключения в одной из формулировок гласит, что число видов, неограниченно долго сосуществующих с постоянными численностями в гомогенном неменяющемся местообитании, не может превышать числа плотностнозависимых факторов, лимитирующих развитие их популяций (Гиляров, 2010).

Конкурентное исключение – правило или исключение из правил?

Но можно ли считать имеющиеся факты о действии конкуренции в природе и в экспериментах доказательством действия принципа конкурентного исключения и невозможности сосуществования видов в одной экологической нише? Принцип конкурентного исключения и представление о разделении ниш, как о необходимом условии сосуществования видов, оказались гипотезами, которые практически невозможно ни опровергнуть, ни доказать (Бигон и др., 1989; Гиляров, 2002; Пианка, 1981). С одной стороны, само по себе обнаружение дифференциации ниш между сосуществующим видами не является доказательством того, что эти различия необходимы или достаточны для их долговременного сосуществования. С другой стороны, отсутствие разделения ниш в природе невозможно доказать, так как даже в том случае, когда различия ниш не выявлены, всегда можно утверждать, что они все-же имеются по неучтенным в исследовании параметрам. В целом получается логически порочный круг: описание разных видов производится на основании различий между ними, а из того факта, что виды различаются, делается вывод о том, что эти различия – необходимое условие для их сосуществования.

Принцип конкурентного исключения противоречит наблюдаемому многообразию живой природы. Как отмечают Миркин и Наумова (2002), принцип конкурентного исключения «работает» либо в экспериментально созданных условиях микрокосма, либо на листе бумаги...». В наиболее яркой форме это несоответствие подчеркнул Хатчинсон на примере планктонного сообщества, где в поверхностном слое воды живут вместе десятки видов микроскопических водорослей и цианобактерий, конкурирующих за крайне ограниченный набор ресурсов – свет, несколько элементов минерального питания и углекислый газ. Тот же вопрос был поставлен и в отношении огромного разнообразия тропических лесов¹⁰⁰ и коралловых рифов (Connell, 1978). Описание многочисленных случаев сосуществования в одном местообитании видов со сходными потребностями привело к формированию в начале 1980-х годов представления о том, что принцип конкурентного вытеснения видов – это не правило, а, скорее, исключение из правил. Вместо него в природе действует «принцип сосуществования». При-

¹⁰⁰ На одном гектаре влажного тропического леса могут расти сотни видов деревьев.

чем последний является эмпирическим обобщением многочисленных наблюдений, в то время как принцип конкурентного исключения – теоретическое следствие простой математической модели и лабораторных экспериментов, условия которых далеки от того, что реально происходит в природе (Гиляров, 2010; Ghilarov, 1984).

Исследования последних лет подтверждают возможность широкого перекрывания ниш разных видов. Так, для тропических и листопадных лесов было показано, что у разных видов деревьев внутривидовая изменчивость выше межвидовой (Clark, 2010; Hubbel, 2005). Например, на юго-востоке США средние значения скорости роста деревьев разных видов, обитающих вместе, примерно одинаково реагировали на межгодовые изменения влажности, причем у каждого вида выявлена очень большая вариабельность реакций отдельных деревьев, намного превышавшая средние различия между видами (рис. 4.2.2.1-2).

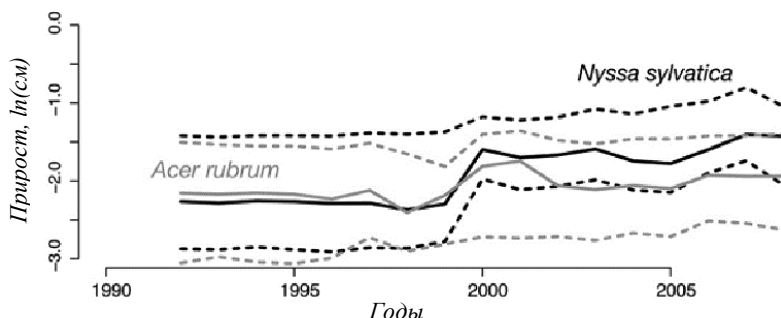


Рис. 4.2.2.1-2. Динамика скорости прироста красного клёна (*Acer rubrum*) и ниссы лесной (*Nyssa sylvatica*). Сплошные линии – средние значения для вида, пунктир – границы 95% вариаций (Clark, 2010).

Практически полное перекрывание ниш обнаружено у травяной и остромордой лягушек в разных частях их ареала (Северцов и др., 1998). Широкое перекрывание ниш выявлено и для инвазийных видов. Например, среди элодей, проникших в Европу, есть два вида с очень сходными экологическими требованиями и широким перекрыванием ниш в течение вегетационного периода (Herault et al., 2008).

Особый интерес представляют так называемые «виды-двойники»¹⁰¹, выявление которых быстро росло последние 20 лет благодаря распространению методов геносистематики. Они обнаружены в различных таксонах животных и в разных географических регионах — от полюсов — до экватора (Bickford et al.,

¹⁰¹ Виды, практически не различимые морфологически, которые ранее считались одним видом, но позднейшие исследования показали, что это разные виды.

2006; Pfenninger, Schwenk, 2007). Описаны случаи, когда после выявления «видов-двойников» прежний вид-генералист оказывался комплексом новых видов-специалистов. Прежде всего, это касается случаев специализации растительноядных насекомых на разных видах растений (Blair et al., 2005; Hebert et al., 2004; Stireman et al., 2005) или специализации насекомых-паразитоидов на личинках разных видов насекомых (Kankare et al., 2005; Smith et al., 2006), то есть определяется видовым разнообразием хозяев. В этих случаях различие экологических ниш видов-двойников очевидно. Однако часто после описания «видов-двойников» удается выявить лишь незначительные экологические различия между ними (см., например, Орлов, 2007). Описаны также практически идентичные в экологическом плане «виды-двойники», например, осы, опыляющие один вид инжира (Molbo et al., 2003).

«Нейтральная» теория

Наиболее радикальным «путем обхода» принципа конкурентного исключения можно считать «нейтральную теорию». Накопление данных о возможности сосуществования экологически близких видов привело к мысли, что виды могут сосуществовать не в силу *различий*, а в силу *сходства* своих характеристик. Как отмечает Гиляров (2007), эту идею высказывали Раменский и Глисон еще в 1920-е гг. Гиляров (1981) тоже предположил, что исследованные им два близких вида дафний, живущие в одном озере, сосуществуют именно в силу сходства их экологических характеристик – было показано, что их сезонная динамика плодовитости и численности практически идентична, то есть контролируется одними и теми же факторами. В начале 2000-х гг. Hubbell (2001) и Bell (2000, 2001) независимо друг от друга предложили нейтральную теорию¹⁰², которая бурно развивалась последние 10 лет и была наиболее часто моделируемой и тестируемой в природе концепцией (Doncaster, 2009; Clark, 2008; Gaston, Chown, 2005), хотя многие специалисты выступают против нее (Clark, 2008).

Нейтральная теория рассматривает локальное сообщество как часть окружающего мета-сообщества, из которого в него постоянно мигрируют виды – по аналогии с концепцией равновесия в теории островной биогеографии МакАртура-Вильсона. В локальном сообществе имеется некоторое постоянное число мест, которые могут быть заняты особями разных видов. Все особи независимо от их видовой принадлежности имеют равные шансы на выживание в каждой точке пространства (это свойство называется «нейтральностью» или «функциональной эквивалентностью» видов). Структура локального сообщества формируется как результат баланса скоростей смертности, рождаемости, миграции и видообразования, свойственных разным видам. Видовой состав при этом может меняться – происходит случайный процесс замещения видов (так называемый «экологический дрейф»). В нейтральных моделях имеется сильная конкуренция

¹⁰² Очерк истории развития нейтральной теории можно найти у Chave (2004).

между особями за места в сообществе, но исход этой конкуренции не зависит от видовых характеристик.

Многие экологи считают, что функциональная эквивалентность видов в нейтральных моделях противоречит основным представлениям экологии (Chave, 2004; Gaston, Chown, 2005), но Hubbell (2005) подчеркивает, что эквивалентность следует понимать не как идентичность свойств видов, а как равные шансы на успех у видов с разными экологическими характеристиками в результате разнонаправленного отбора в многовидовых сообществах. Модели подтверждают, что виды с различающимися характеристиками могут достигать экологической эквивалентности в игре с нулевой суммой (Doncaster, 2009).

Основным методом проверки нейтральной теории в природе является анализ соответствия между данными о природных сообществах и предсказанными нейтральными моделями пространственными распределениями и относительным обилием видов. Для некоторых сообществ нейтральная теория объясняет распределения обилия видов, лучше, чем нишевая (Bell et al., 2006; Holyoak, Loreau, 2006; Volkov et al., 2007), для других — хуже (McGill et al., 2006). Однако как показывают последние модели, характер распределений не может однозначно указывать на характер механизмов, так как сходные распределения видового разнообразия получаются и в нейтральных, и в нишевых моделях (Adler et al., 2007; Chase, 2005; Chave et al., 2002). В природе тоже зафиксированы случаи, когда при очевидном расхождении видов по нишам распределение их относительного обилия совпадает с предсказаниями нейтральной теории (Harpole, Tilman, 2006).

Нейтрально-нишевой континуум условий сосуществования видов

На самом деле нишевая и нейтральная теории не противоречат друг другу. Модели конкуренции на основе уравнений Лотки-Вольтерры показывают, что сосуществование видов может быть результатом как различий между видами, так и их сходства. Исследуя эти возможности, Chesson (2000) выделил два основных типа механизмов сосуществования видов:

- выравнивающие (нейтральные) механизмы, минимизирующие различия между приспособленностями видов;
- стабилизирующие (нишевые) механизмы, усиливающие внутривидовую конкуренцию по мере роста доминирования любого вида, что ведет к снижению скорости его роста.

В одиночку ни выравнивающие, ни стабилизирующие механизмы не могут обеспечить устойчивое сосуществование видов. Оно наиболее вероятно при их определенных комбинациях (Adler et al., 2007; Chesson, 2000). В реальности, скорее всего, действуют и те, и другие механизмы (Adler et al., 2007; Gravel et al., 2006; Herault, 2007), что подтверждается эмпирическими тестами (Holyoak, Loreau, 2006). То есть имеется континуум условий, где между крайними вариантами находятся различные сочетания выравнивания и стабилизации. В зависимости от преобладания тех или иных механизмов, исследователи выделяют два

типа сообществ: а) сформированные прежде всего механизмами разделения ниш; б) сформированные механизмами расселения организмов (Гиляров, 2010). Тяготение сообщества к тому или иному типу определяется особенностями видов, условиями среды, стадией развития сообщества. Интересно, что поскольку устоявшихся подходов к оценке значимости нейтральных и нишевых механизмов пока нет, интерпретации действия сходных факторов разными исследователями иногда могут быть противоположными. Например, Шереметьев и Гамалей (2009) на основании того, что в аридных условиях сообщества растений состоят из стрессоустойчивых видов со сходным водным режимом, делают вывод, что их видовой состав определяется прежде всего экотопическим отбором, не связанным с конкурентными отношениями. В зонах с более влажными условиями экотопический отбор ослабевает, а конкурентные отношения усиливаются – происходит расхождение видов по нишам. Поэтому здесь сообщества представлены видами с разными характеристиками водного обмена. Противоположным образом интерпретирует действие фактора неблагоприятной среды Chase (2007), сравнивая видовое разнообразие пресноводных прудов. Периодическое пересыхание прудов, по его оценке, создает экологический «фильтр», преодолеть который могут лишь немногие виды, способные выживать в таких условиях. Поэтому в пересыхающих прудах обнаруживается сходный набор видов, что автор интерпретирует как действие детерминистических (нишевых) механизмов (Chase, 2007). По мере улучшения условий возрастает вероятность случайной колонизации прудов разными видами. В результате возникают множественные варианты видовой структуры сообществ, сообщества разных прудов существенно различаются по видовому составу (высокое бета-разнообразие). Это автор интерпретирует как указание на преобладание случайных (нейтральных) механизмов в формировании сообществ (Chase, 2010).

В качестве одного из подходов, объединяющего нейтральные и нишевые механизмы, стоит упомянуть «концепцию возникающих групп» (Herault, 2007), предполагающую, что в сообществе имеются группы видов, которые достаточно экологически близки для нейтрального поведения, имеют сходные функциональные ниши и конвергентные экологические стратегии¹⁰³. Внутри таких групп работают прежде всего нейтральные механизмы, между группами — нишевые. Аналогичным образом можно объяснить и существование функциональных групп, внутри которых степень перекрытия ниш видов велика. Интересно, что в одной из моделей конкурирующих видов с нишами расположенными на одной оси, вопреки ожиданию авторов, виды распределялись не равномерно, а именно группами, причем, чем больше была ширина ниш видов внутри групп, тем больше было расстояние между группами (Scheffer, van Nes, 2006).

¹⁰³ Автор подчеркивает, что выделяемые группы не тождественны понятиям гильдий и функциональных групп видов

4.2.2.2. Соотношение оптимизации с нишевыми и нейтральными механизмами формирования сообществ

Многочисленные модели, исследующие механизмы, нейтрализующие конкурентное исключение (рис. 4.2.2.1-1), доказывают, что виды с определёнными характеристиками могут сосуществовать, но не отвечают на вопрос, почему характеристики видов именно таковы, что позволяют сосуществовать наблюдаемому числу видов. Вопрос, почему видов именно столько, сколько наблюдается в природных сообществах, остается открытым. К тому же, подавляющее большинство моделей, рассматривающих динамику видов в сообществах, пытается решить этот вопрос на уровне отдельных видов, пусть и взаимодействующих. Сообщество, как самостоятельная система с собственными закономерностями развития, при этом рассматривается редко. Подход, интегрирующий процессы на популяционном и ценотическом уровне, в этой ситуации мог бы принести пользу. Таким дополнительным подходом может служить принцип оптимального разнообразия биосистем.

Нишевые, нейтральные и оптимизационные механизмы не противоречат, а дополняют друг друга, надо лишь определить диапазоны их действия и соотношение в разных условиях. Очевидно, что в разных местообитаниях (условиях) и на разных стадиях развития сообществ, а также в зависимости от особенностей составляющих их видов (например, их тяготения к г- или К- стратегиям), разные механизмы могут иметь разное значение.

Попытаемся в самом общем виде определить соотношение этих групп механизмов в зависимости от условий среды (с ограничениями наших моделей, см. раздел 3.1). Рассмотрим простейший вариант стационарного сообщества, состоящего из видов с одинаковыми характеристиками, в осях мощности потока ресурса и степени нестабильности среды. В этом мысленном эксперименте у видов могут изменяться только ширина ниши и потребление ресурса.

Для наглядности разделим пространство условий в осях «ресурс - стабильность» на ячейки (рис. 4.2.2.2-1). Предположим, что диапазон параметра поступающего ресурса D во всех ячейках одинаков, например, размер кормовых частиц везде колеблется от 1 до 2 мм (на рис. этот диапазон соответствует суммарной ширине ниш в каждой ячейке). Однако стабильность поступления ресурса различна (она определяется так же, как в модели с расхождением популяций по нишам, см. раздел 2.2.4.2): в стабильных условиях (левый ряд ячеек) на каждом шаге развития популяция получает частицы разных размеров, в нестабильных (правый ряд) – только одного размера и каждый раз – разного. В ячейках существуют популяции разных видов с оптимальной шириной ниши (D^*), кроме ячейки 3, где ширина ниши неоптимальна (см. ниже). Обозначим объем поступающего ресурса как R (он увеличивается от нижнего ряда ячеек к верхнему), R^* – объем ресурса, необходимый для популяции с оптимальной шириной ниши, $R_{\min}$ – минимальный объем ресурса, на котором может существовать популяция.

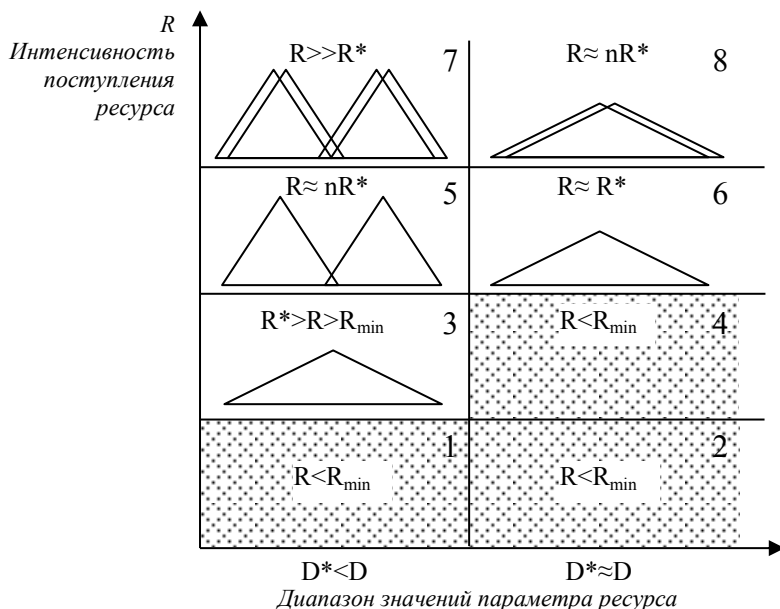


Рис. 4.2.2.2-1. Варианты распределения ниш в зависимости от соотношения объема доступного ресурса и степени нестабильности среды. R — ресурс, поступающий в каждую ячейку; R^* — ресурс, необходимый для существования популяции с оптимальной в данной ячейке шириной экологической ниши, $R_{\min}$ — минимальный ресурс, на котором может существовать популяция; D — диапазон значений параметра ресурса, D^* — оптимальная в данной ячейке ширина экологической ниши. Треугольники схематично обозначают фенотипические распределения популяций, соответствующие ширине ниши.

В соответствии с принципом оптимального разнообразия, в нашей схеме число видов и ширина их ниш определяются процессами оптимизации разнообразия в имеющихся условиях среды: оптимальная ширина ниши D^* определяется степенью нестабильности среды, оптимальное число видов определяется степенью нестабильности среды и объемом доступного ресурса, а проще говоря, тем, сколько видов с оптимальной в данных условиях шириной ниши может существовать на поступающем ресурсе. При крайне низких показателях поступления ресурса ($R < R_{\min}$, ячейки 1 и 2) не может существовать ни один вид, даже в стабильной среде. При увеличении ресурса (ячейки 3 и 4) его хватает только на существование одного вида в стабильной среде, но этот вид вынужден в столь скудной среде иметь более широкую, чем оптимальная, нишу, что-

бы обеспечить себя ресурсами ($R^* < R < R_{\min}$ ячейка 3)¹⁰⁴. При еще большем поступлении ресурса могут существовать несколько видов (показаны два) в стабильной среде ($R \approx nR^*$, ячейка 5) и один — в нестабильной ($R \approx R^*$, ячейка 6), так как существование в нестабильной среде требует больших затрат ресурса. И, наконец, при еще большем количестве ресурса могут существовать много видов (показаны 4) в стабильных условиях ($R \gg R^*$, ячейка 7) и небольшое число видов (показаны два) — в нестабильных (ячейка 8).

Возникает вопрос — почему в нашей схеме при росте поступления ресурса увеличивается число видов, а не растет численность одного вида-победителя? Если рассуждать на уровне отдельных видов, это кажется нелогичным. Но при переходе на уровень сообщества картина становится другой. В соответствии с принципом оптимального разнообразия, наиболее эффективно используют ресурсы среды сообщества с оптимальным числом видов. Многочисленные эксперименты показали, что при искусственном снижении числа видов функционирование сообществ ослабевает (см. раздел 3.4.2.2). Поэтому сообщество, в котором один вид вытеснит все другие, будет менее эффективно использовать поступающий ресурс, и, в конце концов, может быть само вытеснено другим более оптимальным сообществом за счет механизмов, сходных со сменой сукцессионных стадий.

Заполнение ячеек оптимального лицензионного пространства в реальном обществе идет за счет нишевых и нейтральных механизмов взаимодействия вселяющихся в него видов. Рассмотрим, каким может быть их соотношение в разных условиях среды.

Если ресурса очень много (ячейка 7), в одной нише могут существовать несколько видов со сходными потребностями и видовой состав, во многом, будет определяться нейтральными механизмами. Эту ячейку можно сопоставить с условиями тропического леса, на примере которого и была разработана нейтральная теория. Аналогичную картину можно ожидать также в очень стабильной среде при среднем количестве ресурса. Результаты нашего моделирования (модель 2.2.4.2) подтверждают эту возможность. При одном и том же количестве ресурса по мере стабилизации среды показатель перекрывания ниш¹⁰⁵ растет (рис. 4.2.2.2-2 А), хотя ширина ниш сужается (рис. 4.2.2.2-2 Б). Можно было бы ожидать, что при стабилизации среды степень перекрывания ниш будет уменьшаться, но этого не происходит, так как эффект от роста числа видов сказывается на величине перекрывания ниш сильнее, чем от сужения ниш.

Если ресурса очень мало (ячейка 3), то разделения ниш не происходит, так в ячейке выживает только один вид. Эти условия можно сопоставить с экстре-

¹⁰⁴ Теоретическое обоснование расширения ниши по мере сокращения объема ресурса см. Пианка, 1981.

¹⁰⁵ Показатель перекрывания ниш вычислялся по формуле $\frac{\sqrt{d} * N}{n}$, где d — средняя дисперсия фенотипических распределений видов, N — число видов, n — число ячеек на оси ресурса.

мальными местообитаниями, например, аридными, и считать, что здесь видовой состав и структура сообществ определяются, прежде всего, устойчивостью видов к абиотическим факторам («абиотические фильтры»). Это соответствует абиотической модели фитоценоза Миркина (см. раздел 3.2.1) и рассуждениям Шереметьева и Гамалея (см. выше раздел 4.2.2.1, в конце). Чернов (1991) также подчеркивал, что в максимально суровых условиях севера наиболее важны абиотические факторы, а в более благоприятных зонах их роль снижается, уступая место ценотическим отношениям. Правомерность этого предположения поддерживают результаты экспериментов с сообществами растений на почвах разным количеством питательных веществ, в которых на наиболее бедных почвах зависимость между продуктивностью и числом видов пропадала (см. раздел 3.4.6.1).

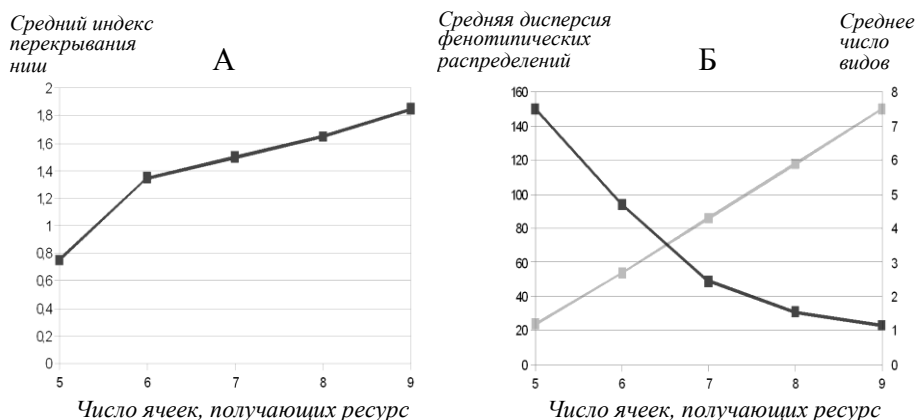


Рис. 4.2.2.2-2. А) Увеличение перекрывания ниши по мере стабилизации среды. Б) Изменение оптимальных значений числа видов (серая линия) и ширины ниши (черная линия). Показатель ширины ниши – дисперсия фенотипических распределений). Показатель степени стабильности среды – число ячеек, получающих ресурс на каждом шаге моделирования.

Расхождение видов по нишам в наиболее явном виде может происходить в ячейке № 5, где оптимальная ширина ниши меньше доступного диапазона параметра ресурса ($D^* < D$) и поступающего ресурса хватает для небольшого числа видов ($R = nR^*$). Условие, при котором конкуренция в максимальной степени влияет на формирование сообщества, можно записать так: $D/D^* \approx R/R^*$ – то есть число оптимальных ниш, которые «помещаются» в этом местообитании, разделив диапазон параметра ресурса, и число видов, которые могут существовать на имеющемся количестве ресурса, примерно одинаково.

Таким образом, преобладание нейтральных или нишевых механизмов в формировании структуры сообществ в нашей схеме определяется не просто

«богатством» и стабильностью среды, а соотношением этих характеристик с оптимальными параметрами лицензионного пространства, то есть соотношениями D/D^* и R/R^* (рис. 4.2.2.2-3). Выше зоны примерного равенства $D/D^* \approx R/R^*$ (где мы ожидаем наиболее явного проявления конкуренции) мощный поток ресурса в среде допускает существование гораздо большего числа видов, чем имеющееся число оптимальных ниш. Здесь можно ожидать преобладания нейтральных механизмов в формировании сообщества. Ниже зоны $D/D^* \approx R/R^*$, наоборот, число видов, обеспеченных ресурсом, существенно меньше числа оптимальных ниш, из-за чего некоторые из них вообще могут остаться пустыми. Поэтому конкуренция в этой зоне, вероятно, тоже будет слабой, а главную роль в формировании сообщества будут играть «абиотические фильтры». В зоне, прилежащей к нулю, где объема и диапазона ресурса хватает только для крайне ограниченного числа видов, вероятно, можно встретить примеры конкурентного исключения.



Рис. 4.2.2.2-3. Схема преимущественного действия основных механизмов формирования видового состава в зависимости от соотношения числа оптимальных ниш и числа видов, которые могут существовать на имеющемся ресурсе.

В случае формирования групп экологически сходных видов внутри сообществ, которые в нашей схеме возможны в «богатой» и стабильной среде. В соответствии с концепцией Herault (2007) внутри групп действуют преимущественно нейтральные механизмы, между группами – нишевые. Аналогичные

процессы могут происходить и внутри функциональных групп видов¹⁰⁶. К этому можно добавить, что число видов внутри групп и число самих групп может определяться оптимизационными механизмами, но на разных уровнях иерархической структуры сообщества.

В соответствии с результатами нашего моделирования, оптимальные значения разнообразия зависят не только от условий среды, но и от характеристик видов (см. раздел 2.3), поэтому в ходе формирования видового состава сообщества, смены сукцессионных стадий, микроэволюционных и эволюционных процессов может происходить существенная модификация оптимальных значений разнообразия. Очевидно, что реализованная структура ниш в сообществе, во многом, определяется соотношением видов-доминантов и малочисленных видов, а также соотношением видов-генералистов и специалистов. Например, существенное влияние на оптимальные показатели числа видов и ширины их ниш должно оказывать формирование в сообществе структуры ниш, описанной в модели Шенброта (1986), когда наибольшую ширину ниш имеют виды в центральной области нишевого пространства сообщества (ядро сообщества), а на периферии расположены более узкие ниши специализированных видов. Такая структура была выявлена для ряда сообществ, в частности, для сообществ псаммофильных инфузорий литорали Белого моря (Азовский, 1989 б). При этом ядра сообществ (устойчивые комплексы доминантов) представлены видами с комплементарными нишами, а ранг вида в сообществе (то есть его относительная численность) обратно связан с суммарным перекрыванием его ниши с нишами других видов (Азовский, 1989 б). На данном этапе работы мы не рассматриваем влияние формирования подобных структур на оптимизацию показателей разнообразия. Этот вопрос является одним из направлений дальнейших исследований.

На основании принципа оптимального разнообразия можно предложить следующую схему совместной работы различных механизмов формирования видовой структуры сообществ:

- 1 – параметры лицензионного пространства (число и ширина ниш) определяются оптимальными значениями видового и внутрипопуляционного разнообразия в соответствии с объемом доступного ресурса, степенью стабильности среды и эволюционным уровнем биоты;
- 2 – при формировании сообщества происходит заполнение ячеек лицензионного пространства в ходе взаимодействия видов, вселяющихся из регионального пула; преобладание нейтральных или нишевых механизмов определяется соотношением количества ресурса и диапазона значений его параметра с оптимальными параметрами лицензионного пространства:
 - конкуренция в максимальной степени влияет на формирование сообщества, если число оптимальных ниш, которые «помещаются» на имеющемся

¹⁰⁶ О функциональных группах видов см. в разделе 3.4.2.2.

диапазоне значений параметра ресурса, примерно равно оптимальному числу видов, которые могут существовать на имеющемся количестве ресурса;

- в очень «богатой» среде, где мощный поток ресурса допускает существование гораздо большего числа видов, чем число оптимальных ниш, определяемых диапазоном значений параметра ресурса, действуют преимущественно нейтральные механизмы;
- в скудной (суровой) среде, где число видов, обеспеченных ресурсом, существенно меньше числа оптимальных ниш, «помещающихся» на данном диапазоне ресурса, действуют преимущественно «абиотические фильтры» и часть ниш может оказаться пустой.

Таким образом, можно предположить, что разделение ниш в определенном диапазоне условий не является обязательным механизмом формирования видового разнообразия сообществ.

Как мы упоминали выше, в соответствии с теорией конкуренции считается, что виды могут сосуществовать вместе только в том случае, если их ниши различаются. На основании этих рассуждений было выдвинуто предположение, что высокое видовое разнообразие, например, в тропиках, формируется благодаря тому, что виды в этих условиях могут специализироваться и иметь узкие ниши. Но, высказывалось также и противоположное предположение, что, возможно, сужение ниш с севера на юг – это не причина большого числа видов, а следствие (Vazquez, Stevens, 2004).

В предложенной нами схеме число видов в сообществе и ширина их ниш определяются, прежде всего, фактором оптимизации разнообразия, а конкуренция и расхождение видов по нишам модифицирует эту структуру в зависимости от условий среды, характеристик видов в региональных пулах, стадии развития коадаптивных комплексов видов и т.д.

Причем, как показывают наши модели, оптимизация числа видов в сообществе может происходить и без расхождения видов по нишам (модель 2.2.3, вывод 1 в разделе 2.3). Это предположение подтверждается приведенными в предыдущем разделе (4.2.2.1) фактами сосуществования видов с сильно перекрывающимися или практически идентичными нишами. Еще одним примером может служить описанное Орловым (2007) образование у тропических лягушек целых «сообществ» симпатрических видов-двойников, которые различаются лишь небольшими деталями поведения и экологии. Можно задать вопрос: какой фактор может быть ведущим при формировании таких комплексов – разделение ниш или оптимизация разнообразия. С нашей точки зрения, представляется маловероятным, чтобы трудноуловимые различия в экологии этих видов могли сыграть роль энергетически значимого двигателя процесса видообразования. Возможно, более значимым фактором здесь является оптимизация видового разнообразия, когда в стабильной и «богатой» среде один вид распадается на несколько и, тем самым, оптимизируется число видов в сообществе. Чем же в таком случае определяются незначительные различия ниш у видов - «экологи-

ческих двойников»? Они могут быть результатом случайного сочетания разнообразных факторов, которые действовали в истории данных видов. Например, показано, что небольшие различия ниш упомянутых ранее травяной и остро-мордой лягушек обусловлены не их конкуренцией в составе современных сообществ, а спецификой их исторического развития (Северцов и др., 1998; Северцов, 2001). Многообразие факторов, влияющих на ход формирования видов настолько велико, что вероятность возникновения абсолютно экологически идентичных видов практически равна нулю, те или иные экологические различия видов всегда будут присутствовать. Но в существенном диапазоне условий они не являются ведущим фактором формирования структуры сообщества, а лишь – факультативным дополнением, которое, впрочем, может давать некоторые преимущества сообществу благодаря эффектам «комплементарности» и «асинхронности» (см. раздел 3.4.2.1).

4.2.3.

Механизмы оптимизация ширины популяционных ниш и разнообразия симпатрических внутривидовых форм



4.2.3.1. Внутри- и межфенотипический компоненты оптимизации ширины популяционной ниши

В соответствии с принципом оптимального разнообразия, при стабилизации среды вектор оптимизации внутрипопуляционного фенотипического разнообразия направлен в сторону его уменьшения, сужения экологических ниш и специализации. При дестабилизации – в сторону увеличения внутрипопуляционного разнообразия, расширения экологических ниш, деспециализации. В разделах 3.2.3. и 3.3.1 были приведены некоторые примеры соответствия этих предположений закономерностям изменения внутрипопуляционного разнообразия и ширины ниши популяций, которые наблюдаются в природе и в экспериментах.

Как отмечено выше (раздел 3.2.3.1), ширина ниши популяции определяется межфенотипическим и внутрифенотипическим компонентами, то есть фенотипическим разнообразием особей и шириной зоны их экологической толерантности (шириной «индивидуальных ниш»¹⁰⁷). Если ширина ниши определяется в основном межфенотипическим компонентом, то популяция состоит из большого количества специализированных особей, эффективных в разных условиях или потребляющих ресурсы в своем диапазоне. Если же в основном работает внутрифенотипический компонент – разнообразие фенотипов в популяции не-

¹⁰⁷ Под «индивидуальными нишами» далее везде понимается ширина зоны индивидуальной толерантности особей к факторам среды.

велико, но каждый из них может функционировать в широком диапазоне условий. Расширение ниши может происходить двумя основными путями:

- за счет внутрифенотипического компонента, т.е. расширения «индивидуальных ниш» (рис. 4.2.3.1-1, b); этот путь предсказывают некоторые модели (одним из первых на это указал Roughgarden, 1972), предполагающие, что особи, использующие весь доступный спектр ресурса (ВФК=ШПН на рис.), имеют максимальный шанс на выживание;

- за счет увеличения разнообразия фенотипов, то есть межфенотипического компонента, что соответствует гипотезе вариации ширины ниш Ван-Валена (1965), (рис. 4.2.3.1-1, d).

Очевидно, что противоположные изменения будут вести к сужению ширины популяционной ниши.

Bolnik et al. (2010) предлагают еще и третий путь модификации ниши – «гипотезу индивидуального высвобождения», то есть расширение индивидуальных ниш без расширения популяционной ниши. Это может происходить, если доступность жертв сокращается и особи вынуждены расширять свои ниши, чтобы обеспечить себя достаточным количеством пищи (рис. 4.2.3.1-1, c).

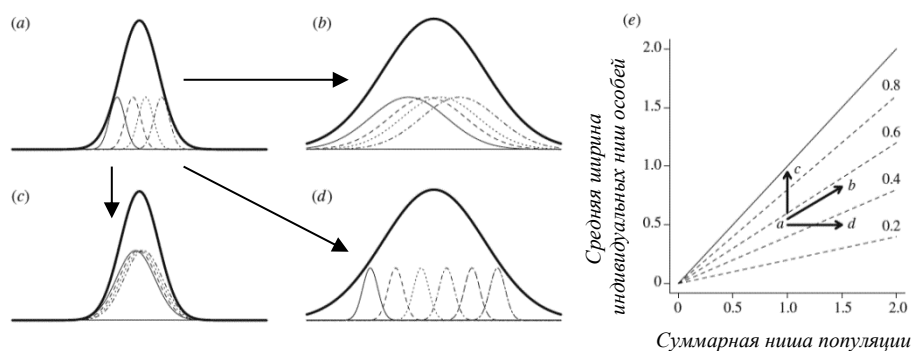


Рис. 4.2.3.1-1. Три возможных формы «экологического высвобождения». Начальная популяция «а» при освобождении от вида-конкурента может расширять свою нишу за счет внутрифенотипического компонента ВФК (b) или межфенотипического компонента МФК (d), или расширять индивидуальные ниши без расширения суммарной ниши популяции (c). Справа показаны эти три варианта в осях ширины индивидуальных ниш (внутрифенотипический компонент, МФК) и суммарной ширины популяционной ниши (ШПН). Поскольку $ШПН = МФК + ВФК$, Все популяции оказываются ниже линии $ШПН = ВФК$.

Соотношение межфенотипического и внутрифенотипического компонентов ширины ниши зависит от эволюционного уровня организмов и их экологической стратегии. Так, Levins предположил, что различия в мобильности и способности к поддержанию гомеостаза определяют степень гетерогенности среды

для организмов (при этом речь может идти как о временной, так и пространственной гетерогенности) Мелкие, сидячие и не способные к эффективному гомеостазу организмы воспринимают среду как мозаику различных условий, а крупные, мобильные и обладающие развитыми системами внутреннего гомеостаза, – как более однородную среду. Для первых выгодно производство набора различных фенотипов с относительно узкими зонами индивидуальной толерантности, а для вторых – универсальных фенотипов с широкими «индивидуальными нишами» (см.: Selander, Kaufman, 1973). Поэтому предполагается, что генетический полиморфизм должен быть более распространен среди мелких, сидячих и менее продвинутых в эволюционном плане организмов, чем среди крупных, мобильных и более продвинутых организмов, что находит некоторое подтверждение в том факте, что гетерозиготность у тетрапод составляет около 6%, а у беспозвоночных – около 15% (Selander, Kaufman, 1973). Эта закономерность соответствует нашему предположению о том, что повышение эволюционного уровня организмов, выражающееся в расширении индивидуальной зоны толерантности, ведет к снижению оптимальных уровней фенотипического разнообразия внутри популяции (см. раздел 2.3, вывод 7).

Другим фактором, который определяет соотношение внутри- и межфенотипических компонентов, является интенсивность эволюционного компромисса между разнонаправленными адаптациями (trade-off) индивидуальных признаков по отношению к данному измерению ниши, например, компромисс между адаптациями к использованию разных видов корма, как, например, при специализации рыб на кормлении у дна или в толще воды, или при специализации ящериц и птиц на поимке добычи разного размера. Эта индивидуальная специализация может быть связана с различными морфологическими особенностями, так и быть в основном поведенческой, как в исследованиях кокосовых выюрков (Werner, Sherry, 1986) или колюшки (Bolnick et al., 2003, 2010). Трейд-офф не позволяет особям быть одинаково эффективными в отношении всего спектра ресурсов (примеры трейд-оффа в выборе стратегии питания приведены в обзоре Bolnick et al., 2003). Поэтому в природе следует ожидать повышения разнокачественности особей в популяциях в тех случаях, когда ширина индивидуальной ниши ограничена сильным трейд-оффом признаков.

Bolnick et al. (2003) сравнили внутрифенотипический компонент с шириной популяционной ниши у разных видов. К сожалению, количественные данные нашлись только для 18 видов (среди них - растения, моллюски, насекомые, рептилии, птицы, млекопитающие). Соотношение ВФК/ШПН оказалось существенно смещенным к 1, то есть к ситуации, когда популяция состоит из особи-генералистов, ширина индивидуальных ниш которых практически равна ширине популяционной ниши. Среди проанализированных 18 видов ширина ниши определялась, прежде всего, внутрифенотипическим компонентом (рис. 4.2.3.1-2).

Ряд теоретических моделей на основе предположения, что особи-генералисты имеют доступ к более широкому спектру ресурсов и поэтому более жизнеспособны, предсказывают, что популяционная ниша должна расширяться,

прежде всего, за счет внутрифенотипического компонента, а не за счет увеличения разнообразия особей (см. Bolnik et al., 2007). Одним из примеров, подтверждающих это, является исследование Roughgarden (1974) одной из карибских популяций анолисов, в которой ширина ниши определяется, прежде всего, внутрифенотипическим компонентом, и лишь на 1,4% - межфенотипическим.

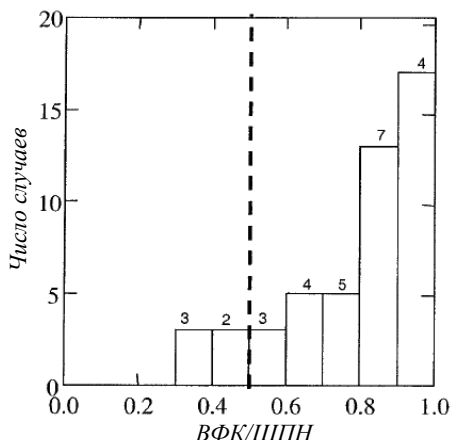


Рис. 4.2.3.1-2. Распределение числа работ по выявленному соотношению внутрифенотипического компонента (ВФК) к суммарной ширине популяционной ниши (ШПН) в обзоре (Bolnik et al., 2003). Цифры над столбиками показывают число видов, для которого выявлено данное соотношение.

Однако имеются и многочисленные примеры существенного фенотипического различия особей, то есть формирования ширины популяционной ниши за счет межфенотипического компонента. Как мы отмечали ранее, гипотезу о том, что ширина популяционной ниши определяется фенотипической разнокачественностью особей, выдвинул Van Valen (1965)¹⁰⁸ и позже эту возможность теоретически подтвердил Roughgarden (1972). Дальнейшие эмпирические исследования этой проблемы дали свидетельства как в пользу, так и против этой гипотезы (см. обзор Bolnik et al., 2003). Однако в целом имеющиеся данные показывают, что разнокачественность особей в популяциях – широко распространенное явление во многих таксонах позвоночных и беспозвоночных животных (моллюски, ракообразные, насекомые, рыбы, пресмыкающиеся, земноводные, птицы, млекопитающие). «Индивидуальная специализация» в использовании ресурсов, то есть разнообразие фенотипов по этому признаку, задокументировано для популяций более, чем 100 видов (Bolnik et al., 2003). Например, межфенотипический компонент определяет около 50% ширины ниши в выборе типов кормового поведения кокосовых вьюрков (Werner, Sherry, 1986) и более 60% популяционной ниши в популяции моллюска *Nucella* (см.: Bolnik et al., 2003). Bolnick et al. (2007) с помощью анализа данных 5 исследований популя-

¹⁰⁸ См. раздел 3.3.1

ций различных животных¹⁰⁹ показали, что одновременно с увеличением ширины популяционной ниши¹¹⁰ увеличивается вариабельность индивидуальных характеристик (рис. 4.2.3.1-3), то есть в популяциях с более широкой нишей увеличивается фенотипическое разнообразие особей.

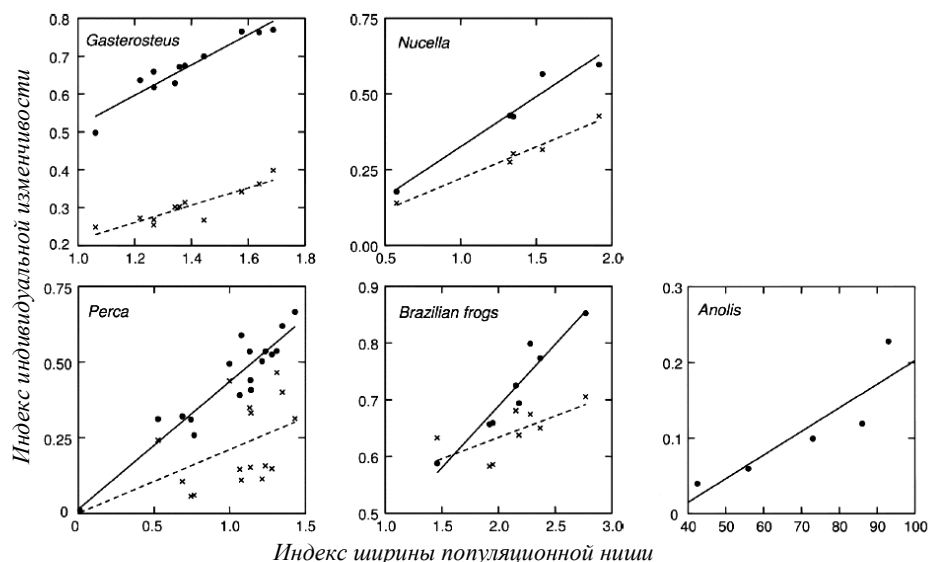


Рис. 4.2.3.1-3. Соотношение индивидуальной изменчивости и ширины популяционной ниши в отношении пищевого спектра (таксономический состав и размеры добычи). Черные кружки – эмпирические результаты, крестики и пунктирные линии – ожидаемые значения в соответствии с «нулевой гипотезой» при которой индивидуальные различия имеют случайный характер внутри данной ширины популяционной ниши (Bolnick et al., 2007).

Таким образом, ширина ниши может «настраиваться» на оптимальные параметры за счет изменения межфенотипического и внутрифенотипического компонентов. В рамках нашей модели оптимизация внутривидового разнообразия и ширины ниши может происходить любым из этих способов или их комбинацией – за счет различного соотношения параметров фенотипического разнообразия потомков и разнообразия размножающихся фенотипов, что мы

¹⁰⁹ Проанализированные работы включали эксперименты с трехиглой колюшкой, сравнение возрастных классов окуня в одном озере, сравнение двух географических популяций брюхоногого моллюска *Nucella*, сравнение популяций нескольких видов лягушек в Бразильской саванне, сравнение островных популяций анолисов.

¹¹⁰ Исследователи сравнивали ширину индивидуальных и популяционных ниш по таксономическому составу и размеру жертв.

интерпретируем как изменение ширины индивидуальной зоны толерантности особей (раздел 2.2.3., рис.2.2.3-1).

4.2.3.2. Оптимизация в ходе экологических процессов

Как было сказано выше, в качестве экологических мы рассматриваем процессы, в ходе которых не изменяется генофонд популяций. «Настройка» ширины популяционных ниш в сообществе при этом может происходить за счет изменения поведения особей или за счет реализации разных траекторий онтогенеза организмов.

«Настройка» ширины ниши за счет изменения поведения особей

Наиболее оперативные изменения ширины популяционной ниши могут происходить за счет изменения поведения животных, как это показано в эксперименте с природными популяциями трехиглой колюшки¹¹¹ в одном из озер Британской Колумбии (Svanback, Bolnik, 2007).

Рыбы из природной популяции были помещены в садки (9 м³) с разной плотностью – по 30 и 90 рыб (эти значения находятся в пределах естественной плотности рыб). Анализ содержания желудков рыб показал, что при увеличении плотности рыб в садках (усилении конкуренции) происходило сужение индивидуальных кормовых ниш рыб (спектр потребляемых ими кормов сокращался), уменьшалось перекрытие индивидуальных ниш, но суммарная популяционная ниша при этом расширялась (рис. 4.2.3.2-1).

В другом похожем эксперименте с колюшкой авторы проверяли изменение ее кормовой ниши в ответ на присутствие или отсутствие видов-конкурентов. В одних садках содержалась только колюшка, в других – колюшка вместе с лососями Кларка или подкаменщиками, а также одновременно с этими двумя видами. После 15 дней рыбы вылавливались и исследовалось содержимое желудков. Оказалось, что отсутствие конкуренции с лососями и подкаменщиками поразному влияет на изменения кормовой ниши колюшки. В первом случае ее популяционная ниша расширялась за счет увеличения выровненности в использовании добычи, при этом ширина индивидуальных ниш практически не изменялась (кроме одного садка). Освобождение от конкуренции с подкаменщиками, наоборот, почти не влияло на суммарную популяционную нишу, а ширина индивидуальных ниш увеличивалась (рис. 4.2.3.2-2), что соответствует гипотезе авторов об «индивидуальном высвобождении».

¹¹¹ Колюшка проявляет существенную индивидуальную специализацию в северных озерах (см. Bolnick et al., 2010) – даже в морфологически мономорфных и генетически панмиксных популяциях особи предпочитают кормиться в разных микроместообитаниях и разным кормом, что подтверждается анализом их желудков.

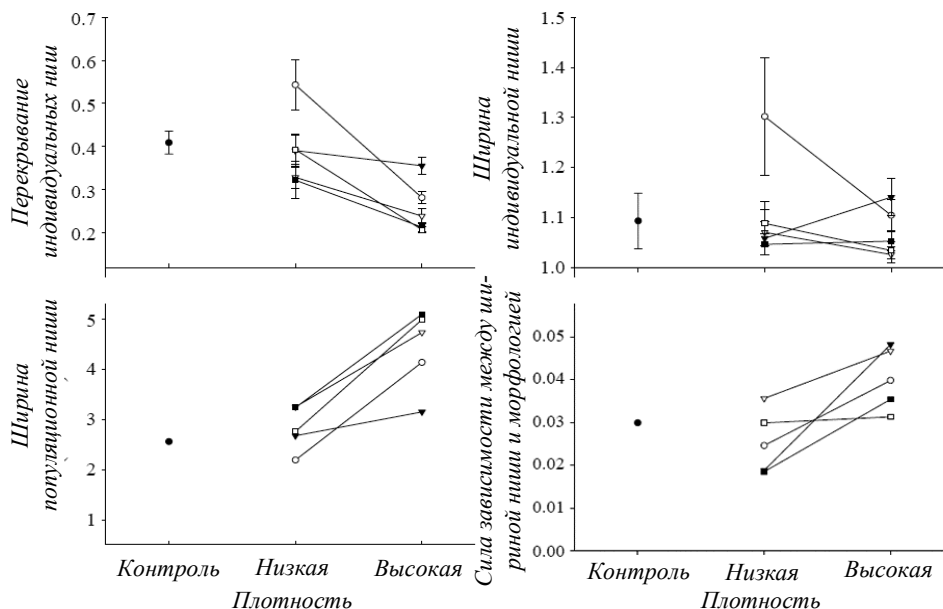


Рис. 4.2.3.2-1. Расширение популяционной ниши и сужение индивидуальных ниш в садках с большей плотностью рыб (Svanback, Bolnik, 2007).

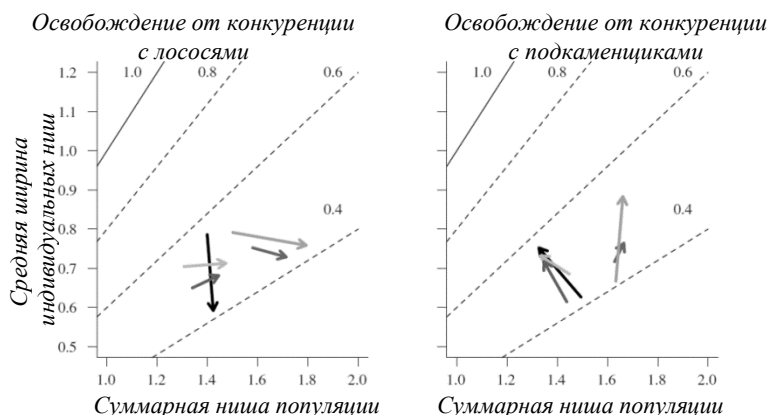


Рис. 4.2.3.2-2. Изменение ширины индивидуальных ниш и суммарной ниши популяций колюшки при освобождении от конкуренции с лососями и подкаменницами. Эффекты в разных экспериментальных блоках показаны стрелками разного цвета. Стрелки соединяют средние значения в садках с наличием данных конкурентов колюшки со средними значениями в садках без этих конкурентов (Bolnik et al., 2010).

В обоих экспериментах изменения ширины ниш происходили за счет трансформации поведения рыб в течение 2-х недель после их посадки в садки.

«Настройка» ширины ниш и разнообразия внутривидовых форм за счет онтогенетических механизмов

Основной механизм формирования фенотипического разнообразия внутри популяции эукариотических организмов – модификационный полиморфизм, то есть производство одним генотипом некоторого спектра фенотипов. Большая часть приспособлений эукариотических организмов к меняющимся условиям среды достигается за счет пластичных признаков фенотипа, обладающих определенной шириной нормы реакции (Северцов, 1990). В рамках наших моделей этот механизм соответствует воспроизводству определенного разнообразия фенотипов на каждом шаге моделирования (правда, у нас размножаются не генотипы, а фенотипы)¹¹².

Возможны две основные стратегии производства фенотипического разнообразия в популяции без изменения ее генофонда – фенотипическая пластичность и так называемое «хеджирование» или «страхование» (bet hedging). Фенотипическая пластичность, то есть производство одним генотипом разных фенотипов *в ответ* на изменения условий среды, проявляется как в условиях пространственных вариаций, так и при временных колебаниях условий (см. Whitman, Agrawal, 2009). Если организмы не получают подходящих сигналов об изменениях среды, чтобы адаптивно реагировать на них, то эффективной оказывается стратегия хеджирования, то есть производства каждый раз некоторого набора фенотипов, некоторые из которых могут оказаться приспособленными к реализованным в каждый момент времени условиям. Производство разных фенотипов может снизить репродуктивный успех данного поколения, так как не все из потомков «подойдут» к реализовавшимся в этот раз условиям среды, но в долгосрочном масштабе такая стратегия снижает колебания репродуктивного успеха в череде поколений, так как какой-нибудь из фенотипов потомства всегда будет успешен в непредсказуемой среде (см. Crean, Marshall, 2009). Можно считать, что механизм воспроизводства фенотипов в нашей модели более близок к стратегии фенотипической пластичности, так как на каждом шаге моделирования воспроизводятся фенотипы в окрестности реализованных в данный момент условий среды. Можно предположить, что при механизме хеджирования, которой воспроизводит разнообразие фенотипов вне зависимости от реализованных условий среды, оптимальные уровни внутрипопуляционного разнообразия в стационарном состоянии будут примерно такими же, как и в реализованных нами моделях, но потребление ресурса популяцией при этом возрастет

¹¹² Другой механизм формирования фенотипического разнообразия внутри популяции – полиморфизм генотипически детерминированных признаков, который в рамках наших моделей соответствует отсутствию разнообразия потомков (каждый фенотип воспроизводит только сам себя), опять же, с учетом того, что в наших моделях размножаются не генотипы, а фенотипы.

многократно. Последнее может привести к снижению оптимального числа видов (при прочих равных условиях ресурса будет хватать на меньшее число популяций). Однако качественные тенденции изменения оптимальных уровней разнообразия при этом не изменяются.

«Настройка» уровня разнообразия потомков в пределах нормы реакции не требует изменений генотипов и генетического разнообразия в популяции и является наиболее лабильным механизмом оптимизации разнообразия. При стабилизации среды необходимое уменьшение внутривидового разнообразия может быть быстро достигнуто за счет воспроизводства более однотипного потомства. При умеренной дестабилизации среды фенотипическая изменчивость потомства возрастает за счет эпигенетической компоненты в пределах нормы реакции.

При экстремальных отклонениях условий среды изменчивость может выходить за рамки прежней нормы реакции. Эффект расширения фенотипического разнообразия в популяциях при резком изменении условий (экстремальной дестабилизации среды) хорошо известен. Один из наиболее ярких примеров - опыты Шапошникова по смене адаптивной нормы у тлей, когда при пересадке их на нетипичные кормовые растения наблюдался резкий рост изменчивости многих признаков (рис. 4.2.3.2-3, из Раутиан, 1988). Кстати, эти данные также могут служить иллюстрацией расширения фенотипического разнообразия в популяции при дестабилизации среды и его сужения при стабилизации, что соответствует изменениям оптимальных значений в нашей гипотезе.

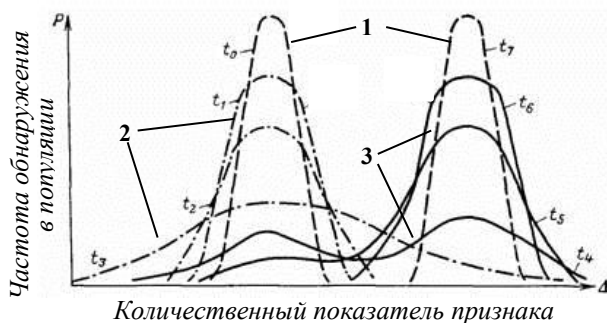


Рис. 4.2.3.2-3. Схема смены адаптивных норм в опыте Шапошникова. 1 – старая и новая адаптивные нормы; 2 – стадии дестабилизации старой нормы; 3 – стадии стабилизации новой нормы; $t_0 - t_7$ – последовательные моменты времени (Раутиан, 1988).

За счет изменения траекторий онтогенеза организмов также может формироваться разнообразие внутривидовых форм. Например, показано, что у рыб внутривидовые экологические формы и жизненные стратегии формируются за счет разных темпов роста и созревания в ходе онтогенеза. Благодаря этому

формирование внутривидового разнообразия или его восстановление после резких изменений начинается уже в первом поколении и может завершиться в течение нескольких поколений (Дгебуадзе, 2001). Примером может служить диверсификации морфотипов алтайских османов в Монголии в Долине Озер в нестабильных водоемах, имеющих обедненную ихтиофауну. Здесь происходят многолетние колебания климата, выражающиеся в чередовании сухих и влажных периодов. В сухие периоды озера сильно сокращаются в площади или вообще пересыхают. Ихтиофауна чрезвычайно бедна – здесь обитают сибирский голец (*Noemacheilus toni*) и две формы алтайского османа (*Oreoleuciscus humilis*) – речная (карликовая) и озерная (крупная). Карликовая форма живет в реках и питается беспозвоночными и растениями. Крупная форма встречается в озерах и после достижения размеров 18 см переходит на питание рыбой. Формирование двух форм происходит за счет разных темпов и продолжительности периодов роста рыб¹¹³ (рис. 4.2.3.2-4). При этом карликовая форма созревает и замедляет свой рост раньше.

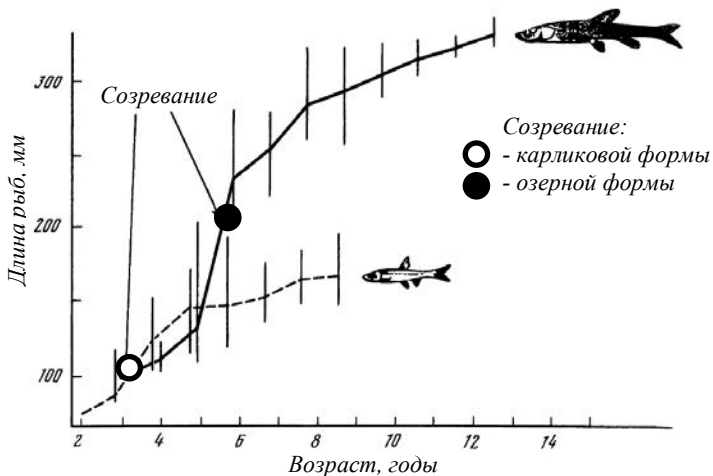


Рис. 4.2.3.2-4. Кривые роста двух форм алтайского османа в озере Бон-Цаган-Нур (Дгебуадзе, 2001).

В засушливый период, когда озера пересыхают, карликовая форма османа сохраняется в реках. Когда начинается восстановление озер после засушливого периода, она попадает в озеро и там наиболее крупные особи могут переходить к каннибализму и трансформироваться в крупную озерную форму. Возможно, что карликовая форма может возобновлять рост уже после полового созревания

¹¹³ Изменения темпов роста и созревания рыб – один из основных механизмов формирования разных жизненных стратегий и экологических форм (см.: Дгебуадзе, 2001)

и трансформироваться в озерную форму. Во влажный период траектории онтогенетического развития карликовой и озерной форм сильно расходятся (рис. 4.2.3.2-5; Дгебуадзе 2001).

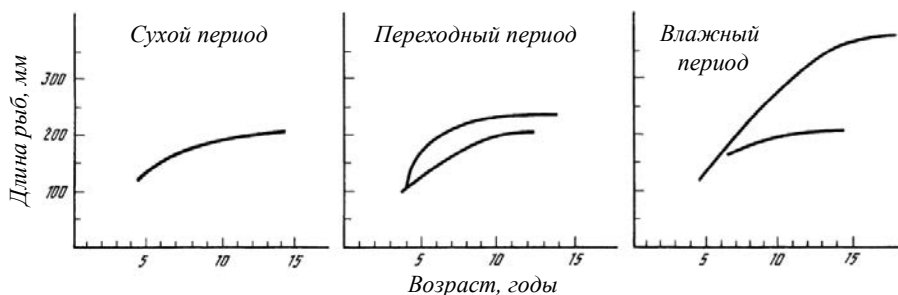


Рис. 4.2.3.2-5. Три типа процессов размерной дифференциации алтайских османов в Долине Озер в Монголии в зависимости от климатического периода (Дгебуадзе, 2001).

Рыбы семейства цихлидовых (Cichlidae), наиболее известные «кустами» видового разнообразия из сотен видов в восточноафриканских озерах, также формируют внутривидовые формы, которые различаются как морфологически, так и экологически. Это характерно как для африканских, так и для южноамериканских видов (см. краткий обзор Meyer, 1990 b). Для южноамериканских видов описаны формы, одна из которых питается преимущественно улитками, а другая – более мелким и мягким кормом. Кроме различий во внешнем виде, они различаются существенными различиями глоточных зубов (рис. 4.2.3.2-6). При обследовании озер в Никарагуа показано, что частота рыб с крупными зубами зависит от обилия улиток – в озерах, где улиток не было, такие рыбы не встречались, где улиток было много – частота формы с крупными зубами была высока (Meyer, 1990 a). В экспериментах было показано, что формирование того или иного типа зубов определяется составом кормов, на которых растут рыбы.

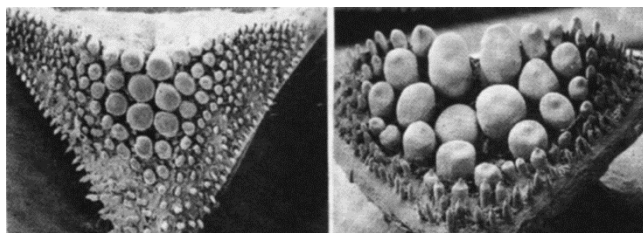


Рис. 4.2.3.2-6. Глоточные зубы двух морфоекотипов одной из южноамериканских цихлидовых рыб *Cichlasoma haitensis* (Meyer, 1990 b).

4.2.3.3. Оптимизация в ходе микроэволюционных процессов

Как было сказано выше, в качестве микроэволюционных мы рассматриваем те процессы, при которых сдвиги показателей внутривидового и внутривидового разнообразия обусловлены изменениями генофонда популяций. Очевидно, это требует смены ряда поколений и гораздо большего времени, чем «настройка» ширины ниши за счет поведенческих и онтогенетических механизмов.

Увеличение генетического разнообразия внутри популяции может происходить в долгосрочной перспективе в случае расширения диапазона действующих векторов отбора.

Отбор на расширение нормы реакции (в наших моделях соответствует увеличению разнообразия потомков) был изучен в ряде экспериментов и было показано, что ее расширение происходит в ответ на неспецифическое ухудшение условий существования, что повышает пластичность признаков. Стабилизация или сужение нормы реакции происходит при действии стабилизирующего отбора (Северцов, 2008, 1990). В относительно стабильных условиях среды следует ожидать сужения распределения фенотипов при одновременном росте генетического разнообразия под покровом гетерозиготности, а за порогом «нормальных» условий среды та же популяция может дать резкое увеличение фенотипического разнообразия (Северцов, 1981; Шишкин, 1987; Шмальгаузен, 1983). Полученная нами при исследовании модели картина роста оптимальных значений воспроизводимого популяцией фенотипического разнообразия при увеличении нестабильности среды соответствует этим представлениям.

Алтухов (2003) предлагает несколько механизмов поддержания оптимального генного разнообразия в популяции, в том числе следующие.

- Селективные скрещивания. Примером может служить характерное для нерки спаривание одних самок с мелкими, а других – с крупными самцами, что сохраняет свойственный популяции оптимальный уровень гетерозиготности.

- Подразделенность популяции на субпопуляции. Благодаря субпопуляционной структуре устанавливается баланс между процессами дифференциации и интеграции генетической изменчивости. К этим механизмам можно отнести также поддержание оптимального соотношения между инбридингом и аутбридингом (см. выше о «гипотезе оптимального аутбридинга»).

- Отбор, варьирующий по направлению на различных стадиях онтогенеза или у особей разного пола, а также другие виды отбора, варьирующего по направлению.

Основным механизмом формирования внутривидовых форм на уровне генофонда популяции считается *дизруптивный отбор*, который может возникать в результате различных плотностно-зависимых взаимодействий, которые дают те или иные преимущества более редким формам. Большинство моделей привлекают в качестве причины дизруптивного отбора экологические взаимодействия, которые делятся на две основные группы (см.: Bolnick, Fitzpatrick, 2007; Drossel,

McKane, 2000). В первом, наиболее простом случае возникновение дизруптивного отбора определяется особенностями среды, если популяция населяет различные местообитания или использует разные типы ресурсов, что требует от особей разных адаптаций. В этом случае внутривидовое разнообразие просто «копирует» дискретность условий среды. Во втором случае предполагается, что дискретные внутривидовые формы могут возникать на непрерывном градиенте условий за счет действия внутривидовой конкуренции (гипотеза «конкурентного видообразования»). Более редкие фенотипы на краях распределения получают преимущество из-за того, что конкуренция там ослаблена. Этот отбор будет идти до тех пор, пока фенотипическое разнообразие не увеличится до некоторого равновесного значения. Так было показано, что при увеличении плотности экспериментальных популяций колюшки, что интерпретируется как усиление внутривидовой конкуренции, в них более интенсивно идет дизруптивный отбор по экологическим признакам (Bolnick, 2004). Тузинкевич и Громова (1991) на математической модели популяции показали возможность формирования дискретных форм внутри популяции под действием плотностно-зависимой конкуренции.

Еще недавно считалось, что дизруптивный отбор – довольно редкое явление в природе. Так, в обзоре Bolnick, Fitzpatrick (2007) отмечается, что частота встречаемости дизруптивного отбора в природе составляет не более 8% от исследованных случаев действия естественного отбора. Однако в более поздней работе Bolnick et al. (2011) пишут, что по данным последних мета-анализов дизруптивный отбор может встречаться почти с такой же частотой, как варианты отбора, сужающие или стабилизирующие экологическую нишу популяции.

Другой важнейший механизм «настройки» генетического разнообразия внутривидовых форм и возникновения репродуктивной изоляции – неслучайное скрещивание особей, которое может выражаться, прежде всего, в преимущественном скрещивании особей, имеющих определенные признаки (ассортативное скрещивание). Важную роль также может играть механизм «оптимального аутбридинга» (см. раздел 3.4.5.2), при котором наиболее вероятно скрещивание особей, имеющих определенную среднюю степень родства друг с другом, включая предложенную Марковым и Куликовым (2006, а, б) систему распознавания брачных партнеров на основе иммунологического тестирования.

Сформировавшиеся таким образом внутривидовые группировки являются материалом для симпатрического видообразования. Доказать наличие симпатрического видообразования в природе трудно, поскольку присутствие в одном местообитании близких видов может быть результатом повторного вселения другого вида после периода изоляции. Все-же, большинство специалистов сегодня пришли к консенсусу, что симпатрическое видообразование возможно (см.: Bolnik, Fitzpatrick, 2007; Drossel, McKane, 2000). Случаи предполагаемого симпатрического видообразования относятся в основном к мелким изолированным местообитаниям – океаническим островам, послеледниковым озерам и озерам в вулканических кратерах и т.п. (Barluenga et al 2006; Bolnik, Fitzpatrick, 2007;

Ryan et al., 2007; Savolainen et al., 2006). Имеется более 70 моделей, показывающих различные способы этого процесса (см. обзор Bolnik, Fitzpatrick, 2007 и ряд последних моделей: Ackermann, Doebeli, 2004; Dieckmann, Doebeli, 1999; Drossel, McKane, 2000). Считается, что симпатрическое видообразование может происходить, если дизруптивный отбор связан или действует одновременно с факторами неслучайного скрещивания, которые усиливают репродуктивную изоляцию расходящихся форм. Предполагается, что если дизруптивный отбор не действует на признаки, связанные с размножением, то он может привести лишь к расширению распределения фенотипов по градиенту отбираемого признака. Однако, как отмечает Северцов (2008), это верно только для панмиктической популяции. В подразделенной популяции это ограничение снимается, так как на каждом уровне структурной иерархии генофонды уже подразделены. Таким образом, дизруптивный отбор может приводить к развитию частичной или полной изоляции внутривидовых форм.

4.2.3.4. Оптимизация как дополнительный механизм формирования ширины ниш

После работ Van Valen (1965) и Roughgarden (1972) считается, что ширина ниши определяется соотношением вектора увеличения фенотипического разнообразия под давлением внутривидовой конкуренции и противоположного вектора сужения внутривидового разнообразия под давлением межвидовой конкуренции (также см. Bolnik et al., 2010). Усиление внутривидовой конкуренции рассматривается как основной фактор расширения популяционной ниши (см.: Bolnik, 2004). Ослабление межвидовой конкуренции рассматривается как основной фактор расширения экологических ниш, что выражается, прежде всего, в явлении «экологического высвобождения» (см. раздел 3.3.1, также см. Bolnik et al., 2010), которое проявляется в биологически обедненной среде, когда у того или иного вида конкурентов нет или межвидовая конкуренция ослаблена. Подтверждением этих представлений считалось то, что большинство примеров расширения экологических ниш и увеличения экологической гетерогенности особей сосредоточены в сообществах умеренной или северной зоны, относительно бедных видами. Примеры из тропиков также касаются, прежде всего, островных фаун, также обедненных видами (например, упомянутые выше Roughgarden, 1974; Werner, Sherry, 1987). Однако, возможно, это связано с тем, что подобные примеры искали именно в таких сообществах? В последние годы показано, что подобные явления фиксируются и в насыщенных видами сообществах. Например, Araujo et al. (2007) показали, что явление расширения ниш также может наблюдаться и в континентальных тропических сообществах, где недостатка в видах нет. Были обследованы 4 вида лягушек в бразильской саванне, где еще обитают как минимум еще 20 видов лягушек. Выявлена существенная индивидуальная специализация в добывании корма (то есть фенотипическое разнообразие) для всех 4-х видов. Для 3-х из 4-х обследованных видов оказа-

лось, что индивидуальная специализация особей снижается в сухой сезон, когда корма меньше. Очевидно, что при обилии корма особи могут выбирать наилучшие для себя варианты, а когда корма мало – они вынуждены питаться более широким спектром. То есть в обильные сезоны индивидуальные ниши могут сужаться, а в голодные сезоны – они будут расширяться. Это противоречит предсказаниям теории конкуренции, которая предсказывает сужение индивидуальных ниш при усилении конкуренции в сухой сезон. Это значит, что кроме конкуренции в природе работают и другие факторы, определяющие ширину ниши видов. Интересно, что в другом исследовании в лесах на юго-восточном побережье Бразилии выявлена противоположная тенденция – расширение ниши во влажный сезон (Araújo, Gonzaga, 2007). Хищные осы *Trypoxylon albonigrum* ловят пауков нескольких родов, причем отдельные особи специализируются на узком диапазоне общего видового спектра. Популяционная ниша становится шире (по таксономическому составу и по размеру жертв) во влажный сезон, причем в отношении размеров жертв она расширяется за счет расширения индивидуальных ниш, а в отношении таксономического состава жертв – за счет увеличения различий между особями.

Как отмечает Северцов (2008), во многих случаях анализ межвидовых отношений не выявляет конкуренции. Так, травяная и остромордая лягушки не конкурируют, несмотря на сходство их экологии, симпатричность на значительной части их ареалов и синтопичность во многих точках совместного обитания (Северцов и др., 1998). Реализованная ниша ограничена, прежде всего, тем, что использование широкого спектра ресурсов и условий требует больших затрат ресурсов особями. Реализованные ниши видов и субниши популяций представляют собой не только и не столько результат действия межвидовой конкуренции, сколько ту часть адаптивных возможностей вида, которая соответствует местным особенностям условий его существования (Северцов, 2008).

В разделе 4.2.2 были приведены примеры сосуществования видов с сильно перекрывающимися или почти идентичными нишами, что противоречит принципу конкурентного исключения и необходимости разделения ниш у видов, обитающих в одном сообществе.

Из приведенных выше примеров можно сделать вывод, что конкуренция не является единственным фактором, который определяет ширину ниш видов в сообществах.

Одним из дополнительных механизмов формирования ширины ниш в сообществе может быть оптимизация внутривидового разнообразия. В соответствии с принципом оптимального разнообразия, оптимизация ширины ниши позволяет популяции максимизировать свою численность при имеющемся потоке ресурса, что в свою очередь минимизирует вероятность ее случайного вымирания и позволяет более успешно конкурировать с другими популяциями.

4.2.4.

Формирование симпатрических внутривидовых форм как путь оптимизации разнообразия на популяционном и ценотическом уровне



Формирование симпатрических внутривидовых форм различного иерархического уровня – широко распространенное явление среди эукариотических организмов.

В разделе 3.3.1.1 приведены некоторые примеры формирования внутривидовых симпатрических форм с разными экологическими характеристиками в условиях обеднения видового богатства на островах, в озерах и в экстремальных местообитаниях. В условиях низкого таксономического разнообразия, на начальных этапах биотогенеза и в экстремальных условиях часто наблюдается «взрывное видообразование» и возникновение целых «пучков» симпатрических видов (Чернов, 2005). Обзор многочисленных примеров возникновения «пучков» видов рыб в озерах можно найти у Голубцова (2010). Один из ярких примеров – «пучки видов» рыб в горных озерах и реках Восточной Африки (Golubtsov et al., 2002; Mina et al., 1996). Как отмечает Чернов, несмотря на неясность репродуктивных отношений этих форм и наличие особей с промежуточными признаками, в этих сообществах налицо интенсивное симпатрическое формообразование и широкая адаптивная радиация форм. Видовая обедненность местообитаний является фактором интенсификации микроэволюционных процессов и восполняет низкое видовое разнообразие сообществ. Чернов (2005) называет интенсивное формо- и видообразование в экстремальных и изолированных местообитаниях компенсацией недостатка видового разнообразия.

Однако формирование различающихся по экологическим характеристикам внутривидовых форм наблюдается также и в условиях, когда явных признаков обеднения видового богатства нет. Симкин (1987) приводит примеры существования биоморф у ряда видов птиц, при этом расхождения биоморф по микро-нишам (особенности поведения, гнездования, выбора станций обитания, видов корма и др.) могут быть более существенными, чем различия ниш разных видов. Ряд примеров существования экологически различных симпатрических внутривидовых форм у животных (у зайцев, мухоловок-пеструшек, сизых голубей, ивового листоеда, моллюсков *Littorina*) приводит также Северцов (2008), многочисленные примеры формирования экологических форм у рыб (карповые, сиговые, лососевые, окуневые и др.) можно найти в книге Дгебуадзе (2001). Более того, явление внутривидовой и внутрипопуляционной дифференцировки гораздо шире, чем формирование различных экологических форм. Н. П. Наумов и И. А. Шилов сформулировали представление о пространственно-экологической структуре и разнокачественности особей в популяции, в соответствии с которым вид представляет собой иерархическую систему популяционных и внутрипопуляционных группировок разного иерархического уровня, которые различаются по своим функциям (см. Мошкин, Шилова, 2008; Северцов, 2008; Симкин, 1987). Иерархическая структура популяций среди животных лучше всего изучена для рыб (Алтухов, 2003; Дгебуадзе, 2001). Функциональное структурирование популяций характерно также и для растений (см. обзор: Злобин, 1996).

Выше вкратце очерчен спектр механизмов, которые могут формировать внутривидовые формы, вплоть до их полной репродуктивной изоляции. Однако остается вопрос, почему это происходит? В зарубежной литературе наиболее популярны объяснения формирования внутрипопуляционных и внутривидовых форм за счет баланса внутривидовой и межвидовой конкуренции, то есть за счет тех же механизмов, которые в соответствии с теорией конкуренции отвечают за формирование экологических ниш – внутривидовая конкуренция способствует расширению ниш и возникновению внутривидовых форм, межвидовая – сужает ниши видов. Однако конкуренция – это, скорее, механизм, а не причина. Модели конкуренции показывают, что при заданных параметрах внутри- и межвидовой конкуренции возникает определенная структура экологических ниш и внутривидовых форм, но, остается вопрос, почему параметры конкуренции именно таковы? Причиной формирования внутривидовой подразделенности должны быть какие-то преимущества, которые она дает по сравнению с неподразделенной структурой.

Одним из основных преимуществ, которые дает разнообразие внутривидовых форм, принято считать более полное использование видом разнообразия условий (ресурсов) и повышение вероятности его выживания в изменчивой среде (см. например, Северцов, 2005; Иорданский, 2001). Ярким примером формирования комплексов внутривидовых форм, направленных на более полное использование ресурсов среды, можно считать разнообразие жизненных стратегий

камчатской микижи. В реках западной Камчатки микижа представлена 5-ю формами, которые соответствуют разным жизненным стратегиям. Локальные популяции этого вида в разных реках характеризуются специфическим соотношением жизненных стратегий рыб (рис. 4.2.4-1), что можно рассматривать как адаптацию популяций к местным условиям – наличию корма и нерестилищ, температурному режиму водоема и др. (Павлов и др., 2001а; Савваитова и др., 2003).

Было показано, что соотношение рыб с речной и проходной стратегиями определяется типом реки. В сложных, разветвленных речных системах, благодаря разнообразию местообитаний и их более высокой продуктивности, кормовых ресурсов достаточно для созревания и реализации речной стратегии без выхода рыб в море. В реках канального типа, где кормовая база недостаточна для созревания и реализации полного жизненного цикла, преобладает проходная жизненная стратегия (рис. 4.2.4-2; Павлов и др., 2001б; Павлов, Савваитова, 2010). Этот пример хорошо показывает, что разнообразие внутривидовых форм обеспечивает максимально полное использование имеющихся в среде ресурсов и условий. Другие примеры адаптивности внутривидовых форм рыб приводит Дгебуадзе (2001).

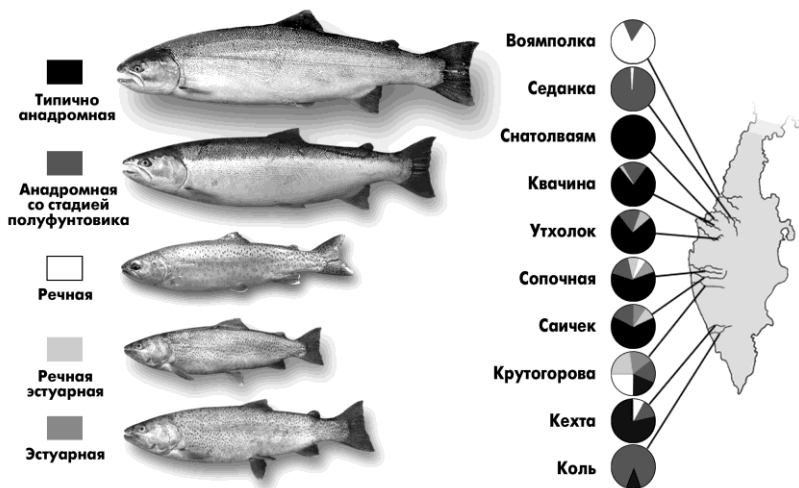


Рис. 4.2.4-1. Комплексы жизненных стратегий микижи в локальных популяциях Западной Камчатки (рис. из статьи: Павлов и др., 2007).

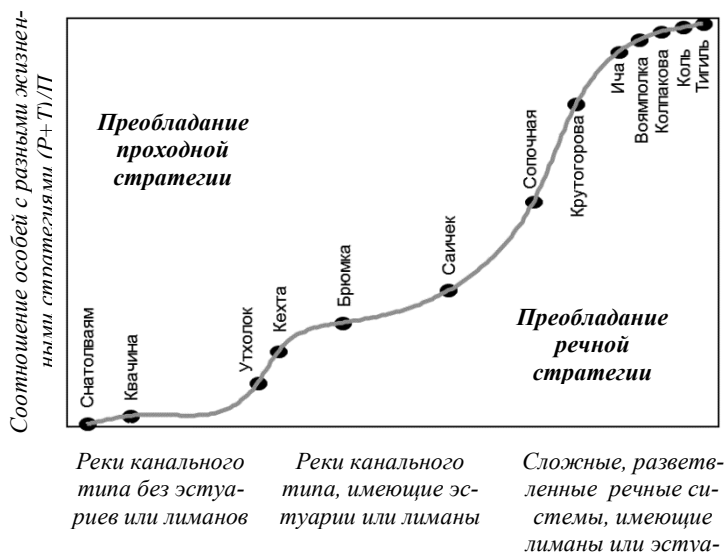


Рис. 4.2.4-2. Изменение соотношения речной и проходной стратегий рыб в зависимости от типа реки. Стратегии: П – проходная, Р – резидентная. Т – транзитивная (эстуарная, речная эстуарная) (Павлов, Савваитова, 2010).

Этот же пример можно считать иллюстрацией еще одного преимущества, которое дают внутривидовые формы – увеличения устойчивости видов в изменяющейся среде. Н.П. Наумов и И.А. Шилов рассматривали иерархическую подразделенность и разнокачественность группировок в популяциях как адаптацию, повышающую устойчивость вида в колеблющихся условиях среды (см. Мошкин, Шилова, 2008; Северцов, 2008). Увеличение устойчивости подразделенных популяций было подтверждено генетическими исследованиями (Алтухов, 2003). Более того, Северцов (2008) показал, что полиморфизм и внутривидовое разнообразие может быть одним из факторов эволюционного стазиса (другой фактор – контрбаланс векторов отбора). Любые формы внутривидового разнообразия имеют двойное эволюционное значение. С одной стороны, они являются этапами микроэволюционного процесса, с другой - препятствуют дальнейшей внутривидовой дифференциации и видообразованию, поддерживая эволюционный стазис. Морфы сбалансированного генетического полиморфизма обеспечивают экологическую и эволюционную устойчивость популяций за счет разнокачественности их субниш (Северцов, 2008).

В моделях оптимального разнообразия на данном этапе исследований процесс формирования дискретных субпопуляций внутри одной популяции не рассматривается. Несмотря на это, нам представляется целесообразным проанализировать возможную связь этого явления с изменениями оптимальных показате-

телей разнообразия. Поскольку внутривидовые формы, как правило, различаются экологически, то есть соотносятся с разными субнишами единой видовой ниши в данном сообществе, это явление следует интерпретировать двояко:

- как процесс оптимизации *ширины* видовых ниш в сообществе;
- как процесс оптимизации *числа* субниш и ниш в сообществе, который в рамках наших моделей соответствует оптимизации числа видов.

В предыдущем разделе были рассмотрены возможности оптимизации ширины экологической ниши вида за счет «настройки» уровней внутривидового и внутривидового разнообразия. Однако в данном случае вид занимает не одну, а несколько субниш. Почему же не формируется одна широкая видовая ниша? Как упоминалось выше, слишком широкая ниша требует дополнительных затрат ресурсов. Вид не может быть эффективным на очень широком спектре условий среды в силу роста противоречий между адаптациями к разным условиям. Поэтому формирование нескольких субниш вместо одной широкой ниши можно трактовать как оптимизацию внутривидового разнообразия в тех случаях, если спектр освоенных видом условий и ресурсов превышает оптимальную в данных условиях ширину ниши. Таким образом, формирование внутривидовых и внутривидовых форм приближает внутривидовое разнообразие к оптимальным значениям, сохраняя при этом широкий спектр используемых видом ресурсов и условий, то есть увеличивает эффективность и устойчивость вида.

В то же время, образование симпатрических внутривидовых и внутривидовых подразделений можно трактовать и как оптимизацию разнообразия на ценологическом уровне. Если обратиться к аналогии с оптимальными ячейками лицензионного пространства, то развитие симпатрических экотипов можно трактовать как занятие одним видом нескольких лицензий (ячеек), которые пустовали из-за недостатка видов в региональном пуле. То есть, за счет формирования внутривидовых симпатрических форм увеличивается также эффективность и устойчивость сообщества в целом.

При дестабилизации среды и/или уменьшении потока ресурса вектор оптимизации видового разнообразия в сообществе направлен в сторону уменьшения числа видов, при стабилизации среды и/или росте потока ресурса – в сторону увеличения числа видов. Очевидно, что в тех случаях, когда оптимальное число видов не превышает существующее в данный момент времени (серая зона на рис. 4.1.2), проблем практически не возникает – оптимизация происходит за счет исчезновения видов в данном локальном местообитании. Во втором случае, когда оптимальное число видов превышает имеющееся, может происходить вселение видов из регионального пула. Однако для нас наиболее интересен случай, когда видов в региональном пуле не хватает для достижения оптимального разнообразия в сообществе. Причем эта нехватка видов может наблюдаться не только в полуизолированных и экстремальных местообитаниях, но и в «обычных» местообитаниях, что, возможно, наблюдается в бореальных и арктических

экосистемах. В этом случае оптимизация может происходить за счет развития симпатрических внутривидовых форм и симпатрического видообразования.

Симпатрические внутривидовые формы можно представить в виде динамической системы, постоянно настраивающей показатели своего разнообразия (ширина субниш экологических форм, их число, степень изоляции) в соответствии с изменениями среды – то в сторону с большим числом более специализированных экологических форм – то в сторону с меньшим числом менее специализированных форм (рис. 4.2.4-3).

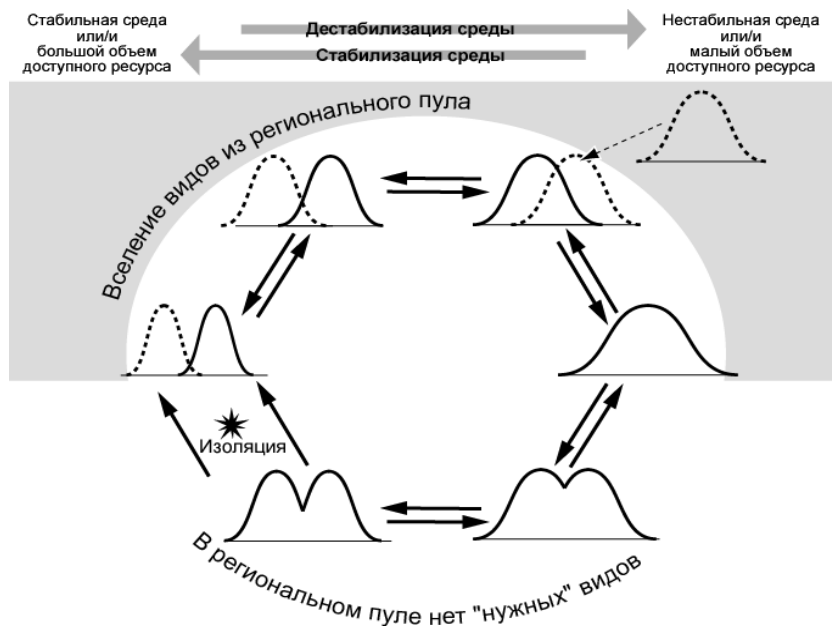


Рис. 4.2.4-3. Цикл оптимизации разнообразия сообщества и составляющих его популяций при изменении условий среды.

В соответствии с принципом оптимального разнообразия, вероятность формирования дискретных экологических форм будет возрастать при стабилизации условий среды и/или увеличении интенсивности потока ресурса в условиях недостатка видов в региональном пуле (в частности, если данное местообитание удалено или изолировано от других сходных местообитаний). Настройка и переход комплекса внутривидовых форм из одного состояния в другое возможен, пока не произойдет окончательная изоляция форм друг от друга и не образуются новые виды. Изоляция внутривидовых форм и их распадение на самостоятельные виды также наиболее вероятны в периоды стабилизации среды.

Наш вывод о том, что в условиях нехватки видов, которые могут вселиться в местообитание из регионального пула, более стабильная среда способствует формированию внутривидовых форм и видообразованию, соответствует сведениям о формировании «пучков видов» в природе. Так, Голубцов (2010, с. 111) подчеркивает, что «стабильность среды и фаунистическая обедненность рыбных сообществ явились теми факторами среды, которые предопределили возможность формирования пучков карповых форм в речных условиях» в Эфиопии. Наше предположение соответствует также теоретическим предположениям ряда авторов, хотя они подразумевают действие других механизмов. Так, Slobodkin, Sanders (1969) также предполагают, что в стабильной среде видообразование идет интенсивнее, но объясняют это в рамках теории конкуренции. По их мнению, в нестабильной среде виды не могут специализироваться и межвидовая конкуренция не может превысить внутривидовую. Когда среда стабилизируется, межвидовая конкуренция становится все более важной и обуславливает возможность сосуществования нескольких видов.

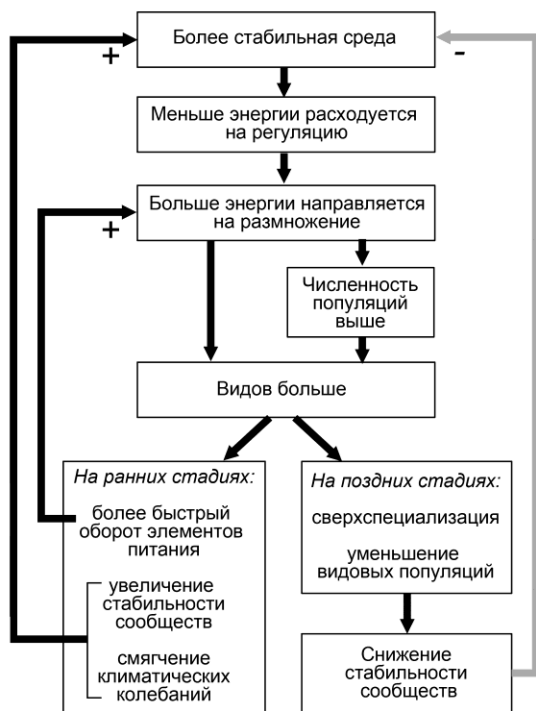


Рис. 4.2.4-4. Влияние стабильности среды на процесс видообразования в модели Connell, Orias (1994).

Connell, Orias (1994) также приходят к выводу, что в более стабильной среде видообразование может идти более высокими темпами и число видов должно быть больше, но ход их рассуждений иной (рис. 4.2.4-4). Они рассматривают

биоценозы¹¹⁴, существующие в среде, которая, как и в наших моделях, характеризуется потоком энергии и степенью нестабильности. В менее стабильных условиях организмы вынуждены тратить больше энергии на адаптацию к меняющимся условиям, поэтому их численность ниже, в более стабильных условиях численность возрастает. Более многочисленные популяции имеют больше мутаций и с большей вероятностью могут разделиться на новые виды, поэтому в более стабильном местообитании может образоваться больше видов, чем в нестабильном. На ранних стадиях развития этих сообществ большее число видов приводит к более быстрой движению вещества в экосистеме, к увеличению стабильности сообщества и к смягчению климатических колебаний за счет усиления средообразующих функций экосистем. Эти изменения еще больше способствуют росту числа видов. Однако на последующих стадиях развития включается отрицательная обратная связь в виде сверхспециализации мелких популяций, что снижает устойчивость сообщества.

Как мы упоминали выше (см. раздел 3.3.1.1), для озерных популяций рыб имеется большое количество данных о существовании симпатрических внутривидовых форм разной степени выраженности и обособленности друг от друга - от близких репродуктивно не изолированных экотипов до полностью изолированных группировок, морфологически различающихся на уровне «хороших» биологических видов (Алексеев и др., 2000; Савваитова, 1989). Эти случаи можно трактовать как разные фазы динамической системы, показанной на рис. 4.2.4-3.

Существование динамической системы внутривидовых форм может обеспечиваться теми же механизмами, о которых мы говорили выше – дизруптивным отбором и неслучайным скрещиванием. Моделирование показывает, что в зависимости от параметров этих двух процессов – дизруптивного отбора и ассортативного скрещивания могут различны варианты формирования внутривидовой структуры – от единого распределения по признаку – до существенно разошедшихся форм (Bolnick et al., 2011). Видообразование может происходить при наиболее высоких показателях как того, так и другого (серая зона на левом графике на рис. 4.2.4-5). В белой зоне возможны разнообразные стадии разделения экологических форм внутри популяции. Некоторые варианты показаны на графике справа. Как видно из рис. 4.2.4-5, сила дизруптивного отбора и ассортативного скрещивания в природных популяциях колюшки недостаточна для формирования изолированных форм.

¹¹⁴ Авторы рассматривают биоценозы, «не находящиеся в состоянии сукцессии» и не ограниченные пространством

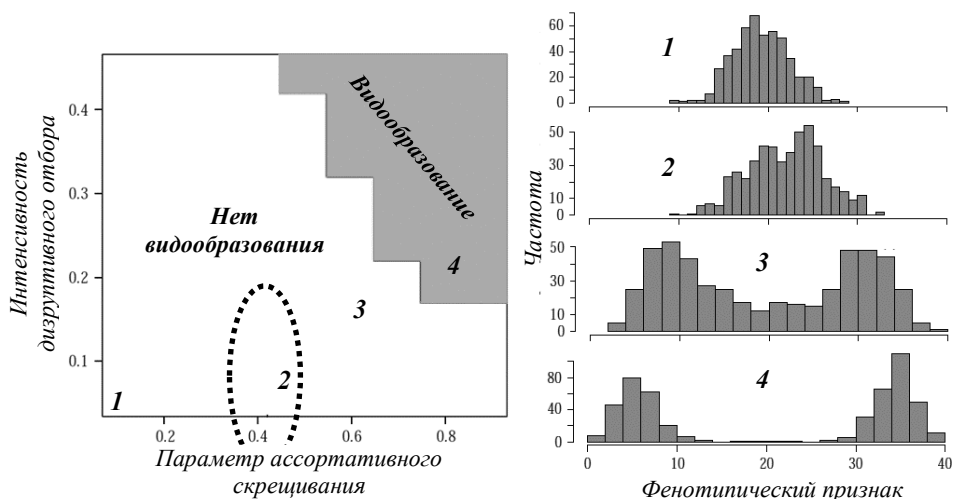


Рис. 4.3.3.3-7. Результаты моделирования действия дизруптивного отбора и ассортативного скрещивания на популяцию колюшки. Пунктиром показана зона значений, характерных для природных популяций колюшки. 1 – унимодальное распределение по фенотипическому признаку при отсутствии дизруптивного отбора и ассортативного скрещивания; 2 – расширенное распределение, которое еще не приводит к формированию хорошо различимых форм, при значениях силы дизруптивного отбора и ассортативности скрещивания, характерных для природных озерных популяций колюшки; 3 – формирование двух дискретных форм при усилении дизруптивного отбора и ассортативного скрещивания; 4 – образование изолированных форм при дальнейшем усилении этих факторов (Bolnick et al., 2011).

В заключение этого раздела надо отметить, что формирование симпатрических внутривидовых и внутрипопуляционных форм, то есть внутренняя структуризация вида, в соответствии с нашей гипотезой, представляет собой комбинацию двух процессов: а) оптимизацию показателей разнообразия на популяционном и ценотическом уровне, рассмотренную в данном разделе; б) развитие внутренней структуры популяции, в том числе социальной структуры, что можно рассматривать как формирование другого иерархического уровня биосистем (см. далее раздел 4.5).

4.3.
Механизмы
оптимизации разнообразия
надорганизменных биосистем



Если задуматься о том, что такое механизмы оптимизации биоразнообразия, то ответ поначалу кажется простым – это процессы, которые позволяют биосистеме достичь оптимального разнообразия (они рассмотрены в разделах 4.2.2 и 4.2.3). Эти механизмы можно назвать собственно механизмами оптимизации разнообразия биосистем.

Однако остается еще один вопрос – каким образом оптимальные параметры распространяются среди биосистем? Другими словами – за счет каких механизмов оптимальные системы получают преимущество по сравнению с неоптимальными и имеют шансы дольше существовать и шире распространяться? Поэтому, механизмы оптимизации биоразнообразия можно разделить на две основные группы:

1 – механизмы оптимизации биоразнообразия, то есть механизмы, которые позволяют биосистемам достигать оптимального разнообразия;

2 - механизмы реализации оптимальными биосистемами их преимуществ по сравнению с неоптимальными биосистемами.

4.3.1.

Механизмы, позволяющие биосистемам достигать оптимального разнообразия



Механизмы, которые позволяют биосистемам достигать оптимального разнообразия, рассмотрены нами выше в разделах 4.2.2 и 4.2.3 и суммированы в таблице 4.3.1. На данном этапе исследований вы выделили механизмы оптимизации трех групп показателей разнообразия:

- внутривидового разнообразия, которое в рамках наших моделей соотносится с шириной экологической ниши вида в сообществе;
- разнообразия симпатрических внутривидовых форм, которое соотносится с количеством субниш вида в сообществе;
- числа видов в сообществе, которое в наших моделях соответствует числу популяций в модельном сообществе.

Как показано выше, в разделах 4.2.2 и 4.2.3, механизмы оптимизации разнообразия биосистем надорганизменного уровня могут работать в ходе как экологических, так и микроэволюционных процессов¹¹⁵.

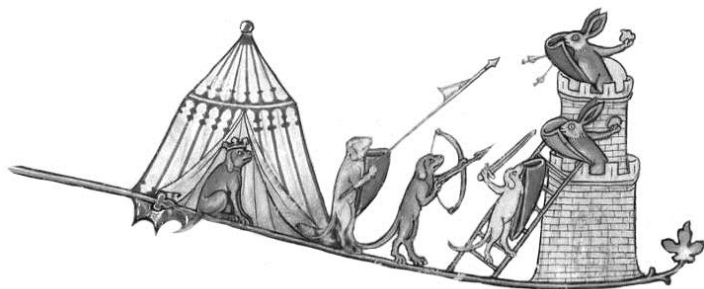
¹¹⁵ Как сказано выше, под «экологическими» мы понимаем процессы, которые затрагивают генетический уровень, под «микроэволюционными» - процессы оптимизации внутривидового и внутривидового разнообразия, идущие за счет изменений генотипов особей и генофонда популяции.

Таблица 4.3.1. Механизмы оптимизации биоразнообразия в ходе экологических и микроэволюционных процессов.

<i>Оптимизируемые показатели</i>	<i>Экологические процессы</i>	<i>Микроэволюционные процессы</i>
Внутрипопуляционное разнообразие Ширина видовой ниши в сообществе	Изменение поведения особей Модификационный полиморфизм (производство одним генотипом некоторого разнообразия фенотипов)	Отбор на ширину нормы реакции Изменения генетического разнообразия в популяции
Разнообразие внутривидовых форм Число видовых субниш в сообществе	Реализация различных траекторий онтогенеза организмов	Дизруптивный отбор
Число видов в сообществе	Нишевые и «нейтральные» механизмы взаимодействия видов Абиотические «фильтры»	Симпатрическое видообразование

4.3.2.

Механизмы реализации оптимальными биосистемами их преимуществ



4.3.2.1. Механизмы влияния биоразнообразия на экосистемные функции, выявленные в экспериментах

В разделах 3.4.2 и 3.4.3 приведены результаты многочисленных экспериментов, которые доказывают, что разнообразие внутри экологических сообществ (число видов) и популяций (фенотипическое и генетическое) являются ключевыми факторами функционирования, а следовательно, и выживания этих биосистем. Для объяснения наиболее часто регистрируемой в экспериментах положительной зависимости показателей экосистемного функционирования от числа видов предложены три группы механизмов (Fridley, 2001; Loreau et al. 2001; Srivastava, Vellend, 2005):

- выборочный эффект – рост вероятности включения более эффективных, в том числе более продуктивных, видов в сообщества с большим числом видов;
- комплементарность, то есть более полное использование ресурсов в силу разных требований видов к среде и к ресурсам и разделения экологических ниш;
- взаимоусиление видов – улучшение условий использования ресурсов или увеличение устойчивости к стрессу или нарушениям одного вида при присутствии другого (среди растений важнейший пример – азотфиксаторы).

Комплементарность и взаимоусиление видов часто рассматривают как единый комплекс факторов.

Srivastava, Vellend (2005) предлагают еще один механизм – «эффект разбавления», который заключается в том, что при увеличении числа видов уменьшается плотность каждого из них, что снижает также плотность специализирован-

ных врагов, патогенов и вредителей. Однако этот эффект уже рассматривает отношения между разными трофическими уровнями, а при этом могут проявляться и многочисленные другие эффекты, в том числе и взаимно увеличивающие разнообразие и функционирование соседних уровней. Как сказано выше, мы в данной работе не анализируем процессы, связанные со взаимодействием разных трофических уровней в сообществах.

Выборочный эффект (sampling effect)

Этот механизм основан на том, что виды с экстремальными значениями любого признака включаются в более разнообразное сообщество с большей вероятностью. В случае исследований зависимости экосистемного функционирования от числа видов рассматриваются признаки, оказывающие влияние на рассматриваемую экосистемную функцию. Так, при исследовании продуктивности сообществ выборочный эффект заключается в повышении вероятности включения в разнообразное сообщество наиболее продуктивных видов.

Моделирование действия выборочного эффекта демонстрирует, что средние показатели экосистемных функций асимптотически улучшаются, так как по мере роста числа видов повышается вероятность попадания наиболее эффективного вида в этот набор. В то же время наилучшие значения функций всегда одинаковы, так как «самый лучший» вид, хоть и с малой вероятностью, но может попасть в набор даже если выбирается 1 вид (рис. 4.3.2.1-1). Это отличает

проявление выборочного эффекта от эффекта комплементарности или мутуализма, при которых максимальные значения экосистемной функции также растут с увеличением числа видов – см. ниже).

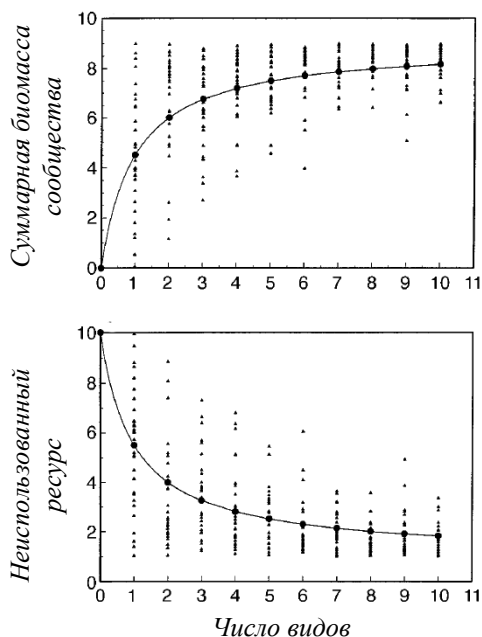


Рис. 4.3.2.1-1. Моделирование выборочного эффекта. А – зависимость суммарной биомассы сообщества от числа видов; Б – зависимость неиспользованного ресурса от числа видов. Треугольники – отдельные испытания, жирные точки – средние значения (Tilman, 1999).

Выборочный эффект проявляется, если выполняются два условия – при росте числа видов увеличивается вероятность включения в сообщество видов с определенными свойствами (например, с высокой продуктивностью) и эти виды оказываются лучшими конкурентами и доминантами в сообществе (Huston 1997; Tilman et al., 1997 b). Однако некоторые эксперименты показали, что виды с большой продуктивностью в монокультуре далеко не всегда доминируют в многовидовых сообществах (Hooper et al., 2005). Скорость роста и размеры могут положительно коррелировать с конкурентоспособностью в плодородных местообитаниях. Но для организмов или местообитаний, где конкурентоспособность и скорость роста связаны обратной зависимостью, продуктивность сообщества может падать из-за выборочного эффекта (Stachowicz et al., 2007; Tilman, 1999). Поэтому выборочный эффект может быть негативным, если в разнообразное сообщество с большей вероятностью включаются менее продуктивные (менее эффективные) виды, или если виды, высокопродуктивные в монокультуре, в смеси растут медленнее, или если вероятность включения в сообщество высокопродуктивных видов по мере роста числа видов снижается (Stachowicz et al., 2007). Негативный выборочный эффект, когда в разнородных сообществах слаборастущие виды развивались лучше, чем в монокультуре, был выявлен для наземных растений, водорослей и пресноводных простейших (Caldeira et al., 2005; Fridley, 2002; Hector et al., 1999, 2002 a; Hooper, Dukes, 2004).

Fridley (2001) предлагает широкое понимание выборочного эффекта, как комбинации следующих факторов (рис. 4.3.2.1-2):

а) «выборочного эффекта местообитания», когда в сообщество включаются виды, лучше адаптированные к данным условиям среды; этот фактор соответствует диапазону условий, в которых может существовать вид (фактор «1» на рис. 4.3.2.1-2);

б) «выборочного эффекта эффективности», который определяется вероятностью включения в сообщество более эффективных (например, более продуктивных или более крупных) видов (фактор «2» на рис. 4.3.2.1-2);

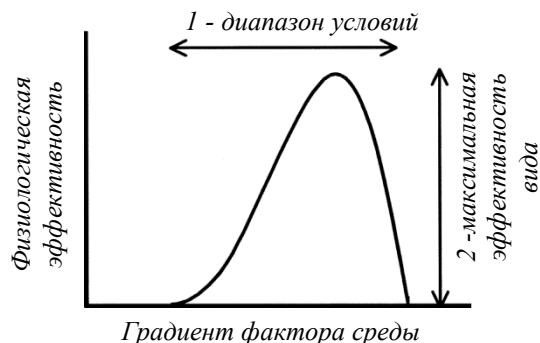


Рис. 4.3.2.1-2. Два фактора, определяющие выборочный эффект (Fridley, 2001).

Однако известно, что способность видов существовать в широком диапазоне условий часто обратно пропорциональна их максимальной эффективности в силу известного эволюционного «трейд-оффа» между скоростью роста и стрессоустойчивостью (Fridley, 2001). Таким образом, вероятность выживания вида в каждой точке пространства обратно пропорциональна его продуктивности и совместить эти два фактора выборочного эффекта в природе трудно.

Многие исследователи считают выборочный эффект ошибкой экспериментов, в которых экспериментальные сообщества состоят из разного числа случайных видов, в то время как естественные сообщества не являются случайными наборами видов (Huston, 1997; Wardle, 1999). В этом случае увеличение продуктивности определяется ростом вероятности выбора быстрорастущего продуктивного вида, а не ростом числа видов. Другая точка зрения заключается в том, что этот эффект можно рассматривать не как ошибку, а как нормальный экологический механизм воздействия видового разнообразия на экосистемные функции, подчеркивая, что есть много случайных факторов, которые влияют на видовой состав (Aarssen, 1997; Hooper, Vitousek, 1997; Loreau, 2000; Mouquet et al, 2002; Tilman et al., 1997 b).

Показано, что выборочный эффект играет определенную роль в формировании свойств экспериментальных сообществ (см. ниже), но насколько он характерен для природных сообществ? Уже само название этого эффекта подчеркивает его случайный характер. Однако в природе сообщества состоят не из случайных видов, поэтому действие выборочного эффекта, очевидно, имеет весьма ограниченное отношение к реальным процессам в природе (Wardle, 1999). Например, известно, что чем меньше размер площадки, тем более случайным оказывается состав видов. Чем больше площадка, тем менее случаен состав. То есть выборочный эффект может играть существенную роль лишь на малых площадках (Fridley, 2001). Например, состав растений на мелких участках местообитаний может изменяться случайным образом благодаря так называемому механизму «карусели», описанному для растительных сообществ на меловых местообитаниях — отдельные участки колонизируются видами в случайном режиме и их видовой состав сильно и непредсказуемо меняется год от года. Также выборочный эффект может иметь значение на ранних стадиях первичной сукцессии, когда видовой состав более случаен (это было показано при зарастании вулканических местообитаний, в частности, вулкана св. Елены (см. Fridley, 2001). По мере развития сообщества, его состав становится все более определенным и значение выборочного эффекта снижается.

Наконец, в разнообразном сообществе выше вероятность присутствия комплементарных видов («выборочный эффект комплементарности») и видов, усиливающих друг друга, например, азот-фиксаторов («выборочный эффект усиления»), то есть выборочный эффект сам по себе усиливает комплементарность (Fridley, 2001).

Положительные взаимодействия видов – комплементарность и взаимоусиление

На практике трудно отделить эффекты от разделения ниш от взаимоусиления видов, поэтому можно рассматривать комплементарный эффект как комплекс этих процессов (Hector et al., 2009).

Гипотеза о комплементарности как механизме положительной связи разнообразия и продуктивности сообществ была высказана еще Дарвином в «Происхождении видов» в форме «разделения труда» между разными видами (см. Naeem et al., 2009), то есть существенно раньше гипотезы о выборочном эффекте. Эта гипотеза основана на одном из ключевых представлений экологии сообществ - о разделении ресурсов и экологических ниш¹¹⁶ (Hector, 1998; Loreau Hector, 2001; Naeem et al., 1994; Tilman et al., 1996).

В основе «эффекта комплементарности» лежит разделение видовых экологических ниш и различия видов в использовании ресурсов среды (использование разных ресурсов или одного ресурса, но в разное время или в разных местах). Различия видов в их требованиях к ресурсам ведут к тому, что комбинация видов может использовать больше ресурсов, чем каждый из них в отдельности. Результат – более высокая продукция и меньший объем неиспользованных ресурсов. Если разделение ресурса повышает суммарное его использование, то сообщество в целом получает большее количество энергии по сравнению с монокультурой. Особенно показателен один из последних примеров: было показано, что специфический для разных видов набор фотосинтетически активных пигментов обеспечивает биохимический механизм комплементарного использования света разными водорослями. Благодаря этому более разнообразные сообщества фитопланктона улавливают больше света и производят большую первичную продукцию (Striebel et al., 2009 а).

Наглядное объяснение комплементарности ниш предложил Tilman (1999). В местообитании с пространственной или временной гетерогенностью двух факторов, которые лимитируют рост растений (например, температура и pH почвы) каждый вид будет занимать часть пространства, соответствующую своей нише (рис. 4.3.2.1-3, слева). При добавлении видов местообитание будет покрываться ими плотнее, имеющиеся ресурсы будут использоваться более полно, продуктивности увеличится. Если виды выбирать случайным образом получится асимптотическая зависимость пока ресурс не будет использован полностью (рис. 4.3.2.1-3, справа). В отличие от выборочного эффекта в данном случае растут как средние, так и максимальные значения ЭФ.

¹¹⁶ Комплементарность использования ресурсов - основа сельскохозяйственной методологии смешения культур и сортов.

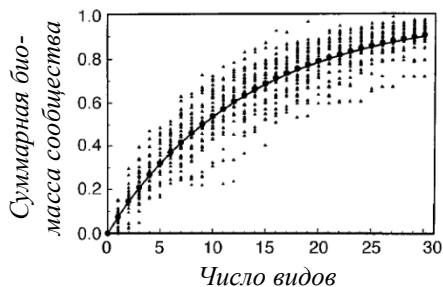
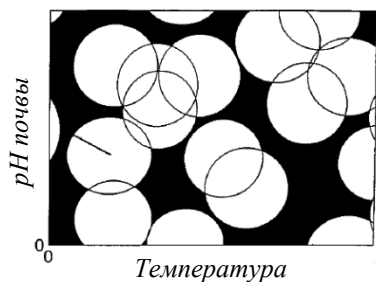


Рис. 4.3.2.1-3. Дифференциация ниш в ответ на гетерогенность местообитания по двум лимитирующим факторам (температура и pH). А - Один кружок – ниша одного вида. Б – модельная зависимость суммарной биомассы сообщества от числа видов в гетерогенном местообитании (Tilman, 1999).

Типичный пример комплементарного использования ресурсов в смесях растений с мелкими и глубокими корнями или травы холодного и теплого сезонов или светолюбивые деревья и теневыносливые виды под пологом леса. Эти виды меньше конкурируют друг с другом.

Представление о комплементарности лежит в основе выделения функциональных групп видов и показателей функционального разнообразия. Если комплементарность – основной механизм, то число функциональных групп должно сильнее влиять на биомассу, чем число видов внутри групп (при адекватном выделении самих групп). Позитивная связь между числом функциональных групп и биомассой при одном и том же суммарном числе видов говорит о том, что комплементарность выше у растений из разных групп, чем внутри одной группы (Marquard et al., 2009).

Еще одно объяснение: после того, как есть хотя бы по одному растению в каждой функциональной группе, зависимость начинает насыщаться и добавлении других видов почти не меняет суммарную биомассу. (Tilman et al., 1997 b; Loreau, 2000).

Взаимоусиление видов заключается в улучшении условий среды или обеспечение критического ресурса для других видов. Одна из важных форм взаимодействия видов – взаимодействия бобовых растений (способных к азотфиксации благодаря симбиозу с бактериями) с другими видами. Это один из главных функциональных механизмов в экспериментах с травяными сообществами (например, см. Hector et al., 1999; Spehn et al., 2002; Tilman et al., 1997 a, 2002). В работах, посвященных взаимосвязи экосистемных функций и биоразнообразия также имеются и другие примеры. Так, для травяных сообществ в Средиземноморье показано, что более высокая биомасса растений в многовидовых сообществах защищает почву от высыхания и собирает больше росы, что способ-

ствует лучшему росту всех видов растений¹¹⁷ (Caldeira et al., 2001). В проточных мезокосмах увеличение числа видов личинок веснянок делает бентосную среду топографически более сложной, что позволяет им более эффективно улавливать корм из потока (Cardinale et al., 2002). В экспериментах с микроводорослями выявлено взаимоусиление видов за счет создания одними видами защиты от выедания или сильного течения других видов. Например, интенсивно поедаемые водоросли Нурпеа в монокультуре растут хуже, чем в многовидовых сообществах (Boyer et al., 2009). Разнообразие макрофитов влияет на сообщества эпифитных водорослей и животных не только за счет увеличения продукции, но и за счет создания гетерогенных местообитаний (Stachowicz et al., 2007).

Мутуалистические взаимодействия прямо влияют на ЭФ, например, поступление азота в наземные системы в основном осуществляется мутуалистическими ассоциациями растений и азотфиксирующих микроорганизмов. Микориза между корнями растений и грибами сильно увеличивает поступление ПВ в растение из почвы, повышает первичную продукцию и успех семян. Высоко интегрированные сообщества (консорции) почвенных микроорганизмов, в которых каждый вид производит определенный тип ферментов, ускоряют разложение органики. Многие из этих отношений высокоспецифичны и утрата того или иного вида будет иметь каскадный эффект на остальную часть экосистемы.

В отличие от выборочного эффекта комплементарность и взаимоусиление видов повышают параметры сообщества по сравнению с теми, которые могут быть достигнуты одним видом; это основа превышения продуктивности смеси культур над монокультурой (*overyielding*) когда урожай смеси превышает урожай монокультур.

В отличие от выборочного эффекта, проявлению комплементарности и взаимоусилению не способствует случайный состав видов. Комплементарность – продукт определенных комбинаций видов, которые возникали в природе в ходе их совместной эволюции в составе сообществ.

Положительные взаимодействия между видами особенно интересны в свете недавно выявленной для морских сообществ экспоненциальной формы зависимости (см. ниже), поскольку только положительные взаимодействия видов могут дать усиливающуюся зависимость. Это может означать, что на дне океана преобладают мутуалистические отношения (Loreau, 2007).

Методы разделения выборочного и комплементарного механизмов в экспериментах

В то время как типичные зависимости продуктивности и других показателей экосистемного функционирования от биоразнообразия в общем виде выявлены, вызывающие их механизмы не ясны (Hector, Loreau, 2005). Большинство экспе-

¹¹⁷ Этот пример можно расширить в целом на климаторегулирующие функции растительности в локальном масштабе – известно, что природная растительность является регулятором водного цикла на суше, как бы создавая условия для собственного существования (примеры см. Букварева, 2010 а).

риментов были организованы лишь для выявления общего характера ответа. Задача различения механизмов, лежащих в основе взаимосвязи экосистемных функций и разнообразия в них не ставилась. Поэтому после первой волны экспериментов их результаты вызвали жаркие споры о том, чем объясняются обнаруженные закономерности (Aarssen, 1997; Giller et al., 2004; Hector et al., 2000; Loreau, 2000; Loreau et al. 2001; Wardle, 1999). Спор о механизмах был «подогрет» критикой интерпретации результатов экспериментов, особенно в отношении продуктивности (Huston, 1997; Huston et al., 2000).

Уже визуально можно определить, какой эффект превалирует в эксперименте. Признак выборочного эффекта – самый продуктивный вид дает такую же продуктивность как самые максимальные комбинации видов – нет явления сверхурожая. Повышение верхней границы значений говорит о комплементарном механизме.

Loreau и Hector (2001) предложили простую методологию для выявления работы выборочного и комплементарного эффекта в экспериментах на основе показателей относительного урожая.

Относительный урожай вида – это отношение его урожая в многовидовом сообществе к его урожаю в монокультуре. Суммарный относительный урожай – сумма индивидуальных относительных урожаев. Этот показатель определяет нетто-эффект от видового разнообразия, то есть разницу между обнаруженным урожаем многовидового сообщества и средним урожаем монокультур видов, входящих в сообщество. Нетто-эффект числа видов определяется как $\sum Y - \bar{M}$, где Y – обнаруженная биомасса видов растений на площадке, $\sum Y$ – суммарная биомасса всех видов на площадке, $\bar{M}$ – средняя биомасса монокультур всех видов (нетто эффект равен нулю, когда отдельные виды растут одинаково хорошо в смеси и в монокультурах). Этот нетто-эффект делится на два компонента – выборочный и комплементарный. Выборочный компонент определяется как $D \times \text{cov}(M, \Delta RY)$, где D – число видов растений на площадке, M – средняя биомасса монокультуры вида, ΔRY – разница между обнаруженным относительным урожаем (Y/M) и ожидаемым относительным урожаем ($1/D$). Вклад комплементарности определяется как $\bar{M} \times D \times \overline{\Delta RY}$, где $\overline{\Delta RY}$ – среднее значение ΔRY всех видов на площадке (Loreau, Hector, 2001; Fargione et al., 2007). Выборочный эффект будет положительным, если в смеси доминируют наиболее продуктивные виды и отрицательным, если доминируют малопродуктивные виды. Абсолютный выборочный эффект означает, что относительный урожай доминирующего вида остается таким же, как в монокультуре, и этому же равен суммарный урожай сообщества (то есть других видов просто нет). Если суммарный урожай существенно выше урожая вида-доминанта в монокультуре (трансгрессивный сверхурожай, см. ниже), значит, действует не только выборочный эффект.

Возможность разделения выборочного и комплементарного эффектов ограничена теми показателями, в отношении которых возможно определение вклада каждого вида. Для многих показателей экосистемных функций, например, устойчивости к инвазиям, потребления питательных веществ из почвы или из

воды, скорости восстановления сообществ это сделать невозможно (Stachowicz et al., 2007).

Сверхурожай (*overyielding*) – явление, при котором продуктивность (урожай) многовидового сообщества больше средней продуктивности монокультур входящих в него видов (ожидаемого урожая монокультур). При трансгрессивном сверхурожае продуктивность многовидового сообщества должна быть выше, чем у самой продуктивной монокультуры.

Трансгрессивный сверхурожай считается доказательством комплементарности, так как выборочный эффект никак не может дать такого результата (Cardinale et al., 2006; 2007).

Трансгрессивный сверхурожай наблюдается в экспериментах достаточно редко. Так, мета-анализ 111 экспериментов с сообществами разных трофических уровней не подтвердил эффекта трансгрессивного сверхурожая (Cardinale et al. 2006), мета-анализ 44 экспериментов с растительными сообществами, показал, что многовидовые сообщества более продуктивны, чем средние показатели монокультур в 79% экспериментов, но только в 12% экспериментов проявляется трансгрессивный сверхурожай (Cardinale et al., 2007), в морских исследованиях трансгрессивный сверхурожай был найден только в 26 из 105 проанализированных экспериментов (Stachowicz et al., 2007).

Низкая частота наблюдения трансгрессивного сверхурожая в экспериментах позволила Cardinale et al. (2006) сделать вывод о том, что работает в основном выборочный эффект. Однако трансгрессивный урожай доказывает наличие комплементарности, но не является ее необходимым условием. Комплементарность может проявляться и без трансгрессивного урожая, который возникает лишь в тех случаях, когда увеличение продуктивности благодаря работе комплементарных механизмов сильнее, чем ее сокращение из-за неизбежного снижения плотности самого продуктивного вида в многовидовом сообществе (Nestor et al., 2009). Низкая частота регистрации этого явления в экспериментах может объясняться также и тем, что большинство экспериментов кратковременны, а проявление комплементарных механизмов и вероятность обнаружения трансгрессивного сверхурожая растут со временем (Cardinale et al., 2007). Кроме того, возможно искусственное занижение частоты регистрации этого явления из-за статистических ошибок в организации экспериментов (Schmid et al., 2008).

Почему важно различать, какой из этих механизмов (комплементарность и выборочный эффект) является реальным механизмом возникновения положительной зависимости ЭФ от БР в экспериментах? От этого зависят практические подходы к управлению биоразнообразием – если главный «драйвер» выборочный эффект – для поддержания ЭФ нужны несколько видов, которые ее выполняют наиболее эффективно, если главную роль играет комплементарность - нужно разнообразие комплементарных видов.

Совместное действие выборочного и комплементарного эффектов в экспериментах

В конце первой фазы исследований на фоне критики экспериментов (Huston, 1997; Huston et al., 2000) ощущался недостаток доказательств работы комплементарных механизмов в экспериментальных сообществах, хотя данные о совместной работе выборочного и комплементарного эффектов уже имелись (Hector et al., 1999, 2000; Loreau, Hector, 2001; Tilman et al., 1996, 2001). В тех случаях, когда комплементарность была зарегистрирована, превышение урожая многовидовых сообществ над монокультурами было невелико и объяснялось в первую очередь присутствием бобовых (Aarssen et al., 2003). Оснований для утверждений, что в сообществах имеется эффект комплементарного использования ресурсов, практически не было (Loreau et al., 2001).

Споры возникли потому, что большинство экспериментов было поставлено для выявления характера зависимости, а не для различения механизмов, которыми она обеспечивается. Однако затем, по мере накопления данных от экспериментов, нацеленных именно на выявление механизмов, и проведения специальных анализов экспериментальных картина стала меняться и постепенно превратилась в противоположную. Стало очевидно, что выборочный эффект и комплементарность действуют одновременно и составляют континуум от полного доминирования до полной комплементарности. Причем во многих случаях более важную роль играет комплементарность.

Анализ данных проекта BIODPTH показал, что работают оба механизма (Hector et al., 1999; Loreau, Hector, 2001), что бобовые важны, но зависимости показателей экосистемного функционирования от разнообразия не определяются полностью их присутствием или отсутствием (Hector et al., 2007). Более того, для наземной части травянистых сообществ эффект комплементарности оказался более существенным, чем эффект выборки. Он регистрировался на всех местах и во все годы и нарастал с течением времени эксперимента (Spohn et al., 2005). Причем, выборочный эффект вначале был негативным – доминировали виды с наименьшей биомассой.

Повторный мета-анализ других экспериментов (Cardinale et al., 2007) с использованием метода разделения выборочного и комплементарного эффектов (Loreau, Hector, 2001) показал, что в сообществах работают оба механизма, комплементарность наблюдается в самых разных сообществах, особенно, если они существуют долго, и что выборочный эффект гораздо слабее комплементарного (Cardinale et al., 2006, 2007). Более того, положительная зависимость биомассы от числа видов определяется прежде всего комплементарным эффектом, который со временем усиливается (Cardinale et al., 2007).

Вероятность проявления сверхурожая может расти со временем, как в эксперименте с изъятием водорослей Stachowicz et al. (2008).

В отличие от комплементарного эффекта, который всегда положителен, выборочный довольно часто оказывается негативным (если увеличивается вероятность включения в сообщество менее продуктивных видов или наиболее

продуктивные виды хуже растут в многовидовом сообществе). Суммарный эффект в этих случаях представляет собой разницу между эффектом комплементарности и выборочным эффектом, как на рис. 4.3.2.1-4, а при их сходной величине зависимость экосистемных функций от разнообразия может практически не обнаруживаться. Так, в бентосных сообществах наиболее продуктивные генотипы и виды часто не доминируют в многовидовых сообществах, в то время как низкопродуктивные виды хорошо представлены (Stachowicz et al., 2007). Это явление может быть результатом упомянутого выше эволюционного «трейд-оффа» между конкурентоспособностью и скоростью роста организмов (Loreau, Hector, 2001). Сходные результаты были получены в экспериментах с микроводорослями и наземными травянистыми растениями (Boyer et al., 2009; Reich et al., 2004).

Некоторые исследования показывают, что вероятность положительных взаимодействий видов растет при увеличении числа видов и что позитивные взаимодействия более часто встречаются в суровых и изменчивых условиях среды (Cardinale et al., 2005).

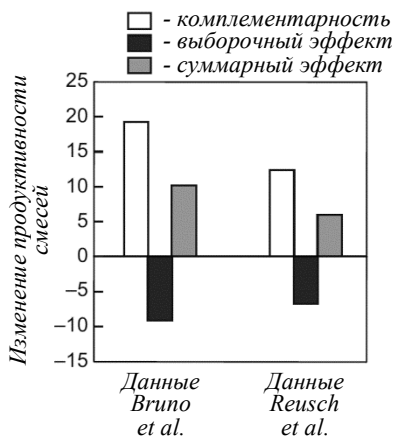


Рис. 4.3.2.1-4. Разделение эффектов комплементарности и выборки в двух экспериментах. А – проверка влияния числа видов крупных водорослей на суммарную биомассу; Б – проверка влияния генотипического разнообразия zostеры на плотность ее ростков. В обоих случаях сравнительно небольшой суммарный эффект является результатом большого позитивного эффекта комплементарности и более слабого негативного выборочного эффекта (Stachowicz et al., 2007).

Очевидно, что комплементарность и выборочный эффект друг друга не исключают, а действуют одновременно. Существует некий континуум от полного доминирования до полной комплементарности и от вероятности выбора наиболее продуктивных видов до вероятности выбора наиболее комплементарных видов. И тот и другой эффекты изменяются в зависимости от свойств видов и условий. Более разнообразные сообщества с большей вероятностью включают более продуктивные виды и комплементарные комбинации видов (Hooper et al., 2005; Huston, 1997; Huston et al., 2000; Loreau, 2000; Loreau et al., 2001; Tilman et al., 1997 b).

4.3.2.2. Оптимизация как дополнительный механизм влияния разнообразия на функции биосистем

Дополнительным механизмом влияния разнообразия на функции биосистем может быть оптимизация популяций и сообществ. В соответствии с нашей гипотезой, популяции и сообщества имеют максимальную биомассу (суммарную численность) при оптимальных показателях внутривидового разнообразия и видового богатства (см. раздел 2.3). Большинство важнейших экосистемных функций и услуг, прежде всего, из группы средообразующих, положительно связаны с суммарной биомассой сообщества и популяций. Примерами могут быть функции по регуляции процессов испарения, поглощения и стока воды, смягчения природных экстремальных явлений (защита от наводнений, сильного ветра и т.п.), защита почв от эрозии, хранение углерода и многие другие. Исключение составляют лишь продукционные функции, так как продуктивность сообществ максимальна на некоторых средних или начальных стадиях сукцессии, когда суммарная биомасса сообщества далека от максимальной, а популяции, подвергающиеся промыслу, всегда имеют сниженную численность и биомассу. Более подробно противоречие между задачами использования средообразующих и продукционных экосистемных услуг с точки зрения задач природопользования рассмотрено в разделе 5.2.2.

Таким образом, важнейшие экосистемные функции максимальны, когда показатели разнообразия популяций и сообщества близки к оптимальным. Если внутривидовое разнообразие отклоняется от оптимальных значений, что может происходить в результате антропогенного воздействия на популяцию, например, промысла, ее численность (суммарная биомасса) снижается, то есть снижается и экосистемная функция данной популяции. То же самое происходит и при отклонении числа видов от оптимальных значений. Если число видов меньше оптимального, ресурс среды недоиспользуется и эффективность сообщества снижается – этот случай подтвержден многочисленными экспериментами (см. раздел 3.4.2.2). Если же число видов превышает оптимальные значения, то эффективность сообщества также снижается, поскольку популяции переходят в субоптимальное состояние, например, в результате вынужденного чрезмерного сужения своих экологических ниш. Ситуация чрезмерного видового разнообразия, вероятно, довольно редко встречается в природе (один из возможных примеров приведен в разделе 4.2.1.4).

Важнейшим отличием оптимизации от описанных выше выборочного и комплементарного эффектов является то, что для ее действия виды не обязательно должны различаться по своим экологическим свойствам. В соответствии с нашей гипотезой, оптимизация может происходить также за счет функционирования в сообществе нескольких видов с одинаковыми экологическими характеристиками («видов - экологических двойников»).

4.3.2.3. Какие механизмы могут заменить «отбор» на надорганизменном уровне?

Гипотезы о механизмах реализации оптимальными биосистемами их преимуществ

На уровне организмов в качестве механизма, обеспечивающего преимущества оптимальных особей, обычно рассматривается отбор (преимущественное выживание и размножение) особей с оптимальными признаками, то есть «наиболее приспособленных». Однако на надорганизменном уровне представить себе действие некоего фактора, который бы «отбирал» популяции, виды и сообщества с оптимальными параметрами разнообразия, довольно трудно. Допустим, гипотетически может существовать некий механизм отбора среди множества популяций, составляющих вид, в ходе которого отбираются наиболее жизнеспособные популяции с оптимальным уровнем внутреннего разнообразия (субоптимальные популяции локально вымирают, вместо них распространяются оптимальные популяции). Но такой механизм кажется маловероятным – слишком много локальных популяций и времени нужно, чтобы он работал. Тем более, такой механизм не работает на уровне целых видов – тут просто не из чего выбирать, так как вид один (нельзя выбрать из множества видов «волк» выбрать вид «оптимальный волк»). Действие отбора в его классическом виде на уровне сообществ и экосистем также маловероятно. Трудно представить существование большого числа локальных вариантов одного и того же сообщества, среди которых может происходить отбор.

В соответствии с принципом оптимального разнообразия популяции и сообщества с оптимальными показателями разнообразия достигают большей численности и биомассы, чем субоптимальные системы. Можно предположить, что это дает им больше шансов на выживание и распространение. Эта предполагаемая закономерность является основой возможных механизмов оптимизации разнообразия биосистем.

Какими могут быть конкретные механизмы оптимизации разнообразия? На данном этапе исследований у нас нет ответа на этот вопрос. Мы можем лишь кратко обозначить основные вопросы и некоторые гипотезы о возможных механизмах оптимизации разнообразия на популяционном и ценогическом уровнях.

В качестве гипотезы можно предположить, что оптимальные параметры устанавливаются в популяциях и в сообществах за счет преимущественного распространения их субъединиц, которые имеют показатели разнообразия, наиболее близкие к оптимальным (ниже в данном разделе, говоря «оптимальный», мы имеем в виду «наиболее близкий к оптимальному»), поскольку достижение оптимума биосистемами может быть достаточно редким событием в постоянно изменяющейся среде).

На популяционном уровне такими субъединицами могут быть субпопуляции, группы особей или даже отдельные особи. В наших моделях оптимальный уровень внутривидового фенотипического разнообразия поддерживается за

счет двух параметров: 1) разнообразия размножающихся фенотипов, которое зависит от ширины зоны индивидуальной толерантности особей; 2) разнообразия рождающихся фенотипов, которое зависит от ширины диапазона нормы реакции в популяции. Можно предположить, что оптимальные показатели внутривидового разнообразия могут распространяться в большой подразделенной популяции вместе с особями, которые являются носителями оптимальных значений этих параметров. Можно предположить, что именно такие особи могут наиболее интенсивно распространяться в популяции, так как численность субпопуляций с оптимальными параметрами наиболее высока и устойчива. Другим механизмом может быть преимущественное расширение внутри ареала популяции ареалов субпопуляций с оптимальными параметрами за счет сокращения ареалов субпопуляций с неоптимальными параметрами. Как может происходить оптимизация внутреннего разнообразия в неподразделенной изолированной популяции – пока не понятно.

На ценотическом уровне возможные механизмы оптимизации разнообразия также не ясны. Какие-то формы отбора на уровне сообществ, вероятно, могут работать через популяции входящих в них видов. Например, определенную роль может играть отбор в группах экологически сопряженных видов, при котором выживают и размножаются преимущественно те особи, которые включены в оптимальные сообщества. Наиболее вероятным механизмом преимущественного выживания и распространения сообществ с оптимальными параметрами нам представляются процессы сукцессионного типа. В соответствии с нашей гипотезой, сообщество с оптимальным разнообразием наиболее эффективно использует ресурсы среды, то есть по отношению к субоптимальным сообществам его можно рассматривать как следующую стадию сукцессии. Механизмы распространения оптимального сообщества при этом те же, что и механизмы замещения сериальных сообществ в ходе сукцессии. Субоптимальные сообщества при этом могут сохраняться в виде начальных стадий сукцессии. Одум (1986) отмечал: «Установлено, что в стабильных условиях среды экологические системы с большим разнообразием успешно конкурируют с более простыми и замещают их. Если особый поток энергии не направлен на предотвращение сукцессии, то сложная специализированная система характеризуется большей работой выхода, направленной в русло общих усилий, и вытесняет те системы, энергия которых запасается, а не используется для полезной работы, направленной на выживание в конкуренции». Пространственно-временные масштабы процессов такого типа могут быть любыми. Так, например, Заварзин (2001, 2004) говорит о сукцессии всей биосферы.

Однако в этой схеме много противоречий. Одно из наиболее ярких – постепенное «наползание» верхового болота на окружающий лес, что мы нередко можем наблюдать в бореальной зоне. Очевидно, что в этом случае болото – это сообщество с минимальным разнообразием, которое наименее эффективно использует ресурсы (именно поэтому оно откладывает торф). При этом оно «побеждает» окружающие более разнообразные и эффективные сообщества, то есть

все происходит не как в нашей схеме, а наоборот. Понятно, что в этих ландшафтах на самом деле есть какой-то баланс между болотными и лесными сообществами (иначе бы все покрылось болотами), но никакого явного преимущества более разнообразных сообществ при этом не наблюдается.

4.4.
Изменение оптимальных
значений разнообразия
в ходе эволюционных процессов



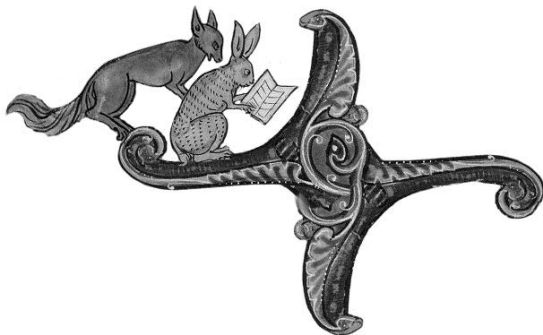
В ходе эволюционных процессов происходит изменение параметров оптимальности биосистем. В рамках принципа оптимального разнообразия на данном этапе исследований можно рассматривать процессы, обусловленные эволюцией на двух иерархических уровнях:

- изменение параметров оптимальности при повышении эволюционного уровня организмов;
- изменение параметров оптимальности в ходе эволюции сообществ.

Эти процессы неразрывно взаимосвязаны, но, в целях более последовательного изложения материала мы их рассмотрим отдельно.

4.4.1.

Изменение параметров оптимальности при повышении эволюционного уровня организмов



В соответствии с принципом оптимального разнообразия биосистем, оптимальные значения внутривидового и ценоотического разнообразия зависят от видовых характеристик, которыми в наших моделях являются показатели смертности, рождаемости, максимальная ширина зоны индивидуальной толерантности (моделируется как разнообразие размножающихся в каждый момент времени фенотипов) и функция затрат ресурса особями (см. раздел 2.3). Прогрессивные изменения любого из этих параметров (расширение зоны толерантности особей к условиям среды, увеличение максимальной скорости роста популяции, снижение смертности, снижение удельных затрат ресурса особями¹¹⁸), происходящие при сохранении неизменными остальных характеристик, можно интерпретировать как повышение эволюционного уровня организмов. Как показывают результаты моделирования, такие изменения параметров популяций приводят к качественно одинаковым результатам (см. раздел 2.3, п. 6, рис. 2.3-

¹¹⁸ На первый взгляд, снижение затрат ресурса противоречит одному из основных критериев прогресса – повышению общей энергии жизнедеятельности организмов (биоэнергетический прогресс). Однако при этом организмы не только больше расходуют энергии, но также повышают свои возможности «захватывать» больше энергии из среды, и совершенствуют системы внутренней регуляции. Например, Гаврилов (2012) отмечает, что увеличение энергетической стоимости существования гомойотермных животных перекрывается ростом их активности и поступления энергии. В результате биоэнергетический прогресс сопровождается увеличением объема доступных организмам ресурсов и повышением эффективности их использования. Отношение «захваченной» энергии к тратам на поддержание биомассы растет (Печуркин, 1982). В рамках нашей модели это интерпретируется как снижение удельных затрат ресурса.

8), которые позволяют предположить, что повышение эволюционного уровня организмов сопровождается следующими тенденциями:

- увеличением эффективности популяций, то есть снижением удельных затрат ресурса и увеличением численности при неизменном количестве ресурса;
- снижением значений оптимального внутривидового разнообразия за счет расширения зоны индивидуальной толерантности особей, благодаря чему реакция на изменения среды перемещается с уровня популяции на уровень особи и становится более быстрой и эффективной;
- ростом оптимальных значений видового разнообразия в сообществах таких организмов.

Таким образом, результаты моделирования позволяют предположить, что повышение эволюционного уровня организмов изменяет оптимальные значения внутривидового и видового разнообразия, то есть модифицирует структуру пространства лицензий – ячейки сужаются, их число растёт.

В исторической перспективе примером роста таксономического разнообразия в сообществах эволюционно «продвинутых» организмов может служить поэтапная смена морских эволюционных фаун (кембрийская, ордовик-пермская и мезокайнозойская), сопровождавшаяся увеличением доли подвижных и «физиологически забуференных» (то есть способных к активным формам освоения внешних ресурсов и регуляции своей внутренней среды, менее чувствительных к параметрам среды) животных. Аналогичная тенденция прослеживается и для наземной биоты (Марков, Коротаев, 2007, 2008). Свидетельством того, что происходило именно усложнение сообществ, а не только рост глобального таксономического разнообразия, могут служить данные об изменении характера распределений обилия видов в сообществах на рубеже палеозоя и мезозоя (Wagner et al., 2006).

Самостоятельным фактором увеличения разнообразия в ходе эволюции является увеличение доступного для организмов потока энергии благодаря прогрессивным «эволюционным инновациям», которые позволяли на каждом этапе эволюции расширять спектр используемых ресурсов и увеличивать интенсивность их потребления. К числу основных инноваций можно отнести: возникновение процессов фотосинтеза с образованием кислорода; возникновение аэробного дыхания; возникновение эукариотных, а затем многоклеточных организмов; образование скелета у животных; развитие наземных растений, формирование почв и наземных биоценозов; появление цветковых растений и насекомых; образование социального уровня организации жизни. В результате возникновения и распространения каждого из этих эволюционных достижений в биологические циклы вовлекалось все большее количество вещества и энергии. Современные теоретические представления предполагают, что увеличение количества доступной энергии – один из главных факторов роста биологического разнообразия. Это подтверждается многочисленными эмпирическими фактами (см. раздел 3.2.2). Как мы подчеркивали выше, эта тенденция полностью соответствует принципу оптимального разнообразия, так как при увеличении потока

доступных ресурсов растут оптимальные значения числа видов в сообществе (раздел 2.3, вывод 8).

В современных условиях косвенным подтверждением нашей гипотезы является сопоставление структуры северных и тропических сообществ и характеристик таксонов, составляющих эти сообщества. В разделе 3.3.3 мы уже упоминали, что арктические сообщества характеризуются повышенной долей примитивных и архаичных таксонов. В приэкваториальной зоне, которая считается наиболее древней, доминируют наиболее молодые прогрессивные таксоны. То, что тропическая биота не имеет архаичных черт, а архаичные группы насекомых и растений распространены в основном вне тропиков, в частности, показал Жерихин (1987). Тропическая биота (композиция таксонов) по параметрам «эволюционного возраста» противоположна арктической. В молодом тундровом биоме особенно большую роль играют примитивные таксоны, а в древних тропических сообществах наивысшего биологического прогресса достигают прогрессивные продвинутые группы при существенной доле молодых видов (Чернов, 1988).

По мнению Чернова (1988), адаптационной предпосылкой такого соотношения может быть то, что относительно примитивные формы способны к освоению суровой среды «пассивными» способами, основанными на высокой резистентности и замедлении развития, то есть на таком типе освоения среды, который можно назвать «подчиненным». Именно такие адаптивные особенности характерны для наиболее многочисленных в тундре групп растений и животных. Чернов предполагает, что этот путь освоения среды закрыт для наиболее продвинутых форм, которые склонны к «активному» освоению среды и противостоянию неблагоприятным условиям. Имеется много примеров, когда наиболее примитивные формы осваивают самые суровые условия среды (например, бактерии по сравнению с представителями других царств, углозуб среди земноводных, наиболее примитивные группы внутри других таксонов). Даже у муравьев относительно примитивные формы чаще демонстрируют примеры эффективного освоения наименее благоприятных условий, в которых снижается разнообразие группы в целом (Длусский, 1967). Интересно, что относительно высокое разнообразие древних и примитивных форм прослеживается также в глубоководной фауне (см. Чернов, 1991, 2002).

Биологическому прогрессу в Арктике способствует примитивность в самом широком смысле. Это подтвердил Гамалей (цит. по: Чернов, 2004) на основе анализа широтных трендов продвинутых и примитивных экофизиологических типов двудольных растений от тропиков до полярных пустынь. Он показал, что снижение видового разнообразия по мере усиления экстремальности местообитания сопровождается сокращением доли продвинутых видов, в то время как примитивные виды сохраняют свои позиции в экстремальных условиях холодных, аридных и засоленных территорий. Продвинутое группы, напротив, процветают в оптимальных климатических условиях, где в максимальной степени развиты биоценотические отношения, особенно в тропиках. В холодных обла-

стях эти группы уступают место менее продвинутым, архаичным, более склонным к толерантным адаптивным стратегиям, эффективно противостоящим су-
ровым условиям среды.

Для объяснения этой закономерности выдвинуто несколько гипотез. В их числе – «гипотеза оттесненных реликтов», которая берет начало еще от Уоллеса, и «концепция тропического давления» Дарлингтона (1960-е гг.). Эти гипотезы предполагают, что более молодые и продвинутые формы вытесняют из экваториального пояса более древние и примитивные формы в направлении высоких широт (см.: Чернов, 1988). По образному выражению Мейена (цит. по: Чернов, 1991), тропики – это не музей, где сохраняются примитивные формы, а колыбель, в которой формируются новые формы.

Один из основателей современной генетики Фишер предположил, что причиной высокого видового разнообразия в тропиках является более быстрая эволюция и видообразование в тропиках (см. Ricklefs, 2004). «Гипотеза эффективного эволюционного времени» (см.: Hillebrand, 2004) подразумевает более высокую скорость видообразования в тропиках по сравнению с умеренными и северными широтами за счет увеличения скорости мутаций и оборота поколений в теплом климате, большей временной стабильности, которая увеличивает время существования более старых таксонов и большей площади тропического биома (см.: Hillebrand, 2004). Однако исследования современных скоростей видообразования в целом не подтверждают повышение молекулярной эволюции в тропиках (Clarke, Gaston, 2006; Willig et al., 2003). Например, показано, что близкородственные пары видов птиц и млекопитающих в тропиках разошлись в среднем 3,4 млн лет назад, а по мере продвижения на север это время сокращалось и в приполярных областях составило всего 1 млн. лет, что говорит о том, что в тропиках и появление и вымирание видов идет медленнее, чем на севере (Weir, Schluter, 2007).

Тем не менее, относительное обилие примитивных таксонов на севере остается фактом. Как отмечает Чернов (1984), структура северных сообществ с филогенетических позиций тоже характеризуется чертами архаичности. Сообщества полярной пустыни имеют образ древних первичных наземных ценозов, когда суша была еще экстремальной средой по отношению к воде. В этих сообществах преобладают гидрофильные группы растений и животных. Основу трофических цепей составляют водоросли и цианобактерии и их потребители – личинки комаров-звонцов. Существенную роль играют кольчатые черви, тихоходки и влаголюбивые виды коллембол.

Одум (1986) отмечает, что последовательность ранговых распределений видов по мере перехода от ранних стадий сукцессии к более поздним напоминает изменения структуры сообществ при движении от тропиков на север. Ту же закономерность подчеркивает Чернов (1984). Арктические сообщества имеют черты пионерных сукцессионных стадий. Ряд зональных сообществ от полярных пустынь до лесотундры можно представить как аналог сукцессионной се-

рии. Получается своего рода биогенетический закон для экологических сообществ (Чернов, 1984).

Как мы отмечали выше (раздел 3.3.3), очевидно, что основным фактором снижения видового разнообразия в Арктике и других «суровых» местообитаниях следует считать сокращение потока доступного для организмов энергии (см. раздел 3.2.2), а увеличение доли относительно примитивных таксонов в таких местообитаниях может объясняться относительной успешностью «пассивных» форм освоения суровой среды. То есть, изменения числа видов и характеристик эволюционной продвинутости таксонов в суровой среде – два самостоятельных процесса. Однако, по мнению Чернова (1991, 2002), увеличение доли архаичных таксонов в биотах северных регионов может быть дополнительной причиной снижения видового разнообразия на севере. Для самых разных групп организмов показано, что в Арктике больше таксонов с малым числом видов, возможно, потому, что архаичные группы не могут достигать такого высокого уровня видового разнообразия, как продвинутые.

Принцип оптимального разнообразия может быть одним из дополнительных объяснений генеральной тенденции роста видового разнообразия в сообществах более продвинутых организмов. В соответствии с нашей гипотезой, при повышении эволюционного уровня организмов увеличивается оптимальное число видов при одновременном снижении оптимального внутривидового разнообразия. В наших моделях это происходит за счет того, что более продвинутые в эволюционном плане организмы имеют больше шансов выжить в среде с определенной степенью нестабильности за счет более высоких темпов прироста популяции и меньших затрат энергии¹¹⁹, а также расширения зоны индивидуальной толерантности. В сообществах эволюционно более продвинутых организмов увеличивается число ячеек лицензионно-нишевого пространства, а сами ячейки становятся более узкими. Можно также предположить, что повышение эволюционного уровня организмов дает дополнительные возможности для формирования сложных и разнообразных регуляторных механизмов внутри популяций и сообществ, что увеличивает их стабильность, что, в соответствии с нашей гипотезой, еще больше способствует росту оптимального числа видов.

Если будет обнаружена также обратная положительная зависимость между показателями разнообразия и эволюционного уровня видов, то есть усиление в более сложных сообществах процессов, ведущих к повышению эволюционного уровня организмов, то тогда оптимизация разнообразия может быть одним из факторов гиперболического роста таксономического разнообразия (Марков, Коротаев, 2007, 2008).

¹¹⁹ Эти показатели относятся к единице постоянно поддерживаемой биомассы и единице поглощенной энергии в стационарных условиях.

4.4.2.

Изменение параметров оптимальности в ходе эволюции сообществ



Увеличение видового богатства в более древних сообществах

В соответствии с «гипотезой эволюционного возраста»¹²⁰ более древние сообщества богаче видами. Эта гипотеза используется как одно из объяснений высокого разнообразия в тропиках и низкого разнообразия в северных широтах. В соответствии с ней, северные экосистемы относительно молоды и их экологические сообщества еще только формируются после последнего оледенения, а тропические сообщества, избежавшие оледенения уже находятся в некоторой точке «насыщения» (см. обзор Clarke, Crame, 2003). На относительную стабильность тропиков в историческом аспекте как на возможный фактор высокого видового разнообразия указывал еще Уоллес, затем Пианка в 1960-е гг. (см.: Ricklefs, 2004). Близкая в этим взглядам *гипотеза рефугиумов* (см. обзор на примере Амазонии Haffer, 1997) предполагает, что высокое разнообразие в тропиках – это результат пребывания сообществ в рефугиумах, в которых сохранялись стабильные условия, несмотря на существенные изменения окружающих ландшафтов. После катаклизмов из этих рефугиумов видовое разнообразие восстанавливалось на окружающих обширных территориях. В рефугиумах сохраняются комплексы реликтовых видов и нередко там же обнаруживаются и пики разнообразия новых эндемиков. Это может указывать на то, что рефугиумы яв-

¹²⁰ Понятие возраста применимо к системам с выраженной внутренней структурой в том случае если эта структура закономерно изменяется со временем. В интересующем нас диапазоне иерархических уровней биосистем возрастом могут обладать биоценозы (экосистемы). Элементарные популяции в этом смысле не имеют возраста. Индивидуальный возраст могут иметь также популяции с выраженной внутренней структурой (например, состоящие из связанных между собой поселений или со сложными социальными отношениями), однако этот тип систем мы не рассматриваем в данном исследовании. Если речь идет об эволюционном возрасте вида, то прежде всего имеются в виду характеристики организмов.

ляются не только местами наиболее древних сообществ и долговременного сохранения разнообразия, но одновременно – местами наиболее быстрого видообразования (Fjeldsa, Lovett, 1997). Один из примеров – пики эндемизма и видового разнообразия в районах климатической стабильности Андах¹²¹ (Fjeldsa et al., 1999), в тропических лесах северо-востока Австралии (Graham et al., 2006).

На территории России примером, когда современные климатические условия являются менее важными, чем предполагаемый возраст сообществ (также, вероятно, важен фактор разнообразия рельефа), является распределение видового разнообразия мелких млекопитающих на Европейском севере России на протяжении от юга Архангельской обл. до Урала. Число видов, выровненность и биомасса зверьков увеличиваются с запада на восток одновременно с ростом суровости климата, хотя, в соответствии с эоклиматическими моделями распределения видового разнообразия должно быть наоборот. Ключевыми факторами, определяющими это, по мнению авторов, является рост сложности растительного покрова, который, в свою очередь, объясняется увеличением мозаичности местообитаний по мере продвижения к Уральским горам и рост возраста сообществ, так как наиболее древние лесные сообщества, по мнению авторов, могли сохраниться на юго-западных склонах Северного Урала (Бобрецов и др., 2008).

Таким образом, имеются эмпирические свидетельства в пользу гипотезы о том, что сообщества с большим эволюционным возрастом имеют более высокое видовое разнообразие. Как будет показано ниже, это можно объяснить взаимосвязанными процессами усложнения сообществ и стабилизации их внутренней среды, которая ведет к увеличению оптимальных значений видового разнообразия.

Влияние на оптимальные уровни разнообразия стабилизации внутренней среды сообщества и концепция биоценотической регуляции эволюции.

По образному выражению Гладышева (1996), биосистемы высших иерархических уровней, стабилизируя свою внутреннюю среду, играют роль «термостатов» для биосистем низших уровней. Как отмечает Северцов (2008), не случайно большинство наглядных примеров длительного существования признаков, охраняемых стабилизирующим отбором, относится к молекулярному, клеточному и тканевому уровням организации, то есть к признакам находящимся в стабильной внутренней среде, поддерживаемой гомеостазом организма.

Экологические сообщества являются гораздо менее интегрированными (целостными) системами, чем организмы, но, несмотря на это, их также можно считать системами, способными к поддержанию определенного уровня гомеостаза. Устойчивые природные сообщества представляют собой не случайные наборы видов, а исторически сложившиеся коадаптивные комплексы (Длусский, 1981), способные максимально эффективно использовать ресурсы среды и устойчиво поддерживать геохимический круговорот (Вахрушев, Раутиан, 1993).

¹²¹ Как отмечает автор, те же районы являются центрами индейских культур и всегда имели более высокую плотность населения.

По мере развития коадаптивных комплексов происходит увеличение числа видов и их специализация, то есть сужение ниш (Длусский, 1981). Взаимная адаптация видов друг к другу позволяет сообществу более эффективно использовать ресурсы среды и стабилизировать свою внутреннюю среду. Стабилизация среды, в свою очередь, в соответствии с принципом оптимального разнообразия, ведет к росту оптимальных показателей видового разнообразия.

Запускается процесс взаимоусиления роста оптимальных значений видового разнообразия и стабилизации внутренней среды в более сложных сообществах. Этот «автокаталитический» процесс аналогичен рассмотренному выше росту видового разнообразия в ходе сукцессии, но идет в других масштабах за счет эволюционных преобразований. В отличие от экологической оптимизации, когда предел дробления ниш определяется степенью стабильности внешней среды, интенсивностью потока доступного ресурса и потенциалом регионального пула видов, здесь эти ограничения сами изменяются в ходе эволюции организмов и сообществ.

В соответствии с концепцией биоценотической регуляции эволюции Жерихина (1987), стабилизирующее и канализирующее действие биоценозов является ограничителем скорости эволюции во время когерентных фаз, когда устойчивые сообщества медленно изменяются на протяжении длительных периодов. Во время некогерентных фаз, при разрушении сообществ, включается компенсаторный механизм резкого повышения скорости эволюции. На первый взгляд, наши результаты противоречат этой концепции, предсказывая увеличение вероятности видообразования при стабилизации среды (см. раздел 4.2.4). На самом деле, противоречия нет, так как в рамках нашей модели тенденция дискретизации внутривидовых форм и видообразования поддерживается не высокой степенью стабильности среды как таковой, а увеличением стабильности среды, переходом от нестабильной среды – к более стабильной. Именно эта фаза и начинается сразу после разрушения сообществ, когда начинается процесс формирования их «нового поколения» и постепенная стабилизация среды. Существенная начальная часть этого процесса происходит в условиях относительно нестабильной среды (собственно, именно благодаря этому процессу она и становится стабильной).

На рис. 4.4.2-1 схематично показана динамика изменения оптимальных значений видового и внутривидового разнообразия после некоторого события (вызванного внутренними или внешними причинами), запустившего процесс разрушения сообществ. В результате этого воздействия и разрушения сообществ происходит резкая дестабилизация среды (после чего она остается относительно нестабильной еще довольно долго – серая зона на рис. 4.4.2-1). Дестабилизация среды вызывает снижение оптимальных значений для видового разнообразия и рост – для внутривидового разнообразия, ячейки пространства лицензий сильно расширяются, их становится меньше (серые «соты» на рис. 4.4.2-1). Оптимизация разнообразия на этой стадии может происходить в том числе и за счет «усечения сукцессий» (Жерихин, 2003), так как более ранние стадии, как правило, характеризуются более широкими ячейками простран-

ства лицензий (см. раздел 4.2.1). В процессе развития новых сообществ и стабилизации среды происходит рост оптимальных значений для видового разнообразия и снижение – для внутривидовых лицензий. Ячейки пространства лицензий постепенно сужаются, их становится больше (причем, если происходит повышение эволюционного уровня организмов, составляющих сообщество, в новом сообществе они становятся еще мельче, чем были до кризиса). Постепенно этот процесс выходит на плато, достигая предела дробления лицензий (ниш), который определяется, как отмечают Раутиан и Жерихин (1997), объемом доступного ресурса, а также, в соответствии с принципом оптимального разнообразия, – степенью стабильности внешней по отношению к сообществу среды и эволюционным уровнем организмов, составляющих сообщество (выводы 5 и 7, раздел 2.3).

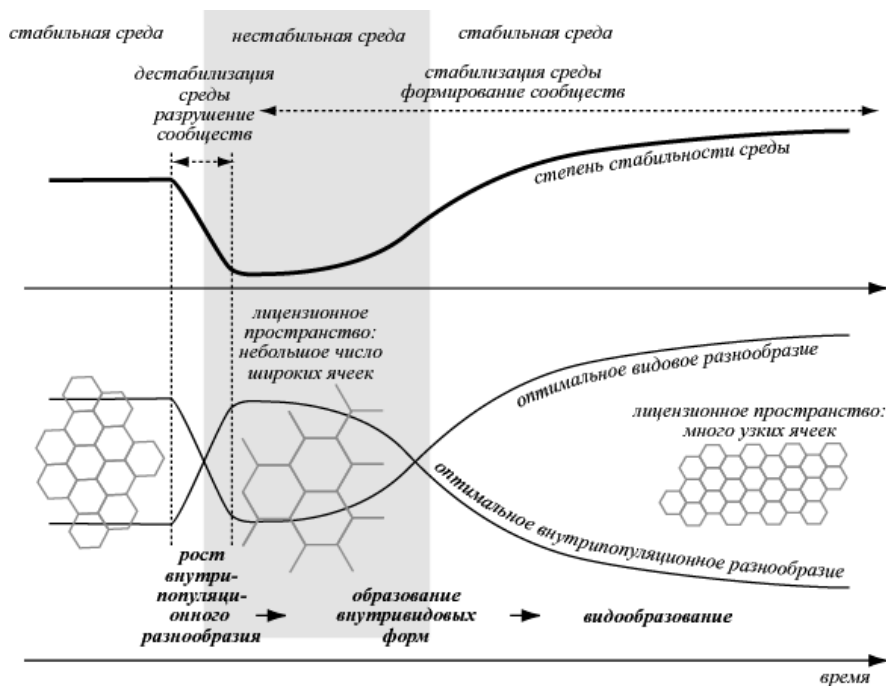


Рис.4.4.2-1. Динамика изменения оптимальных значений видового и внутривидового разнообразия в ходе биоценотического кризиса и последующего развития новых сообществ. Серые «соты» обозначают геометрию лицензионного пространства.

Таким образом, в соответствии с принципом оптимального разнообразия, во время разрушения сообществ и дестабилизации среды происходит рост внутривидового разнообразия (основы для будущего формообразования), во

время развития «нового поколения» сообществ и постепенной стабилизации среды – дискретизация внутривидовых форм и видообразование.

Противофазное колебание оптимальных значений разнообразия на соседних иерархических уровнях и концепция когерентных и некогерентных этапов эволюции.

Как было сказано выше, оптимальные значения разнообразия на уровне популяций и сообщества реагируют на изменения степени стабильности среды противоположным образом. На длинных временных интервалах это может выражаться в противофазном колебании разнообразия на этих иерархических уровнях (рис. 4.4.2-2).

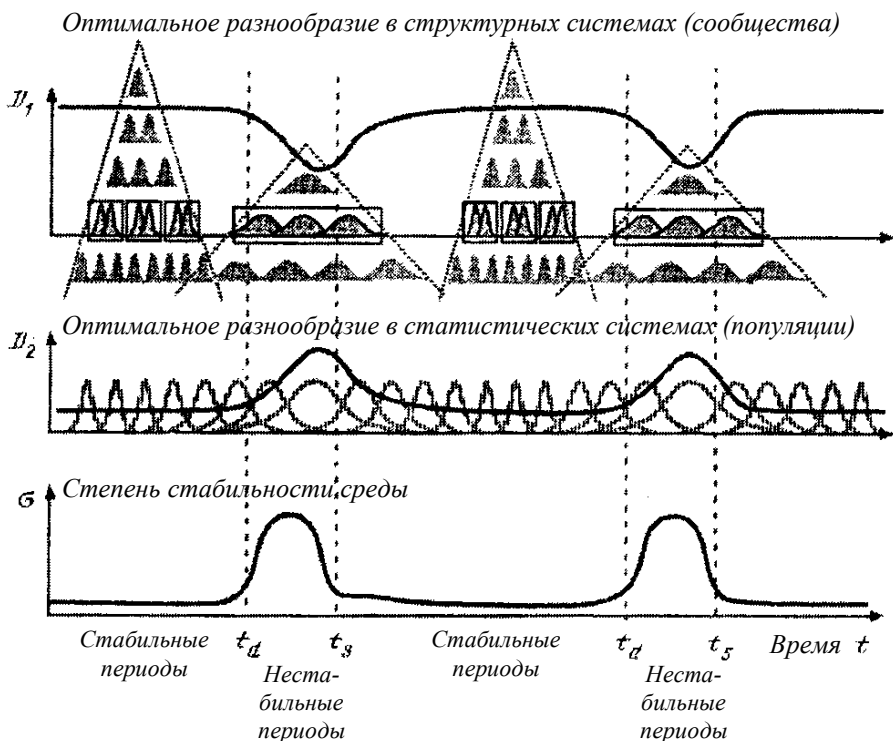


Рис. 4.4.2-2. Противофазные изменения разнообразия в статистических и структурных системах в случайной среде.

В периоды стабилизации среды происходят следующие процессы:

- на уровне популяций: а) сокращение внутривидового разнообразия, специализация, сужение экологической ниши; б) дискретизация внутривидовых форм, видообразование; в) вымирание или миграция неспециализированных популяций в другие местообитания (в частности, в нестабильные, экстремальные, нетипичные и т.п.);

- на уровне сообществ: рост числа видов и иерархичности структуры сообществ, что соответствует процессам дифференциации популяций, видообразованию, включению новых видов.

в периоды дестабилизации среды:

- на уровне популяций: а) рост внутривидового разнообразия, деспециализация, расширение ниши; б) вымирание или миграция "специалистов" в другие местообитания (рефугиумы); в) интеграция "специалистов" в структурную систему высшего уровня; г) внутрисистемная дифференциация – возникновение и развитие внутри системы функционально различных подсистем;

- на уровне сообществ: уменьшение оптимального числа видов, чему непосредственно соответствуют деспециализация и вымирание "специалистов" на уровне популяций (интеграция и внутрисистемная дифференциация хотя и ведут к усложнению всей системы в целом, формируя новый иерархический уровень, но если рассматривать только уровень сообщества, число видов не увеличивается или даже уменьшается).

Эти процессы в общем виде соответствуют схеме изменения разнообразия в концепции когерентных и некогерентных этапов эволюции (Красилов, 1986):

- в стабильных условиях происходит когерентная эволюция – идет специализация видов, высокополиморфные видовые системы распадаются на мелкие виды, слабоспециализированные виды (пионеры, г-стратеги) вытесняются на периферию сообществ, рост разнообразия экологических сообществ ведет к высокой эффективности использования ресурсов; эволюционные изменения ограничены и канализированы имеющейся структурой биоценозов;

- при дестабилизации среды происходит некогерентное развитие - разнообразие и уровень специализации, достигнутые в спокойный период, оказываются чрезмерными, происходит упрощение структуры сообществ, внутривидовое разнообразие растет, неспециализированные виды играют доминирующую роль в сообществах, регулирующее воздействие биоценозов ослаблено.

Таким образом, оптимизация разнообразия на популяционном и ценоотическом уровне может быть дополнительным фактором чередования когерентных и некогерентных фаз эволюции.

4.5.
Оптимизация разнообразия
как возможный фактор
усложнения иерархии биосистем



Возможности возникновения новых структурных уровней при колебаниях степени неустойчивости среды

Данная книга посвящена, прежде всего, популяционному и ценотическому уровням организации биосистем. Однако, на наш взгляд, выводы, полученные при исследовании моделей оптимального разнообразия, могут быть применимы к статистическим и структурным системам и на других иерархических уровнях (см. раздел. 2.2.1).

Представим себе иерархическую систему, существующую в случайной среде, в которой чередуются статистические и структурные уровни, (см. раздел 2.2.1.1, рис. 2.2.1.1). Как мы отмечали выше в отношении популяций и сообществ (см. раздел 4.4.2, рис. 4.4.2-2), при чередовании более стабильных и менее стабильных периодов разнообразие на структурных и статистических уровнях иерархии в случайной среде колеблется в противофазе, поскольку величина оптимального разнообразия элементов в статистических и структурных системах зависит от степени стабильности среды противоположным образом и системы стремятся поддерживать свое разнообразие на оптимальном уровне (запаздывание на разных уровнях иерархии будет разным). Периоды стабилизации и дестабилизации среды, когда в соответствии с нашей гипотезой, оптимальные параметры разнообразия на статистических и структурных уровнях изменяются противоположным образом, можно считать точками бифуркации в эволюции биосистем (Букварева, Алешенко, 1997).

В периоды стабилизации среды в статистических подсистемах уменьшается уровень оптимального разнообразия. Они стремятся сузить распределения своих элементов по рассматриваемому признаку (для популяций это соответствует сужению ниш). Этот процесс можно трактовать как выбор одного или нескольких узких диапазонов состояния системы из прежнего широкого спектра, что в огрубленной форме аналогично выбору одного или нескольких дискретных решений в точке бифуркации. Возможны следующие варианты поведения статистической системы (рис. 4.5-1).

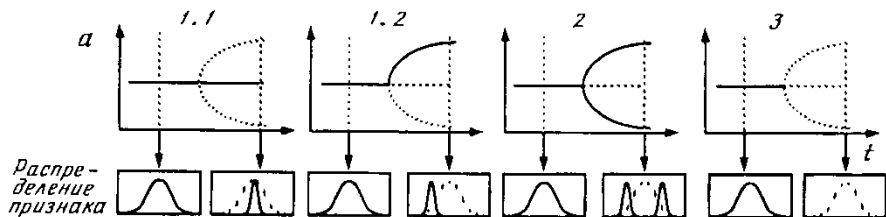


Рис. 4.5-1. Варианты поведения статистической системы при стабилизации среды: 1.1 - специализация (сохранение среднего значения признака); 1.2 - специализация (изменение среднего значения признака); 2 - дифференциация, 3 - исчезновение системы; а - среднее значение признака; t – время.

Специализация: реализация одной из возможных траекторий развития (отбор или усиленное функционирование одного типа элементов), что приводит к развитию структурной системы высшего уровня без усложнения. Среднее значение признака при этом может изменяться или оставаться прежним (1.1 и 1.2 на рис. 4.5-1). Например, специализация ткани, образование популяции нового вида из предковой популяции.

Дифференциация: реализация нескольких возможных траекторий развития (решений), т.е. разделение статистической системы на две или более подсистем (отбор или активное функционирование двух и более типов элементов), что ведет к усложнению системы высшего уровня (2 на рис. 4.5-1). Например, функциональная дифференциация тканей, разделение популяции предкового вида на два вида. Если система в целом стремится сохранить диапазон условий, в которых она существует, то дифференциация более вероятна, чем специализация.

Ни одна из возможных траекторий не реализуется – исчезновение элементов или ослабление их функции (3 на рис. 4.5-1). Например, редукция ткани, вымирание популяции.

При стабилизации среды с сохранением всего диапазона условий¹²² выбор системой узкого интервала из прежнего широкого диапазона может быть в большой степени случайным.

Структурные системы в периоды стабилизации среды увеличивают свое внутреннее разнообразие, что соответствует процессам дифференциации их статистических подсистем.

В периоды дестабилизации среды в статистических системах оптимальные значения разнообразия возрастают. В этой точке бифуркации возможен выбор между следующими траекториями их развития (рис. 4.5-2).

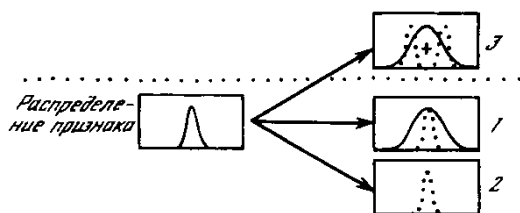


Рис. 4.5-2. Варианты поведения статистических систем при дестабилизации среды: 1 - деспециализация; 2 - вымирание "специалистов"; 3 – интеграция.

¹²² Например, когда в нестабильный период значения фактора среды (температуры, освещенности, размера добычи и т.п.) колеблются во времени, а в стабильный период в среде постоянно реализован весь диапазон значений фактора (есть добыча всех размеров, есть микроместообитания с разной температурой, освещенностью и т.п.).

Деспециализация ранее специализированных систем: рост внутреннего разнообразия статистических систем, расширение распределения элементов по признаку (1 на рис. 4.5-2).

Вымирание "специалистов". Если в среде существуют системы, различающиеся по степени специализации, то вероятность их исчезновения пропорциональна степени специализации, поскольку статистические системы с широким распределением элементов легче переносят дестабилизацию среды (2 на рис. 4.5-2).

Интеграция "специалистов" в структурную систему высшего уровня, заиминание, закрепление дифференциации, которая произошла в стабильный период, образование соответствующей управляющей системы (3 на рис. 4.5-2). Это позволяет новой системе выдавать адекватный ответ в более широком диапазоне условий среды и продолжать существовать в дестабилизирующей среде. "Специалисты" могут выжить в нестабильной среде, если объединятся в систему более высокого уровня. Можно сказать и по-другому: при дестабилизации среды больше шансов на выживание имеют те "специалисты", которые объединяются в структурные системы более высокого уровня.

В структурных системах при дестабилизации среды оптимальное число их элементов снижается, т.е. происходит упрощение систем. Этим процессам на структурных уровнях соответствуют 1-й и 2-й варианты развития статистических систем (деспециализация и вымирание "специалистов"). Вариант 3 (интеграция специализированных систем в новую структуру, т.е. движение в сторону усложнения иерархии высшего уровня) на первый взгляд противоречит снижению оптимального внутреннего разнообразия структурных систем (упрощению) при дестабилизации среды. На самом деле этого противоречия нет. Рассматриваемые нами модели оперируют с формальной структурой систем¹²³, и, следовательно, вывод об упрощении структурных систем при дестабилизации среды касается именно их формальной структуры. В формальной иерархии, где при стабилизации среды происходит дифференциация элементов нижнего уровня, а при дестабилизации среды - их интеграция, число элементов на нижнем уровне в состояниях, адаптированных к нестабильной среде (состояния 1 и 3 на рис. 4.5-3), оказывается одинаковым и меньше, чем в состоянии, адаптированном к стабильной среде. Интеграция элементов в новые подсистемы, с одной стороны, ведет к росту числа уровней в неформальной иерархии, но с другой, - к упрощению формальной иерархии. Поскольку любая биосистема стабилизирует свою внутреннюю среду, интегрированные в новую подсистему элементы оказываются в более стабильных условиях, чем были при автономном существовании. Нижние этажи иерархии существуют в более стабильных условиях (можно сравнить, например, клетки в организме и свободноживущие одноклеточные организмы), что способствует дальнейшему усложнению иерархии.

¹²³ Формальная структура в качестве элементов рассматривает подсистемы нижестоящего уровня, неформальная структура включает все уровни иерархии вплоть до атомов и элементарных частиц (Флейшман, 1982).

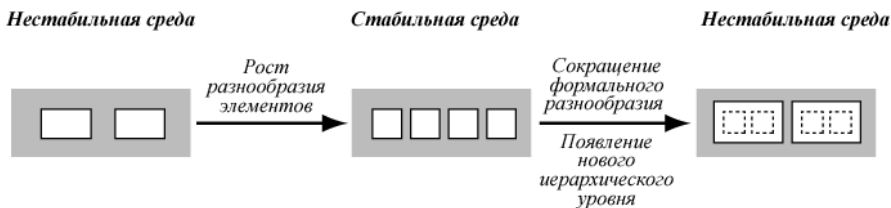


Рис. 4.5-3. Изменение сложности формальной структуры системы при изменении степени стабильности среды.

Упрощение формальной структуры систем при дестабилизации среды может происходить в результате: а) вымирания наиболее специализированных элементов, например, упрощение структуры экологических сообществ при вымирании специализированных видов; б) снятия конечных стадий индивидуального развития систем¹²⁴, например, снятие климаксных стадий биоценозов, неотения у организмов (Красилов, 1986; 1990); в) интеграции специализированных элементов в новые подсистемы. Интеграция биосистем в новую структуру (рост сложности неформальной иерархии и упрощение формальной) может рассматриваться как один из путей оптимизации внутреннего разнообразия биосистем в случайной среде.

Структурное усложнение биосистем может происходить путем интеграции ранее автономных элементов в новую систему (комбинаторный путь) или усложнения внутренней структуры системы с выделением в ней новых подсистем (внутрисистемная дифференцировка) (рис. 4.5-4).

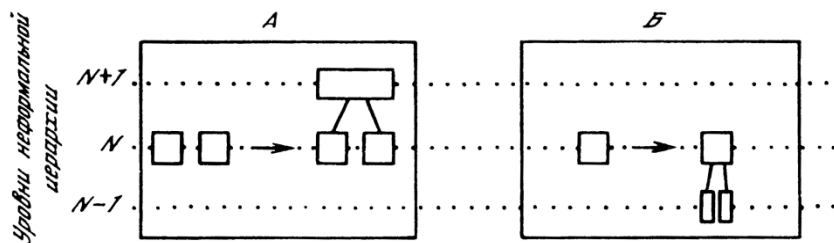


Рис. 4.5-4. Два пути структурного усложнения биосистем: А - интеграция ранее автономных элементов в новую систему; Б - внутрисистемная дифференциация.

¹²⁴ Можно предположить, что при дестабилизации условий индивидуальное развитие структурных систем (как организмов, так и биоценозов) может не доходить до конца, так как оно будет тормозиться в момент, когда сложность системы приблизится к новому оптимальному уровню, более низкому, чем в стабильных условиях.

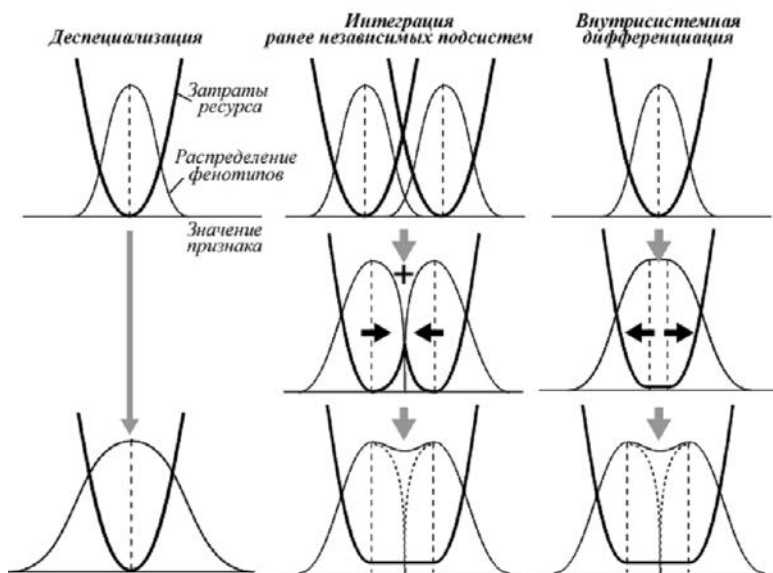


Рис. 4.5-5. Гипотетический ход изменения внутреннего разнообразия и энергетических затрат при разных путях адаптации популяций к дестабилизации среды.

Образование структур нового иерархического уровня позволяет новой системе выдавать адекватный ответ в более широком диапазоне условий среды и/или делать это более эффективно, то есть, с меньшими затратами ресурса, чем единая неспециализированная популяция элементов. На рис. 4.5-5 показаны три возможности адаптации популяций к дестабилизации среды: деспециализация, интеграция и внутрисистемная дифференциация. Два последних варианта за счет формирования внутренних функционально различных подсистем дают возможность снижения затрат ресурса на приспособление к колебанию параметров среды. «Разделение труда» между подсистемами позволяет им выполнять свою задачу, функционируя в относительно узком диапазоне условий и не тратя дополнительных ресурсов на содержание большого разнообразия своих элементов. Общий ответ системы при этом достаточно широк. «Экономия» ресурсов на схеме обозначена выполаживанием центральной части функции зависимости средних затрат ресурса фенотипами от отклонений параметра среды, в результате чего основная часть элементов тратит незначительное количество ресурсов (однако, при этом часть ресурса должна идти на обеспечение работы управляющей системы, интегрирующей и координирующей работу подсистем, что обозначено небольшим поднятием всей кривой). При простой деспециализации в ответ на дестабилизацию среды сильно увеличивается количество «крайних» элементов, которые тратят много ресурсов, сильно повышая суммар-

ные затраты системы. Другими словами, "специалисты" увеличивают свои шансы на выживание в нестабильной среде, если объединяются в систему более высокого уровня или формируют внутри себя функционально различные подсистемы (правда, в результате они превращаются совсем в другие системы).

Объединение ранее автономных биосистем надорганизменного уровня в новую систему более высокого уровня можно сопоставить с последовательными стадиями увеличения степени интегрированности в ряду: коадаптивный комплекс видов - симбиотический комплекс - симбиотический организм¹²⁵. Этот путь можно считать одним из магистральных путей эволюции. Симбиогенетическое происхождение эукариот признается сегодня большинством биологов (Заварзин, 1992). В плотных морфологически оформленных бактериальных сообществах взаимодействие между разными функциональными группами бактерий осуществляется с той же степенью интеграции как в едином организме. Известны современные бактериальные высокоинтегрированные симбиотические комплексы, которые могут служить аналогами систем, давших начало эукариотическому уровню организации (Заварзин, 1992, 1995). Организмы животных и растений также представляют собой, по сути, «консорциумы паразитов и симбионтов» (Заварзин, 2006). Для них описаны процессы объединения метаболических систем и формирования надорганизменных генных комплексов в ходе формирования высокоинтегрированных симбиотических комплексов из фрагментов экосистем – синтрофических консорциев, совместно утилизирующих ресурс, или из фрагментов последовательных трофических цепей (Проворов, Долгих 2006; Тихонович, Проворов, 2007).

Примеры усложнения биосистем путем внутрисистемной дифференцировки: дифференциация метамеров в онто- и филогенезе животных, образование колоний кишечнорастворимых (Марфенин, 1993) и дифференциация их частей, семейный путь развития эусоциальности у насекомых (Захаров, 1993), когда социальные подсистемы выполняют разные функции, обеспечивая ответ всей системы в широком диапазоне (наиболее яркий пример такого рода – образование каст у общественных насекомых).

Поскольку все процессы усложнения живых форм и образования новых структурных уровней происходят в рамках эволюционирующей системы высшего уровня (биосферы), фундаментальным для эволюции можно считать путь внутрисистемной дифференцировки. Первичная биосфера возникла как комплекс бактериальных сообществ, которые обеспечивали первичный биологический круговорот элементов. Вся дальнейшая эволюция шла уже внутри этой биосферы (Заварзин, 2001). Это соответствует системным теоретическим подходам к проблеме эволюции (системная парадигма в естествознании (Заварзин, 1995), системная теория эволюции (Красилов, 1990, 1992), эоцентрическая

¹²⁵ Несмотря на то, что популяции объединяются в данном случае в организм, иерархический уровень системы повышается, так как новый организм находится на более высоком уровне, чем исходные организмы (см. рис. 2.2.1.1).

концепция макроэволюции (Старобогатов, Левченко, 1993), модель биоценотической регуляции эволюции (Жерихин, 1987).

Как отмечалось выше, оптимальный уровень разнообразия (сложности) структурных систем на каждом иерархическом уровне определяется эффективностью процессов на уровне элементов и степенью стабильности внешней среды. В ходе эволюции сложность структурных систем данного иерархического уровня, достигнув своего оптимального уровня, дальше не увеличивается. Известны пределы размеров и сложности биосистем основных структурных уровней. Возможности дальнейшей прогрессивной эволюции открываются при интеграции этих систем в составе структурной системы высшего уровня, после чего основная эволюция уже происходит на нем, а достижения нижнего уровня "консервируются" (например, после прокариот биохимическая эволюция затормозилась, у эукариот возникли лишь немногие принципиально новые функции (Заварзин, 1992).

Таким образом, формирование новых иерархических уровней, то есть, принципиальное усложнение биосистем за счет интеграции или внутрисистемной дифференциации может рассматриваться как один из результатов оптимизации разнообразия биосистем при чередовании периодов стабилизации и дестабилизации среды.

На чередование фаз увеличения и сокращения разнообразия в ходе развития биосистем разных иерархических уровней в онтогенезе и филогенезе указывают многие авторы (Вахрушев, Раутиан, 1993; Красилов, 1986, 1990; Левченко, 1984, 1992; Раутиан, 1988, 2006; Романовский и др., 1984; Старобогатов, Левченко, 1993; Чайковский, 1990). Выше мы упоминали сценарий чередования когерентных и некогерентных фаз эволюции Красилова (1986, 1990, см. раздел 4.4.2). Интересным примером связи сложности систем со стабильностью среды в онтогенетическом масштабе времени может служить адаптивная дезинтеграция беспозвоночных (Макрушин, 1996): у низкоинтегрированных многоклеточных животных – прикрепленных ко дну водных беспозвоночных – системная организация эффективна только в стабильной среде (в течение благоприятного сезона), при сильном изменении условий (при наступлении неблагоприятного сезона) системный ответ становится невыгодным и происходит их дезинтеграция, деструкция дифференцированных клеток, их дедифференциация.

Схема возникновения и запоминания новизны в биологической иерархии

Фундаментальное свойство жизни и основное содержание эволюции - создание новизны и усложнение биосистем (рост разнообразия их элементов). В основе процессов развития биосистем лежит противоречие между случайностью и закономерностью, свободой выбора и надежностью памяти, хаосом и структурой (Раутиан, 1988, 2006). Рассмотрим один из аспектов этого противоречия. Новообразования создаются нелинейными системами, которые могут иметь

больше одного устойчивого решения при переходе через точку бифуркации¹²⁶; возникновение новой структуры – это выбор между несколькими дискретными вариантами в точке бифуркации (Белоусов, 1990; Пригожин, Стенгерс, 1986). Новообразование случайно по отношению к информации, которая уже содержится в системе. Однако только запоминаемое новообразование имеет смысл в дальнейшем развитии системы. Запоминание новизны – это изменение структуры системы, приобретение ей какого-то нового свойства (Раутиан, 1988). Таким образом, с одной стороны, возникновение новообразований – это нарушение принципов однозначного детерминизма, что требует стохастичности системы, с другой стороны, для запоминания информации необходимы устойчивые структуры, обеспечивающие хранение и использование информации на основе принципов детерминизма.

Чередование двух типов систем в биологической иерархии помогает преодолеть это противоречие. Статистические системы обеспечивают реализацию потенциальной изменчивости структурных систем, – в них создаются флуктуации параметров. В спокойные периоды развития (в исторически типичной среде) в статистических системах под покровом адаптивной нормы (дикого типа) создается большое скрытое разнообразие генотипов элементов при стабильном функционировании системы. В точке бифуркации (кризис при выходе среды за рамки исторически типичной) это разнообразие дает широкий спектр возможных решений для выбора нового состояния системы. Структурные системы осуществляют запоминание, хранение и воспроизведение информации на основе детерминистических механизмов. Благодаря чередованию статистических и структурных уровней в биосистемах есть как однозначно детерминированные процессы, так и разнообразные стохастические эффекты.

На то, что противоречие развития снимается разделением жизни на популяционный (низкоорганизованный) и организменный (высокоорганизованный) уровни, указал Раутиан. В этом же смысл разделения онто- и филогенеза, структурного обособления генотипа в рамках фенотипа (обособление жесткой структуры в рамках развивающейся неравновесной системы), чередования стадий специализации (роста организованности, уменьшения свободы выбора) и эманации (упрощения, снижения организованности) в развитии систем (Раутиан, 1988, 2006).

Другое объяснение существования биосистем разных типов может заключаться в обеспечении их адекватной реакции на быстрые и в то же время разнообразные возмущения внешней и внутренней среды. Требования быстрой реакции и значительного объема памяти трудносовместимы. Поэтому запоминающие устройства делятся на быстродействующие с малым объемом памяти (структурные подсистемы) и медленнодействующие с большим объемом памяти (статистические подсистемы) (Ляпунов, 1980; Малиновский, 1972).

На рис. 4.5-6 показана схема возникновения новизны в некоторой иерархической системе из двух уровней.

¹²⁶ Бифуркация, или ветвление решений - изменение числа и устойчивости решений уравнения.

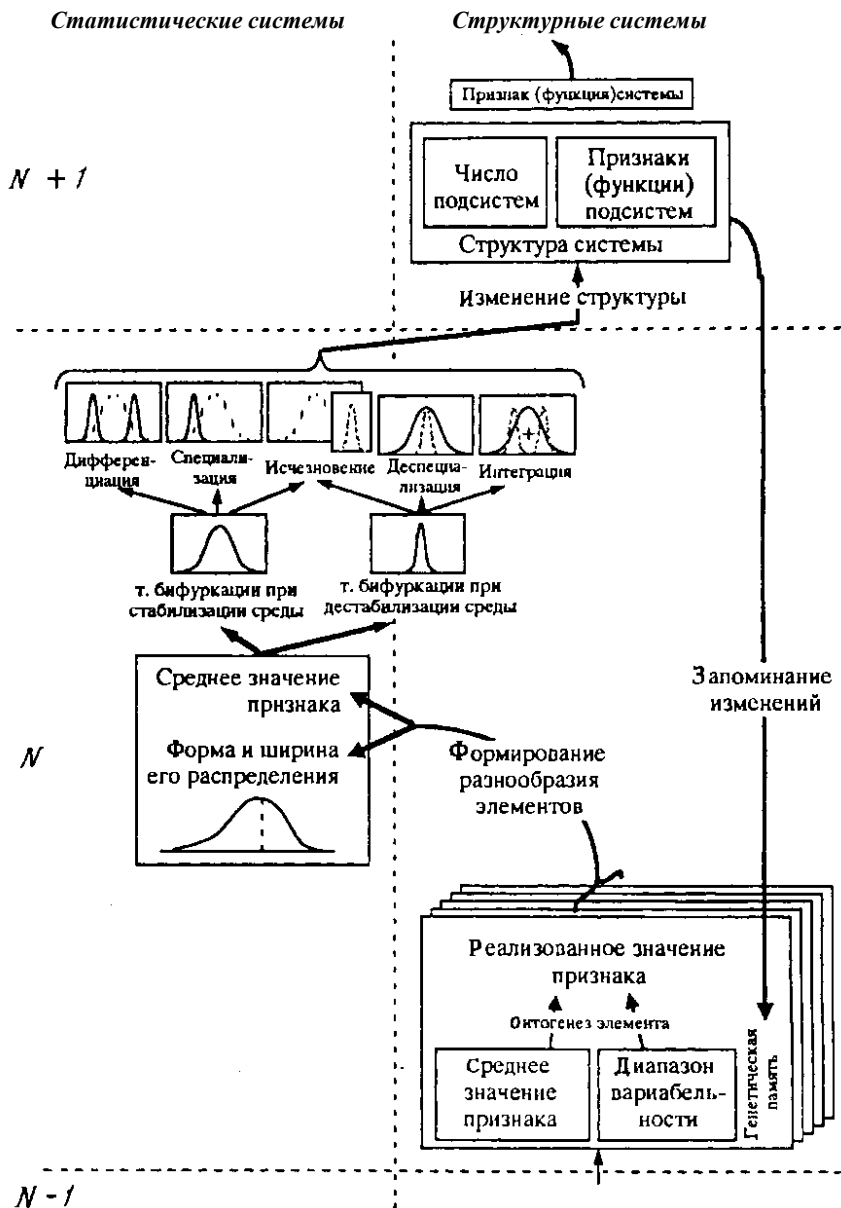


Рис. 4.5-6. Схема возникновения новизны и ее запоминания в биосистемах.

Для простоты обратимся к какому-либо одному признаку (функции) системы, хотя очевидно, что в реальных процессах участвуют не отдельные признаки, а целостные системы, обладающие комплексами признаков.

В памяти элементов системы хранится информация об их функции (значении признака) и возможном диапазоне варибельности признака. В ходе развития статистической подсистемы в случайной среде формируется ее разнообразие (среднее значение признака, форма и ширина его распределения), которое не зафиксировано в ее памяти, а является результатом реализации в случайной среде информации, хранящейся в ее элементах -структурных системах.

Статистические и структурные подсистемы стремятся оптимизировать свое внутреннее разнообразие. Избранные статистической и структурной подсистемами в точках бифуркации траектории развития (варианты состояния системы) должны быть зафиксированы в структурных системах (должно произойти запоминание новизны, синтез информации). Это запоминание осуществляется в ряду поколений элементов формальной иерархии. Отвергнутая ранее концепция возможности закрепления в наследственной памяти отклонений индивидуального развития биосистем сейчас реабилитируется на новом уровне понимания в виде представлений о закреплении модификаций (Шишкин, 1984), о различных механизмах изменения генома организмов в ходе их онтогенеза и передаче этих изменений по наследству, и в целом о биологической эволюции как эволюции онтогенезов (Раутиан, 2006).

Наличие в памяти системы информации о сделанном ранее выборе определяет системные вероятности¹²⁷ при прохождении следующих точек бифуркации. Накопление такой информации ведет к канализации развития системы: выбор траектории развития системы все больше зависит не только от флуктуации внешней среды, но и от истории самой системы.

Представленная схема, на наш взгляд, в общем виде приложима к процессам как филогенеза, так и онтогенеза, особенно если рассматривать индивидуальное развитие биосистем как повторение в "свернутом" виде их прежней эволюции.

Свойства усложняющейся иерархии

Таким образом, оптимизация разнообразия может служить одним из факторов усложнения биосистем в ходе эволюции. Перечислим еще раз основные свойства существующей в случайной среде иерархии биосистем, в которой чередуются статистические и структурные уровни:

- разнообразие (сложность) систем является их оптимизируемым параметром, существуют оптимальные уровни разнообразия в статистических и структурных подсистемах, зависящие от характеристик их элементов и от степени нестабильности среды;

¹²⁷ Сложные или решающие системы, каковыми являются все биосистемы, осуществляют выбор решения с учетом как внешних (физических), так и внутренних (системных) вероятностей, у них вероятность выбора в точке бифуркации зависит не только от флуктуации внешних параметров, но и от памяти (истории) системы (Флейшман, 1982).

- оптимальные значения разнообразия в статистических и структурных подсистемах колеблются в противофазе (в статистических системах оптимальное разнообразие элементов уменьшается, а в структурных системах - увеличивается при стабилизации среды);
- в периоды стабилизации среды статистические подсистемы, стремясь поддерживать свое внутреннее разнообразие на оптимальном уровне, сужают распределение своих элементов по избранному признаку (возможные траектории развития: специализация, дифференциация, вымирание), в структурных системах оптимальный уровень разнообразия растет, они усложняются (что соответствует сценарию дифференциации статистических подсистем);
- в периоды дестабилизации оптимальный уровень разнообразия в статистических системах возрастает (возможные траектории развития: деспециализация, вымирание специалистов, интеграция специалистов в новую структурную систему), в структурных системах оптимальный уровень разнообразия снижается, происходит упрощение их формальной структуры;
- образование новых структурных уровней в результате интеграции ранее автономных элементов или внутрисистемной дифференцировки - один из путей оптимизации разнообразия (сложности) биосистем в случайной среде;
- на статистических уровнях происходит случайный выбор решений в точках бифуркации, структурные уровни запоминают этот случайный выбор.

4.6.

Выводы:

**оптимизация как фактор формирования
разнообразия биосистем
на разных иерархических уровнях**



Описанные в разделе 4 возможные пути влияния оптимизации на процессы формирования биологического разнообразия, а также взаимосвязи разнообразия и экосистемного функционирования в обобщенном виде можно свести к схеме, представленной на рис. 4.6 (номера пунктов ниже соответствуют цифрам на схеме).

1. Оптимальные параметры лицензионно-нишевого пространства (оптимальные уровни внутривидового и видового разнообразия, то есть оптимальная ширина ниш и их число) зависят от эволюционного уровня биоты и характеристик среды – степени ее стабильности и количества доступного для организмов ресурса. Оптимальные значения на видовом и ценозическом уровне реагируют на изменения степени стабильности среды противоположным образом: в более стабильной среде число видов увеличивается, внутривидовое разнообразие (ширина ниши) сокращается (см. раздел 2.3). То есть, в более стабильной среде растет число ячеек лицензионно-нишевого пространства и они становятся более узкими. На основании противоположной реакции оптимальных значений разнообразия на видовом и ценозическом уровнях на изменение степени стабильности среды можно сделать предположение о разной роли разнообразия на этих двух уровнях: внутривидовое разнообразие является основой адаптации популяций и сообществ к нестабильности среды; видовое разнообразие позволяет сообществу в целом более эффективно использовать ресурсы за счет дифференциации ниш.

Поскольку наши модели показывают, что возникновение оптимальных значений внутривидового и видового разнообразия возможно без действия механизмов разделения ниш и конкуренции, можно предположить, что оптимизация может дополнять действие этих механизмов, являясь, в частности, предпосылкой для существования симпатрических экологических видов-двойников.

2. Лицензионно-нишевое пространство заполняется в ходе экологических процессов – при взаимодействии видов (см. раздел 4.2.2), проникающих в местообитание из регионального пула. При этом преобладание нейтральных или нишевых механизмов определяется соотношением «богатства» и стабильности среды с оптимальными параметрами лицензионного пространства:

- конкуренция в максимальной степени влияет на формирование сообщества, если число оптимальных ниш, которые «помещаются» на имеющемся диапазоне значений параметра ресурса, примерно равно оптимальному числу видов, которые могут существовать на имеющемся количестве ресурса;
- в очень «богатой» среде, где мощный поток ресурса допускает существование гораздо большего числа видов, чем число оптимальных ниш, определяемых диапазоном значений параметра ресурса, действуют преимущественно нейтральные механизмы;

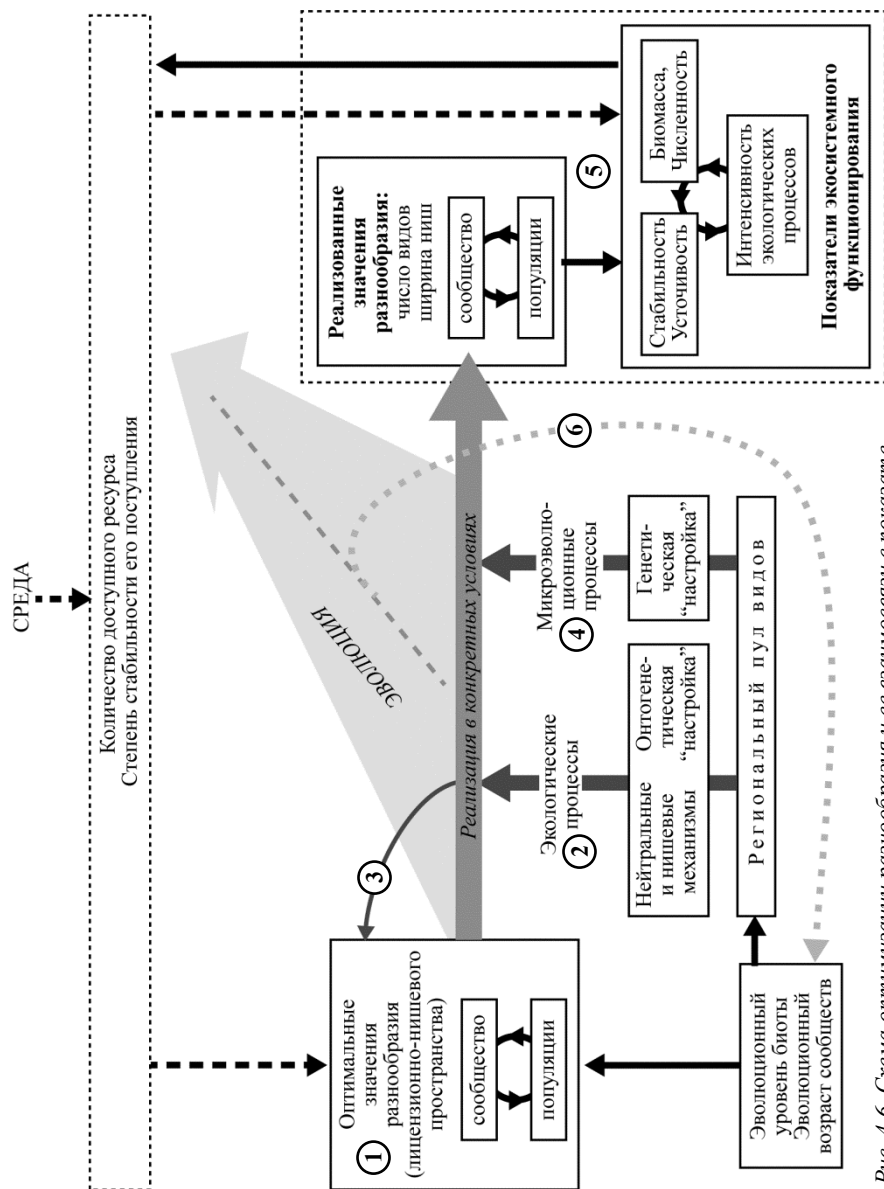


Рис. 4.6. Схема оптимизации разнообразия и ее взаимосвязи с показателями экосистемного функционирования (номера соответствуют пунктам в тексте).

- в скудной (суровой) среде, где число видов, обеспеченных ресурсом, существенно меньше числа оптимальных ниш, «помещающихся» на данном диапазоне ресурса, действуют преимущественно «абиотические фильтры» и часть ниш может оказаться пустой.

Оптимизация ширины популяционных ниш в ходе экологических процессов происходит за счет изменения поведения особей и модификационного полиморфизма (производство одним генотипом разнообразия фенотипов).

Направление сукцессии в сторону максимизации биомассы при сохранении потока ресурса соответствует критерию оптимизации, поэтому сукцессию сообщества можно сопоставить с процессом его оптимизации. Оптимизация разнообразия может быть дополнительным фактором смены стадий в ходе сукцессии, поскольку каждая следующая стадия более эффективно использует ресурсы среды и поэтому может поддерживать все большую биомассу.

3. По мере сукцессии, благодаря развитию механизмов внутриценотического гомеостаза, оптимальные параметры разнообразия изменяются – число видов растет, ниши сужаются (см. раздел 4.2.1.2). Сообщества начальных стадий сукцессии можно сопоставить с сообществами, оптимальными в менее стабильных средах. Климаксные сообщества – с сообществами, оптимальными в более стабильных средах. Переходы между ними образуют оптимальную траекторию сукцессии.

4. Если за счет видов из регионального пула невозможно достигнуть оптимальных показателей разнообразия «настройка» внутривидового разнообразия может происходить за счет микроэволюционных процессов – отбора по ширине нормы реакции, дизруптивного отбора, увеличения генетического разнообразия внутри популяции (раздел 4.2.3.3). Формирование симпатрических внутривидовых форм при этом можно трактовать как оптимизацию внутривидового разнообразия и структуры сообщества при стабилизации среды и нехватке регионального пула видов (см. раздел 4.2.4).

5. Реализованные значения разнообразия на популяционном и ценотическом уровнях определяют показатели эффективности функционирования биосистем, в том числе биомассу и численность, которую биосистемы могут поддерживать на единицу доступного ресурса. В соответствии с принципом оптимального разнообразия, при отклонении показателей разнообразия от оптимальных значений по тем или иным причинам (в том числе из-за антропогенных нарушений) эффективность функционирования популяций и сообществ снижается. Показатели экосистемного функционирования биосистем также непосредственно зависят от условий среды. Достигнутая эффективность функционирования, в свою очередь, влияет на объем доступного для биосистем ресурса и стабильность его поступления, а через эти показатели – на оптимальные значения разнообразия. Таким образом, эта взаимосвязь «биоразнообразие» – «функционирование» двунаправленна (см. раздел 3.5.2).

6. В ходе эволюции видов и сообществ оптимальные показатели разнообразия (оптимальные параметры лицензионно-нишевого пространства) изменяют-

ся. В частности, рост эволюционного уровня организмов и степени их автономизации от среды приводит к изменению параметров оптимальности, в частности – к увеличению оптимальных уровней видового разнообразия. Это может служить дополнительным фактором общего роста таксономического разнообразия в ходе эволюции (см. раздел 4.4.1). Также можно предположить, что по мере увеличения эволюционного возраста сообществ в них также увеличивается оптимальное число видов и сужаются ниши (речь идет о сообществах, развивающихся в типичных условиях среды) (см. раздел 4.4.2). Противоположное колебание оптимальных уровней внутривидового и видового разнообразия при изменении степени стабильности среды могут быть использованы как одно из объяснений процессов изменения биоразнообразия на когерентных и некогерентных этапах эволюции.

Образование новых структурных уровней (путем интеграции и внутрисистемной дифференциации) можно рассматривать как один из механизмов оптимизации разнообразия в периоды дестабилизации среды (раздел 4.5).

Таким образом, принцип оптимального разнообразия может быть использован для объяснения закономерностей формирования и эволюции биоразнообразия в ходе экологических, микроэволюционных и эволюционных процессов.

A decorative border made of stylized vines, leaves, and flowers, framing the text on the right and bottom sides of the page.

**5.
ПРИНЦИП
ОПТИМАЛЬНОГО
РАЗНООБРАЗИЯ
И
ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЕ**

5.1.
Жизнеобеспечивающие функции
живой природы
и экологоцентрическая
концепция природопользования



Жизнеобеспечивающие функции живой природы

Живая природа выполняет жизненно важные для человека функции, без которых мы не смогли бы существовать на Земле. Для существования человека на Земле необходим устойчивый климат, чистый воздух, плодородные почвы, пресная вода. Эти условия созданы и поддерживаются сегодня в процессе функционирования природных экосистем.

Представление об экосистемных функциях сформировалось одновременно с представлением о самих экосистемах. Экосистемные функции – это результат суммарной активности всех живых организмов, входящих в экосистему, ее интегральное влияние на окружающую среду, сумма процессов, которую она «выдает на выходе». Некоторые примеры экосистемных функций были рассмотрены в предыдущих разделах (см., в частности, раздел 3.4.1.3).

Рассмотрение экосистем с другой – более прагматической точки зрения и стремление проанализировать их с помощью инструментария экономики привело к формированию понятия экосистемных услуг, то есть пользы, которую человек получает от экосистемных функций.

В международном докладе «Оценка экосистем на пороге тысячелетия» (2005) экосистемные услуги разделены на 4 группы на основании той роли, которую они играют в обеспечении благополучия населения Земли (рис. 5.1-1). В Национальной Стратегии сохранения биоразнообразия России (2001) жизнеобеспечивающие функции биоразнообразия разделены на средообразующие, продукционные, информационные и духовно-эстетические функции. Эти два подхода к классификации экосистемных функций и услуг, на наш взгляд, не различаются принципиально. В первом случае средообразующие услуги разделены на две группы – поддерживающих и регулирующих услуг – по тому признаку, что поддерживающие услуги нужны для выполнения всех остальных услуг, а регулирующие услуги могут быть непосредственно оценены по их вкладу в экономику человечества. В классификации Национальной Стратегии сохранения биоразнообразия России средообразующие услуги находятся в одной группе, но экосистемные функции, связанные с информацией, накопленной в природных биосистемах, разделены на две группы – информационные и духовно-эстетические – в зависимости от характера информации, которую может использовать человек.

В данной книге мы предлагаем анализировать три группы экосистемных функций, выделенных на основе того, чем определяется их полезность для человека. Из табл. 5.1-1 видно, что полезность информационных и духовно-эстетических функций определяется информацией, которая содержится в природных системах, т.е. фактически их разнообразием как таковым. Полезность же средообразующих и продукционных функций определяется процессами, зависимость эффективности которых от биоразнообразия необходимо выявлять, на что и направлены многочисленные исследования, описанные выше в разделе 3.4.

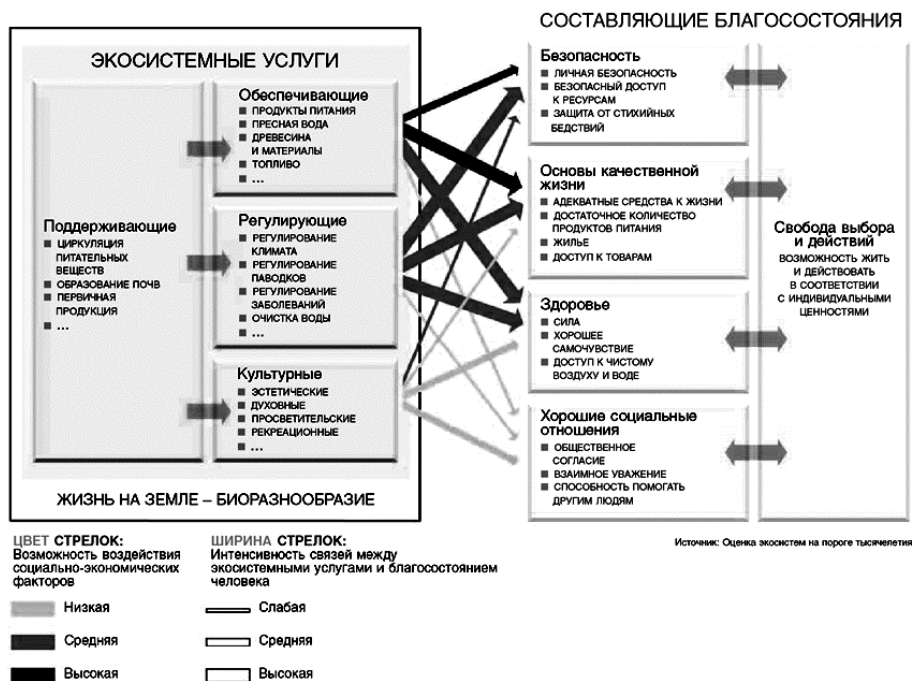


Рис. 5.1-1. Четыре группы экосистемных услуг и их связь с благополучием населения (Оценка..., 2005).

Таблица 5.1-1. Жизнеобеспечивающие функции биоразнообразия и их полезность для человека.

Жизнеобеспечивающие функции биоразнообразия	Чем определяется полезность функций для человека
Продукционные – создание биологической продукции – продуктов питания и разнообразного сырья для многих отраслей экономики	Биомасса, изымаемая человеком из экосистемы
Средообразующие – поддержание биосферных процессов на Земле и формирование благоприятных для жизни человека условий	Функционирование экосистем, обеспечивающее поддержание параметров окружающей среды
Информационные – хранение накопленной в результате эволюции информации (включая генетическую) – влияние живой природы на развитие культуры и мировоззрения людей, формирование комфортного для человека облика окружающей среды	Информация, которую человек способен воспринимать и использовать (генетическая, научная, эстетическая и др.)

Сегодня в экономике наиболее полно учитывается ценность продукционной функции, то есть изъятый из экосистем биомассы (морепродуктов, древесины, охотничьей продукции и т.п.) – в тоннах, кубометрах, долларах. В последние годы быстро развиваются механизмы интеграции в экономику ценности информационных функций биоразнообразия. Объемы мировых рынков генетических ресурсов и экологического туризма¹²⁸ сегодня уже сопоставимы с мировой торговлей морепродуктами и древесиной¹²⁹, а по данным проекта TEEB (The Economics of Ecosystem and Biodiversity; <http://www.teebweb.org/>), объем рынка генетических ресурсов уже превышает рынки морепродуктов и древесины.

Наименее развиты механизмы включения в экономику ценности средообразующих функций живой природы. А между тем, именно эти функции являются самыми важными для человечества, поскольку непрерывная деятельность живых организмов создает и поддерживает пригодные для нас условия жизни на Земле. Достаточно лишь одного примера, известного всем еще со школьной скамьи: современная кислородная атмосфера Земли создана и поддерживается деятельностью фотосинтезирующих организмов. Природные экосистемы и биосфера в целом выполняют роль глобального регулятора и удерживают параметры окружающей среды в узком диапазоне значений, пригодном для существования человека. Основными средообразующими функциями природных биосистем являются следующие: поддержание биогеохимических циклов вещества; поддержание газового баланса и влажности атмосферы, стабилизация климатических показателей, формирование устойчивого гидрологического режима территорий, самоочищение природных вод; формирование биопродуктивности почв и защита их от эрозии; уменьшение интенсивности экстремальных природных явлений (наводнений, засух, жары, ураганов и др.) и ущерба от них; биологическая переработка и обезвреживание отходов; биологический контроль структуры и динамики биотических сообществ и отдельных видов, имеющих важное хозяйственное и медицинское значение.

Методы экономической оценки средообразующих функций в настоящее время быстро развиваются¹³⁰, однако дать им однозначную экономическую

¹²⁸ Экономическое значение экологического туризма можно отнести к использованию прежде всего информационных функций биоразнообразия, так как основным «товаром» в этом случае является красота нетронутой природы, уникальные природные объекты, возможность наблюдения за растительным и животным миром. Если же говорить о возможностях оздоровительного отдыха людей на природе, в том числе в различных пансионатах, санаториях и на курортах, то тут первостепенное значение имеют средообразующие функции.

¹²⁹ По данным Продовольственной и сельскохозяйственной организации ООН (www.fao.org) объемы торговли древесиной и рыбопродукцией на международных рынках составляют примерно по 1% мирового экспорта.

¹³⁰ См., например, проект TEEB (The Economics of Ecosystem and Biodiversity; <http://www.teebweb.org/>), Национальный доклад по оценке экосистемных услуг Великобритании (<http://uknea.unep-wcmc.org>), обзоры: Payments for ecosystem services getting started: a primer. 2008. Forest Trends, The Katoomba Group, UNEP. 74 p.; Valuing ecosystem services. Toward better environmental decision-making. 2004. National Academy of Sciences of USA (<http://www.nap.edu/openbook.php?isbn=030909318X>).

оценку в настоящее время пока не представляется возможным. Несмотря на это, косвенные данные позволяют сделать вывод, что ценность средообразующих функций многократно превышает ценность производственных и информационных функций. Например, по первым оценкам, сделанным Costanza et al. (1997), стоимость производственных функций биоразнообразия составляет всего около 6% от общей стоимости экосистемных услуг. К сходным выводам пришли исследователи из Китая, показав, что ущерб от деградации средообразующих функций (иссушение климата, эрозия почв, обмеление рек и т.п.) составил 82%, а ущерб от деградации производственной функции (снижение продаж древесины) – лишь 8% от суммарного экономического ущерба¹³¹ в результате массового сведения лесов на территории страны после Второй мировой войны (Yu-Shi et al., 1997; см. также обзор: Павлов и др., 2009). Особенно сильно недооценены климаторегулирующие функции природных экосистем, которые, играют ключевую роль в формировании климатической системы Земли (см. обзор: Букварева, 2010 а). На локальном уровне ценность средообразующих функций проявляется прежде всего в размерах экономического ущерба и угрозе для жизни людей, который несет разрушение природных экосистем и деградация их функций. Сегодня ущерб от нарушения системы природной регуляции среды стал существенным экономическим фактором, который в ряде случаев препятствует прогрессивному развитию стран и регионов. Если же пытаться оценить глобальное значение средообразующих экосистемных услуг, то очевидно, что современный научно-технический уровень человечества не позволяет ставить задачу масштабной замены природных механизмов регуляции среды какими-либо искусственными аналогами. Как известно, полностью замкнутую систему жизнеобеспечения даже для одного или нескольких человек до сих пор создать не удалось, несмотря на активные исследования в этой области. Дорогостоящий проект «Биосфера-2» в США (1985 – 2007) закрыт и его основная цель не достигнута. Системы жизнеобеспечения в современных космических аппаратах требуют периодического пополнения ресурсами и выведения отходов. Стоимость и сложность полномасштабной замены средообразующих функций природных экосистем искусственными аналогами превышают научно-технические и экономические возможности современной цивилизации (подробнее см. обзоры: Павлов и др., 2009; Павлов, Букварева, 2007, 2010).

Таким образом, поддержание нормального и устойчивого функционирования природных систем является сегодня ключевой задачей и условием дальнейшего прогрессивного развития человеческой цивилизации.

¹³¹ В начале 1990-х гг. суммарный ущерб от сведения лесов оценивался авторами в 12% ВВП Китая.

Многочисленные исследования доказывают, что снижение видового и внутривидового разнообразия ниже типичных для природных сообществ значений ведет к ослаблению и дестабилизации экосистемных функций (см. раздел 3.4). Учитывая сложные двусторонние взаимозависимости между показателями разнообразия, продуктивности, других экосистемных функций и условий среды (см. раздел 3.5), наиболее явными доказательствами зависимости экосистемных функций от разнообразия можно считать результаты экспериментов, которые манипулировали числом видов (см. раздел 3.4.2.2). Однако результаты экспериментов невозможно напрямую применить на практике, так как экспериментальные сообщества существенно отличаются от реальных: они имеют принципиально более мелкий масштаб, не связаны с окружающими сообществами, исследованы только на коротких промежутках времени и представляют собой, как правило, самые первые стадии экологических сукцессий, характеризуются в большинстве работ гомогенными условиями среды и т.п.). Основные затруднения в использовании экспериментальных результатов в управлении реальными сообществами можно свести к следующим вопросам (Duffy, 2009).

1. Асимптотический характер зависимости показателей экосистемного функционирования от числа видов, который выявляется в экспериментах наиболее часто (см. 3.4.2.2), по мнению ряда исследователей (Schwartz et al., 2000) может свидетельствовать о том, что для выполнения основной части экосистемных функций необходимо лишь небольшое число доминирующих видов. По логике этих рассуждений редкие и малочисленные виды являются «избыточными», так как они вносят малый вклад в суммарную функцию и их утрата будет незначительна для экосистемного функционирования в целом. Однако такой подход односторонен и неприменим к природным сообществам. Как отмечают Hector et al. (2001 b), в реальности трудно оценить роль отдельных видов в функционировании сообщества. Нередко многочисленные виды могут зависеть от менее многочисленных ключевых видов. Примеры важности редких видов для сообществ мы приводили выше в разделе 3.4.2.2 («Асимптотический характер...»). Относительно малочисленные виды, которые кажутся «ненужными» в стабильных условиях среды, могут брать на себя выполнение функций видов-доминантов при изменении этих условий («страховая гипотеза», см.: Chapin et al., 2000; Chapin et al., 1995; Loreau, 2000). Naeem (1998) сравнивает «избыточные» виды с дублирующими элементами в инженерных системах, которые увеличивают их надежность. Кроме того, показано, что разные виды выполняют разные функции, поэтому при расширении спектра рассматриваемых функций число необходимых для этого видов практически достигает естественных показателей (см. раздел 3.4.2.2, «Мультифункциональность...»).

По мере расширения диапазона условий, в котором рассматривается задача сохранения экосистемных функций (увеличение временных и пространственных масштабов, расширение спектра экосистемных функций и сукцессионных стадий и т.п.) асимптотическая зависимость трансформируется в сторону линейной, то есть для выполнения всех экосистемных функций во всех имеющихся условиях нужны практически все виды, включая и редкие (рис. 5.1-2).

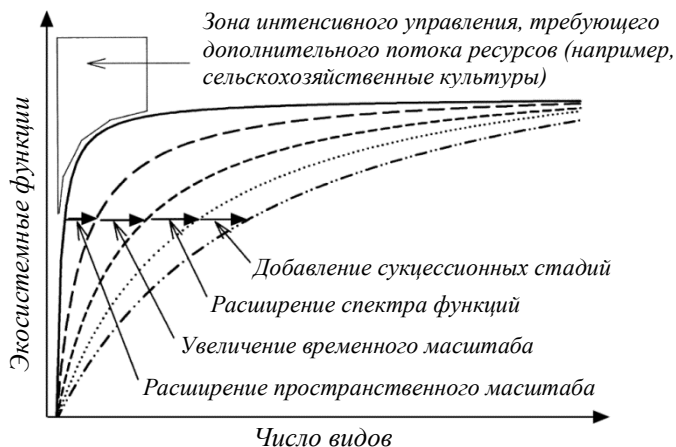


Рис. 5.1-2. Изменение вида зависимости экосистемных функций от числа видов при расширении спектра условий и экосистемных функций (график является измененным рисунком из обзора Hooper et al., 2005).

2. Эксперименты учитывают процессы только локального масштаба. Большой проблемой является переход от результатов локальных экспериментов к региональным масштабам управления реальными экосистемами. Для этого необходимо исследовать взаимосвязи биологического разнообразия и экосистемного функционирования на больших масштабах с учетом разнообразия сообществ и обмена видами между ними (Balvanera et al., 2006; Srivastava, 2002; Srivastava, Vellend, 2005). Сегодня очевидно, что поддержание определенного уровня разнообразия в локальном местообитании определяется региональным видовым разнообразием, то есть для поддержания локальных экосистемных функций необходимо сохранение регионального пула видов. Если вид исчезает в локальном местообитании, то видовое разнообразие может восстановиться за счет миграции видов из соседних местообитаний. Но когда виды исчезают из регионального пула, локальные местообитания не смогут восстанавливать (см. ниже пример с восстановлением лугов в разделе 5.2.2).

3. В ряде исследований показано, что во многих случаях действие факторов среды сильнее, чем влияние разнообразия. Отсюда может быть сделан неверный вывод, что сохранение разнообразия не является приоритетной задачей управ-

ления. Во-первых, в других исследованиях показано, что изменения разнообразия, особенно с учетом последующих изменений в трофических цепях сопоставимы или превосходят силу воздействия факторов среды (см. раздел 3.4.6.1). Во-вторых, как мы отмечали выше (см. раздел 3.5), необходимо разделять изменение характеристик биосистем в разных условиях среды и зависимость продуктивности и других экосистемных функций от показателей разнообразия в конкретных условиях среды. В каждом локальном местообитании показатели разнообразия являются главным фактором, который определяет эффективность и устойчивость биосистем, адаптированных к данным условиям.

Еще одно возражение заключается в том, что эффекты от сокращения биоразнообразия более слабы, чем непосредственное сокращение местообитаний. Однако, если учитывать, что сам процесс деградации природных экосистем, во многом, объясняется нарушениями их структуры и утратой биоразнообразия, то очевидно, что это возражение применимо только к кратковременным последствиям, а на долговременных масштабах не работает.

4. В большинстве экспериментов обнаружена положительная зависимость между числом видов и продуктивностью, но в природе часто выявляется также негативная зависимость (см. разделы 3.2.2.2 и 3.2.2.4). Выше было показано, что эти различия объясняются разными подходами к исследованиям природных сообществ (сравнение разных сообществ, существующих в разных условиях) и к экспериментам (изучение сообществ из разного числа видов в одинаковых условиях среды), а также разным пониманием «продуктивности» как показателя эффективности сообщества – в экспериментах, и как характеристики среды – при обследовании природных сообществ. Если учитывать эти различия экспериментов и полевых наблюдений, то противоречия снимаются (см. раздел 3.5.1). Эксперименты доказывают, что при сокращении числа видов в сообществе его экосистемные функции ослабевают.

5. Экспериментальные сообщества состоят из случайных наборов видов и моделируют случайный характер исчезновения видов из сообщества, в то время как видовой состав природных сообществ и порядок исчезновения из них видов не случайны. Однако это отличие экспериментальных сообществ от природных не отменяет вывод о деградации экосистемных функций при снижении видового разнообразия. Как мы упоминали выше (см. раздел 3.4.4), исследования, которые сравнивали последствия разных сценариев утраты видов, показали, что реалистичные сценарии вымирания ведут к более существенным последствиям для экосистем и их функционирования, чем случайные.

Многие вопросы в исследованиях взаимосвязей биологического разнообразия и экосистемного функционирования еще остаются не раскрытыми и требуют продолжения исследований. Однако, как подчеркивают Hooper et al. (2005), недостаточность полученных знаний и сохранение неясности в механизмах влияния биоразнообразия на экосистемные функции не может рассматриваться как повод для того, чтобы игнорировать эти зависимости при разработке планов природопользования. Жертвуя биоразнообразием только потому, что мы до

конца не понимаем его значения, мы ограничиваем возможности использования экосистем и своего собственного благополучия в будущем, тем более, что восстановить утраченное биоразнообразие часто невозможно. Например, мета-анализ 89 случаев восстановления экосистем (Rey Benayas et al., 2009) показал, что восстановленные системы не достигают показателей природных. В них восстанавливается только 80-86% исходного биоразнообразия, а степень восстановления средообразующих функций еще меньше (см. ниже, раздел 5.2.2, рис. 5.2.2-1).

Сегодня можно считать доказанным, что биологическое разнообразие является важнейшим фактором, определяющим эффективность и стабильность экосистемных функций, а, следовательно, и возможности нормального существования человека и развития цивилизации на Земле. Современные знания дают основания для включения биоразнообразия в политику и практику управления в сфере природопользования (см., например: Biodiversity..., 2002, 2009; Hooper et al., 2005; Naeem et al., 2009; Srivastava, Vellend, 2005; Tilman, 2000).

Разрушительное влияние на устойчивость биосферной регуляции оказывает не только полное уничтожение природных экосистем (их замена на пашню, техногенные и урбанизированные территории), но и их преобразование в различные варианты «полуприродных» экосистем. Сегодня подавляющая часть сохранившихся в развитых странах лесов – это вторичные леса или лесные посадки. Биологическое разнообразие этих экосистем существенно снижено по сравнению с ненарушенными лесами. В полном соответствии с современными представлениями о связи биоразнообразия и экосистемных функций, уменьшается также и суммарная биомасса этих сообществ – 1 га вторичного европейского леса в два раза «легче» ненарушенного леса, а 1 га искусственной лесопосадки «весит» еще меньше (Данилов-Данильян и др., 2005). Еще более радикальное сокращение разнообразия и биомассы происходит при замене лесов сельскохозяйственными угодьями. Но главная опасность заключается в том, что при этом ослабляются и экосистемные функции этих сообществ – например, в лесостепной зоне у дубравы транспирация составляет 66% от годовой суммы осадков, а на поле с ячменем – лишь 25% (Горшков, 2006 а). Обзор изменений функций морских экосистем Worm et al. (2006) показал, что в регионах, где произошло сокращение биологического разнообразия, наблюдается деградация важнейших экосистемных услуг: в среднем на 33% сократилось число хозяйств, занимающихся рыболовством; на 69% сократились местообитания для размножения промысловых видов рыб; на 63% ухудшилось фильтрование и детоксикация воды за счет околотовной растительности и прибрежных водно-болотных угодий.

Сокращение разнообразия вызывает тревогу в отношении экосистемного функционирования, экосистемных услуг и благополучия человечества (Оценка экосистем..., 2005; Chapin et al., 2000; Diaz et al., 2005; Hooper et al., 2005; Loreau et al., 2001; Srivastava, Vellend, 2005). Идеи ключевого значения биоразнообразия для благополучия людей восприняты международным сообществом. Ключ-

ческое значение биоразнообразия для поддержания стабильности окружающей среды и устойчивого развития общества подчеркивают Конвенция о биологическом разнообразии (1992), Значению биоразнообразия для благополучия населения Земли посвящен специальный доклад программы «Оценка экосистем на пороге тысячелетия» (2005). Россия в 1995 г. ратифицировала Конвенцию по биологическому разнообразию, разработала и приняла в 2001 г. на Национальном форуме по сохранению живой природы Национальную стратегию сохранения биоразнообразия России. Экологическая доктрина Российской Федерации (2002) в качестве одной из основных задач государственной экологической политики определяет «сохранение и восстановление ландшафтного и биологического разнообразия, достаточного для поддержания способности природных систем к саморегуляции и компенсации последствий антропогенной деятельности».

Экологоцентрическая концепция природопользования

На протяжении тысячелетий для человечества основными были производственные функции живой природы, но сегодня приоритеты меняются и важнейшими для человека становятся средообразующие функции (поддержание параметров атмосферы и устойчивого климата, сглаживание экстремальных погодных явлений; формирование и защита почв от эрозии; очистка воды и формирование устойчивого гидрологического режима территорий; биологическая переработка и обезвреживание отходов и др.). Устойчивое выполнение этих функций экосистемами определяет саму возможность существования человека на Земле. Средообразующие функции природных экосистем оказывают непосредственный экономический эффект на большинство отраслей хозяйства и обеспечивают стабильность условий среды, без которой невозможно не только устойчивое, но и вообще какое бы то ни было экономическое развитие. В глобальном масштабе экосистемы обеспечивают природную регуляцию среды, заменить которую человеку нечем. Задача полномасштабной замены природных средообразующих функций искусственными аналогами превышает возможности современной цивилизации. Как известно, полностью замкнутую систему жизнеобеспечения даже для одного или нескольких человек на космических станциях до сих пор создать не удалось, несмотря на активные исследования в этой области. Дорогостоящий проект «Биосфера-2» в США (1985 – 2007) закрыт и его основная цель не достигнута.

Поэтому сегодня необходим переход к новой концепции природопользования, которую мы назвали «экологоцентрической», так как она выдвигает на первый план ценность средообразующих функций живой природы (Павлов и др., 2009; 2010). В качестве основных положений этой концепции мы предлагаем следующие:

- ключевым природным ресурсом следует считать всю живую природу (экологические сообщества, виды, популяции), средообразующие функции которой обеспечивают регуляцию условий среды и стабилизацию биосферного

баланса; этот ресурс должен иметь статус экономической категории;

- биологическое разнообразие является основой устойчивого и эффективного функционирования биологических систем жизнеобеспечения на планете;
- система нормативных показателей состояния среды и воздействия человека на среду должна включать характеристики средообразующих функций природных биосистем (экологических сообществ, видов, популяций) и экосистем;
- экологическая экспертиза любого хозяйственного проекта (том числе биотехнологических и нанотехнологических проектов) должна включать оценку его влияния на средообразующие функции природных биосистем и экосистем;
- приоритетная задача управления природными биосистемами и экосистемами – поддержание и восстановление их средообразующих функций;
- продукционная функция должна смещаться на искусственные биопродукционные системы; использование продукционной функции природных экосистем (промысел рыбы и морепродуктов, добыча древесины) возможно лишь при сохранении их структуры и средообразующих функций.

5.2.
Некоторые выводы
из принципа оптимального разнообразия
для стратегии природопользования



Направления перехода биосистем в субоптимальное состояние при антропогенных воздействиях

В соответствии с принципом оптимального разнообразия, можно предположить, что максимально эффективными и устойчивыми являются функции наиболее близких к оптимальному состоянию ненарушенных природных сообществ, существующих в типичной для них среде. При существенных и быстрых (превышающих по скорости время адаптации биосистемы) изменениях внешней среды или нарушениях самих биосистем они будут переходить в субоптимальное состояние, когда уровни разнообразия биосистем не соответствуют условиям среды. При этом эффективность и жизнеспособность биосистем будет снижаться. Если негативное воздействие на биосистему прекратится, то она будет иметь шанс через какое-то время перейти в оптимальное состояние – старое, если условия не изменились, или новое, если условия изменились. Если же воздействие будет продолжаться, то отклонение от оптимальных показателей может усиливаться, что может в итоге закончиться гибелью биосистемы.

В результате антропогенного воздействия на природу оптимальный уровень разнообразия биосистем может нарушаться двумя основными путями (рис. 5.2-1): из-за антропогенных изменений среды¹³² (стрелки 1-3 на рис.) и из-за нарушения структуры биосистем (стрелки 4 и 5).

В случае *антропогенных изменений среды* структура биосистем перестает быть оптимальной в изменившихся условиях среды. Стрелки 1-3 на рис. 5.2-1 показывают направления адаптации сообществ при следующих изменениях среды: 1 – дестабилизация и обогащение среды (например, удобрение, эвтрофикация); 2 – только дестабилизация (например, беспокойство животных человеком); 3 – изъятие биомассы из сообществ и их дестабилизация (например, в результате промысла).

Основное направление адаптаций – увеличение внутривидового разнообразия в ответ на дестабилизацию среды. Именно в эту сторону, как правило, направлены сдвиги структуры сообществ при антропогенных изменениях среды. Так, Алимов (1994) отмечает, что загрязнение, эвтрофирование и перепромысел в водоемах ведут к упрощению структуры сообществ, замене длиннопериодических животных на короткоживущих r-стратегов. При загрязнении разнообразие понижается, структура упрощается, остаются виды с широкими спектрами (в частности, в гидробиологии индекс Шеннона используется для оценки степени загрязнения водоема). В чистых водоемах преобладают стенобионтные виды, в грязных – эврибионтные.

¹³² Сегодня к антропогенным изменениям среды также можно добавить изменения климата.

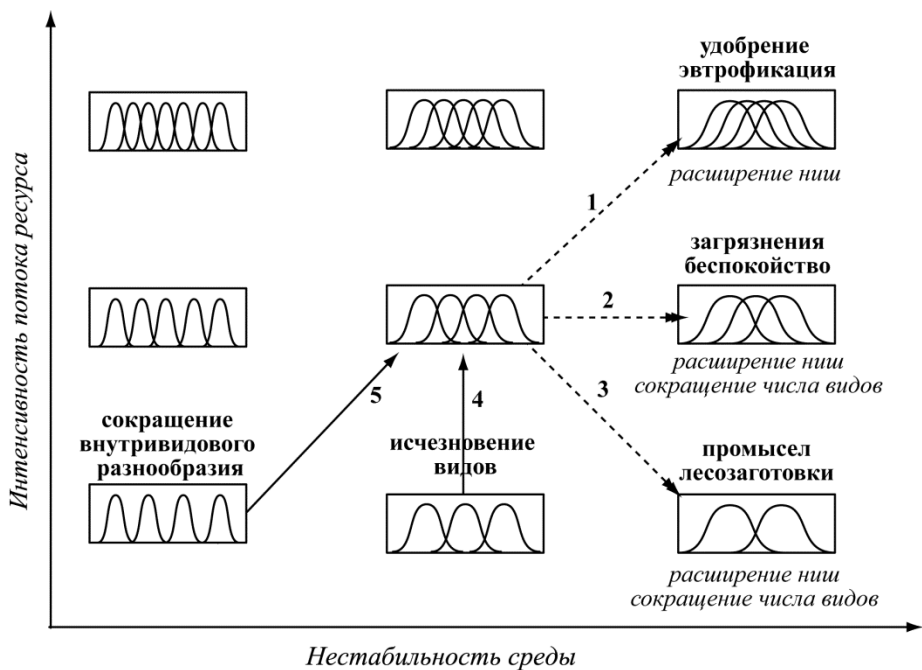


Рис. 5.2-1. Антропогенные сдвиги структуры сообществ в субоптимальные состояния. Пунктирные стрелки 1 – 3 показывают направления адаптации некоторого «среднего» сообщества к антропогенным изменениям интенсивности потока ресурса и стабильности среды. Черные стрелки 4 и 5 показывают направления восстановления разнообразия после его антропогенного сокращения. Объяснения в тексте.

Постоянное изъятие части биомассы из экосистемы (стрелка 3) переводит ее в более раннюю стадию сукцессии и препятствует развитию в сторону климаксного состояния. Примером могут быть луга, которые после прекращения сенокоса зарастают лесом. Как мы отмечали выше (см. раздел 4.2.1.4), эвтрофикацию тоже можно рассматривать как переход сообщества в состояние более ранней стадии сукцессии, так как увеличение потока ресурса переводит сообщество из стационарного сбалансированного состояния в «растущее».

Антропогенное воздействие на саму структуру биосистем выражается, прежде всего, в сокращении числа видов и внутривидового разнообразия (стрелки 4 и 5 на рис. 5.2-1), при этом биосистемы также удаляются от оптимального состояния.

Типичный результат антропогенного воздействия на популяции – сокращение их внутреннего разнообразия. Следует подчеркнуть, что изъятие из популяции особей определенного типа оказывает на нее более сильное воздействие,

чем случайное изъятие такого же числа особей. Особенно опасно промысловое изъятие редких типов особей, так как в этом случае диапазон внутрипопуляционного разнообразия сокращается наиболее сильно. Губительно для вида непропорционально сильное промысловое воздействие на те или иные внутривидовые группы или локальные популяции, так как в этом случае сокращается внутривидовое разнообразие и нарушается структура подразделенной видовой популяции. Примеры негативных результатов сокращения внутрипопуляционного и внутривидового разнообразия в результате нерационального промысла описаны для популяций рыб Алтуховым (2003, 2004).

Как сказано выше, адаптация видов к антропогенной дестабилизации среды требует повышения внутрипопуляционного разнообразия, а основное воздействие человека на виды и популяции природных сообществ заключается как раз в сокращении их численности внутреннего разнообразия. Природные виды и популяции лишаются возможности адаптироваться к антропогенному прессу. Поэтому начинают работать адаптационные механизмы на уровне сообщества – эти виды заменяются другими. Как мы отмечали выше, в антропогенно измененных местообитаниях преимущество имеют быстроразмножающиеся виды-генералисты. Популяции видов с разными репродуктивными стратегиями (г- и К- стратегии) отличаются по устойчивости к антропогенному прессу. Консервативная репродуктивная К-стратегия с выраженной заботой о потомстве, предполагающая авторегуляцию плотности, соответствует стабильным условиям существования видов. В нестабильных и антропогенных условиях преимущества будут получать виды с реактивной репродуктивной г-стратегией, предполагающей резкие и значительные колебания плотности в зависимости от обилия и доступности ресурсов и не связанные с действием авторегуляторных механизмов. В антропогенных условиях происходит сдвиг структуры сообщества от К-стратегов к г-стратегам и от специалистов к генералистам. Такой прогноз соответствует современному распространению «серой» синантропной биоты.

Антропогенные изменения структуры биоценозов чаще всего выражаются в сокращении видового разнообразия, в результате чего сообщества перестают быть оптимальными, их жизнеспособность и эффективность снижаются. Вероятность исчезновения наиболее высока для редких видов. Несмотря на их малочисленность и кажущуюся незначительность экосистемных функций, суммарный вклад редких видов оказывает существенное влияние на функционирование сообщества (см. раздел 3.4.2.2, «Асимптотический характер...»)

Можно предположить, что иногда в результате антропогенных перестроек биоценозов могут возникать кратковременные ситуации чрезмерно высокого видового разнообразия. Один из возможных примеров возникновения чрезмерно высокого разнообразия в сообществе рыб из-за вселения чужеродного вида был приведен выше (см. раздел 4.2.1.4).

Так или иначе, в результате антропогенных воздействий климаксные сообщества выводятся из состояний, максимально близких к оптимальным, а развитие сериальных стадий уходит с оптимальной траектории естественной сукцес-

сии. Другими словами, они переводятся в некоторые субоптимальные состояния или на субоптимальные траектории развития, при которых неизбежно снижаются эффективность и устойчивость экосистемного функционирования.

Цели управления экосистемными функциями и услугами с учетом изменений биоразнообразия

Источник антропогенных экологических кризисов (локальных кризисов прошлого и современного глобального кризиса) можно усмотреть в том, что социально-экономические подсистемы в своем развитии ориентируются на достижение своих собственных целей, игнорируя цели природных систем. Задача повышения продуктивности не соответствует собственным целям эксплуатируемых биосистем. Антропогенные трансформации природных систем, выражающиеся в повышении их продуктивности при одновременном сокращении общей биомассы и упрощении структуры, противоположны естественным тенденциям развития экосистем (Красилов, 1992). В этом конфликте технологическая мощь современного человека ведет к деградации и разрушению природных систем. Не будем останавливаться на очевидных случаях безоглядного хищнического уничтожения природных экосистем и видов животных для достижения сиюминутной прибыли. Даже в тех случаях, когда ставится задача рационального использования биоресурсов, человек, в сущности, продолжает оставаться на тех же позициях, стремясь к достижению только своих целей. Сегодня в большинстве случаев задача управления экономически важными биоресурсами ставится как максимизация стабильно изымаемой продукции (максимизация продуктивности). В крайних случаях такая стратегия вырождается в практику монокультур в лесоводстве, создания специализированных («на кабана», «на оленя») охотничьих хозяйств и т.п., то есть, к упрощению структуры природных систем (в предельном варианте – к замене природных систем агросистемами). Реализация этой стратегии в отношении природных популяций приводит к деградации их генетической структуры (Алтухов, 1989, 2003).

Как мы писали выше, сегодня необходим переход к новой экологочентрической концепции природопользования, в которой приоритетное значение должны иметь средообразующие функции живой природы. Однако очевидно, что сегодня мы пока не можем отказаться от использования биопродукционной функции (хотя в перспективе такая цель, вероятно, может быть поставлена). Поэтому необходимо интегрировать задачи использования разных функций биоразнообразия.

Поскольку эффективность экосистемных услуг неразрывно связана с показателями биологического разнообразия, при разработке методов оценки и стратегии использования экосистемных услуг надо учитывать состояние и возможные изменения биологического разнообразия.

Прежде всего, необходимо проанализировать возможные изменения биоразнообразия при использовании тех или иных экосистемных услуг. Использование разных услуг требует разных целей управления и политики в отношении экосистем и популяций. В докладе «Оценка экосистем на пороге тысячелетия» (2005) отмечается, что целенаправленное улучшение одной услуги часто приводит к ухудшению другой. Mooney (2010) подчеркивает, что именно анализ взаимного влияния эффектов от использования одних экосистемных услуг на качество и стабильность других услуг является одним из самых трудных этапов в разработке планов управления ими. Теоретически именно этого и следует ожидать, так как невозможно оптимизировать систему сразу по многим критериям, особенно если некоторые из них противоречат друг другу. Такие противоречия действительно возникают в управлении биоразнообразием.

В таблице 5.2.2 показаны цели управления при использовании продукционных, средообразующих и информационных экосистемных услуг и изменения биоразнообразия и суммарной биомассы сообществ, которые соответствуют этим целям.

Таблица 5.2.2. Цели управления при использовании разных экосистемных функций и изменения биоразнообразия при этом.

<i>Функции</i>	<i>Цели управления</i>	<i>Изменения биоразнообразия</i>	<i>Изменения биомассы сообществ</i>
Продукционные	Максимум устойчиво изымаемой биомассы	Снижение разнообразия	Снижение постоянно поддерживаемой биомассы
Средообразующие	Эффективное и устойчивое экосистемное функционирование	Сохранение естественного уровня биоразнообразия	Сохранение естественного уровня биомассы
Информационные	Получение информации из природных систем	Сохранение естественного уровня биоразнообразия	-

Из таблицы 5.2.2. видно, что при эксплуатации природных биосистем возникает противоречие между целями получения максимального устойчивого урожая и поддержания средообразующих функций (Букварева, Алещенко, 2006). Стратегии управления биосистемами для достижения этих целей различны. При использовании средообразующих и информационных функций цели управления совпадают с поддержанием естественных уровней биоразнообразия и биомассы. Средообразующие функции наиболее эффективно и устойчиво осуществляются ненарушенными климаксными природными сообществами, которые в соответствии с нашей гипотезой, наиболее близки к оптимальному состоянию с максимально эффективными функциями. Любые их нарушения ведут к ослаблению природной регуляции среды. То есть, целью управления для использования средообразующих функций является сохранение естественного состояния природ-

ных систем и минимизация их антропогенных нарушений. Информационные функции в большинстве случаев также максимальны в ненарушенных экосистемах. А вот при использовании продукционной функции управления противоречит поддержанию естественных уровней разнообразия, так как требует неизбежных нарушений природных экосистем. Цель управления при этом – максимизация устойчиво изымаемого урожая. Высокая продуктивность сообществ возможна только при упрощении их структуры и снижении разнообразия (Алимов, 2006). Для цели изъятия максимального урожая оптимальны ранние и средние стадии сукцессии, имеющие наиболее высокую продуктивность (см. раздел 4.2.1), или их искусственные аналоги. Антропогенно трансформированные экосистемы в целом отражают эти закономерности – в них происходит упрощение структуры сообществ при повышении их продуктивности. Преобразование сложных природных ландшафтов в управляемые человеком системы снижает локальное таксономическое разнообразие (число таксонов на 1 кв. м) в десятки и даже сотни раз (Naeem et al., 2009). Примеры нарушения средообразующих функций экосистем в результате их целенаправленной модификации для увеличения производства продукции приведены в докладе «Оценка экосистем...» (2005).

Мета-анализ 89 случаев восстановления экосистем (Rey Benayas et al., 2009) подтверждает, что продукционная функция находится в оппозиции к другим группам экосистемных услуг. У восстановленных экосистем разнообразие и средообразующие услуги (поддерживающие и регулирующие на рис. 5.1-1) меньше, чем в природных, но больше, чем в антропогенно трансформированных, а продукционные услуги, наоборот, больше, чем в природных, но меньше, чем в антропогенных (рис. 5.2.2-1)

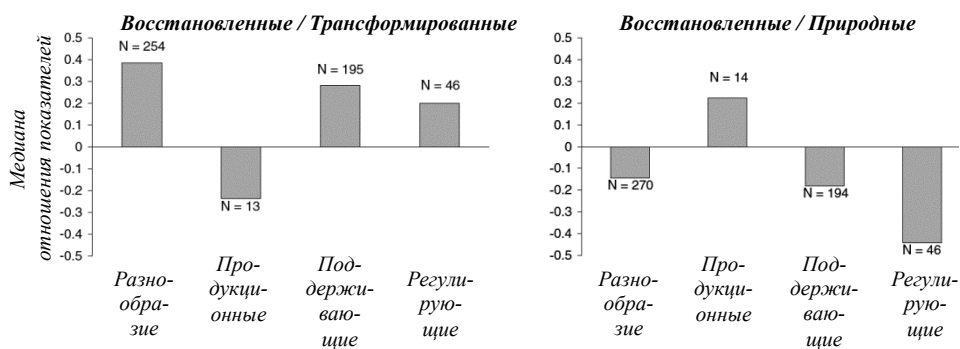


Рис. 5.2.2-1. Изменение показателей биоразнообразия и экосистемных услуг в восстановленных экосистемах по сравнению с антропогенно трансформированными и природными (Rey Benayas et al., 2009).

Интересный пример деградации разнообразия и его последующего восстановления, связанный с изменением цели управления экосистемами, приводит Schmid (2002). В Европе видовое разнообразие многих лугов было сокращено из-за их удобрения, которое применялось для повышения их продуктивности. После принятия решения о восстановлении биологического разнообразия лугов их удобрение было прекращено. Однако видовое разнообразие во многих регионах после этого не восстановилось, так как после многих лет сельскохозяйственного использования часть видов луговых растений в этих местах исчезла. Воссоздать луга оказалось возможным только с помощью специальных программ по восстановлению локального видового разнообразия (рис. 5.2.2-2).

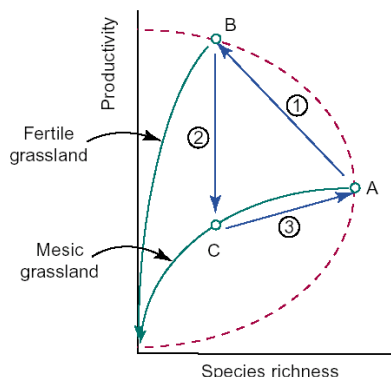


Рис. 5.2.2-2. Изменения продуктивности и видового разнообразия при смене характера землепользования в европейских травяных сообществах. Возрастающие функции — траектории экспериментов с травяными сообществами со средней и высокой продуктивностью. Стрелка 1: удобрение сообществ со средней продуктивностью и высоким разнообразием (точка A) ведет к росту продуктивности и сокращению разнообразия (точка B). Стрелка 2: сокращение продуктивности может не привести к росту разнообразия, если виды утрачены на обширной территории. Стрелка 3: только на следующем шаге восстановления сообществ со средней продуктивностью виды добавляются и одновременно немного увеличивается продуктивность (обратный переход из точки A в C соответствует экспериментам по искусственному удалению видов из сообщества) (Schmid, 2002).

Если спуститься на уровень эксплуатируемых популяций, то максимизация изымаемой биомассы означает максимально допустимое в рамках демографической устойчивости увеличение смертности. Это соответствует сильной дестабилизации среды с ее одновременным обеднением (стрелка 3 на рис. 5.2-1). При

таких воздействиях, в соответствии с принципом оптимального разнообразия, адаптивные тренды биосистем будут следующими: повышение внутривидового разнообразия; снижение видового разнообразия; снижение суммарной постоянно поддерживаемой биомассы. Если учесть, что промысловое давление на популяции практически исключает возможности первого механизма, остаются только второй и третий, которые противоречат целям управления при использовании средообразующих и информационных функций. При этом минимизация биомассы популяций ведет к сокращению и дестабилизации потоков вещества и энергии, идущих через них, и ослабляет их экосистемные функции.

При усилении эксплуатации биоресурсов (увеличении изъятия биомассы) показатели разных экосистемных услуг изменяются по-разному (рис. 5.2.2-3):

- средообразующие и информационные услуги монотонно снижаются;
- продукционные услуги (показатель - объем изымаемой биомассы) вначале растут, а после прохождения точки максимального устойчивого урожая – снижаются.

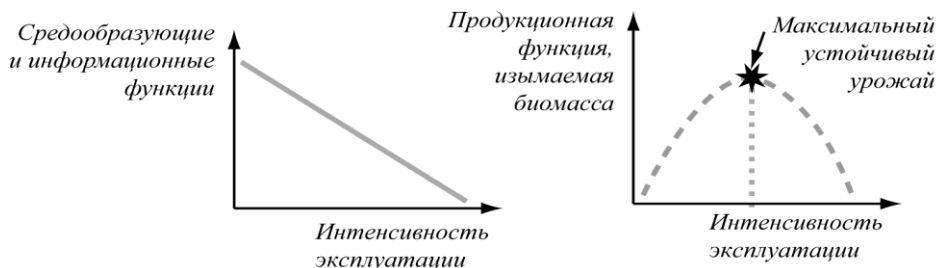


Рис. 5.2.2-3. Изменение показателей разных функций биоразнообразия при интенсификации эксплуатации биоресурсов.

Для максимизации суммы экосистемных услуг необходимо определить оптимальную интенсивность эксплуатации природных биосистем. Сумма экосистемных услуг и характер ее зависимости от интенсивности эксплуатации природных сообществ и популяций определяются соотношением «выгод», получаемых от разных функций биоразнообразия (рис. 5.2.2-4).

Определить точные количественные соотношения ценности разных экосистемных услуг мы пока не можем. Методы экономической оценки в достаточной мере разработаны лишь для продукционных услуг (древесины, морепродуктов, пушнины и т.п.). Для других функций имеются лишь приблизительные оценки. Несмотря на это предварительные предположения о соотношении значимости разных услуг можно сделать.

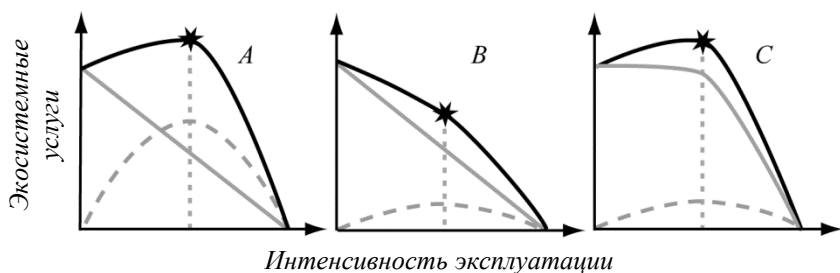


Рис. 5.2.2-4. Сумма экосистемных услуг при разных соотношениях продукционных и средообразующих услуг. Серый пунктир – продукционные услуги; сплошная серая линия – средообразующие услуги; сплошная черная линия – сумма услуг; звездочка – максимальный устойчивый урожай (объяснения в тексте).

Промысловое использование природных систем целесообразно лишь в том случае, если ценность их средообразующих услуг сопоставима с ценностью получаемой биопродукции (рис. 5.2.2-4 В), однако такое соотношение услуг не является типичным. Как сказано выше (раздел 5.1), следует ожидать, что в большинстве случаев ценность средообразующих функций многократно превышает все выгоды, которые можно получить, добывая биопродукцию из природных экосистем. Поэтому показатели продукционных услуг, как правило, будут оказываться существенно меньше показателей других услуг (рис. 5.2.2-4 А). В этих случаях реализация стратегии «максимального устойчивого урожая» существенно уменьшает суммарную «пользу» от биоразнообразия. Единственный выход – применение «экосистемного подхода». Объемы и формы эксплуатации природных систем с целью получения биопродукции должны жестко ограничиваться требованием сохранения структуры и средообразующих функций экосистем, видов и популяций. Также необходимо развивать такие методы получения продукции из природных экосистем, которые не нарушают их структуру и разнообразие. Если удастся добиться таких форм эксплуатации природных экосистем, при которых их средообразующие функции не будут деградировать, возможна оптимизация комплексного использования всех экосистемных услуг (рис. 5.2.2-4 С).

Косвенным подтверждением наших рассуждений являются данные Worm et al. (2009), которые показали, что интенсивность эксплуатации популяций для получения максимального многовидового урожая должна быть существенно ниже, чем при расчетах для одного вида. Но, как видно из рис. 5.2.2-5, при такой интенсивности промысла (если взять средние значения интенсивности промысла в диапазоне, соответствующем многовидовому промыслу) все равно более трети видов оказываются в состоянии коллапса, а биомасса популяций снижается до 40% от начальной. Соответственно, ослабевают и экосистемные функции промысловых популяций.

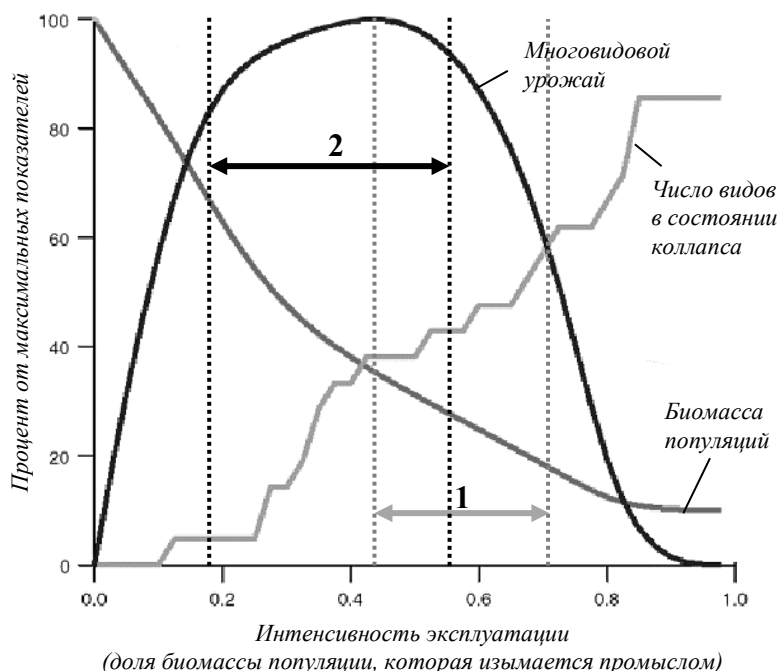


Рис. 5.2.2-5. Результаты моделирования уловов и состояния промысловых популяций с использованием параметров реальных популяций. 1 - норма изъятия при стратегии одновидового максимального устойчивого урожая; 2 - норма изъятия при стратегии многовидового максимального устойчивого урожая. Состояние коллапса популяции определяется как снижение численности ниже уровня 10% от численности до начала промысла (Worm et al., 2009).

Этот пример показывает, что включение дополнительных факторов (в данном случае – нескольких видов вместо одного промыслового вида) в модель «максимального устойчивого урожая» может существенно изменить положение точки желаемой интенсивности эксплуатации биосистемы. Вероятно, при расширении понятия «устойчивого урожая» на выгоды, которые человек получает от всего комплекса экосистемных услуг, можно будет сказать, что стратегия «максимального устойчивого урожая» обеспечивает устойчивое использование живой природы в целом (Пузаченко, 2012). Возможно, одним из подходов к согласованию целей использования продукционных и средообразующих экосистемных услуг может быть определение диапазона эксплуатации природных экосистем, не превышающего интенсивности естественных нарушений, к которым данные экологические сообщества исторически адаптированы.

Если мы не можем сегодня полностью отказаться от изъятия биопродукции из природных экосистем, то при определении целей управления эта задача должна быть подчинена приоритету сохранения средообразующих функций. Объемы и формы ресурсной эксплуатации должны ограничиваться требованием сохранения разнообразия и средообразующей функции экосистем, видов и популяций.

Одним из основных путей преодоления противоречия между целями получения полезной для человека продукции и сохранения экосистемных функций сегодня считаются различные технологии ведения сельского и лесного хозяйства, предусматривающие частичное сохранение или имитацию природных процессов (устойчивое лесное хозяйство, «органическое» сельское хозяйство, адаптивное сельское хозяйство и др.)¹³³ (Foley et al., 2005). Однако пока нельзя считать доказанным, что стратегия совмещения функций производства продукции и регулирования среды лучше обеспечивает достижение этих целей, чем стратегии разделения этих функций между ненарушенными природными экосистемами и высокотехнологичными замкнутыми производствами. Пока этот вопрос не решен, «экологически дружелюбные» варианты хозяйства априори могут приветствоваться только на уже освоенных человеком территориях (например, развитие устойчивого лесного хозяйства в старых лесопромышленных регионах), но не могут считаться основанием для хозяйственного освоения ненарушенных природных экосистем. Любые формы преобразования природных экосистем, нацеленные на решение экологических проблем, прежде всего, различные геоинженерные, биотопливные и «углеродные» проекты, ведут к нарушению нормального функционирования природных систем и требуют всесторонней и тщательной оценки возможных изменений экосистемных функций, прежде чем начинать их реализацию. Так, было показано, что создание плантаций биотопливных культур на месте природных экосистем вместо сокращения выбросов CO₂ в атмосферу, наоборот, ведет к их многократному увеличению (Fargione et al., 2008). Посадка «углеродных» лесов в засушливых регионах практически не дала увеличения поглощения CO₂, но существенно сократила сток рек (Foley et al., 2005; Jackson et al., 2005; 2007)¹³⁴.

Иерархическая структура объектов управления

В соответствии с предложенным нами принципом, оптимальные уровни биоразнообразия устанавливаются в ходе взаимодействия разных иерархических уровней биосистем. На данном этапе исследований мы моделировали

¹³³ К высокотехнологичным индустриальным предприятиям по производству биомассы (животноводческим комплексам, тепличным хозяйствам, биотехнологическим заводам) следует предъявлять такие же экологические требования, как и к остальным производствам - минимизации воздействия на окружающую среду, включая занимаемую площадь, потребление энергии и загрязнение среды, добавив к ним возможное влияние на природную среду новейших технологий (нанотехнологий, биотехнологий, геной инженерии).

¹³⁴ См. также обзоры: Павлов и др., 2009; Павлов, Букварева, 2010; Букварева, 2010 а, б).

взаимодействие популяционного и ценотического уровней, но, очевидно, аналогичные взаимодействия происходят и на других иерархических уровнях (см. раздел 4.7).

Фундаментальные исследования феномена биоразнообразия должны охватывать все уровни организации биосистем, но в рамках практических задач охраны природы имеет смысл рассматривать проблему на популяционно-видовом уровне (генетическое и фенотипическое разнообразие в популяциях и видах, разнообразие локальных и географических популяций в пределах вида), биоценотическом и биосферном уровнях (видовое разнообразие и разнообразие типов сообществ и экосистем). Такой подход принят в Национальной стратегии сохранения биоразнообразия России (2001).

Сегодня основное внимание в области практического сохранения биоразнообразия привлечено к видовому разнообразию и задачам сохранения редких видов. Сохранению внутривидового и внутрипопуляционного разнообразия уделяется гораздо меньше внимания. Однако, как показывают многочисленные исследования, утрата разнообразия на этих уровнях не менее губительна для функционирования и устойчивости биосистем (см. раздел 3.4.5) и популяции должны быть включены как самостоятельные объекты управления в методику планирования природопользования и охраны природы (Алтухов, 1999, 2003, 2004; Ефремов, 2007). Предложено также рассматривать популяции как единицы, производящие экосистемные услуги (*service-providing unit*, SPU) при разработке мер по управлению экосистемными услугами (Luck et al., 2003), при этом необходимо учитывать роль внутрипопуляционного разнообразия в обеспечении экосистемных услуг. Diaz et al. (2007) приводят таблицу показателей биоразнообразия, включая генетическое, видовое и ландшафтное разнообразие, которые влияют на важнейшие экосистемные услуги

Стратегия природопользования и программы по сохранению биоразнообразия должны учитывать взаимосвязь показателей разнообразия на разных иерархических уровнях. Например, для понимания изменений видового разнообразия в биоценозе необходимо учитывать внутрипопуляционное разнообразие входящих в него видов. В соответствии с нашими моделями, тенденции изменения оптимальных значений разнообразия на популяционном и ценотическом уровнях различны, что можно трактовать как свидетельство разной роли разнообразия на этих уровнях в адаптации биосистем к изменениям среды (см. раздел 2.3, вывод 4). Это предположение подтверждается некоторыми эмпирическими данными (см. разделы 3.3, 3.6). Тенденции изменения показателей и роль разнообразия на популяционном и ценотическом уровнях в ответ на воздействие человека и изменения среды могут быть различны и даже противоположны, что необходимо учитывать на практике природопользования и охраны природы.

Конечными объектами управления должны быть социально-экологические системы (социоэкосистемы¹³⁵), т. е. более или менее целостные системы, включающие природные и социально-экономические составляющие), что подчеркивается и в Национальной стратегии сохранения биоразнообразия России (2001). Социально-экономические системы, так же как и природные системы, имеют иерархическое строение, которое необходимо учитывать при разработке механизмов оптимального природопользования (Букварева, Алешенко, 1994), однако эти вопросы выходят за рамки обсуждаемых в книге проблем.

Критерий для природоохранной политики - оптимальное, а не максимальное разнообразие

Как отмечает Naem¹³⁶, сегодня настало время, когда в сфере практической охраны природы пора перенести приоритетное внимание с задачи сохранения местообитаний с максимальным видовым разнообразием, которые получили название «hot-spots», на понимание и сохранение функций биологического разнообразия.

Долгое время внимание мировой природоохранной общественности было приковано к тропическим странам, где сосредоточено основное видовое разнообразие. Возник даже специальный термин «megadiversity countries».

Однако в соответствии с принципом оптимального разнообразия, наиболее эффективно функционируют сообщества, имеющие не максимальное, а оптимальное в данных условиях среды разнообразие.

Например, по показателям видового разнообразия северные экосистемы несопоставимы с тропическими, но при этом играют ключевую роль в биосферной регуляции (см.: Букварева, 2010 а). Как отмечалось выше, в более суровых и менее стабильных по сравнению с тропиками условиях Севера, относительно невысокий уровень видового разнообразия компенсируется повышенным внутривидовым и внутривидовым разнообразием, что обеспечивает эффективное выполнение биосферных функций. Аналогичная ситуация складывается и на региональном уровне: например, видовое разнообразие сообществ болот во много раз меньше, чем лугов или смешанных лесов, но их экосистемные функции при этом не менее важны.

Критериями ценности биосистем должны быть не формальные показатели биоразнообразия (например, число видов), а степень его соответствия естественным показателям, которые обеспечивают максимально эффективное выполнение экосистемных функций. Более того, как показывает моделирование процессов локального вымирания видов, в сообществах с низким видовым разнообразием последствия вымирания видов будут менее предсказуемыми и бо-

¹³⁵ Термин «социоэкосистема» предложен Реймерсом (1990).

¹³⁶ <http://www.cbd.int/doc/articles/2004/A-00209.pdf>

лее серьезными, чем в сообществах с большим видовым разнообразием. Поэтому приоритетными надо считать задачи сохранения разнообразия именно в маловидовых сообществах (Petchey, 2000), а не в максимально разнообразных, как того требует стратегия «горячих точек биоразнообразия».

Работа выполнена по программе фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ (Федеральная целевая программа «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития научно-технологического комплекса России на 2007-2013 годы» - Госконтракт № 14.515.11.0013).

Список литературы

- Абатуров Б.Д. 2006. Пастбищный тип функционирования степных и пустынных экосистем // Успехи совр. биол. Т. 126. № 5. С. 435-447.
- Азовский А.И. 1989 а. Нишевая структура сообществ морских псаммофильных инфузорий. I. Расположение ниш в пространстве ресурсов // Журн. общ. биол. Т.Л. № 3. С. 329 – 341.
- Азовский А.И. 1989 б. Нишевая структура сообществ морских псаммофильных инфузорий. II. Параметры экологической ниши вида и его количественное развитие // Журн. общ. биол. Т.Л. № 6. С. 752 – 763.
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Самусенок В.П. 2000. Разнообразие арктических гольцов Забайкалья по меристическим признакам, их положение в комплексе *Salvelinus alpinus* и проблема происхождения симпатрических форм // Вопросы ихтиологии. Т. 40. № 3. С. 293-311.
- Алексеев С.С., Макарова О.Л., Смирин Э.М. 2003. Озерный арктический голец *Salvelinus alpinus* complex с острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Вопросы ихтиологии. Т. 43. № 6. С. 842-846.
- Алещенко Г.М., Букварева Е.Н. 1991а. Некоторые вопросы моделирования разнообразия в биологических системах различных типов // Успехи совр. биол. Т. 111. № 6. С. 803-811.
- Алещенко Г.М., Букварева Е.Н. 1991б. Модель фенотипического разнообразия популяции в случайной среде // Журн. общ. биол. Т.52. № 4. С. 499-508.
- Алещенко Г.М., Букварева Е.Н. 1994. Вариант объединения моделей разнообразия в биосистемах популяционного и биоценотического уровней // Журн. общ. биол. Т.55. № 1. С. 70-77.
- Алещенко Г.М., Букварева Е.Н. 2010. Двухуровневая иерархическая модель оптимизации биологического разнообразия // Известия РАН. Серия биол. №1. С. 5-15.
- Алимов А.Ф. 1989. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат, 1989. 152 с.
- Алимов А.Ф. 1994. Разнообразие, сложность, стабильность, выносливость экологических систем // Журн. общ. биол. Т. 55. № 3. С.285-302.
- Алимов А.Ф. 1997. Динамика биомассы, продуктивность экосистем континентальных водоемов //Журн. общ. биол. Т. 58. № 3. С.27-42.
- Алимов А.Ф. 2001. Исследование биоразнообразия в сообществах планктона, бентоса, рыб и в экосистемах пресноводных водоемов разной продуктивности // Известия РАН. Серия биол. № 1. С. 87 - 95.
- Алимов А.Ф. 2006. Роль биологического разнообразия в экосистемах // Вестник РАН. Т. 76. № 11. С. 989-994.
- Алтухов Ю. П. 1989. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука. 328 с.

- Алтухов Ю.П. 1999. Природоохранная генетика // Экология в России на рубеже XXI века (наземные экосистемы). М.: Научный мир. 428 с.
- Алтухов Ю.П. 2003. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига. 431 с.
- Алтухов Ю.П. 2004. Динамика генофондов при антропогенных воздействиях // Вестник ВОГиС. Т. 8. № 2. С. 40 – 59.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 1997. 288 с.
- Белюсов Л.В. 1990. О возникновении новизны в эволюции и онтогенезе // Журн. общ. биол. Т. 51. № 1. С. 107-115.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи популяции и сообщества. Т. 2. М.: Мир. 1989. 477 с.
- Биология охраны природы. 1983. Ред.: Сулей М., Уилкоккс Б. М.: Мир. 430 с.
- Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф., Калинин А.А., Лукьянова Л.Е., Щипанов Н.А. 2008. Видовое разнообразие сообществ мелких млекопитающих в градиенте климатических и биотических условий // Успехи совр. биол. Т. 128. С. 409-416.
- Букварева Е.Н. 1985. Сохранение генофонда животного мира и проблема минимальной численности популяций. Пушино: НЦБИ АН СССР. 26 с.
- Букварева Е.Н. 2010 а. Роль наземных экосистем в регуляции климата и место России в посткиотском процессе. М.: Товарищество научных изданий КМК. 97с.
- Букварева Е.Н. 2010 б. Ключевая экономическая ценность средообразующие функции живой природы и новая стратегия природопользования // Методы решения экологических проблем. Ред.: Мельник Л.Г., Шкарупа Е.В. Сумы: Изд-во СумГУ. С. 100-124.
- Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. 1994. Задача оптимизации взаимодействия человека и живой природы и стратегия сохранения биоразнообразия // Успехи совр. биол. Т. 114. № 2. С. 133-143.
- Букварева Е.Н., Алещенко Г.М.. 1997. Схема усложнения биологической иерархии в случайной среде // Успехи совр. биол. Т. 117. №1. С.18-32.
- Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. 2005. Принцип оптимального разнообразия биосистем // Успехи совр. биол. Т. 125. № 4. С.337-348.
- Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. 2006. Принцип оптимального разнообразия биосистем и стратегия управления биоресурсами // Государственное управление в XXI веке: традиции и инновации. М.: ФГУ МГУ, РОССПЭН. С. 204-210.
- Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. 2010 а. Механизмы оптимизации разнообразия в ходе формирования и эволюции надорганизменных биосистем // Эволюция. Проблемы и дискуссии. Под ред. Л.Е. Гринина, А.В. Маркова, А.В. Коротаева. М.: Изд-во ЛКИ. С. 17-59.
- Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. 2010 б. Оптимизация разнообразия надорганизменных систем как один из механизмов их развития в экологическом, микроэволюционном и эволюционном масштабах // Успехи совр. биол. Т.130. № 2.

- С. 115-129.
- Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. 2012. Разделение ниш – условие или следствие наблюдаемого видового разнообразия? Оптимизация разнообразия как дополнительный механизм формирования структуры экологических сообществ // Успехи совр. биол. Т. 132. № 4. С. 337 – 352.
- Бурковский И.В. 2006. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М.: Т-во научных изданий КМК. 285 с.
- Бурковский И.В., Колобов М.Ю., Столяров А.П. 2003. Годовые циклические изменения и процессы самоорганизации в сообществе морского микробентоса // Журн. общ. биол. Т. 64. № 5. С. 389 – 402.
- Бурковский И.В., Мазей Ю.А. 2008. Изменение структуры сообщества морских псаммофильных инфузорий за время, эквивалентное смене тысяч поколений // Успехи соврем. биол. Т. 128. № 4. С. 384 – 399.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Чибиряк М.В. 2010. Соотношение морфологического и таксономического разнообразия сообществ грызунов в зоне влияния восточно-уральского радиоактивного следа на Южном Урале // Экология. № 2. С. 119 – 125.
- Вахрушев А.А., Раутиан А.С. 1993. Исторический подход к экологии сообществ // Журн. общ. биол. Т. 54. № 5. С. 532-553.
- Вербицкий В.Б. 2008. Понятие экологического оптимума и его определение у пресноводных пойкилотермных животных // Журнал общ. биол. Т. 69. № 1. С. 44-56.
- Волвенко И.В. 2012. Об экстремальных принципах и целевых функциях биоценологических систем // Биофизика. Т. 57. № 3. С. 476 – 490.
- Гаврилов В.М. 2012. Экологические, функциональные и термодинамические предпосылки и следствия возникновения и развития гомеотермии на примере исследования энергетики птиц // Журн. общ. биол. Т. 73. № 2. С. 88 – 113.
- Гермейер Ю.Б. Игры с непротивоположными интересами. М.: Наука. 1976. 328 с.
- Гиляров А.М. 1981. Сосуществование близких видов рода *Daphnia* (Cladocera, Crustacea): еще одно проявление планктонного парадокса // Доклады АН СССР. 1981. Т. 257. №1. С.251-254.
- Гиляров А.М. 2002. Виды сосуществуют в одной экологической нише // Природа. № 11. С. 71-74.
- Гиляров А.М. 2007. От ниш к нейтральности в биологическом сообществе // Природа. № 11. С. 29-37.
- Гиляров А.М. 2010. В поисках универсальных закономерностей организации сообществ: прогресс на пути нейтрализма // Журн. общ. биол. Т. 71. № 5. С. 386-401.
- Гладышев Г.П. 1996. Термодинамическая теория эволюции живых существ. М.: Луч. 86 с.
- Голубцов А.С. 2010. «Пучки видов» рыб в реках и озерах: симпатрическая дивергенция в фаунистически обедненных рыбных сообществах как особый

- модус эволюции // Актуальные проблемы современной ихтиологии. К 100-летию Г.В. Никольского. М.:КМК. С.96 – 123.
- Горшков В.Г. 1985. Устойчивость биогеохимических круговоротов // Экология. № 2. С. 3 – 12.
- Горшков С.П. 2006. Биосфера и человек: проблемы взаимодействия // Современные глобальные изменения природной среды. Т.2. М.: Научный мир. С. 456-485.
- Данилов-Данильян В.И., Лосев К.С., Рейф И.Е. 2005. Перед главным вызовом цивилизации. Взгляд из России. М.: ИНФРА-М. 224 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука. 276 с.
- Джиллер П. 1988. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир. 184 с.
- Длусский Г.М. 1967. Муравьи рода формика (Himenoptera, Formicide, Formica). М.: Наука. 235 с.
- Длусский Г.М. 1981. Муравьи пустынь. М.: Наука. 230 с.
- Ефремов В.В. 2007. Популяция как природоохранная единица и единица природопользования у позвоночных животных // Журнал общ. биол. Т. 68. №. 3. С. 205–220.
- Жерихин В.В. 1987. Биоценотическая регуляция эволюции // Палеонтол. журн.. № 1. С. 3-12.
- Жерихин В.В. 2003. Усечение сукцессий: возможный механизм диверсификации биомов // Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: КМК. С. 173-187.
- Заварзин Г.А. 1992. Биоразнообразие и устойчивость микробного сообщества // Журнал общ. биол. Т. 53. № 3. С. 394-406.
- Заварзин Г.А. 1995. Смена парадигмы в биологии // Вестник РАН. Т. 65. № 1. С. 8-23.
- Заварзин Г.А. 2001. Становление биосферы // Вестник РАН. Т.71, № 11. С. 988-997.
- Заварзин Г.А. 2004. Будущее отбирается прошлым // Вестник РАН. Т.74. № 9. С. 813-822.
- Заварзин Г.А. 2006. Составляет ли эволюция смысл биологии? // Вестник РАН. Т. 76. № 6. С. 522-533.
- Захаров А.А. 1993. Стадии развития эусоциальности у насекомых и критерии их выделения // Журн. общ. биол. Т. 54. № 5. С. 609-618.
- Злобин Ю.А. 1996. Структура фитопопуляций // Успехи совр. биол. Т.116. № 2. С. 133-146.
- Зотин А.И., Зотин А.А. 1999. Направление, скорость и механизмы прогрессивной эволюции. М.: Наука. 495 с.
- Иорданский Н.Н. 2001. Эволюция жизни. М.: Академия. 425 с.
- Исаев А.С., Суховольский В.Г., Овчинникова Т.М. 2008. Феноменологические модели роста лесных насаждений // Журнал общ. биол. Т. 69. № 1. С. 3-9.
- Карабанов Д.П. 2009. Генетико-биохимические адаптации черноморско-

- каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) при расширении ареала. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Москва. 24 с.
- Красилов В.А. 1986. Нерешенные проблемы эволюции. Владивосток: ДВНЦ. 140 с.
- Красилов В.А. 1990. Эволюция биосферы и биосферизм // Вестник ДВО АН СССР. № 1 (34). С. 87-99.
- Красилов В.А. 1992. Охрана природы: принципы, проблемы, приоритеты. М.: ВНИИПрирода (Ин-т охраны природы и заповедного дела). 173 с.
- Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., Бурменский В.А. 2010. Обеспеченность ресурсами и ее роль в развитии инвазионных процессов // Журнал общ. биол. Т. 71. № 5. С. 436-451.
- Крышень А.М. 2006. Растительные сообщества вырубок Карелии. М.: Наука. 262 с.
- Ланде Р., Бэрроуклаф Д.Ф. 1989. Эффективная численность популяции, генетическая изменчивость и их использование для управления популяциями // Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М.: Мир. С. 117-157.
- Лебедева Н.В., Криволицкий Д.А. 2002. Биологическое разнообразие и методы его оценки // География и мониторинг биоразнообразия. М.: Издательство НУМЦ. С. 13-142.
- Левич А.П. 2004. Принцип максимума энтропии и теоремы вариационного моделирования // Успехи совр. биол. Т. 124. № 6. С. 3-21.
- Левич А.П., Алексеев В.Л., Рыбакова С.Ю. 1993. Оптимизация структуры экологических сообществ: модельный анализ // Биофизика. Т. 38. № 5. С. 877-892.
- Левич А.П., Алексеев В.Л. 1997. Энтропийный экстремальный принцип в экологии сообществ: результаты и обсуждение // Биофизика. Т. 42. № 2. С. 534-541.
- Левонтин Р. 1983. Адаптация // Эволюция. М. Мир. С. 241-263.
- Левченко В.Ф. 1984. Физическая модель эволюции биосистем // Журн. общ. биол. Т. 45. № 2. С. 158-163.
- Левченко В.Ф. 1992. Направленность биологической эволюции как следствие развития биосферы // Журнал общ. биол. Т. 53. № 1. С. 58-70.
- Левченко В.Ф. 2003. Эволюция биосферы до и после появления человека. Санкт-Петербург: Институт эволюционной физиологии и биохимии Российской Академии наук. 164 с.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. 1990. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // Журн. общ. биол. Т. 51. № 5. С. 619-631.
- Ляпунов А.А. 1980. Проблемы теоретической и прикладной кибернетики. М.: Наука. 335 с.
- Макрушин А.В. 1996. Об адаптивной дезинтеграции беспозвоночных // Журн. общ. биол. Т. 57. № 1. С. 87-90.

- Малиновский А.А. 1972. Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука. 271 с.
- Малиновский А.А. 2000. Общие вопросы строения систем и их значение для биологии // Малиновский А.А. Тектология. Теория систем. Теоретическая биология. М.: Эдиториал УРСС. С.82 – 114.
- Марков А.В., Коротаев А.В. 2007. Динамика разнообразия фанерозойских морских животных соответствует модели гиперболического роста // Журн. общ. биол. Т. 68. № 1. С.1-12.
- Марков А.В., Коротаев А.В. 2008. Гиперболический рост разнообразия морской и континентальной биот фанерозоя и эволюция сообществ // Журн. общ. биол. Т. 69. № 3. С.175-194.
- Марков А.В., Куликов А.М. 2006 а. Системы различия «своего» и «чужого» и формирование репродуктивной изоляции (гипотеза иммунологического тестирования брачных партнеров) // Успехи совр. биол. Т. 126. № 1. С. 10-25.
- Марков А.В., Куликов А.М. 2006 б. Историческое развитие систем распознавания «своего» и «чужого» и их роль в эволюции биоразнообразия // Успехи совр. биол. Т. 126. № 2. С.132-148.
- Марфенин Н.Н. 1993. Феномен колониальности. М.: Изд-во МГУ. 237 с.
- Меншуткин В.В. 2003. Моделирование популяции нерки озера Дальнего (Камчатка) с применением индивидуально-ориентированного метода // Биол. моря. № 3. С. 217–221.
- Милютин Л.И. 2003. Генетико-эволюционные основы устойчивости лесных экосистем // Лесоведение. Т.4. № 1. С. 16–20.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 1994. Современное состояние, тенденции развития науки о растительности и новое в понимании природы растительного сообщества // Успехи соврем. биол. Т. 114. № 1. С. 5–20.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 1997. Концепция фитоценоза: история дискуссий и современное состояние // Журн. общ. биол. Т. 58. № 2. С. 106–117.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 2002. Адвентизация растительности в призме идеи современной экологии // Журн. общ. биол. Т. 63. № 6. С. 500 – 508.
- Миркин Б.М., Мартыненко В.Б., Широких П.С., Наумова Л.Г. 2010. Анализ факторов, определяющих видовое богатство сообществ лесов Южного Урала // Журн. общ. биол. Т. 71. № 2. С. 131-143.
- Мошкин М.П., Шилова С.А. 2008. Разнокачественность особей как механизм поддержания стабильности популяционных структур // Успехи совр. биол. Т. 128. № 3. С. 307 – 320.
- Морозова О.В. 2008. Таксономическое богатство флоры Восточной Европы: факторы пространственной дифференциации. М.: Наука. 328 с.
- Морозова О.В. 2009. Пространственные тренды таксономического богатства сосудистых растений Восточной Европы // Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сборник, посвященный 75-летию академика Ю.И. Чернова. Москва - София: КМК - PENSOFT. С. 296-317.
- Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 181 с.

- Наймарк Е.Б., Марков А.В. 2010. Сдвиг фаунистического разнообразия из южных широт в северные – общая закономерность эволюции фанерозойской морской биоты // Журн. общ. биол. Т. 71. № 5. С. 452-464.
- Новожилов Ю.И. 1989. Полиморфизм и микроэволюция // Онтогенез, эволюция, биосфера. М.: Наука. С. 144 – 156.
- Овсянников Л.Л., Пасеков В.П. 1990. Энергетика и эволюционная оптимальность признаков организма // Журн. общ. биол. Т. 51. № 5. С. 709 – 718.
- Одум Ю.П. 1986. Экология. М.: Мир. Т. 2. 376 с.
- Орлов Н.Л. 2007. Криптические виды земноводных Вьетнама и их значение для оценки таксономического разнообразия // Успехи совр. биол. Т. 127. № 6. С. 612-621.
- Оценка экосистем на пороге тысячелетия. 2005. Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Wellbeing: Synthesis. Island Press, Washington, DC.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В., Груздева М.А., Павлов С.Д., Медников Б.М., Максимов С.В. 2001 а. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М: Научный мир. 200 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. 2001 б. Теоретические аспекты проблемы распространения и формирования жизненной стратегии микижи *Parasalmo mykiss* Walb. // Докл. РАН. Общ. Биол. Т. 379. № 1. С. 141 – 146.
- Павлов Д.С., Букварева Е.Н. 2007. Биоразнообразие, экосистемные функции и жизнеобеспечение человечества // Вестник РАН. Т.77. № 11. С. 974-986.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В., Букварева Е.Н., Веричева П.Е., Звягинцев В.Б., Максимов С.В., Ожеро З. 2007. Стратегия сохранения камчатской микижи. М.: ИПЭЭ РАН. 33 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Груздева М.А., Максимов С.В., Медников Б.М., Пичугин М.Ю., Савоскул С.П., Чеботарева Ю.В. 1999. Разнообразие рыб Таймыра: Систематика, экология, структура видов как основа биоразнообразия в высоких широтах, современное состояние в условиях антропогенного воздействия. М.: Наука. 207 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2010. Внутривидовая структура у рыб. Анадромия и резидентность у лососевых рыб (*Salmonidae*) // Актуальные проблемы современной ихтиологии. К 100-летию Г.В. Никольского. М.:КМК. С. 33 – 61.
- Павлов Д.С., Стриганова Б.Р., Букварева Е.Н., Дгебугдзе Ю.Ю. 2009. Сохранение биологического разнообразия как условие устойчивого развития. М.: Институт устойчивого развития - Центр экологической политики России. 84 с.
- Павлов Д.С., Стриганова Б.Р., Букварева Е.Н. 2010. Экологоцентрическая концепция природопользования // Вестник РАН. Т. 80. № 2. С.131-140.
- Павлов Д.С., Букварева Е.Н. 2010. Среодообразующие функции живой природы и экологоцентрическая концепция природопользования // Экономика экосистем и биоразнообразия: потенциал и перспективы стран Северной

- Евразии. Материалы совещания "Проект ТЕЕВ – экономика экосистем и биоразнообразия: перспективы участия России и других стран ННГ". М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. С. 7 – 19.
- Павлов С.Д. 1997. Симпатрические формы гольцов (род *Salvelinus*) из озера Аян (Таймырский полуостров) // Вопросы ихтиологии. Т. 37. № 4. С. 465 – 474.
- Пасеков В.П., Овсянников Л.Л. 1988. Экстремальные свойства и эволюционная оптимальность в модели биологического сообщества, учитывающей энергетику жизнедеятельности // Математическое моделирование сложных биологических систем. М.: Наука. С. 113 – 127.
- Печуркин Н.С. 1982. Энергетические аспекты развития надорганизменных систем. Новосибирск: Наука. 113 с.
- Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.
- Проворов Н.А., Долгих Е.А. 2006. Метаболическая интеграция организмов в системах симбиоза // Журн. общ. биол. 67/6: 403-422.
- Пузаченко Ю.Г. 2009. Биологическое разнообразие в биосфере: системологический и семантический анализ // Биосфера. Т. 1. № 1. С. 25-37.
- Пузаченко Ю.Г. 2012. Общие основания концепции устойчивого развития и экосистемных услуг // Известия РАН. Серия географическая. № 3. С. 24-41.
- Разжевайкин В.Н. 2010. Принцип эволюционной оптимальности как инструмент моделирования структурированных биологических систем // Журн. общ. биол. Т. 71. № 1 С. 75 – 84.
- Раутиан А.С. 1988. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // Современная палеонтология. М.: Недра. Т.2. С. 76-118.
- Раутиан А.С. 2006. Букет законов эволюции // Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова. М.: КМК. С. 20-38.
- Раутиан А.С., Жерихин В.В. 1997. Модели филоценогенеза и уроки экологических кризисов геологического прошлого // Журн. общ. биол. Т. 58. № 4. С. 20-47.
- Реймерс И.Ф. 1990. Природопользование: Словарь-справочник. М.: Мысль. 637 с.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат. 223 с.
- Савваитова К.А., Шанин А.Ю., Веригина И.А. 1988. Формообразование и структура вида лжеосман-нагорец в водоемах Памира // Вопросы ихтиологии. Т. 28. № 6. С. 896-906.
- Савваитова К.А., Кузищин К.В., Груздева М.А., Павлов Д.С., Стэнфорд Д.А., Эллис Б.К. 2003. Долгосрочные и краткосрочные изменения структуры популяций камчатской микижи (*Parasalmo mykiss*) из рек западной Камчатки // Вопросы ихтиологии. Т. 43. № 6. С. 789 – 800.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. 1978. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука. 352 с.
- Северцов А.С. 1981. Введение в теорию эволюции М.: Изд-во МГУ. 318 с.

- Северцов А. С. 1988. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Проблемы микроэволюции. М.: Наука. С. 37—38.
- Северцов А.С. 1990. Направленность эволюции. М.: Изд-во МГУ. 272 с.
- Северцов А.С. 2001. Микроэволюция и филогенез // Эволюционная биология. Материалы конференции «Проблема вида и видообразования». Т.1. Томск: Томский государственный университет. С. 89-105.
- Северцов А.С. 2005. Теория эволюции. М.: ВЛАДОС. 2005. 380 с.
- Северцов А.С. 2008. Эволюционный стазис и микроэволюция. М.: Товарищество научных изданий КМК. 176 с.
- Северцов А.С., Ляпков С.М., Сутова Г.С. 1998. Соотношение экологических ниш травяной (*Rana temporaria* L.) и остромордой (*Rana arvalis* Nilss.) лягушек (Anura, Amphibia) // Журн. общ. биол. Т. 59. № 3. С. 279-301.
- Секретариат Конвенции о биологическом разнообразии. 2010. Глобальная перспектива в области биоразнообразия 3. Монреаль. 94 с.
- Семевский Ф.Н., Семенов С.М. 1982. Математическое моделирование экологических процессов. Л.: Гидрометеиздат. 290 с.
- Сергиевский С.О. 1987. Полиморфизм как универсальная адаптивная стратегия популяций // Труды ЗИН. Т. 160. С. 41-58.
- Сергиевский С.О. 1988. Генетический полиморфизм и адаптивные стратегии популяций // Фенетика природных популяций. М.: Наука. С.190-201.
- Симкин Г.Н. 1987. На пути к разработке новых стратегий охраны и экологической оптимизации природной среды // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 93. Вып. 1. С. 11 – 23.
- Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. 2006. Сукцессионный статус старовозрастных темнохвойных лесов Европейской России // Успехи совр. биол. Т. 126. № 1. С. 26-48.
- Смирнова О.В., Торопова Н.А. 2008. Сукцессия и климакс как экосистемный процесс // Успехи совр. биол. Т. 128. № 2. С. 129-144.
- Старобогатов Я.И. 1988. О соотношении между микро- и макроэволюцией // Дарвинизм: история и современность. Л.: Наука. С. 138-145.
- Старобогатов Я.И., Левченко В.Ф. 1993. Экоцентрическая концепция макроэволюции // Журн. общ. биол. Т. 53. № 4. С. 389-407.
- Стриганова Б.Р. 2009. Пространственное распределение ресурсов животного населения почв в климатических градиентах // Успехи совр. биол. Т. 129. № 6. С. 538 – 549.
- Суховольский В.Г. 2004. Экономика живого. Оптимизационный подход в описании процессов в экологических сообществах и системах. Новосибирск: Наука. 140 с.
- Тихонович И.А., Проворов Н.А. 2007. Кооперации растений и микроорганизмов: новые подходы к конструированию экологически устойчивых агросистем // Успехи совр. биол. Т. 127. №4. С. 339-357.

- Тузинкевич А.В., Громова Н.П. 1991. Об одном механизме, приводящем к образованию дискретных классов в распределении наследуемых признаков // Журн. общ. биол. Т. 52. № 2. С. 172 – 179.
- Уиттекер Р. 1980. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 327 с.
- Фаткин Ю.М. 1972. Оптимальное управление в иерархических структурах // Доклады АН СССР. Т. 202. № 1. С. 59 -61.
- Флейшман Б.С. 1982. Основы системологии. М.: Радио и связь. 368 с.
- Франклин Ян Р. Эволюционные изменения в небольших популяциях // Биология охраны природы. М. : Мир. С. 160 -176.
- Фурсова П.В., Левич А.П., Алексеев В.Л. 2003. Экстремальные принципы в математической биологии // Успехи совр. биол. Т. 123. № 2. С. 115-137.
- Ханин М.А., Дорфман Н.Л., Кухаров И.Б., Левадный В.Г. Экстремальные принципы в биологии и физиологии. М.: Наука. 1978. 256 с.
- Хьюстон М.А. 1992. Биологическое разнообразие и ресурсы человечества // Impact of science on society. № 166. С. 17 – 27.
- Чернов Ю.И. 1978. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука. 167 с.
- Чернов Ю.И. 1982. О путях и источниках формирования фауны малых островов Океании // Журн. общ. биол. Т.43. № 1. С. 35 – 47.
- Чернов Ю.И. 1984. Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами различных таксонов // Фауногенез и филоценогенез. Ред. Ю.И. Чернов. М.: Наука. С. 154 – 174.
- Чернов Ю.И. 1988. Филогенетический уровень и географическое распределение таксонов // Зоол. журн. Т. 67. № 10. С. 1445-1458.
- Чернов Ю.И. 1991. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи совр. биол. Т. 111. № 4. С. 499 – 507.
- Чернов Ю.И. 2005. Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоол. журн. Т. 84. № 10. С. 1221-1238.
- Чернов Ю.И. 2002. Биота Арктики: таксономическое разнообразие // Зоол. журн. Т.81. № 12. С. 1411-1431.
- Чернов Ю.И. 2004. Направление, состояние и перспективы отечественных исследований биологического разнообразия в Арктике // Вестник РФФИ. № 1 (35). С. 5 – 35.
- Чернов Ю.И., Пенев Л.Д. 1993. Биологическое разнообразие и климат // Успехи совр. биол. Т. 113. № 5. С. 515-531.
- Чернова Н.М., Кузнецова Н.А., Симонов Ю.В. 1989. Ценотическая организация и функции населения микроартропод лесной подстилки // Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. VII. Механизмы биотической деструкции органических веществ в почве. М.: Наука. С. 5 – 62.
- Шенброт Г.И. 1986. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных. Сер. Зоология позвоночных. М.: ВИНТИ. Т. 14. С. 5 – 70.
- Шереметьев С.Н., Гамалей Ю.В. 2009. Тренды экологической эволюции трав // Журн. общ. биол. Т. 70. № 6. С. 459-483.

- Шишкин М.А. 1987. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволюция и биоэкологические кризисы. М.: Наука. С. 76 – 124.
- Шмальгаузен И.И. 1983. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избр. труды. М.: Наука. 360 с.
- Шульман Г.Е., Токарев Ю.Н. 2006. Функциональное разнообразие как важный фактор существования биотических компонентов экосистем // Морской экологический журнал. № 1. С. 35-56.
- Щипанов Н.А. 2003. Популяция как единица существования вида. Мелкие млекопитающие // Зоол. журнал. Т. 82. № 4. С. 450-469.
- Aarssen L.W. 1997. High productivity in grassland ecosystems: affected by species diversity or productive species? // *Oikos*. V. 80. P. 183–184.
- Aarssen L.W. 2001. On correlations and causations between productivity and species richness in vegetation: predictions from habitat attributes // *Basic and Applied Ecology*. V. 2. N. 2. P. 105–114.
- Aarssen L.W., Schamp B.S. 2002. Predicting distributions of species richness and species size in regional floras: Applying the species pool hypothesis to the habitat templet mode // *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*. V. 5. N. 1. P. 3–12.
- Aarssen L.W., Laird R.A., Pither J. 2003. Is the productivity of vegetation plots higher or lower when there are more species? Variable predictions from interaction of the 'sampling effect' and 'competitive dominance effect' on the habitat templet // *Oikos*. V.102. N. 2. P. 427–432.
- Abrams P.A. 1995. Monotonic or unimodal diversity–productivity gradients: what does competition theory predict? // *Ecology*. V. 76. P. 2019–2027.
- Ackermann M., Doebeli M. 2004. Evolution of niche width and adaptive diversification // *Evolution*. V.58. N. 12. P. 2599–2612.
- Addo-Bediako A., Chown S.L., Gaston K.J. 2000. Thermal tolerance, climatic variability and latitude // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 267. P. 739-745.
- Adler P.B., Hillerislambers J., Levine J.M. 2007. A niche for neutrality // *Ecol. Lett.* V. 10. N. 2. P. 95–104.
- Agashe D. 2009. The stabilizing effect of intraspecific genetic variation on population dynamics in novel and ancestral habitats // *The Am. Nat.* V. 174. N. 2. P. 255-267.
- Agashe D., Bolnick D.I. 2010. Intraspecific genetic variation and competition interact to influence niche expansion // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V.277. P. 2915–2924.
- Antonovics J. 1976. The input from population genetics: “the new ecological genetics” // *Systematic Botany*. V. 1. P. 233–245.
- Araujo M.S., Gonzaga M.O. 2007. Individual specialization in the hunting wasp *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *albonigrum* (Hymenoptera, Crabronidae) // *Behavioral ecology and sociobiology*. V. 61. N. 12. P. 1855-1863.

- Araujo M.S., dos Reis S.F., Giaretta A.A., Machado G., Bolnick D.I. 2007. Intrapopulation diet variation in four frogs (Leptodactylidae) of the Brazilian Savannah// *Co-peia*. N.4. P. 855–865.
- Ashton K.G. 2001. Are ecological and evolutionary rules being dismissed prematurely? // *Diversity and Distributions*. V. 7. P. 289–295.
- Baer S.G., Blair J.M., Collins S.L., Knapp A.K. 2003. Soil resources regulate productivity and diversity in newly established tallgrass prairie // *Ecology*. V. 84. N. 3. P. 724–735.
- Bai Y., Han X., Wu J., Chen Z., Li L. 2004. Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland // *Nature*. V. 431. P. 181 – 184.
- Bailey S.-A., Horner-Devine M.C., Luck G., Moore L.A., Carney K.M., Anderson S., Betrus C., Fleishman E. 2004. Primary productivity and species richness: relationships among functional guilds, residency groups and vagility classes at multiple spatial scales // *Ecography*. V. 27. P. 207–217.
- Balvanera P., Pfisterer A.B., Buchmann N., He J.S., Nakashizuka T., Raffaelli D., Schmid B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services // *Ecol. Lett.* V. 9. P. 1146–1156.
- Bangert R.K., Turek R.J., Martinsen G.D., Wimp G.M., Bailey J.K., Whitham T.G. 2005. Benefits of conservation of plant genetic diversity to arthropod diversity // *Conservation Biology*. V. 19. N. 2. P. 379–390.
- Barluenga M., Stolting K.N., Salzburger W., Muschick M., Meyer A. 2006. Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish // *Nature*. V. 439. P. 719–723.
- Barot S. 2004. Mechanisms promoting plant coexistence: can all the proposed processes be reconciled? // *Oikos*. V. 106. N. 1. P. 185–192.
- Bateson P. 1978. Sexual imprinting and optimal outbreeding // *Nature*. V. 273. P. 659–660.
- Bateson P. 1983. Optimal outbreeding // *Mate choice*. Ed.: P. Bateson. Cambridge, King's College. P. 257 – 277.
- Bell G. 1991. The ecology and genetics of fitness in *Chlamydomonas*. IV. The properties of mixtures of genotypes of the same species // *Evolution*. V. 45. N. 4. P. 1036–1046.
- Bell G. 2000. The distribution of abundance in neutral communities // *The Am. Nat.* V.155. N. 5. P. 606–617.
- Bell G. 2001. Neutral macroecology // *Science*. V. 293. N. 5539. P. 2413–2418.
- Bell G., Lechowicz M.J., Waterway M.J. 2006. The comparative evidence relating to functional and neutral interpretations of biological communities // *Ecology*. V. 87. N. 6. P. 1378–1386.
- Bell T., Gessner M.O., Griffiths R.I., McLaren J., Morin P.J., van der Heijden M., van der Putten W. 2009. Microbial biodiversity and ecosystem functioning under controlled conditions and in the wild // *Biodiversity, ecosystem functioning, and human wellbeing: an ecological and economic perspective*. Eds. Naeem S., Bunker D.E., Hector A., Loreau M., Perrings C.E. Oxford Univ. Press. Oxford, UK. P. 121 – 133.

- Bickford D., Lohman D.J., Sodhi N.S., Peter K.L. Ng, Meier R., Winker K., Ingram K.K., Das I. 2006. Cryptic species as a window on diversity and conservation // *TRends in Ecology and Evolution*. V. 22. N. 3. P. 148 – 155.
- Biodiversity and ecosystem function. 1993. Eds. Schulze E.-D., Mooney H.A. *Ecological Studies*. V. 99. Berlin, Heidelberg, New York: Springer. 525 p.
- Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives. 2002. Eds. Loreau M., Naeem S., Inchausti P. Oxford, New York: Oxford University Press. 294 p.
- Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing. An Ecological and Economic Perspective. 2009. Eds. Naeem S., Bunker D.E., Hector A., Loreau M., Perrings C. Oxford. UK. 388 p.
- Biondini M. 2007. Plant diversity, production, stability, and susceptibility to invasion in restored northern tall grass prairies (United States) // *Restoration Ecology*. V. 15. N. 1. P. 77–87.
- Blair C.P., Abrahamson W.G., Jackman J.A., Tyrrell L. 2005. Cryptic speciation and host-race formation in a purportedly generalist tumbling flower beetle // *Evolution*. V.59. No.2. P. 304–316.
- Boles B.R., Thoendel M., Singh P.K. 2004. Self-generated diversity produces “insurance effects” in biofilm communities // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 101. N. 47. P. 16630–16635.
- Bolnick D.I. 2001. Intraspecific competition favours niche width expansion in *Drosophila melanogaster* // *Nature*. V. 410. P. 463 – 466.
- Bolnick D.I. 2004. Can intraspecific competition drive disruptive selection? An experimental test in natural populations of sticklebacks // *Evolution*. V. 58. N. 3. P. 608–618.
- Bolnick D.I., Svanbak R., Fordyce J.A., Yang L.H., Davis J.M., Hulsey C.D., Forister M.L. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization // *The Am. Nat.* V. 161 N. 1. P. 1–28.
- Bolnick D.I., Fitzpatrick B.M. 2007. Sympatric Speciation: Models and Empirical Evidence // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. V. 38. P. 459–487.
- Bolnick D.I., Svanback R., Araujo M.S., Persson L. 2007. Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 104. N. 24. P. 10075–10079.
- Bolnick D.I., Ingram T., Stutz W.E., Snowberg L.K., Lau O. L., Paull J.S. 2010. Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 277. N. 1689. P. 1789–1797.
- Bolnick D.I., Amarasekare P., Araujo M.S., Burger R., Levine J.M., Novak M., Rudolf V.H.W., Schreiber S.J., Urban M.C., Vasseur D.A. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 26/ N. 4. P. 183 – 192.
- Bond E., Chase J. 2002. Biodiversity and ecosystem functioning at local and regional spatial scales // *Ecology Letters*. V. 5. P. 467–470.

- Bonn A., Storch D., Gaston K.J. 2004. Structure of the species–energy relationship // *Proc. R. Soc. Lond. B.* V. 271. P. 1685–1691.
- Booth R.E., Grime J.P. 2003. Effects of genetic impoverishment on plant community diversity // *Journal of Ecology*. V. 91. P. 721–730.
- Boyer K.E., Kertesz J.S., Bruno J.F. 2009. Biodiversity effects on productivity and stability of marine macroalgal communities: the role of environmental context // *Oikos*. V. 118. N. 7. P. 1062–1072.
- Bradshaw A.D. 1991. The Croonian Lecture, 1991: Genostasis and the Limits to Evolution // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* V. 333. N. 1267. P. 289–305.
- Bulte E., Hector A., Larigauderie A. 2005. EcoSERVICES: Assessing the impacts of biodiversity changes on ecosystem functioning and services. DIVERSITAS Report. N. 3. 40 p.
- Bunker D.E., DeClerck F., Bradford J.C., Colwell R.K., Perfecto I., Phillips O.L., Sankaran M., Naeem S. 2005. Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest // *Science*. V. 310. P. 1029–1031.
- Cadotte M.W., Cardinale B.J., Oakley T.H. 2008. Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 105. N. 44. P. 17012–17017.
- Caldeira M., Ryel R., Lawton J., Pereira J. 2001. Mechanisms of positive biodiversity–production relationships: insights provided by ¹³C analysis in experimental Mediterranean grassland plots // *Ecology Letters*. V. 4. P. 439–43.
- Caldeira M.C., Hector A., Loreau M., Pereira J.S. 2005. Species richness, temporal variability and resistance of biomass production in a Mediterranean grassland // *Oikos*. V. 110. P. 115–123.
- Caliman A., Pires A.F., Esteves F.A., Bozelli R.L., Farjalla V.F. 2010. The prominence of and biases in biodiversity and ecosystem functioning research // *Biodiversity Conservation*. V. 19. N. 3. P. 651–664.
- Cardinale B.J. 2011. Biodiversity improves water quality through niche partitioning // *Nature*. V. 472. P. 86–89.
- Cardinale B.J., Nelson K., Palmer M.A. 2000. Linking species diversity to the functioning of ecosystems: on the importance of environmental context // *Oikos*. V. 91. P. 175–183.
- Cardinale B.J., Palmer M.A., Collins S.A. 2002. Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation // *Nature*. V. 415. P. 426–429.
- Cardinale B.J., Palmer M.A. 2002. Disturbance moderates biodiversity–ecosystem function relationships: experimental evidence from caddisflies in stream mesocosms // *Ecology*. V. 83. N. 7. P. 1915–1927.
- Cardinale B.J., Palmer M.A., Ives A.R., Brooks S.S. 2005. Diversity–productivity relationships in streams vary as a function of the natural disturbance regime // *Ecology*. V. 86. N. 3. P. 716–726.
- Cardinale B.J., Srivastava D.S., Duffy J.E., Wright J.P., Downing A.L., Sankaran M., Jouseau C. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems // *Nature*. V. 443. P. 989–992.

- Cardinale B.J., Wrigh J.P., Cadotte M.W., Carroll I.T., Hector A., Srivastava D.S., Loreau M., Weis J.J. 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 104. P. 18123–18128.
- Cardinale B.J., Hillebrand H., Harpole W.S., Gross K., Ptacnik R. 2009 a. Separating the influence of resource “availability” from resource “imbalance” on productivity–diversity relationships // *Ecology Letters*. V. 12. P. 475–487.
- Cardinale B.J., Bennett D.M., Nelson C.E., Gross K. 2009 b. Does productivity drive diversity or vice versa? A test of the multivariate productivity–diversity hypothesis in streams // *Ecology*. V. 90. N. 5. P. 1227–1241.
- Caspersen J.P., Pacala S.W. 2001. Successional diversity and forest ecosystem function // *Ecological Research*. V. 16. P. 895–904.
- Chapin III F.S., Lubchenco J., Reynolds H.L. 1995. Biodiversity effects on patterns and processes of communities and ecosystems // *Global Biodiversity Assessment*, UNEP. Ed. Heywood V.H. Cambridge University Press, Cambridge. P. 289–301.
- Chapin F.S. III, Zavaleta E.S., Eviner V.T., Naylor R.L., Vitousek P.M., Reynolds H.L., Hooper D.U., Lavorel S., Sala O.E., Hobbie S.E., Mack M.C., Diaz S. 2000. Consequences of changing biodiversity // *Nature*. V. 405. P. 234–242.
- Charmantier A., Garant D. 2005. Environmental quality and evolutionary potential: lessons from wild populations // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 272. P. 1415–1425.
- Chase J.M. 2003. Community assembly: when should history matter? // *Oecologia*. V. 136. P. 489–498.
- Chase J.M. 2005. Towards a really unified theory for metacommunities // *Functional Ecology*. V. 19. N. 1. P. 182–186.
- Chase J.M. 2007. Drought mediates the importance of stochastic community assembly // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* V. 104. N. 44. P. 17430–17434.
- Chase J.M. 2010. Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments // *Science*. V. 328. N. 5984. P. 1388–1391.
- Chase J.M., Leibold M.A. 2002. Spatial scale dictates the productivity–biodiversity relationship // *Nature*. V. 416. P. 427–430.
- Chase J.M., Ryberg W.A. 2004. Connectivity, scale-dependence, and the productivity–diversity relationship // *Ecology Letters*. V. 7. N. 8. P. 676–683.
- Chave J., Muller-Landau H.C., Levin S.A. 2002. Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity // *The Am. Nat.* V. 159. N. 1. P. 1–23.
- Chave J. 2004. Neutral theory and community ecology // *Ecology Letters*. 2004. V. 7. № 3. P. 241–253.
- Chesson P.L. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity // *Annual Review of Ecology and Systematics*. V. 31. P. 343–366.
- Chown S.L., Gaston K.J. 1999. Patterns in procerrariiform diversity as a test of species-energy theory in marine systems // *Evolutionary Ecology Research*. V. 1. N. 3. P. 365–373.

- Clark J.S. 2008. Beyond neutral science // *Trends in Ecology and Evolution* .V. 24. No. 1. P. 8-15.
- Clark J.S. 2010. Individuals and the variation needed for high species diversity in forest trees // *Science*. V. 327. N. 5969. P. 1129–1132.
- Clarke A., Crame J.A. 2003. The importance of historical processes in global patterns of diversity // *Macroecology: Concepts and Consequences*. Eds. Blackburn T.M., Gaston K.J. Cambridge University Press. P. 130-151.
- Clarke A., Gaston K.J. 2006. Climate, energy and diversity // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 273. P. 2257-2266.
- Cleary D.F.R., Fauvelot C., Genner M.J., Menken S.B.J., Mooers A.O. 2006. Parallel responses of species and genetic diversity to El Nino Southern Oscillation-induced environmental Destruction // *Ecology Letters*. V. 9. P. 304–310.
- Collins S.L., Glenn S.M. 1997. Intermediate disturbance and its relationship to within- and between-path dynamics // *New Zealand Journal of Ecology*. V. 21. N. 1. P. 103-110.
- Connell J.H. 1978. Diversity in rain forests and coral reefs // *Science*. V. 199. N. 4335. P. 1302–1309.
- Connell J.H., Orias E. 1964. The Ecological Regulation of Species Diversity // *The Am. Nat.* V. 98. N. 903. P. 399-414.
- Covich A.P., Austen M.C., Bärlocher F., Chauvet E., Cardinale B.J, Biles C.L, Inchausti P., Dangles O., Solan M., Gessner M.O, Statzner B., Moss B. 2004. The role of biodiversity in the functioning of freshwater and marine benthic ecosystems // *BioScience*. V. 54. N. 8. P. 767-775.
- Cottingham K.C., Brown B.L., Lennon J.T. 2001. Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems // *Ecology Letters*. V. 4. P. 72–85.
- Craine J.M., Reich P.B., Tilman G.D., Ellsworth D., Fargione J., Knops J., Naeem S. 2003. The role of plant species in biomass production and response to elevated CO₂ and N // *Ecology Letters*. V. 6. P. 623–630.
- Crutsinger G.M., Collins M.D., Fordyce J.A., Gompert Z., Nice C.C., Sanders N.J. 2006. Plant Genotypic Diversity Predicts Community Structure and Governs an Ecosystem Process // *Science*. V. 313. P. 966 – 968.
- Crutsinger G.M., Souza L., Sanders N.J. 2008. Intraspecific diversity and dominant genotypes resist plant invasions // *Ecology Letters*. V. 11. P. 16–23.
- Currie D.J., Mittelbach G.G., Cornell H.V., Field R., Guegan J.-F., Hawkins B.A., Kaufman D.M., Kerr J.T., Oberdorff T., O'Brien E., Turner J.R.G. 2004. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness // *Ecology Letters*. V. 7. P. 1121–1134.
- Danovaro R., Gambi C., Dell'Anno A., Corinaldesi C., Fraschetti S., Vanreusel A., Vincx M., Gooday A.J. 2008. Exponential decline of deep-sea ecosystem functioning linked to benthic biodiversity loss // *Curr. Biol.* V. 18. P. 1–8.
- Davidson D.W. 1978. Size variability in the worker caste of a social insect (*Veromessor pergandei*, Mayr) as a function of the competitive environment // *The Am. Nat.* V. 112. N. 985. P. 523 – 532.

- Davis M.A., Grime J.P., Thompson K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility // *Journal of Ecology*. V. 88. P. 528-534.
- Dayan T., Simberloff D. 2005. Ecological and community-wide character displacement: the next generation // *Ecology Letters*. V. 8: P. 875–894.
- Dgebuadze Yu.Yu., Kiyashko V.I., Osipov V.V. 2008. Life-history variation in invasive populations of Caspian Kilka, *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae, Pisces) in the Volga River Basin // *Biological Invasions – from Ecology to Conservation*. Eds. Rabitsch W.F., Essl F., Klingenstein F. Neobiota. V. 7. P. 153-159.
- Diaz S., Cabido M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 16. P.464–655.
- Diaz S., Tilman D., Fargione J., Chapin F.S. III, Dirzo R., Kitzberber T., Gemmill B., Zobel M., Vila M., Mitchell C., Wilby A., Daily G.C., Galetti M., Laurance W.F., Pretty J., Naylor R., Power A., Harvell D. 2005. Biodiversity regulation of ecosystem service // *Millenium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends*. Island Press. Washington, DC. P. 279–329.
- Diaz S., Lavorel S., Chapin III F.S., Tecco P.A., Gurvich D.E., Grigulis K. 2007. Functional diversity – at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters // *Terrestrial Ecosystems in a Changing World. The IGBP Series*. Eds. Canadell J.G., Pataki D., Pitelka L. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg. P. 81 – 91.
- DiTommaso A., Aarssen L.W. 1989. Resource manipulations in natural vegetation: a review // *Plant Ecology*. V. 84. N. 1. P. 9-29.
- Dieckmann U., Doebeli M. 1999. On the origin of species by sympatric speciation // *Nature*. V. 400. P. 354 – 357.
- Dirzo R., Raven P.H. 2003. Global state of biodiversity and loss // *Annual Review of Environment and Resources*. V. 28. P. 137-167.
- Doak D.F., Bigger D., Harding E.K., Marvier M.A., O'Malley R.E., Thomson D. 1998. The statistical inevitability of stability–diversity relationships in community ecology // *The Am. Nat.* V. 151. P. 264–276.
- Dodson S.I., Arnott S.E., Cottingham K.L. 2000. The relationship in lake communities between primary productivity and species richness // *Ecology*. V. 81. P. 2662–2679.
- Doncaster C.P. 2009. Ecological equivalence: a realistic assumption for niche theory as a testable alternative to neutral theory // *PLoS ONE*. V. 4. N. 10. 8 p.
- Drossel B., McKane A. 2000. Competitive Speciation in Quantitative Genetic Models // *J. Theor. Biol.* V. 204. P. 467-478.
- Duffy J.E. 2003. Biodiversity loss, trophic skew, and ecosystem functioning // *Ecology Letters*. V. 6. P. 680–687.
- Duffy J.E. 2009. Why biodiversity is important to the functioning of real-world ecosystems // *Frontiers in Ecology and the Environment*. V.7. N. 8. P. 437–444.
- Duffy J.E., Srivastava D.S., McLaren J., Sankaran M., Solan M., Griffin J., Emmerson M., Jones K.E. 2009. Forecasting decline in ecosystem services under realistic scenarios of extinction // *Biodiversity, ecosystem functioning and human well-*

- being: an ecological and economic perspective. Eds. Naeem S., Bunker D., Hector A., Loreau M., Perrings C. Oxford University Press, Oxford, UK. P. 60-77.
- Dukes J.S. 2001 a. Biodiversity and invasibility in grassland microcosms // *Oecologia*. V. 126. P. 563–568.
- Dukes J. S. 2001 b. Productivity and complementarity in grassland microcosms of varying diversity // *Oikos*. V. 94. P. 468–480.
- Dupre C., Wessberg C., Diekmann M. 2002. Species richness in deciduous forests: Effects of species pools and environmental variables // *Journal of Vegetation Science*. V. 13. N. 4. P. 505–516.
- Eliason E.J., Clark T.D., Hague M.J., Hanson L.M., Gallagher Z.S., Jeffries K.M., Gale M.K., Patterson D.A., Hinch S.G., Farrell A.P. 2011. Differences in Thermal Tolerance Among Sockeye Salmon Populations // *Science*. V. 332. P. 109 – 112.
- Fargione J., Brown C.S., Tilman D. 2003. Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 100. P. 8916–8920.
- Fargione J., Tilman D., Dybzinski R., Lambers J.H.R., Clark C., Harpole W.S., Knops J.M.H., Reich P.B., Loreau M. 2007. From selection to complementarity: shifts in the causes of biodiversity–productivity relationships in a long-term biodiversity experiment // *Proc. R. Soc. B*. V. 274. P. 871–876.
- Fargione J., Hill J., Tilman D., Polasky S., Hawthorne P. 2008. Land clearing and the biofuel carbon debt // *Science*. V. 319. N. 5867. P. 1235 – 1238.
- Field R., O'Brien E., Whittaker R.J. 2005. Global models for predicting woody plant richness from climate: development and evaluation // *Ecology*. V. 86. N. 9. P. 2263–2277.
- Fjeldsa J., Lovett J.C. 1997. Biodiversity and environmental stability // *Biodiversity and Conservation*. V. 6. P. 315–323.
- Fjeldsa J., Lambin E, Mertens B. 1999, Correlation between endemism and local eco-climatic stability documented by comparing Andean bird distributions and remotely sensed land surface data // *Ecography*. V. 22. P. 63–78.
- Foley J.A., DeFries R., Asner G.P., Barford C., Bonan G., Carpenter S.R., Chapin F.S., Coe M.T., Daily G.C., Gibbs H.K., Helkowski J.H., Holloway T., Howard E.A., Kucharik C.J., Monfreda C., Patz J.A., Prentice I.C., Ramankutty N., Snyder P.K. 2005. Global Consequences of Land Use // *Science*. V. 309. P. 570–574.
- Ford E.B. 1964. *Ecological Genetics*. London: Methuen; New York: J.Wiley. 335 p.
- Frankel O.H., Soule M.E. 1981. *Conservation and evolution*. Cambridge, New York: Cambridge University Press. 327 p.
- Frankham R., Ballou J.D., Briscoe D.A. 2002. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 617 p.
- Franssen N.R., Tobler M., Gido K.B. 2011. Annual variation of community biomass is lower in more diverse stream fish communities // *Oikos*. V. 120. P. 582–590.
- Fraser R.H., Currie D.J. 1996. The species richness-energy hypothesis in a system where historical factors are thought to prevail: coral reefs // *The Am. Nat.* V.148. P. 138–159.

- Fridley J.D. 2001. The influence of species diversity on ecosystem productivity: how, where and why? // *Oikos*. V. 93. P. 514–526.
- Fridley J.D. 2002. Resource availability dominates and alters the relationship between species diversity and ecosystem productivity in experimental plant communities // *Oecologia*. V. 132. P. 271–277.
- Fridley J.D. 2003. Diversity effects on production in different light and fertility environments: an experiment with communities of annual plants // *Journal of Ecology*. V. 91. P. 396 – 406.
- Fridley J.D., Stachowicz J.J., Naeem S., Sax D.F., Seabloom E., Smith M.D., Stohlgren T.J., Tilman D., Von Holle B. 2007 a. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions // *Ecology*. V. 88. P. 3–17.
- Fridley J.D., Grime J.P., Bilton M. 2007 b. Genetic identity of interspecific neighbours mediates plant responses to competition and environmental variation in a species-rich grassland // *Journal of Ecology*. V. 95. N. 5. P. 908–915.
- Fridley J.D., Grime J.P. 2010. Community and ecosystem effects of intraspecific genetic diversity in grassland microcosms of varying species diversity // *Ecology*. V. 91. N. 8. P. 2272–2283.
- Gamfeldt L., Hillebrand H., Jonsson P.R. 2008. Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning // *Ecology*. V.89. N. 5. P. 1223-31.
- Gaston K.J. 2000. Global patterns in biodiversity // *Nature*. V. 405. P. 220-227.
- Gaston K.J., Blackburn T.M., Spicer J.I. 1998. Rapoport's rule: time for an epitaph? // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 13. N. 2. P. 70-74.
- Gaston K.J., Chown S.L. 1999. Elevation and Climatic Tolerance: A Test Using Dung Beetles // *Oikos*. V. 86. N. 3. P. 584-590.
- Gaston K.J., Chown S.L. 2005. Neutrality and the niche // *Functional Ecology*. V. 19. N. 1. P. 1-6.
- Ghilarov A.M., Timonin A.G. 1972. Relations between biomass and species diversity in marine and freshwater zooplankton communities // *Oikos*. V. 23. N. 2. P. 190-196.
- Ghilarov A.M. 1984. The paradox of the plankton reconsidered; or, why do species coexist? // *Oikos*. V. 43. N. 1. P. 46-52.
- Giller P.S., O'Donovan G. 2002 Biodiversity and ecosystem function: do species matter? // *Biology and environment: proceedings of the Royal Irish Academy*. V. 102B. N. 3. P. 129–139.
- Giller P.S., Hillebrand H., Berninger U.G., Gessner M.O., Hawkins S., Inchausti P., Inglis C., Leslie H., Malmqvist B., Monaghan M.T., Morin P.J., O'Mullan G. 2004. Biodiversity effects on ecosystem functioning: emerging issues and their experimental test in aquatic environments // *Oikos*. V. 104. P. 423-436.
- Gillman L.N., Wright S.D. 2006. The influence of productivity on the species richness of plants: a critical assessment // *Ecology*. V. 87. N. 5. P. 1234–1243.

- Goldberg D.E., Rajaniemi T., Gurevitch J., Stewart-Oaten A. 1999. Empirical Approaches to Quantifying Interaction Intensity: Competition and Facilitation along Productivity Gradients // *Ecology*. V. 80. N. 4. P. 1118-1131.
- Golubtsov A.S., Dgebuadse Yu.Yu., Mina M.V. 2002. Fishes of the Ethiopian Rift Valley // *Ethiopian Rift Valley Lakes*. Eds. Tudorancea C., Taylor W.D. Leiden, Holland: Backhuys Publishers. P. 167-258.
- Gonzalez A., Descamps-Julien B. 2004. Population and community variability in randomly fluctuating environments // *Oikos*. V. 106. N. 1. P. 105-116.
- Grace J.B. 1999. The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. V. 2. P. 1-28.
- Grace J.B., Anderson T.M., Smith M.D., Seabloom E., Andelman S.J., Meche G., Weiher E., Allain L.K., Jutila H., Sankaran M., Knops J.; Ritchie M.; Willig M.R. 2007. Does species diversity limit productivity in natural grassland communities? // *Ecology Letters*. V. 10. N. 8. P. 680-689.
- Graham C.H., Moritz C., Williams S.E. 2006. Habitat history improves prediction of biodiversity in rainforest fauna // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 103. P. 632-636.
- Graham J.H., Duda J.J. 2011. The humpbacked species richness-curve: a contingent rule for community ecology // *International Journal of Ecology*. V. 2011. P. 1-15.
- Gravel D., Canham C.D., Beaudet M., Messier C. 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis // *Ecology Letters*. V. 9. N. 4. P. 399-409.
- Crean A.J., Marshall D.J. 2009. Coping with environmental uncertainty: dynamic bet hedging as a maternal effect // *Phil. Trans. R. Soc. B*. V. 364. P. 1087-1096.
- Griffin J.N., O'Gorman E.J., Emmerson M.C., Jenkins S.R., Klein A.-M., Loreau M., Symstad A. 2009. Biodiversity and the stability of ecosystem functioning // *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing: An Ecological and Economic Perspective*. Eds. Naeem S., Bunker D.E., Hector A., Loreau M., Perrings C. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom. P. 78-93.
- Griffiths S.W., Armstrong J.D. 2001. The benefits of genetic diversity outweigh those of kin association in a territorial animal // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 268. N. 1473. P. 1293-1296.
- Grime J.P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation // *Nature*. V. 242. P. 344-347.
- Groner E., Novoplansky A. 2003. Reconsidering diversity-productivity relationships: directness of productivity estimates matters // *Ecology Letters*. V. 6. P. 695-699.
- Gross K.L., Willig M.R., Gough L., Inouye R., Cox S.B. 2000. Species diversity and productivity at different spatial scales in herbaceous plant communities // *Oikos*. V. 89. P. 417-427.
- Gross K., Cardinale B.J. 2005. The functional consequences of random vs. ordered species extinctions // *Ecology Letters*. V. 8. P. 409-418.
- Gross K., Cardinale B.J. 2007. Does species richness drive community production or vice versa? reconciling historical and contemporary paradigms in competitive communities // *The Am. Nat.* V. 170. N. 2. P. 207-220.

- Guo Q., Berry W.L. 1998. Species richness and biomass: dissection of the hump-shaped relationships // *Ecology*. V. 79. N. 7. P. 2555-2559.
- Haffer J. 1997. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview *Biodiversity Conservation*. V. 6. P. 449-474.
- Hamilton S., Johnston R.F. 1978. Evolution in the house sparrow: VI. variability and niche width // *The Auk*. V. 95, N. 2. P. 313-323.
- Hargrave C.W., Hambright D., Weider L.J. 2011. Variation in resource consumption across a gradient of increasing intra- and interspecific richness // *Ecology*. V.92. N. 6. P. 1226–1235.
- Harpole W.S., Tilman D. 2006. Non-neutral patterns of species abundance in grassland communities // *Ecology Letters*. V. 9. N. 1. P. 15–23.
- Harpole W.S., Tilman D. 2007. Grassland species loss resulting from reduced niche dimension // *Nature*. V. 446. P. 791 - 793.
- Hawkins B.A., Porter E.E. 2001. Area and the latitudinal diversity gradient for terrestrial birds // *Ecology Letters*. V. 4. N. 6. P. 595-601.
- Hawkins B.A., Diniz-Filho J.A.F. 2002. The mid-domain effect cannot explain the diversity gradient of Nearctic birds // *Journal of Biogeography*. V. 11. N. 5. P. 419-426.
- Hawkins B.A., Field R., Cornell H.V., Currie D.J., Guégan J.-F., Kaufman D.M., Kerr J.T., Mittelbach G.G., Oberdorff T., O'Brien E.M., Porter E.E., Turner J.R.G. 2003. Energy, water and broad-scale geographic patterns of species richness // *Ecology*. V. 84. N. 12. P. 3105–3117.
- He T., Lamont B.B., Krauss S.L., Enright N.J., Miller B.P. 2008. Covariation between intraspecific genetic diversity and species diversity within a plant functional group // *Journal of Ecology*. V. 96. P. 956–961.
- Hebert P.D.N., Penton E.H., Burns J.M., Janzen D.H., Hallwachs W. 2004. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator* // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* V. 101. N. 41. P. 14812–14817.
- Hector A. 1998. The effect of diversity on productivity: detecting the role of species complementarity // *Oikos*. V. 82. P. 597–599.
- Hector A. 2002. Biodiversity and the functioning of grassland ecosystems: multi-site comparisons // *Functional consequences of biodiversity: experimental progress and theoretical extensions*. Eds. Kinzig A., Tilman D., Pacala S. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. P. 71–95.
- Hector A., Schmid B., Beierkuhnlein C., Caldeira M.C., Diemer M., Dimitrakopoulos P.G., Finn J., Freitas H., Giller P.S., Good J., Harris R., Hogberg P., Huss-Danell K., Joshi J., Jumpponen A., Körner C., Leadley P.W., Loreau M., Minns A., Mulder C.P.H., O'Donovan G., Otway S.J., Pereira J.S., Prinz A., Read D.J., Scherer-Lorenzen M., Schulze E.D., Siamantziouras A.S.D., Spehn E., Terry A.C., Troumbis A.Y., Woodward F.I., Yachi S., Lawton J.H. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands // *Science*. V. 286. P. 1123-1127.

- Hector A., Schmid B., Beierkuhnlein C. et al. 2000. Response to: No consistent effect of plant diversity on productivity // *Science*. V. 289. P. 1255 a.
- Hector A., Dobson K., Minns A., Bazeley-White E., Lawton J. 2001 a. Community diversity and invasion resistance: an experimental test in a grassland ecosystem and a review of comparable studies // *Ecological Research*. V. 16. N.5. P. 819–31.
- Hector A., Joshi J., Lawler S. P., Spehn E., Wilby A. 2001 b. Conservation implications of the link between biodiversity and ecosystem functioning // *Oecologia*. V. 129. P. 624–628.
- Hector A., Loreau M., Schmid B. 2002 a. Biodiversity manipulation experiments: studies replicated at multiple sites // *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. Eds.: Loreau M., Naeem S., Inchausti P. Oxford University Press, Oxford, UK. P. 36–46.
- Hector A., Loreau M., Schmid B. and the BIODEPTH Project. 2002 b. Biodiversity and the functioning of grassland ecosystems: multisite comparisons // *Biodiversity and ecosystem functioning. Synthesis and perspectives*. Eds.: Loreau M., Naeem S., Inchausti P. Oxford University Press. P. 36 - 46.
- Hector A., Loreau M. 2005. Relationships between biodiversity and production in grasslands at local and regional scales // *Grassland: a global resource. Plenary and invited papers from the XX International Grassland Congress, Dublin, Ireland, 26 June - 1 July, 2005*. P. 295-304.
- Hector A., Bagchi R. 2007. Biodiversity and ecosystem multifunctionality // *Nature*. V. 448. P. 188 – 190.
- Hector A., Joshi J., Scherer-Lorenzen M., Schmid B., Spehn E.M., Wacker L., Weilenmann M., Bazeley-White E., Beierkuhnlein C., Caldeira M.C., Dimitrakopoulos P.G., Finn J.A., Huss-Danell K., Jumpponen A., Leadley P.W., Loreau M., Mulder C.P.H., Nebhöver C., Palmborg C., Read D.J., Siamantziouras A.-S.D., Terry A.C., Troumbis A.Y. 2007. Biodiversity and ecosystem functioning: reconciling the results of experimental and observational studies // *Functional Ecology*. V. 21. P. 998-1002.
- Hector A., Bell T., Connolly J., Finn J., Fox J., Kirwan L., Loreau M., McLaren J., Schmid B., Weigelt A. 2009. The analysis of biodiversity experiments: from pattern toward mechanism // *Biodiversity, ecosystem functioning, and human wellbeing: an ecological and economic perspective*. Eds.: Naeem S., Bunker D.E., Hector A., Loreau M., Perrings C. Oxford University Press, Oxford, UK. P. 94-104.
- Hector A., Hautier Y., Saner P., Wacker L., Bagchi R., Joshi J., Scherer-Lorenzen M., Spehn E.M., Bazeley-White E., Weilenmann M., Caldeira M.C., Dimitrakopoulos P.G., Finn J.A., Huss-Danell K., Jumpponen A., Mulder C.P.H., Palmborg C., Pereira J.S., Siamantziouras A.-S.D., Terry A.C., Troumbis A.Y., Schmid B., Loreau M. 2010. General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding // *Ecology*. V. 91. N. 8. P. 2213–2220.
- Herault B., Borner A., Tremolieres M. 2008. Redundancy and niche differentiation among the European invasive *Elodea* species // *Biol. Invasions*. V. 10. N. 7. P. 1099–1107.

- Herauld B. 2007. Reconciling niche and neutrality through the Emergent Group approach // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. V. 9. N. 2. P. 71–78.
- Hernandez Fernandez M., Vrba E.S. 2005. Rapoport effect and biomic specialization in African mammals: revisiting the climatic variability hypothesis // *Journal of Biogeography*. V. 32. N. 5. P. 903–918.
- Hillebrand H. 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient // *The Am. Nat.* V. 163. N. 2. P. 192–211.
- Hillebrand H., Matthiessen B. 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research // *Ecology Letters*. V. 12. P. 1405–1419.
- Hillebrand H., Cardinale B.J. 2010. A critique for meta-analyses and the productivity–diversity relationship // *Ecology*. V. 91. N. 9. P. 2545–2549.
- Hocking M.D., Reynolds J.D. 2011. Impacts of Salmon on Riparian Plant Diversity // *Science*. V. 331. P. 1609–1612.
- Hoffmann M.D., Dodson S.I. 2005. Land use, primary productivity, and lake area as descriptors of zooplankton diversity // *Ecology*. V. 86. N. 1. P. 255–261.
- Holyoak M., Loreau M. 2006. Reconciling empirical ecology with neutral community models // *Ecology*. V. 87. N. 6. P. 1370–1377.
- Hooper D.U., Vitousek P.M. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes // *Science*. V. 277. P. 1302–1305.
- Hooper D.U., Solan M., Symstad A., Diaz S., Gessner M.O., Buchmann N., Degrange V., Grime P., Hulot F., Mermillod-blondin F., Roy J., Spehn E., van Peer L. 2002. Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning // *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. Eds.: Loreau M., Naeem S., Inchausti P. Oxford University Press, Oxford, UK. P. 195–208.
- Hooper D.U., Dukes J.S. 2004. Overyielding among plant functional groups in a long-term experiment // *Ecology Letters*. V. 7. P. 95–105.
- Hooper D.U., Chapin F.S.I., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J.H., Lodge D.M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A.J., Vandermeer J., Wardle D.A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge and needs for future research // *Ecological Monographs*. V. 75. P. 3–35.
- Hubbell S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, NJ. 448 p.
- Hubbell S.P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence // *Functional Ecology*. V. 19. N. 1. P. 166–172.
- Hughes A.R., Stachowicz J.J. 2004. Genetic diversity enhances the resistance of a seagrass ecosystem to disturbance // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 101. N. 24. P. 8998–9002.
- Hughes A.R., Inouye B.D., Johnson M.T.J., Underwood N., Vellend M. 2008. Ecological consequences of genetic diversity // *Ecology Letters*. V. 11. P. 609–623.

- Huston M. 1979. A general hypothesis of species diversity // *The Am. Nat.* V. 113. P. 81–101.
- Huston M.A. 1994. Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 681 p.
- Huston M.A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity // *Oecologia*. V. 110. P. 449–60.
- Huston M.A., Aarssen L.W., Austin M.P., Cade B.S., Fridley J.D., Garnier E., Grime J.P., Hodgson J., Lauenroth W.K., Thompson K., Vandermeer J.H., Wardle D.A. 2000. No consistent effect of plant diversity on productivity // *Science*. V. 289. P. 1255 a.
- Inouye R.S., Huntly N.J., Tilman D., Tester J.R., Stillwell M., Zinnel K.C. 1987. Old-field succession on a Minnesota sand plain // *Ecology*. V. 68. N. 1. P. 12–26.
- Irigoien X., Huisman J., Harris R.P. 2004. Global biodiversity patterns of marine phytoplankton and zooplankton // *Nature*. V. 429. P. 863–867.
- Isbell F.I., Polley W.H., Wilsey B.J. 2009. Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: patterns and processes // *Ecology Letters*. V. 12. P. 443–451.
- Isbell F., Calcagno V., Hector A., Connolly J., Harpole W.S., Reich P.B., Scherer-Lorenzen M., Schmid B., Tilman D., van Ruijven J., Weigelt A., Wilsey B.J., Zavaleta E.S., Loreau M. 2011. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services // *Nature*. V. 477. P. 199–202.
- Ives A.R., Carpenter S.R. 2007. Stability and Diversity of Ecosystems // *Science*. V. 317. P. 58–62.
- Jacobs M.W., Podolsky R.D. 2010. Variety is the Spice of Life Histories: Comparison of Intraspecific Variability in Marine Invertebrates // *Integrative and Comparative Biology*. V. 50. N. 4. P. 630–642.
- Jackson R.B., Jobbagy E.G., Avissar R., Roy S.B., Barrett D.J., Cook C.W., Farley K.A., le Maitre D.C., McCarl B.A., Murray B.C. 2005. Trading water for carbon with biological carbon sequestration // *Science*. V. 310. P. 1944–1947.
- Jackson R.B., Farley K.A., Hoffmann W.A., Jobbágy E.G., McCulley R.L. 2007. Carbon and water tradeoffs in conversions to forests and shrublands // *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Eds.: Canadell J.G. et al. Springer. P. 237–246.
- Jactel H., Brockerhoff E., Duelli P. 2005. A test of the biodiversity–stability theory: meta-analysis of tree species diversity effects on insect pest infestations, and re-examination of responsible factors // *Forest Diversity and Function Temperate and Boreal Systems*. Eds.: Scherer-Lorenzen M., Korner Ch., Schulze E.-D. Ecological Studies. V. 176. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. P. 235–262.
- Jennings M.D., Williams J.W., Stromberg M.R. 2005. Diversity and productivity of plant communities across the Inland Northwest, USA // *Oecologia*. V. 143. P. 607–618.
- Jennings D.E., Krupa J.J., Raffel T.R., Rohr J.R. 2010. Evidence for competition between carnivorous plants and spiders // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 277. N. 1696. P. 3001–3008.

- Johnson M.T.J., Stinchcombe J.R. 2007. An emerging synthesis between community ecology and evolutionary biology // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 22. N. 5. P. 250 – 257.
- Jonsson M., Malmqvist B. 2003b. Importance of species identity and number for process rates within stream invertebrate functional feeding groups // *Journal of Animal Ecology*. V. 72. P. 453-459.
- Kahmen A., Perner J., Audorff V., Weisser W.W., Buchmann N. 2005. Effects of plant diversity, community composition and environmental parameters on productivity in montane European grasslands // *Oecologia*. V. 142. N. 606-615.
- Kankare M., Van Nouhuys S., Hanski I. 2005. Genetic divergence among host-specific cryptic species in *Cotesia melitaearum* aggregate (Hymenoptera: Braconidae), parasitoids of checkerspot butterflies // *Annals of the Entomol. Society of America*. V. 98. N. 3. P. 382–394.
- Karlsson J., Byström P., Ask J., Ask P. Persson L., Jansson M. 2009. Light limitation of nutrient-poor lake ecosystems // *Nature*. V. 460. P. 506–509.
- Karlson R.H., Cornell H.V., Hughes T.P. 2004. Coral communities are regionally enriched along an oceanic biodiversity gradient // *Nature*. V. 429. N. 6994. P. 867–870.
- Kassen R., Buckling A., Bell G., Rainey P.B. 2000. Diversity peaks at intermediate productivity in a laboratory microcosm // *Nature*. V. 406. P. 508 – 512.
- Kattan G.H., Franco P. 2004. Bird diversity along elevational gradients in the Andes of Colombia: area and mass effects // *Journal of Biogeography*. V. 13. N. 5. P. 451-458.
- Kellermann V., van Heerwaarden B., Sgrò C.M., Hoffmann A.A. 2009. Fundamental evolutionary limits in ecological traits drive drosophila species distributions // *Science*. V. 325. N. 1244. P. 1244-1246.
- Kirkman L.K., Mitchell R.J., Helton R.C., Drew M.B. 2001. Productivity and species richness across an environmental gradient in a fire-dependent ecosystem // *American Journal of Botany*. V. 88. N. 11. P. 2119 -2128.
- Knohl A., Schulze E.-D., Wirth C. 2009. Biosphere–Atmosphere Exchange of Old-Growth Forests: Processes and Pattern // *Old-Growth Forests*. Part 2. Function, fate and value. Eds.: Wirth C. et al. Springer Berlin Heidelberg. P. 141-158.
- Knops J.M.H., Tilman D., Haddad N.M., Naeem S., Mitchell C.E., Haarstad J., Ritchie M.E., Howe K.M., Reich P.B., Siemann E., Groth J. 1999. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity // *Ecology Letters*. V. 2. P. 286– 293.
- Kolasa J., Hewitt C.L., Drake J.A. 1998. Rapoport's rule: an explanation or a byproduct of the latitudinal gradient in species richness? // *Biodiversity and Conservation*. V. 7. P. 1447-1455.
- Kondoh M. 2001. Unifying the relationships of species richness to productivity and disturbance // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 268. P. 269–271.

- Kuznetsova N., Semenina E. 2010. Collembolan communities of different types of organization: a study using stable isotope analysis // Abstracts of 8th International Seminar on Apterygota. Siena, 12-16 September 2010. Siena: University of Siena. P. 78.
- Kuznetsova N.A., Tiunov A.V., Korotkevich A.J. 2012. Trophic niche structure in the community of compost-dwelling Collembola (isotopic evidence) // Abstracts. Coimbra: University of Coimbra. P. 120.
- Lankau R.A., Strauss S.Y. 2007. Mutual feedbacks maintain both genetic and species diversity in a plant community // *Science*. V. 317. P. 15461 – 1563.
- Lanta V., Leps J. 2007. Effects of species and functional group richness on production in two fertility environments: an experiment with communities of perennial plants // *Acta oecologica*. V. 32. P. 93 – 103.
- Lavers C., Field R. 2006. A resource-based conceptual model of plant diversity that reassesses causality in the productivity–diversity relationship // *Global Ecology and Biogeography*. V.15. P. 213–224.
- Lavelle S., Díaz S., Cornelissen J.H.C., Garnier E., Harrison S.P., McIntyre S., Pausas J.G., Pérez-Harguindeguy N., Roumet C., Urcelay C. 2007. Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail? // *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Eds.: Canadell J.G., Pataki D., Pitelka L. P. 150 – 165.
- Le Roy C.J., Whitham T.G., Wooley S.C., Marks J.C. 2007. Within-species variation in foliar chemistry influences leaf-litter decomposition in a Utah river // *Journal of the North American Benthological Society*. V. 26. P. 426–438.
- Leibold M.A. 1999. Biodiversity and nutrient enrichment in pond plankton communities // *Evolutionary Ecology Research*. V. 1. P. 73-95.
- Lecerf A., Chauvet E. 2008. Intra-specific variability in leaf traits strongly affects alder leaf decomposition in a stream // *Basic and Applied Ecology*. V. 9. P. 598–605.
- Lecerf A., Richardson J.S. 2010. Biodiversity-ecosystem function research: insights gained from streams // *River Research and Applications*. V. 26. P. 45–54.
- Levine J.M. 2000. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern // *Science*. V. 288. P. 852–854.
- Levine J., D'Antonio C. 1999 Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invisibility // *Oikos*. V. 87. P. 15–26.
- Levine J.M., Adler P.B., Yelenik S.G. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions // *Ecology Letters*. V. 7. P. 975–989.
- Living Planet Report 2012. Biodiversity, biocapacity and better choices. WWF–World Wide Fund For Nature, Gland, Switzerland. 2012. 162 P.
- Loreau M. 1998. Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 95. P. 5632–5636.
- Loreau M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances // *Oikos*. V. 91. P. 3–17.
- Loreau M. 2004. Does functional redundancy exist? // *Oikos*. V. 104. N. 3. P. 606–611.

- Loreau M. 2007. Biodiversity and ecosystem functioning: the mystery of the deep sea // *Current Biology*. V. 18. N. 3. P. R126–R128.
- Loreau M. 2010. Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 365. P. 49–60.
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J.P., Hector A., Hooper D.U., Huston M.A., Raffaelli D. 2001. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges // *Science*. V. 294. P. 804–808
- Loreau M., Hector A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments // *Nature*. V. 412. P. 72–76.
- Loreau M., Downing A., Emmerson M.C., Gonzalez A., Hughes J., Inchausti P., Joshi J., Norberg J., Sala O. 2002. A new look at the relationship between diversity and stability // *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. Eds.: Loreau M., Naeem S., Inchausti P. Oxford Univ. Press, Oxford, UK. P. 79–91.
- Loreau M., Mouquet N., Gonzalez A. 2003. Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. V. 100. P. 12765–12770.
- Loreau M. 2007. Biodiversity and ecosystem functioning: the mystery of the deep sea // *Current Biology*. V. 18. N. 3. 3 p.
- Luck G., Daily G., Ehrlich P. 2003. Population diversity and ecosystem services // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 18. N. 7. P. 331–336.
- Lurie D., Valls J., Wagensberg J. 1983. Thermodynamic approach to biomass distribution in ecological systems // *Bulletin of Mathematical Biology*. V. 45. N. 5. P. 869–872.
- Luyssaert S., Schulze E.-D., Borner A., Knohl A., Hessenmoller D., Law B.E., Ciais P., Grace J. 2008. Old-growth forests as global carbon sinks // *Nature*. V. 455. P. 213–215.
- Lyons K.G., Schwartz M.W. 2001. Rare species loss alters ecosystem function: invasion resistance // *Ecology Letters*. V. 4. P. 358–365.
- Lyons K.G., Brigham C.F., Traut B.H., Schwartz M.W. 2005. Rare species and ecosystem functioning // *Conservation Biology*. V. 19. N. 4. P. 1019–1024.
- MacArthur J.W. 1975. Environmental fluctuations and species diversity// *Ecology and Evolution of Communities*. Eds.: Gogy M.L., Diamond J.M. Belknap, Cambridge, Massachusetts. P. 74–80.
- MacArthur R.H. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability // *Ecology*. V. 36. P. 533–6.
- MacArthur R. 1972. *Geographical ecology*. N.Y.: Harper and Row, 1972. 269 p.
- Madritch M.D., Hunter M.D. 2002. Phenotypic Diversity Influences Ecosystem Functioning in an Oak Sandhills Community // *Ecology*. V. 83. N. 8. P. 2084–2090.
- Mackey R.L., Currie D.J. 2001. The diversity-disturbance relationship: is it generally strong and peaked? // *Ecology*. V. 82. N. 12. P. 3479–3492.
- Makarieva A.M., Gorshkov V.G., Bai-Lian Li. 2004. Body size, energy consumption and allometric scaling: a new dimension in the diversity–stability debate // *Ecological Complexity*. V.1. P. 139–175.

- Marsh A.S., Arnone J.A., Borman B.T., Gordon J.C. 2000. The role of Equisetum in nutrient cycling in an Alaskan shrub wetland // *Journal of Ecology*. V. 88. P. 999–1011.
- Marquard E., Weigelt A., Temperton V.M., Roscher C., Schumacher J., Buchmann N., Fischer M., Weisser W.W., Schmid B. 2009. Plant species richness and functional composition drive overyielding in a six-year grassland experiment // *Ecology*. V. 90. N. 12. P. 3290-3302.
- May R.M. 1973. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton Univ. Press. 235 p.
- May R.M., MacArthur R.H. 1972. Niche overlap as a function of environmental variability // *Proc.Nat.Acad. Sci. USA*. V. 69. N. 5. P. 1109-1113
- McCann K.S. 2000. The diversity–stability debate // *Nature*. V. 405. P. 228–233.
- McCain C.M. 2009. Vertebrate range sizes indicate that mountains may be 'higher' in the tropics // *Ecology Letters*. V. 12. N. 6. P. 550-560.
- McGill B.J., Maurer B.A., Weiser M.D. 2006. Empirical evaluation of neutral theory // *Ecology*. V. 87. N. 6. P. 1411-1423.
- McGrady-Steed J., Harris P.M. and Morin P.J. 1997. Biodiversity regulates ecosystem predictability // *Nature*. V. 390. P. 162-165.
- Meyer A. 1990 a. Ecological and evolutionary consequences of the trophic polymorphism in *Cichlasoma citrinellum* (Pisces: Cichlidae) // *Biological journal of the Linnean Society*. V. 39. P. 279-299.
- Meyer A. 1990 b. Trophic polymorphisms in cichlid fishes: Do they represent intermediate steps during sympatric speciation and explain their rapid adaptive radiation? // *New Trends in Ichthyology*. Ed.: J.-H. Schroder. Berlin: Paul Parey. P. 257 – 266.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. 1996. Lake Tana large larbs: phonetics growth and diversification // *Journal of Fish Biology*. V. 48. P. 383 – 404.
- Mittelbach G.G., Steiner C.F., Scheiner S.M., Gross K.L., Reynolds H.L., Waide R.B., Willig M.R., Dodson S.I., Gough L. 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity? // *Ecology*. V. 82. N. 9. P. 2381–2396.
- Molbo D., Machado C.A., Sevenster J.G., Keller L., Herre E.A. 2003. Cryptic species of fig-pollinating wasps: implications for the evolution of the fig-wasp mutualism, sex allocation, and precision of adaptation // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. V.100. N. 10. P. 5867–5872.
- Mooney H.A. 2010. The ecosystem-service chain and the biological diversity crisis // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 365. P. 31-39.
- Moore J.L., Mouquet N., Lawton J.H., Loreau M. 2001. Coexistence, saturation and invasion resistance in simulated plant assemblages // *Oikos*. V. 94. N. 2. P. 303-312.
- Mora C., Aburto-Oropeza O., Ayala Bocos A., Ayotte P.M., Bank, S., Bauman A.G., Beger M., Bessudo S., Booth D.J., Brokovich E., Brooks A., Chabanet P., Cinner J.E., Cortés J., Cruz-Motta J.J., Cupul Magaña A., DeMartini E.E., Edgar G.J., Feary D.A., Ferse S.C.A., Friedlander A.M., Gaston K.J., Gough C., Graham

- N.A.J., Green A., Guzman H., Hardt M., Kulbicki M., Letourneur Y., López Pérez A., Loreau M., Loya Y., Martínez C., Mascareñas-Osorio I., Morove T., Nadon M.-O., Nakamura Y., Paredes G., Polunin N.V.C., Pratchett M. S., Reyes Bonilla H., Rivera F., Sala E., Sandin S.A., Soler G., Stuart-Smith R., Tessier E., Tittensor D.P., Tupper M., Usseglio P., Vigliola L., Wantiez L., Williams I., Wilson S.K., Zapata F.A. 2011. Global human footprint on the linkage between biodiversity and ecosystem functioning in reef fishes // *PLoS Biology*. V. 9. N. 4. e1000606. 9 p.
- Mouchet M.A., Villeger S., Mason N.W.H., Mouillot D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules // *Functional Ecology*. V. 24. P. 867–876.
- Mouquet N., Moore J. L. Loreau M. 2002. Plant species richness and community productivity: why the mechanism that promotes coexistence matters // *Ecology Letters*. V. 5. P. 56–65.
- Mouquet N., Loreau M. 2003. Community patterns in source-sink metacommunities // *The Am. Nat.* V. 162. N. 5. P. 544–557.
- Mulder C.P.H., Uliassi D.D., Doak D.F. 2001. Physical stress and diversity–productivity relationship: the role of positive species interactions // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 98. P. 6704–6708.
- Muller-Starck G., Ziehe M., Schubert R. 2005. Genetic Diversity Parameters Associated with Viability Selection, Reproductive Efficiency, and Growth in Forest Tree Species // *Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems*. Eds.: Scherer-Lorenzen M., Körner Ch., Schulze E.-D. *Ecological Studies*. V. 176. P. 87 – 108.
- Nadrowski K., Wirth C., Scherer-Lorenzen M. 2010. Is forest diversity driving ecosystem function and service? // *Current Opinion in Environmental Sustainability*. V. 2. P. 75–79.
- Naeem S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability // *Conservation Biology*. V. 12. N. 1. P. 39–45.
- Naeem S. 2002. Ecosystem consequences of biodiversity loss: the evolution of a paradigm // *Ecology*. V. 83. P. 1537–1552.
- Naeem S., Li S. 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability // *Nature*. V. 390. P. 507–509.
- Naeem S., Thompson L.J., Lawler S.P., Lawton J.H., Woodfin R.M. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems // *Nature*. V. 368. P. 734–737.
- Naeem S., Thompson L., Lawler S., Lawton J., Woodfin R. 1995. Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 347 B. P. 249–62.
- Naeem S., Hakansson K., Lawton J.H., Crawley M.J., Thompson L.J. 1996. Biodiversity and plant productivity in a model assemblage of plant species // *Oikos*. V. 76. P. 259–64.

- Naeem S., Knops J.M.H., Tilman D., Howe K.M., Kennedy T., Gale S. 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors // *Oikos*. V. 91. P. 97–108.
- Naeem S., Loreau M., Inchausti P. 2002. Biodiversity and ecosystem functioning: the emergence of a synthetic ecological framework // *Biodiversity and ecosystem functioning. Synthesis and perspectives*. Eds.: Loreau M., Naeem S., Inchausti P. Oxford Univ. Press. P. 3–11.
- Naeem S., Wright J.P. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem // *Ecology Letters*. V. 6. P. 567–579.
- Naeem S., Bunker D.E., Hector A., Loreau M., Perrings C. 2009. Introduction: The ecological and social implications of changing biodiversity. An overview of a decade of biodiversity and ecosystem functioning research // *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing: An Ecological and Economic Perspective*. Eds.: Naeem S., Bunker D.E., Hector A., Loreau M., Perrings C. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom. P. 3–13.
- Nicholson S.A., Monk C.D. 1974. Plant species diversity in old-field succession on the Georgia Piedmont // *Ecology*. V. 55. P. 1075–1085.
- Nosil P. 2002. Transition rates between specialization and generalization in phytophagous insects // *Evolution*. V. 56. N.8. P. 1701–1706.
- Odat N., Hellwig F.H., Jetschke G., Fischer M. 2010. On the relationship between plant species diversity and genetic diversity of *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae) within and between grassland communities // *Journal of Plant Ecology*. V. 3. N. 1. P. 41–48.
- Oindo B.O. 2002. Patterns of herbivore species richness in Kenya and current ecoclimatic stability // *Biodiversity and Conservation*. V. 11. N. 7. P. 1205–1221.
- Orme C.D.L., Davies R.G., Olson V.A., Thomas G.H., Ding T.-S., Rasmussen P.C., Ridgely R.S., Stattersfield A.J., Bennett P.M., Owens I.P. F., Blackburn T.M., Gaston K.J. 2006. Global Patterns of Geographic Range Size in Birds // *PLoS Biology*. V. 4. N.7. P. 1276 – 1283.
- Pacala S., Kinzig A.P. 2002. Introduction to theory and the common ecosystem model // *Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions*. Eds.: Kinzig A.P., Pacala S.W., Tilman D. Princeton, NJ: Princeton Univ Press. P. 169–74.
- Paine R.T. 2002. Trophic control of production in a rocky intertidal community // *Science*. V. 296. P. 736–739.
- Pagel M., Mace R. 2004. The cultural wealth of nations // *Nature*. V. 428. P. 276–278.
- Palmer M.W. 1994. Variation in species richness: towards a unification of hypotheses // *Folia Geobotanica Et Phytotaxonomica*. V. 29. N. 4. P. 511–530.
- Paquette A., Messier C. 2011. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests // *Global Ecology and Biogeography*. V. 20. P. 170–180.
- Partel M. 2002. Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale // *Ecology*. V. 83. N. 9. P. 2361–2366.

- Partel M., Laanisto L., Zobel M. 2007. Contrasting plant productivity-diversity relationships across latitude: the role of evolutionary history // *Ecology*. V. 88. N. 5. P. 1091–1097.
- Passy S.I., Legendre P. 2006. Are algal communities driven toward maximum biomass? // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 273. P. 2667–2674.
- Pautasso M., Holdenrieder O., Stenlid J. 2005. Susceptibility to fungal pathogens of forests differing in tree diversity // *Forest Diversity and Function Temperate and Boreal Systems*. Eds.: Scherer-Lorenzen M., Körner Ch., Schulze E.-D. *Ecological Studies*. V. 176. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. P. 41–64.
- Pavoine S., Bonsall M.B. 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach // *Biological Reviews*. V. 86. P. 792–812.
- Petchey O.L. 2000. Species diversity, species extinction, and ecosystem function // *The Am. Nat.* V. 155. P. 696–702.
- Petchey O.L. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition // *Ecology Letters*. V. 5. P. 402–411.
- Petchey O.L., Gaston K.J. 2002 a. Functional diversity (FD), species richness and community composition // *Ecology Letters*. V. 5. P. 402–411.
- Petchey O.L., Gaston K.J. 2002 b. Extinction and the loss of functional diversity // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 269. P. 1721–27.
- Petchey O.L., Hector A., Gaston K.J. 2004 b. How do different measures of functional diversity perform? // *Ecology*. V. 85. P. 847–857.
- Petchey O.L., Downing A.L., Mittelbach G.G., Persson L., Steiner C.F., Warren P.H., Woodward G. 2004 a. Species loss and the structure and functioning of multitrophic aquatic systems // *Oikos*. V.104. P. 467–478.
- Petchey O.L., Gaston K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward // *Ecology Letters*. V. 9. P. 741–758.
- Petchey O.L., O’Gorman E.J., Flynn D.F.B. 2009. A functional guide to functional diversity measures // *Biodiversity, ecosystem functioning and human well-being: an ecological and economic perspective*. Eds.: Naeem S., Bunker D.E., Hector A., Loreau M., Perrings C. Oxford University Press, Oxford, UK. P. 49–59.
- Peter H., Beier S., Bertilsson S., Lindström E.S., Langenheder S., Tranvik L.J. 2011. Function-specific response to depletion of microbial diversity // *The ISME Journal. International Society for Microbial Ecology*. V. 5. P. 351–361.
- Peterson G., Allen C.R., Holling C.S. 1998. Ecological resilience, biodiversity, and scale // *Ecosystems*. V. 1. P. 6–18.
- Petersen R. 1975. The Paradox of the Plankton: An Equilibrium Hypothesis // *The Am. Nat.* V. 109. N. 965. P. 35–49.
- Pfenninger M., Schwenk K. 2007. Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions // *BMC Evolutionary Biology*. V. 7. P. 121–126.
- Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches. Eds.: DeWitt T.J., Scheiner S.M. Oxford University Press. 272 p.

- Pimm S.L. 1984. The complexity and stability of ecosystems // *Nature*. V. 307. P. 321–326.
- Pimm S.L., Russell G.J., Gittleman J.L., Brooks T.M. 1995. The future of biodiversity // *Science*. V. 269. P. 347–350.
- Piotto D. 2008. A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations // *Forest Ecology and Management*. V. 255. N. 3–4. P. 781–786.
- Pither J. 2003. Climate tolerance and interspecific variation in geographic range size // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 270. P. 475–481.
- Polley H.W., Wilsey B.J., Derner J.D. 2007. Dominant species constrain effects of species diversity on temporal variability in biomass production of tallgrass prairie // *Oikos*. V. 116. P. 2044–2052.
- Pretzsch H. 2005. Diversity and productivity in forests: evidence from long-term experimental plots // *Forest Diversity and Function Temperate and Boreal Systems*. Eds.: Scherer-Lorenzen M., Körner Ch., Schulze E.-D. *Ecological Studies*. V. 176. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. P. 41–64.
- Prieur-Richard A.-H., Lavorel S., Dos Santos A., Grigulis K. 2002. Mechanisms of resistance of Mediterranean annual communities to invasion by *Conyza bonariensis*: effects of native functional composition // *Oikos*. V. 99. P. 338–346.
- Ptácník R., Solimini A.G., Andersen T., Tamminen T., Brettum P., Lepistö L., Willén E., Rekolainen S. 2008. Diversity predicts stability and resource use efficiency in natural phytoplankton communities // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 105. N. 13. P. 5134–5138.
- Ptácník R., Andersen T., Brettum P., Lepistö L., Willén E. 2010. Regional species pools control community saturation in lake phytoplankton // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 277. N. 1701. P. 3755–64.
- Purvis A., Hector A. 2000. Getting the measure of biodiversity // *Nature*. V. 405. P. 212–219.
- Rahbek C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? // *Ecography*. V. 18. N. 2. P. 200–205.
- Rajaniemi T.K., Allison V.J., Goldberg D.E. 2003. Root competition can cause a decline in diversity with increased productivity // *Journal of Ecology*. V. 91. P. 407–416.
- Reich P.B., Tilman D., Naeem S., Ellsworth D.S., Knops J., Craine J., Wedin D., Trost J. 2004. Species and functional group diversity independently influence biomass accumulation and its response to CO₂ and N // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 101. N. 27. P. 10101–10106.
- Reusch T.B.H., Ehlers A., Haemmerli A., Worm B. 2005. Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 102. P. 2826–31.
- Rex M.A., Crame A., Stuart C.T., Clarke A. 2005. Large-scale biogeographic patterns in marine mollusks: a confluence of history and productivity? // *Ecology*. V. 86. N. 9. P. 2288–2297.

- Rey Benayas J.M., Newton A.C., Diaz A., Bullock J.M. 2009. Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis // *Science*. V. 325. P. 1121 – 1124.
- Ricklefs R.E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity // *Ecology Letters*. V. 7. N. 1. P. 1–15.
- Robinson B.W., Wilson D.S., Margosian A.S., Lotito P.T. 1993. Ecological and morphological differentiation of pumpkinseed sunfish in lakes without bluegill sunfish // *Evolutionary Ecology*. V. 7. N. 5. P. 451 – 464.
- Robinson B.W., Wilson D.S. 1994. Character release and displacement in fishes: a neglected literature // *The Am. Nat.* V. 144. N. 4. P. 596 – 627.
- Robinson B.W., Wilson D.S., Margosian A.S. 2000. A Pluralistic Analysis of Character Release in Pumpkinseed Sunfish (*Lepomis Gibbosus*) // *Ecology*. V. 81. N. 10. P. 2799-2812.
- Rohde K. 1996. Rapoport's rule is a local phenomenon and cannot explain latitudinal gradients in species diversity // *Biodiversity Letters*. V. 3. N. 1. P. 10-13.
- Romanuk T.N., Kolasa J. 2004. Population variability is lower in diverse rock pools when the obscuring effects of local processes are removed // *Ecoscience*. V. 11. N. 4. P. 455 – 462.
- Romdal T.S., Colwell R.K., Rahbek C. 2005. The Influence of Band Sum Area, Domain Extent, and Range Sizes on the Latitudinal Mid-Domain Effect // *Ecology*. V. 86, N. 1. P. 235-244.
- Rosenzweig M.L., Abramsky Z. 1993. How are diversity and productivity related? // *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. Eds.: Ricklefs R.E., Schulter D. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. P. 52–65.
- Roscher C., Schumacher J., Weisser W.W., Schulze E.D. 2008. Genetic identity affects performance of species in grasslands of different plant diversity: an experiment with *Lolium perenne* cultivars // *Annals of Botany*. V. 102. P. 113–125.
- Rothamsted research: guide to the classical and other long-term experiments, datasets and sample archive. 2006. Lawes Agricultural Trust Co. Ltd. 51 p.
- Roughgarden J. 1974. Niche width: biogeographic patterns among *Anolis* lizard populations // *The Am. Nat.* V. 108. N. 962. P. 429-442.
- Roughgarden J. 1972. Evolution of niche width // *The Am. Nat.* V. 106. N. 952. P. 683-718.
- Rout M.E., Callaway R.M. 2009. An invasive plant paradox // *Science*. V. 324. P. 734 – 735.
- Roxburgh S.H., Shea K., Wilson J.B. 2004. The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence // *Ecology*. V. 85. N. 2. P. 359-371.
- Ryan P.G., Bloomer P., Moloney C.L., Grant T.J., Delport W. 2007. Ecological speciation in South Atlantic island finches // *Science*. V. 315. N. 5817. P. 1420–1423.

- Safford H.D., Rejmánek M., Hadač E. 2001. Species pools and the "hump-back" model of plant species diversity: an empirical analysis at a relevant spatial scale // *Oikos*. V. 95. N. 2. P. 282-290.
- Savolainen V., Anstett M.-Ch., Lexer Ch., Hutton I., Clarkson J.J., Norup M.V., Powell M.P., Springate D., Salamin N., Baker W.J. 2006. Sympatric speciation in palms on an oceanic island // *Nature*. V. 441. P. 210-213.
- Schamp B.S., Aarssen L.W., Lee H. 2003. Local plant species richness increases with regional habitat commonness across a gradient of forest productivity // *Folia Geobotanica*. V. 38. P. 273-280.
- Scheffer M., van Nes E.H. 2006. Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 103. N. 16. P. 6230-6235.
- Scheiner S.M., Cox S.B., Willig M.R., Mittelbach G.G., Osenberg C., Kaspari M. 2000. Species richness: species area curves and Simpson's paradox // *Evolutionary Ecology Research* 2:791-802.
- Scheiner S.M., Willig M.R. 2005. Developing unified theories in ecology as exemplified with diversity gradients // *The Am. Nat.* V. 166. N. 4. P. 458 - 469.
- Schlapfer F., Schmid B., Seidl I. 1999. Expert estimates about effects of biodiversity on ecosystem processes and services // *Oikos*. V. 84. P. 346-352.
- Schlapfer F., Schmid B. 1999. Ecosystem effects of biodiversity: a classification of hypotheses and exploration of empirical results // *Ecological Applications*. V. 9. N. 3. P. 893-912.
- Schmid B. 2002. The species richness-productivity controversy // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 17. N. 3. P. 113-114.
- Schmid B., Hector A., Huston M.A., Inchausti P., Nijs I., Leadley P.W., Tilman D. 2002. The design and analysis of biodiversity experiments // *Biodiversity and ecosystem functioning. Synthesis and perspectives*. Eds.: Loreau M., Naeem S., Inchausti P. Oxford University Press, Oxford, UK. P. 61-75.
- Schmid B., Hector A. 2004. The value of biodiversity experiments // *Basic and Applied Ecology*. V. 5. N. 6. P. 535-542.
- Schmid B., Hector A., Saha P., Loreau M. 2008. Biodiversity effects and transgressive overyielding // *Journal of Plant Ecology*. V. 1. N. 2. P. 95-102.
- Schmid B., Balvanera P., Cardinale B.J., Godbold J., Pfisterer A.B., Raffaelli D., Solan M., Srivastava D.S. 2009. Consequences of species loss for ecosystem functioning: meta-analyses of data from biodiversity experiments // *Biodiversity, ecosystem functioning, and human wellbeing: an ecological and economic perspective*. Eds.: Naeem S., Bunker D.E., Hector A., Loreau M., Perrings C. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom. P. 14-29.
- Schreiber S.J., Burger R., Bolnick D.I. 2011. The community effects of phenotypic and genetic variation within a predator population // *Ecology*. V. 92. N. 8. P. 1582-1593.

- Schwartz M.W., Brigham C.A., Hoeksema J.D., Lyons K.G., Mills M.H., van Mantgem P.J. 2000. Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation biology // *Oecologia*. V. 122. P. 297-305.
- Schweitzer J.A., Bailey J.K., Hart S.C., Whitham T.G. 2005. Nonadditive effects of mixing cottonwood genotypes on litter decomposition and nutrient dynamics // *Ecology*. V. 86. N. 10. P. 2834-2840.
- Schwilk D.W., Keeley J.E., Bond W.J. 1997. The intermediate disturbance hypothesis does not explain fire and diversity pattern in fynbos // *Plant Ecology*. V. 132. P. 77-84.
- Secretariat of the Convention on Biological Diversity. 2001. Global biodiversity outlook 1. Montreal. 282 pp.
- Selander R.K., Kaufman D.W. 1973. Genic variability and strategies of adaptation in animals // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. V. 70. N. 6. P. 1875-1877.
- Slobodkin L.B., Sanders H.L. 1969. On the contribution of the environmental predictability to species diversity // *Diversity and stability in ecological systems*. Brookhaven symposia in biology. Upton N.Y. N. 22. P. 82-95.
- Smith M.A., Woodley N.E., Janzen D.H., Hallwachs W., Hebert P.D.N. 2006. DNA barcodes reveal cryptic host-specificity within the presumed polyphagous members of a genus of parasitoid flies (Diptera: Tachinidae) // *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* V. 103. N. 10. P. 3657-3662.
- Solan M., Cardinale B.J., Downing A.L., Engelhardt K.A.M., Ruesink J.L., Srivastava D.S. 2004. Extinction and ecosystem function in the marine benthos // *Science*. V. 306. P. 1177-1180.
- Solan M., Godbold J.A., Symstad A., Flynn D.F.B., Bunker D.E. 2009. Biodiversity-ecosystem function research and biodiversity futures: early bird catches the worm or a day late and a dollar short? // *Biodiversity, ecosystem functioning, and human wellbeing: an ecological and economic perspective*. Eds.: Naeem S., Bunker D.E., Hector A., Loreau M., Perrings C.E. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom. P. 30 - 46.
- Spatharis S., Roelke D.L., Dimitrakopoulos P.G., Kokkoris G.D. 2011. Analyzing the (mis)behavior of Shannon index in eutrophication studies using field and simulated phytoplankton assemblages // *Ecological Indicators*. V. 11. P. 697-703.
- Spehn E.M., Scherer-Lorenzen M., Schmid B., Hector A., Caldeira M.C., Dimitrakopoulos P.G., Finn J.A., Jumpponen A., O'Donovan G., Pereira J.S., Schulze E.D., Troumbis A.Y., Körner C. 2002. The role of legumes as a component of biodiversity in a cross-European study of grassland biomass nitrogen // *Oikos*. V. 98. P. 205-218.
- Spehn E.M., Hector A., Joshi J., Scherer-Lorenzen M., Schmid B., Bazeley-White E., Beierkuhnlein C., Caldeira M.C., Diemer M., Dimitrakopoulos P.G., Finn J.A., Freitas H., Giller P.S., Good J., Harris R., Hogberg P., Huss-Danell K., Jumpponen A., Koricheva J., Leadley P.W., Loreau M., Minns A., Mulder C.P.H., O'Donovan G., Otway S.J., Palmberg C., Pereira J.S., Pfisterer A.B., Prinz A., Read D.J., Schulze E.-D., Siamantziouras A.-D., Terry A.C., Troumbis A.Y., Woodward F.I.,

- Yachi S., Lawton J.H. 2005. Ecosystem effects of biodiversity manipulations in European grasslands // *Ecological Monographs*. V. 75. N. 1. P. 37–63.
- Srivastava D.S., Vellend M. 2005. Biodiversity–ecosystem function research: is it relevant to conservation? // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* V. 36. N. 267–294.
- Srivastava D.S. 2002. The role of conservation in expanding biodiversity research // *Oikos*. V. 98. N. 2. P. 351–360.
- Stachowicz J.J., Whitlatch R.B., Osman R. 1999. Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem // *Science*. V. 286. P. 1577–1579.
- Stachowicz J.J., Bruno J.F., Duffy J.E. 2007. Understanding the Effects of Marine Biodiversity on Communities and Ecosystems // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* V. 38. P. 739–66.
- Stachowicz J.J., Graham M., Bracken M.E.S., Szoboszlai A.I. 2008. Diversity enhances cover and stability of seaweed assemblages: the role of heterogeneity and time // *Ecology*. V. 89. N. 11. P. 3008–3019.
- Steiner C.F., Long Z.T., Krumins J.A., Morin P.J. 2005. Temporal stability of aquatic food webs: partitioning the effects of species diversity, species composition and enrichment // *Ecology Letters*. V. 8. P. 819–828.
- Stevens G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics // *The Am. Nat.* V. 133. N. 2. P. 240–256.
- Stevens G.C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude // *The Am. Nat.* V. 140. P. 893–911.
- Stevens G.C. 1996. Extending Rapoport's rule to Pacific marine fishes // *Journal of Biogeography*. V. 23. P. 149–154.
- Stevens M.H.H. 2006. Placing local plant species richness in the context of environmental drivers of metacommunity richness // *Journal of Ecology*. V. 94. P. 58–65.
- Stevens M.H.H., Carson W.P. 2002. Resource quantity, not resource heterogeneity, maintains plant diversity // *Ecology Letters*. V. 5. P. 420–426.
- Stevens M.H.H., Bunker D.E., Schnitzer S.A., Carson W.P. 2004. Establishment limitation reduces species recruitment and species richness as soil resources rise // *Journal of Ecology*. V. 92. P. 339–347.
- Stireman III J.O., Nason J.D., Heard S.B. 2005. Host-associated genetic differentiation in phytophagous insects: general phenomenon or isolated exceptions? Evidence from a goldenrod-insect community // *Evolution*. V. 59. N. 12. P. 2573–2587.
- Striebel M., Behl S., Diehl S., Stibor H. 2009 a. Spectral niche complementarity and carbon dynamics in pelagic ecosystems // *The Am. Nat.* V. 174. N. 1. P. 141–147.
- Striebel M., Behl S., Stibor H. 2009 b. The coupling of biodiversity and productivity in phytoplankton communities: consequences for biomass stoichiometry // *Ecology*. V. 90. N. 8. P. 2025–2031.
- Strong D.R., Lawton J.H., Southwood R. 1984. Community patterns and mechanisms. Blackwell Scientific Publications, London. Harvard University Press. 313 pp.
- Suding K.N., Collins S.L., Gough L., Clark C., Cleland E.E., Gross K.L., Milchunas D.G., Pennings S. 2005. Functional- and abundance-based mechanisms explain di-

- versity loss due to N fertilization // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 102. P. 4387-4392.
- Suding K.N., Lavorel S., Chapin F.S., Cornelissen J.H.C., Diaz S., Garnier E., Goldberg D., Hooper D.U., Jackson S.T., Navas M.-L. 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants // *Global Change Biology*. V. 14. P. 1125–1140.
- Suttle K.B., Thomsen M.A., Power M.E. 2007. Species interactions reverse grassland responses to changing climate // *Science*. V. 315. N. 5812. P. 640 – 642.
- Svanback R., Bolnick D.I. 2007. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 274. P. 839–844.
- Symstad A.J. 2000. A test of the effects of functional group richness and composition on grassland invisibility // *Ecology*. V. 81. P. 99–109.
- Symstad A.J., Tilman D., Willson J., Knops J.M. H. 1998. Species loss and ecosystem functioning: effects of species identity and community composition // *Oikos*. V. 81. P. 389–397.
- Symstad A.J., Chapin III F.S., Wall D.H., Gross K.L., Huenneke L.F., Mittelbach G.G., Peters D.P.C., Tilman G.D. 2003. Long-term and large-scale perspectives on the relationship between biodiversity and ecosystem functioning // *BioScience*. V. 53. N. 1. P. 89–98.
- Szabo P., Meszéna G. 2005. Limiting similarity revisited // *Oikos*. V. 112. N. 3. P. 612–619.
- The functional consequences of biodiversity: empirical progress and theoretical extensions. 2002. Eds.: Kinzig A.P., Pacala S.W., Tilman D. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 392 pp.
- Thompson K., Askew A.P., Grime J.P., Dunnett N.P., Willis A.J. 2005. Biodiversity, ecosystem function and plant traits in mature and immature plant communities // *Functional Ecology*. V. 19. P. 355–358.
- Thompson I., Mackey B., McNulty S., Mosseler A. 2009. Forest resilience, biodiversity and climate change. A synthesis of the biodiversity-resilience-stability relationship in forest ecosystems. Secretariat of the Convention on biological diversity, Montreal. Technical Series. N. 43. 67 pp.
- Thompson Jr.B.H. 1999. People or prairie chickens: The uncertain search for optimal biodiversity // *Stanford Law Review*. V. 51. P. 1127-1185.
- Thuiller W., Slingsby J.A., Privett S.D.J., Cowling R.M. 2007. Stochastic species turnover and stable coexistence in a species-rich, fire-prone plant community // *PLoS ONE*. V. 2. N. 9. e938. P. 1 - 8
- Tilman D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 296 pp.
- Tilman D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 376 pp.
- Tilman D. 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability // *Ecology*. V. 77. N. 2. P. 350-363.

- Tilman D. 1997 a. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity // *Ecology*. V. 78. P. 81–92.
- Tilman D. 1997 b. Biodiversity and ecosystem functioning // *Nature services*. Ed.: G. Daily. Island Press. Washington DC-Covelo, California. P. 93–112.
- Tilman D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles // *Ecology*. V. 80. N. 5. P. 1455–74.
- Tilman D. 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity // *Nature*. V. 405. P. 208–211.
- Tilman D. 2001. Effects of diversity and composition on grassland stability and productivity // *Ecology: achievement and challenge*. Eds.: Press M.C., Huntley N.J., Levin S. Blackwell Science, Oxford, UK. P. 183–207.
- Tilman D., Pacala S. 1993. The maintenance of species richness in plant communities // *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. Eds.: Ricklefs R. E., Schluter D. Chicago Univ. Press. P. 13–25.
- Tilman D., Wedin D., Knops, J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems // *Nature*. V. 379. P. 718–720.
- Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M., Siemann E. 1997 a. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes // *Science*. V. 277. P. 1300–1302.
- Tilman D., Lehman C.L., Thomson K.T. 1997 b. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 94. N. 1857–1861.
- Tilman D., Lehman C.L., Bristow C.E. 1998. Diversity– stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? // *The Am. Nat.* V. 151. P. 277–282.
- Tilman D., Reich P.B., Knops J., Wedin D., Mielke T., Lehman C. 2001. Diversity and productivity in a longterm grassland experiment // *Science*. V. 294. P. 843–845.
- Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P. 2002. Plant diversity and composition: effects on productivity and nutrient dynamics of experimental grasslands // *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. Eds.: Loreau M., Naeem S., Inchausti P. Oxford University Press, Oxford, UK. P. 21–35.
- Tilman D., Reich P.B., Knops J.M.H. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment // *Nature*. V. 441. P. 629–632.
- Tittensor D.P., Mora C., Jetz W., Lotze H.K., Ricard D., Berghé E.V., Worm B. 2010. Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa // *Nature*. V. 466. P. 1098 – 1101.
- Tiunov A.V., Scheu S. 2005. Facilitative interactions rather than resource partitioning drive diversity-functioning relationships in laboratory fungal communities // *Ecology Letters*. V. 8. N. 6. P. 618–625.
- Turner J.R.G. 2004. Explaining the global biodiversity gradient: energy, area, history and natural selection // *Basic and Applied Ecology*. V. 5. P. 435–448.
- Tylianakis J.M., Rand T.A., Kahmen A., Klein A.-M., Buchmann N., Perner J., Tscharnkte T. 2008. Resource heterogeneity moderates the biodiversity-function relationship in real world ecosystems // *PLoS Biol.* V. 6. N. 5: e122. P. 0947 – 0956.

- Valdivia N., Molis M. 2009. Observational evidence of a negative biodiversity–stability relationship in intertidal epibenthic communities // *Aquatic biology*. V. 4. P. 263–271.
- Valone T.J.; Hoffman C.D. 2003 a. Population stability is higher in more diverse annual plant communities // *Ecology Letters*. V. 6. N. 2. P. 90–95.
- Valone T.J., Hoffman C.D. 2003 b. A mechanistic examination of diversity–stability relationships in annual plant communities // *Oikos*. V. 103. N. 3. P. 519–527.
- Van Ruijven J., Berendse F. 2007. Contrasting effects of diversity on the temporal stability of plant populations // *Oikos*. V. 116. P. 1323–1330.
- Van Valen L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche // *The Am. Nat.* V. 99. N. 908. P. 377 – 389.
- Vazquez D.P., Stevens R.D. 2004. The latitudinal gradient in niche breadth: concepts and evidence // *The Am. Nat.* V. 164. N. 3. P. E1–E19.
- Vellend M. 2004. Parallel effects of land-use history on species diversity and genetic diversity of forest herbs // *Ecology*. V. 85. N. 11. P. 3043–3055.
- Vellend M. 2005. Species diversity and genetic diversity: parallel processes and correlated patterns // *The Am. Nat.* V. 166. N. 2. P. 199 – 215.
- Vellend M., Geber M.A. 2005. Connections between species diversity and genetic diversity // *Ecology Letters*. V. 8. P. 767–781.
- Vermeij G.J. 2005. From phenomenology to first principles: toward a theory of diversity // *Proceedings of the California Academy of Sciences*. Ser. 4. V. 56. N.2. Suppl. I. P. 12–23.
- Vila M., Inchausti P., Vayreda J., Barrantes O., Gracia C., Ibanez J.J., Mata T. 2005. Confounding factors in the observed productivity–diversity relationship in forests // *Forest Diversity and Function Temperate and Boreal Systems*. Eds.: Scherer-Lorenzen M., Korner Ch., Schulze E.-D. *Ecological Studies*. V. 176. Springer-Verlag Berlin-Heidelberg. P. 65 – 86.
- Vila M., Vayreda J., Comas L., Ibanez J.J., Mata T., Obon B. 2007. Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests // *Ecology Letters*. V. 10. P. 241–250.
- Vilarroya O. 2002. “Two” many optimalities // *Biology and Philosophy*. V. 17. P. 251–270.
- Volkov I., Banavar J.R., Hubbell S.P., Maritan A. 2007. Patterns of relative species abundance in rainforests and coral reefs // *Nature*. V. 450. N. 7166. P. 45–49.
- Vyverman W., Verleyen E., Sabbe K., Vanhoutte K., Sterken M., Hodgson D.A., Mann D.G., Juggins S., Van de Vijver B., Jones V., Flower R., Roberts D., Chepurnov V.A., Kilroy C., Vanormelingen P., De Wever A. 2007. Historical processes constrain patterns in global diatom diversity // *Ecology*. V. 88. N. 8. P. 1924–31.
- Waide R.B., Willig M.R., Steiner C.F., Mittelbach G., Gough L., Dodson S.I., Juday G.P., Parmenter R. 1999. The relationship between productivity and species richness // *Annual Review of Ecology and Systematics*. V. 30. P. 257–300.

- Wagensberg J., Valls J. 1987. The [extended] maximum entropy formalism and the statistical structure of ecosystems // *Bulletin of Mathematical Biology*. V. 49. N. 5. P. 531-538.
- Wagner P.J., Kosnik M.A., Lidgard S. 2006. Abundance distributions imply elevated complexity of post-paleozoic marine ecosystems // *Science*. V. 314. P. 1289-1292.
- Walker B.H. 1992 Biodiversity and ecological redundancy // *Conservation Biology*. V. 6. P. 18-23.
- Walker B., Kinzig A., Langridge J. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species // *Ecosystems*. V. 2. P. 95-113.
- Wardle D.A. 1999. Is "sampling effect" a problem for experiments investigating biodiversity-ecosystem function relationships? // *Oikos*. V. 87. P. 403-407.
- Wardle D. A. 2001. Experimental demonstration that plant diversity reduces invasibility: evidence of a biological mechanism or a consequence of sampling effect? // *Oikos*. V. 95. P. 161-170.
- Wardle D.A., Bonner K.I., Barker G.M., Yeates G.W., Nicholson K.S., Bardgett R.D., Watson R.N., Ghani A. 1999. Plant removals in perennial grassland: vegetation dynamics, decomposers, soil biodiversity, and ecosystem properties // *Ecological Monographs*. V. 69. P. 535-568.
- Wardle D.A., Huston M.A., Grime J.P., Berendse F., Garnier E., Laurenroth W.K., Setälä H., Wilson S.D. 2000. Biodiversity and ecosystem function: an issue in ecology // *Bulletin of the Ecological Society of America*. V. 81. P. 235-239.
- Wei X., Jiang M. 2011. Contrasting relationships between species diversity and genetic diversity in natural and disturbed forest tree communities // *New Phytologist*. V. 193. N. 3. P. 779-786.
- Weir J.T., Schluter D. 2007. The Latitudinal Gradient in Recent Speciation and Extinction Rates of Birds and Mammals // *Science*. V. 315. P. 1574-1576.
- Weis J.J., Madrigal D.S., Cardinale B.J. 2008. Effects of Algal Diversity on the Production of Biomass in Homogeneous and Heterogeneous Nutrient Environments: A Microcosm Experiment // *PLoS ONE*. V. 3. N. 7. e2825. 8 p.
- Weitz J.S., Rothman D.H. 2003. Scale-dependence of resource-biodiversity relationships // *Journal of Theoretical Biology*. V. 225. P. 205-214.
- Werner T.K., Sherry T.W. 1987. Behavioral feeding specialization in *Pinaroloxias inornata*, the "Darwin's Finch" of Cocos Island, Costa Rica // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 84. P. 5506-5510.
- Whitacre J.M., Atamas S.P. 2011. The diversity paradox: how nature resolves an evolutionary dilemma // Cornell University Library. Conference paper. <http://arxiv.org/ftp/arxiv/papers/1112/1112.3115.pdf>.
- Whitlock R., Grime J.P., Booth R., Burke T. 2007. The role of genotypic diversity in determining grassland community structure under constant environmental conditions // *Journal of Ecology*. V. 95. P. 895-907.
- Whitham T.G., Bailey J.K., Schweitzer J.A., Shuster S.M., Bangert R.K., LeRoy C.J., Lonsdorf E.V., Allan G.J., DiFazio S.P., Potts B.M., Fischer D.G., Gehring C.A.,

- Lindroth R.L., Marks J.C., Hart S.C., Wimp G.M., Wooley S.C. 2006. A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems // *Nature Reviews Genetics*. V.7. P. 510-523.
- Whitman D.W., Agrawal A.A. 2009. What is phenotypic plasticity and why is it important? // *Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanisms and Consequences*. Eds.: Whitman D.W., Ananthakrishnan T.N. Science Publishers. P. 1-63.
- Whittaker R.J., Willis K.J., Field R. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity // *Journal of Biogeography*. V. 28. P. 453-470.
- Whittaker R.J., Nogues-Bravo D., Araujo M.B. 2007. Geographical gradients of species richness: a test of the water-energy conjecture of Hawkins et al. (2003) using European data for five taxa // *Global Ecology and Biogeography*. V. 16. P. 76 – 89.
- Whittaker R.J. 2010. Meta-analyses and mega-mistakes: calling time on meta-analysis of the species richness – productivity relationship // *Ecology*. V. 91. P. 2522–2533.
- Willig M.R., Kaufman D.M., Stevens R.D. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale and synthesis // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. V. 34. P. 273 – 309.
- Willi Y., Van Buskirk J., Hoffmann A.A. 2006. Limits to the adaptive potential of small populations // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. V. 37. P. 433–458.
- Wilson J.B. 1990. Mechanisms of species coexistence: twelve explanations for Hutchinson's "paradox of the nplanton": evidence from New Zealand plant communities // *New Zealand Journal of Ecology*. V. 13. N. 1. P. 17-42.
- Wilson J.B. 1994. The intermediate disturbance hypothesis of species coexistence is based on pathc dynamics // *New Zealand Journal of Ecology*. V. 18. N. 2. P. 176-181.
- Wirth C. 2005. Fire regime and tree diversity in boreal forests: implications for the carbon cycle // *Forest Diversity and Function Temperate and Boreal Systems*. Eds.: Scherer-Lorenzen M., Korner Ch., Schulze E.-D. Ecological Studies. V. 176. Springer-Verlag. Berlin - Heidelberg. P. 309 – 346.
- Witman J.D., Etter R.J., Smith F. 2004. The relationship between regional and local species diversity in marine benthic communities: A global perspective // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 101. N. 44. P. 15664–15669.
- Witman J.D., Cusson M., Archambault P., Pershing A.J., Mieszkowska N. 2008. The relation between productivity and species diversity in temperate-Arctic marine ecosystems // *Ecology*. V. 89. N. 11. Suppl. P. S66-80.
- Worm B., Lotze H.K., Hillebrand H., Sommer U. 2002. Consumer versus resource control of species diversity and ecosystem functioning // *Nature*. V. 417. P. 848–851.
- Worm B., Barbier E.B., Beaumont N., Duffy J.E., Folke C., Halpern B.S., Jackson J.B.C., Lotze H.K., Micheli F., Palumbi S.R., Sala E., Selkoe K.A., Stachowicz J.J., Watson R. 2006. Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services // *Science*. V. 314. P. 787-790.

- Worm B., Duffy J.E. 2003. Biodiversity, productivity and stability in real food webs // Trends in Ecology and Evolution. V. 12. N 12. P. 628-632.
- Worm B., Hilborn R., Baum J.K., Branch T.A., Collie J.S., Costello C., Fogarty M.J., Fulton E.A., Hutchings J.A., Jennings S., Jensen O.P., Lotze H.K., Mace P.M., McClanahan T.R., Minto C., Palumbi S.R., Parma A.M., Ricard D., Rosenberg A.A., Watson R., Zeller D. 2009. Rebuilding global fisheries // Science. V. 325. P. 578 – 585.
- Wright D.H. 1983 Species–energy theory: an extension of species–area theory // Oikos. V. 41. P. 496–506.
- Wright S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence // Oecologia. V. 130. N. 1. P. 1–14.
- Yachi S., Loreau M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment. The insurance hypothesis // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 96. P. 1463–8.
- Yu-shi M., Datong N., Guang X., Hongchang W., Smil V. 1997. An assessment of the economic losses resulting from various forms of environmental degradation in china. Cambridge: American Academy of Arts and Sciences and the University of Toronto. (<http://www.library.utoronto.ca/pcs/state/china.htm>).
- Zavaleta E.S., Pasari J.R., Hulvey K.B., Tilman G.D. 2010. Sustaining multiple ecosystem functions in grassland communities requires higher biodiversity // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 107. P. 1443–1446.
- Zhou Z., Sun O.J., Huang J., Gao Y., Han X. 2006. Land use affects the relationship between species diversity and productivity at the local scale in a semi-arid steppe ecosystem // Functional Ecology. V. 20. P. 753–762.

- Worm B., Duffy J.E. 2003. Biodiversity, productivity and stability in real food webs // Trends in Ecology and Evolution. V. 12. N 12. P. 628-632.
- Worm B., Hilborn R., Baum J.K., Branch T.A., Collie J.S., Costello C., Fogarty M.J., Fulton E.A., Hutchings J.A., Jennings S., Jensen O.P., Lotze H.K., Mace P.M., McClanahan T.R., Minto C., Palumbi S.R., Parma A.M., Ricard D., Rosenberg A.A., Watson R., Zeller D. 2009. Rebuilding global fisheries // Science. V. 325. P. 578 – 585.
- Wright D.H. 1983 Species–energy theory: an extension of species–area theory // Oikos. V. 41. P. 496–506.
- Wright S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence // Oecologia. V. 130. N. 1. P. 1–14.
- Yachi S., Loreau M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment. The insurance hypothesis // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 96. P. 1463–8.
- Yu-shi M., Datong N., Guang X., Hongchang W., Smil V. 1997. An assessment of the economic losses resulting from various forms of environmental degradation in china. Cambridge: American Academy of Arts and Sciences and the University of Toronto. (<http://www.library.utoronto.ca/pcs/state/china.htm>).
- Zavaleta E.S., Pasari J.R., Hulvey K.B., Tilman G.D. 2010. Sustaining multiple ecosystem functions in grassland communities requires higher biodiversity // Proc. Natl Acad. Sci. USA. V. 107. P. 1443–1446.
- Zhou Z., Sun O.J., Huang J., Gao Y., Han X. 2006. Land use affects the relationship between species diversity and productivity at the local scale in a semi-arid steppe ecosystem // Functional Ecology. V. 20. P. 753–762.

Научное издание

Букварева Е.Н., Алещенко Г.М.

ПРИНЦИП ОПТИМАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ БИОСИСТЕМ

Москва: КМК, 2013. 522 с.

Отпечатано в ООО «Галлея-Принт»

Москва, ул. 5-я Кабельная, 2б

Подписано в печать 09.04.2013.

Формат 60х90/16. Объем 32.6 усл.печ.л. Бум. офсетная.

Тираж 150 экз.

