

За исключением краткого рассмотрения биомов в гл. 3, до сих пор мы касались только экологии особей и популяций. В этой главе речь пойдет об экологии сообществ. Подобно тому как популяции обладают свойствами, выходящими за пределы свойств отдельных составляющих их особей, так и сообщества имеют структуру и свойства, которых нет у популяций. Например, в число показателей, характеризующих сообщество, входят: трофическая структура, скорость фиксации энергии и поток энергии, эффективность, устойчивость, разнообразие, распределение относительной значимости видов, структура гильдий, стадии сукцессии и т. д. Кроме того, эти особенности сообществ оказывают глубокое влияние на живущие в них организмы. Структура сообщества связана с совокупностью разнообразных отношений и способов взаимодействия его членов, а также со свойствами, вытекающими из этих взаимодействий. Необычная сложность большинства экосистем затрудняет их изучение, но вместе с тем и бросает вызов ученым. Понятие сообщества как такового абстрактно. Сообщества редко имеют четкие границы и почти всегда незаметно переходят одно в другое. Однако если считать экосистему «открытой», а не «закрытой» и принимать, что через нее проходит непрерывный поток вещества, энергии и организмов, эту трудность можно частично преодолеть и тем самым сделать понятие сообщества более полезным. Итак, сообщества изменяются во времени и пространстве, а картина, нарисованная в настоящей главе, представляет собой мгновенный снимок сравнительно ограниченной части большого сообщества.

ПИЩЕВЫЕ СЕТИ И ТРОФИЧЕСКИЕ УРОВНИ

Любое сообщество можно представить в виде *пищевой сети*, которая попросту является схемой всех трофических связей между видами, входящими в его состав. Пищевая сеть обычно состоит из нескольких *пищевых цепей*, каждая из которых является отдельным ее каналом. Направление потока вещества и энергии между видами может быть изображено стрелками, как на рис. 8.1. В полной схеме пищевой сети должны присутствовать величины скоростей потока энергии между различными популяциями, входящими в состав сообщества.

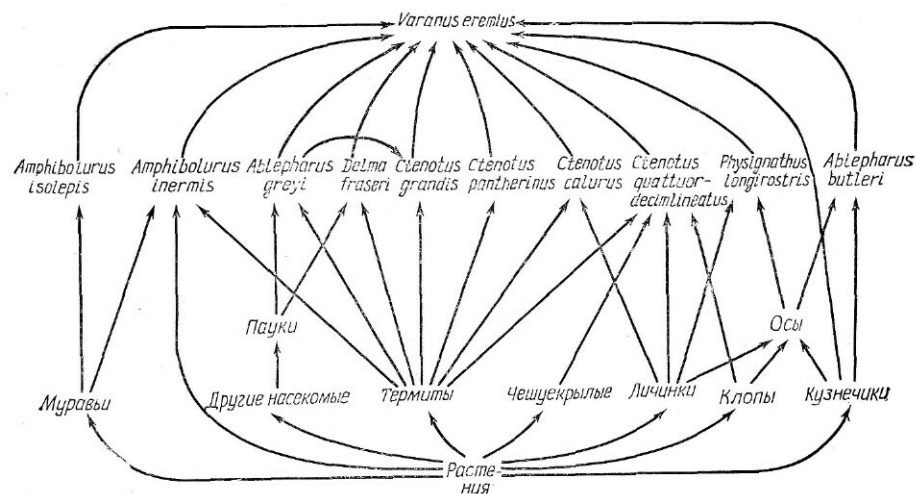


Рис. 8.1. Часть пищевой сети австралийской песчаной пустыни. Хищник высшего порядка, варан *Varanus eremius*, питается кузнечиками и десятью видами ящериц, в диетах которых преобладают различные членистоногие и растения. Для более подробной схемы типы пищи следует разбить на виды и для каждого звена указать фактическую скорость потока энергии.

Первый трофический уровень представлен первичными продуцентами, или *автотрофами*; к ним относятся зеленые растения, которые способны использовать солнечный свет для образования химических соединений, богатых энергией. Первичные продуценты — это весьма важная часть сообщества, потому что практически все остальные организмы, входящие в его состав, прямо или косвенно зависят от снабжения энергией, запасенной растениями. Помимо первичных продуцентов в состав сообщества входят *гетеротрофы*, которые представлены *консументами* и *деструкторами*. Второй трофический уровень образуют травоядные животные, называемые *первичными консументами*. Плотоядных, которые питаются травоядными, называют *вторичными консументами* или *первичными хищниками*; они находятся на третьем трофическом уровне. Хищники, питающиеся первичными хищниками, в свою очередь образуют четвертый трофический уровень и называются *третичными консументами* или *вторичными хищниками*. Точно так же животные, потребляющие вторичных хищников, называются *четвертичными консументами* или *третичными хищниками*, и т. д. Поскольку многие животные всеядны и питаются как растениями, так и животными, т. е. одновременно получают энергию с нескольких разных трофических уровней, их невозможно отнести к определенному уровню. Обычно считают, что такие организмы представляют сразу несколько трофических уровней, а их участие в каждом уровне пропорционально составу их диеты. В исследо-

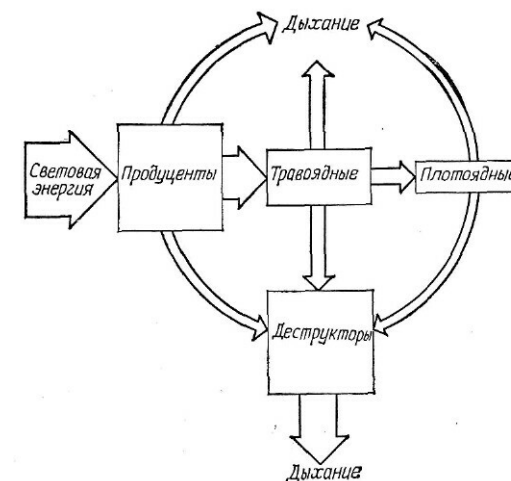


Рис. 8.2. Блоковая модель трофических уровней гипотетического сообщества. Стрелки указывают направление потока энергии. Их ширина пропорциональна скорости переноса энергии между отдельными частями этой системы.

ваниях структуры сообществ понятие трофического уровня оказалось чрезвычайно полезной абстракцией. Оно облегчает изучение потока вещества и энергии через сообщество и подчеркивает различия между взаимодействиями, которые протекают внутри трофических уровней и между ними.

Другой способ удобного схематического изображения главных составных частей экосистемы показан на рис. 8.2. Здесь каждый трофический уровень рассматривается как «блок», а стрелки по-прежнему обозначают направление потока вещества и энергии. Многие вещества, включая те, которые содержат кальций, углерод, азот и фосфор, перемещаются от одного блока к другому по мере того, как организмы, находящиеся на более высоких трофических уровнях, поедают других, находящихся на низших уровнях, и в конечном счете возвращаются в абиотический «фонд питательных веществ», где они снова могут быть использованы первичными продуцентами. Подобные перемещения вещества в экосистемах называются *круговоротом* (рис. 8.3). Важным компонентом любой экосистемы являются деструкторы, или *редуценты*, функция которых — возврат элементов в фонд питательных веществ. Если вещества непрерывно циркулируют по разным блокам экосистемы и всегда могут снова войти в круговорот, то энергия может быть использована только один раз. Поэтому существование всех экосистем зависит от постоянного притока энергии (см. также с. 300—302).

МАТРИЦА СООБЩЕСТВА

Таблица чисел, образующих строки и столбцы, называется матрицей. Основываясь на уравнениях конкуренции Лотки—Вольтерра, Левине (Levins, 1968) сформулировал понятие альфа-

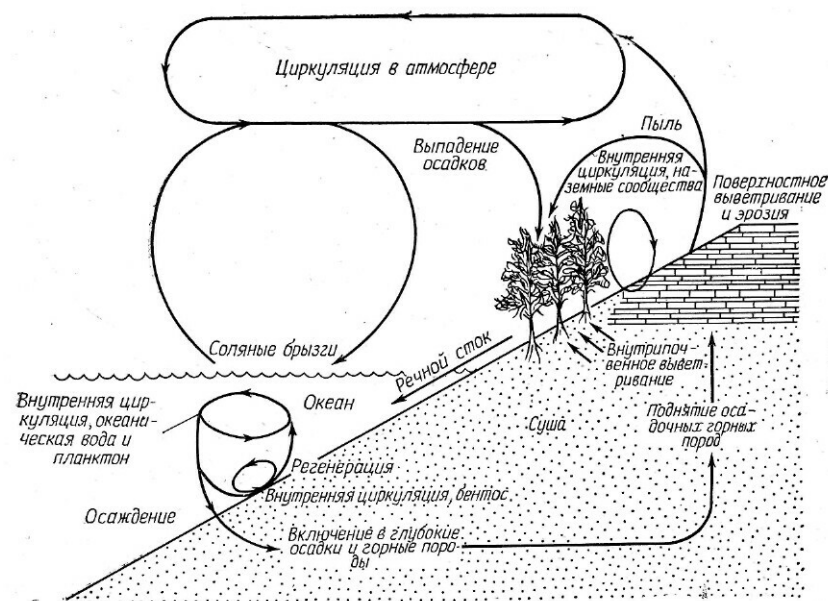


Рис. 8.3. Биогеохимический круговорот: схематически изображены основные пути перемещения кальция. Сходным образом внутри экосистем и между ними циркулируют многие другие вещества. (Из Whittaker, 1970. Communities and Ecosystems. Перепечатано с разрешения Macmillan Publishing Co. Inc. Авторское право Robert H. Whittaker, 1970.)

матрицы, или (в более широком смысле) матрицы сообщества. Для совокупности n видов матрицей сообщества будет матрица $n \times n$, которая содержит элементы, характеризующие взаимодействие видов любой пары. На рис. 8.4 приведена матрица сообщества, которая отражает трофические связи десяти гипотетических видов, объединенных в одну пищевую сеть, как показано на схеме. Величины α_{ij} и α_{ji} для пар конкурирующих видов имеют положительный знак, т. е. они показывают, что каждая популяция подавляет рост другой. Значения величин α отражают интенсивность конкурентного подавления, которое не обязательно одинаково у обоих членов пары и не обязательно имеет противоположную направленность. Связь хищник—жертва обозначена величинами α_{ij} и α_{ji} с разными знаками; для хищника связь благоприятна, а для жертвы неблагоприятна. На степень благоприятствования или вреда по-прежнему указывают значения α . Таким образом, если α_{ij} имеет знак минус, а α_{ji} — знак плюс, это значит, что вид i питается видом j . Мутуалистические связи представлены парами отрицательных значений α . Следовательно, характер расположения знаков в матрице точно определяет трофическую структуру сообщества.



		Виды, оказывающие влияние									
		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
Виды, подверженные влиянию	A	1	—	—	0	—	0	0	0	0	0
	B	+	1	+	—	—	0	0	—	0	0
	C	+	+	1	0	—	—	0	0	0	0
	D	0	+	0	1	+	+	α_{DG}	—	0	0
	E	+	+	+	+	1	+	—	—	—	0
	F	0	0	+	+	+	1	0	0	—	—
	G	0	0	0	α_{GD}	+	0	1	+	+	+
	H	0	+	0	+	+	0	+	1	+	+
	I	0	0	0	0	+	+	+	+	1	+
	J	0	0	0	0	0	+	+	+	+	1

Рис. 8.4. Матрица гипотетического сообщества, состоящего из 10 видов. Приведены только знаки α и учтены только прямые взаимодействия внутри трофических уровней и между ними. Предполагается, что все члены данного уровня конкурируют. Для простоты взаимодействия высокого порядка не рассматриваются, например влияние защитных приспособлений растения на плотоядное животное, опосредованное травоядными, или аналогичное косвенное влияние хищника на растения. (Можно построить и такую матрицу, которая показывает итоговое влияние каждого вида на остальные виды сообщества.) Два элемента матрицы выделены — значение для вида D (хищника) и соответствующее значение для вида G (жертвы). Обратите внимание, что α_{DG} имеет знак минус, а α_{GD} — знак плюс. Матрицу сообщества можно составить и на основе величин чувствительности видовой популяции к изменениям плотности других популяций, используя частные производные. В последнем случае знаки заменяются на противоположные.

Большое число эффективных измерений ниш в конкурентных сообществах означает уменьшение числа недиагональных элементов, равных нулю, и усиление диффузной конкуренции (возрастает «связность» сообщества). Кроме того, матрица сообщества содержит информацию о структуре гильдий, так как те группы видов, в которых взаимодействие сильно, характеризуются высокими величинами α , и наоборот (см. также с. 274—275).

Польза идеи матрицы сообщества состоит в том, что она позволяет легче представить себе и выразить количественно взаимодействия между членами любого сообщества. Понятие матрицы сообщества практически не зависит от уравнений конкуренции Лотки — Вольтерра, поскольку его можно одинаково хорошо сформулировать, исходя из чувствительности плотности популяции каждого вида к изменениям плотности другого вида (принятие этого условия требует изменить все знаки матрицы на противоположные; см. также с. 220—221). Впрочем, один вид может влиять на другой одновременно и в положительном направлении и в отрицательном, а в матрице соответствующий коэффициент отражает общий итог. По традиции так сложилось, что значения а в матрице сообщества обозначают только *прямое* влияние видов пары друг на друга; однако также просто можно построить совершенно аналогичную матрицу *итоговых* влияний во всех парах. Такие матрицы помогут выяснить многие неизвестные аспекты структуры сообщества. Например, два конкурирующих вида фактически могут быть связаны мутуалистическими отношениями, если каждый из них достаточно сильно понижает плотность конкурентов своего партнера. Фактически а не являются ни константами, ни независимыми переменными, но меняются во времени и пространстве, а также в зависимости от состава сообщества. Тем не менее представление о постоянно изменяющейся матрице сообщества — это чрезвычайно полезная абстракция, которая поможет нам понять, что в действительности происходит в сложном реальном сообществе.

ПРИНЦИПЫ ТЕРМОДИНАМИКИ

Важным аспектом экологии сообществ являются энергетические взаимоотношения между видами. Но прежде чем перейти к изучению энергетики сообществ, нам необходимо рассмотреть некоторые основы термодинамики.

Всем организмам для существования и воспроизведения требуется энергия, а единственный источник практически всей энергии на Земле — Солнце. Можно считать, что Земля «питается» лучистой энергией Солнца. Но 99% падающего солнечного излучения (а, возможно, даже и больше) не используется организмами и теряется в виде тепла и теплоты испарения. Только около 1% улавливается растениями при фотосинтезе и запасается в виде химической энергии. Кроме того, количество поступающей солнечной энергии сильно различается в разных точках земной поверхности и зависит от времени (см. гл. 2 и 3).

Физика и химия дали нам два фундаментальных закона термодинамики, которым подчиняются *все* формы вещества и энергии, включая живые организмы. Первый закон, закон сохранения вещества и энергии, утверждает, что вещество и энергия не исче-

зают и не создаются вновь. Они могут преобразовываться, а энергия может переходить из одной формы в другую, но общая сумма эквивалентных количеств вещества и энергии должна оставаться постоянной. Свет переходит в тепло, кинетическую энергию и (или) потенциальную энергию. В любой момент времени энергия преобразуется из одного вида в другой; часть ее выделяется в виде тепла, которое представляет собой наиболее беспорядочную форму ее существования. Единственный путь преобразования энергии со 100%-ной эффективностью — это переход ее в тепло, или горение. Сжигание навесок высушенных организмов в «калориметрических бомбах» — широко распространенный метод определения количества энергии, запасенной в тканях (Paine, 1971). Энергию можно измерять в разнообразных единицах, например эргах или джоулях, но в экологии общим знаменателем является тепловая энергия, которая выражается в калориях.

Второй закон термодинамики утверждает, что все виды энергии, будь то световая, потенциальная, химическая, кинетическая или любая другая энергия, спонтанно стремятся перейти в менее организованную и более беспорядочную форму. Этот закон иногда называют законом «возрастания энтропии». Предположим, я подогреваю сковороду, чтобы приготовить яичницу. После завтрака сковорода остается на плите. Поначалу тепловая энергия сконцентрирована у сковороды. По сравнению с остальной частью комнаты эту энергию нельзя назвать беспорядочной. На следующее утро сковорода остынет до температуры воздуха, а тепловая энергия рассеется по всей комнате, и ее нельзя уже больше использовать для приготовления еды. Система, состоящая из сковороды, комнаты и тепла, пришла в равновесие, стала менее упорядоченной и характеризуется возросшей энтропией. Если в ней нет постоянно действующего внешнего источника энергии, например газовой или электрической плиты, который поддерживал бы неустойчивое состояние, рассеяние энергии приведет к равновесию, характеризующемуся полным беспорядком. То же самое справедливо в отношении всех видов энергии. Теоретически из этого закона следует, что в отдаленном будущем наша Солнечная система, а может быть, и вся Вселенная превратятся в совершенно беспорядочный набор молекул и в тепло.

Жизнь иногда называют «отрицательной энтропией» потому, что организмы способны поддерживать сложную структуру, несмотря на влияние своего окружения. Но так же как и любые другие системы, состоящие из вещества и энергии, они подчиняются второму закону и вынуждены постоянно работать, создавая и поддерживая упорядоченные ансамбли вещества и энергии. Этот процесс требует энергии, и организмы получают ее от гаснущего Солнца (которое тоже подчиняется второму закону термодинамики и стремится к неупорядоченному состоянию), чтобы противостоять второму закону в своих собственных тканях, создавая порядок из

беспорядка. Где бы мы ни находили живые растения или животных, мы всегда найдем здесь же источник энергии. Ни один организм не может долго просуществовать без непрерывного притока энергии. Опять-таки «отрицательная энтропия» имеется только *внутри* организмов, а совокупность энергетических взаимоотношений в Солнечной системе подчиняется второму закону термодинамики, т. е. вся система непрерывно теряет упорядоченность.

ПИРАМИДЫ ЭНЕРГИИ, ЧИСЛЕННОСТЕЙ И БИОМАССЫ

Чем выше трофический уровень, тем меньше скорость потока энергии через него. Объясняется это несколькими причинами. Поскольку эффективность переноса энергии никогда не бывает равной 100%, не вся энергия, содержащаяся в любом данном пищевом объекте, доступна хищнику. Часть ее теряется во время превращения тканей жертвы в ткани хищника, а часть вообще не ассимилируется и проходит через кишечный тракт хищника в неизменном виде, а затем разлагается редуцентами. Эффективность переноса вещества и энергии от жертвы к хищнику нередко бывает ослаблена выработанной жертвой тактикой избегания хищника, например химической защитой растений. Помимо этого, каждая организменная единица (и трофический уровень) тратит часть поступающей энергии на собственные нужды, еще более уменьшая количество энергии, доступной для более высоких трофических уровней. Наконец, при равновесии вся энергия, усвоенная первичными продуцентами, должна быть истрачена и рассеяна в пространстве в виде тепла, т. е. количество энергии, поступившей в систему, должно быть уравновешено количеством, покинувшим систему.

Падение скорости потока энергии при переходе с одного трофического уровня на другой определяет многие свойства сообщества, в том числе общее количество этих уровней и соотношение хищников и жертв. После приведения данных к общим единицам площади и времени экологи подсчитали, что на любой данный трофический уровень поступает примерно 10–20% энергии предыдущего уровня. Следовательно, из 1000 кал, получаемых первичными продуцентами, вторичным хищникам, отделенным тремя трофическими уровнями, достанется лишь небольшая часть. Последствием такого быстрого уменьшения количества энергии является тот факт, что численность животных высоких трофических уровней обычно гораздо меньше, чем животных низких уровней. Кроме того уменьшение количества энергии ставит верхний предел возможному числу трофических уровней, которое обычно равно 5–6.

Удобным способом выражения энергетической структуры сообщества является *пирамида энергии*, которая строится на основе данных по скоростям потока энергии между разными трофическими

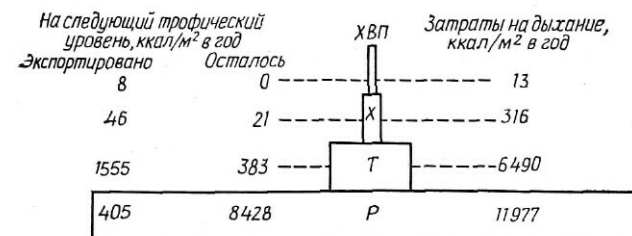


Рис. 8.5. Пирамида энергии для Силвер-Спрингс, Флорида. *P* — растения, *T* — травоядные, *X* — хищники, *XВП* — хищники высшего порядка. (Из Phillipson, 1966 по Odum.)

ми уровнями (рис. 8.5). Из законов термодинамики и упомянутых выше соображений следует, что пирамида энергии никогда не может быть перевернутой, т. е. с увеличением номера трофического уровня поток энергии через уровень всегда должен уменьшаться.

Пирамида численностей и *пирамида биомассы* дают нам еще два типа экологических «пирамид». Они строятся на основе мгновенных измерений, а не скоростей и не содержат размерности времени (единицы пирамиды энергии — это ккал/м² в год, единицы пирамиды численностей — это число особей/м², а единицы пирамиды биомассы — это г/м²). Пирамида численности отражает плотность особей на каждом трофическом уровне, пирамида биомассы — биомассу (обычно измеренную в граммах сухого веса) на 1 м² или на 1 м³. Пирамиды численности и биомассы характеризуют только *урожай на корню* на данном трофическом уровне (количество в определенный момент), но не скорость оборота. Из-за отсутствия размерности времени эти пирамиды могут быть перевернутыми, т. е. низкие трофические уровни могут иметь меньшую плотность и (или) биомассу, чем высокие. Например, на одном дереве может жить множество насекомых (перевернутая пирамида численности); точно так же высокая скорость оборота дает возможность жертвам, имеющим низкую биомассу, снабжать пищей хищников, имеющих высокую биомассу, но низкую скорость оборота. Подобная перевернутая пирамида биомассы свойственна многим водным экосистемам, в которых первичные продуценты

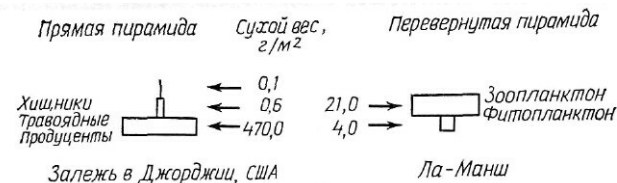


Рис. 8.6. Прямая и перевернутая пирамиды биомассы. (Из Phillipson, 1966 по Odum.)

(фитопланктонные водоросли) невелики по размерам и быстро делятся, а потребляющие их зоопланктеры крупнее и живут дольше (рис. 8.6).

ПОТОК ЭНЕРГИИ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА

Содержание энергии на данном трофическом уровне в любой момент времени (т. е. урожай на корню, выраженный в единицах энергии) обычно обозначают заглавной буквой лямбда Λ с символом соответствующего трофического уровня: Λ_1 — первичные продуценты, Λ_2 — травоядные, Λ_3 — первичные хищники и так далее. Скорость потока энергии между трофическими уровнями обозначают строчными буквами λ_{ij} , где i — уровень, на который энергия поступает, а j — уровень, с которого она передается. Нулевые индексы характеризуют внешнюю по отношению к системе среду, а 1, 2, 3 и т. д. — номера трофических уровней.

С помощью этой символики экосистему можно представить в виде блоковой модели, как это изображено на рис. 8.7. В условиях равновесия количество энергии, содержащееся в каждом блоке (на каждом трофическом уровне), должно быть постоянным, что в свою очередь требует, чтобы скорость притока энергии в каждый блок была в точности равна скорости выхода энергии из блока. В условиях равновесия ($d\Lambda_i/dt=0$ для всех i) поток энергии в системе, изображенной на рисунке, можно описать с помощью нескольких простых уравнений (слева от знаков равенства — скорость притока, а справа — скорость оттока):

$$\begin{aligned}\lambda_{10} &= \lambda_{01} + \lambda_{02} + \lambda_{03} + \lambda_{04}, \\ \lambda_{10} &= \lambda_{21} + \lambda_{01} + \lambda_{41}, \\ \lambda_{21} &= \lambda_{32} + \lambda_{02} + \lambda_{42}, \\ \lambda_{32} &= \lambda_{03} + \lambda_{43}, \\ \lambda_{41} + \lambda_{42} + \lambda_{43} &= \lambda_{04}.\end{aligned}$$

Скорость усвоения энергии растениями (λ_{10}) по подсчетам составляет только 1 % всей солнечной энергии, достигающей поверхности Земли. Эта скорость потребления солнечной энергии первичными продуцентами (λ_{10}) называется валовой продуктивностью. Обычно ее выражают в $\text{кал}/\text{м}^2$ в год, что представляет собой валовую годовую продукцию (ВГП). Поскольку растения расходуют некоторое количество энергии в процессе дыхания (λ_{01}), только часть годовой валовой продукции доступна животным и деструкторам. Эта часть (λ_{21}) плюс энергия, потребляемая деструкторами (λ_{41}), называется чистой продуктивностью или (выраженная на единицу поверхности в год) чистой годовой продукцией (ЧГП). Чистая продукция может быть значительно меньше валовой; в некоторых дождевых тропических лесах растения тратят на дыхание 75–80% валовой продукции. В листопадных лесах умеренной

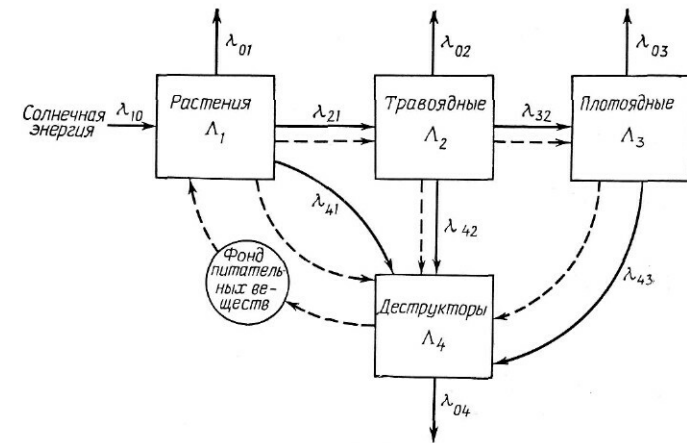


Рис. 8.7. Блоковая модель экосистемы. Поток энергии показан сплошными стрелками, а поток вещества — прерывистыми (см. текст).

зоны на дыхание приходится 50–75% валовой первичной продукции, а во многих других сообществах — 25–50%. Уиттэкер (Whittaker, личное сообщение) подсчитал, что животные-консументы фактически потребляют примерно 7% растительной пищи суши, а остальная часть чистой первичной продукции потребляется деструкторами. Эффективность переноса энергии с одного трофического уровня на другой, более высокий, скажем с уровня i на уровень j , можно считать равной $\lambda_{ji}/\lambda_{ih}$, где $j=i+1$, а $h=i-1$. Следовательно, отношение $\lambda_{21}/\lambda_{10}$ есть мера эффективности передачи усвоенной первичными продуцентами солнечной энергии на уровень травоядных и, косвенно, на более высокие уровни консументов. Обычно оценки эффективности переноса энергии с предыдущего трофического уровня на последующий составляют от 5 до 30%, а приемлемые средние величины лежат в пределах 10–15% (Slobodkin, 1960, 1962).

Для некоторых природных сообществ были построены схемы потока энергии (рис. 8.8 и 8.9). По этим рисункам видно, что в энергетике экологических систем хищники играют сравнительно небольшую роль, деструкторы же имеют большое значение, особенно в наземных экосистемах, где большая часть первичной продукции не потребляется травоядными, а падает на землю в виде отмерших листьев и других частей растений. И действительно, в некоторых сообществах деструкторы могут перерабатывать до 90% чистой годовой продукции. При изучении сообществ экологов в настоящее время интересует главным образом поток энергии и эффективность ее переноса в природных экосистемах, поскольку в области экологической энергетики остается еще много неясного.

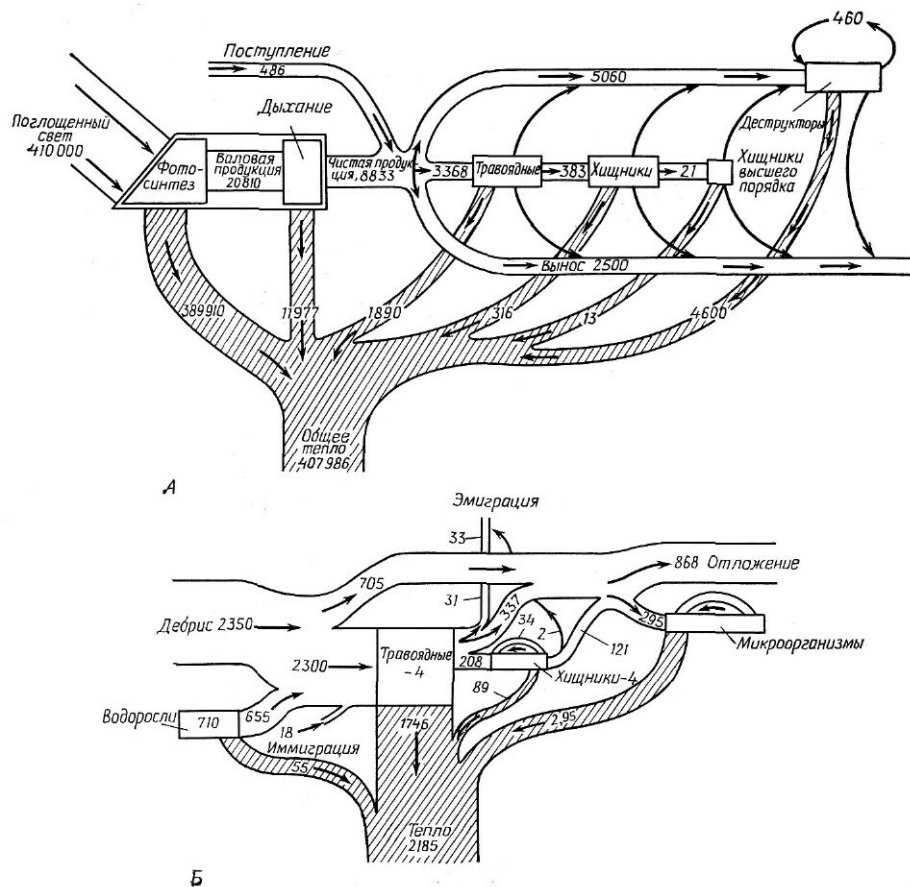


Рис. 8.8. Две схемы потока энергии в реальных сообществах: А — Силвер-Спрингс, Флорида; Б — Рут-Спрингс, Массачусетс. Размерность чисел — ккал/м² в год; числа в прямоугольниках (Б) характеризуют урожай на корню. (Из Phillipson, 1966 по Teal, Odum.)

Такие исследования, несомненно, имеют большое практическое значение при решении вопросов, связанных с использованием человеком экологических систем.

СИСТЕМНАЯ ЭКОЛОГИЯ

Экологические сообщества с их бесчисленными и порой едва уловимыми взаимодействиями между отдельными видами ресурсов, между особями и популяциями, входящими в состав этих сообществ, чрезвычайно сложны по своей природе. Даже такой всем известный процесс, как взаимодействие хищника и жертвы, может потребовать для своего изучения сложного анализа, состоящего из нескольких этапов, на которых будут рассматриваться:

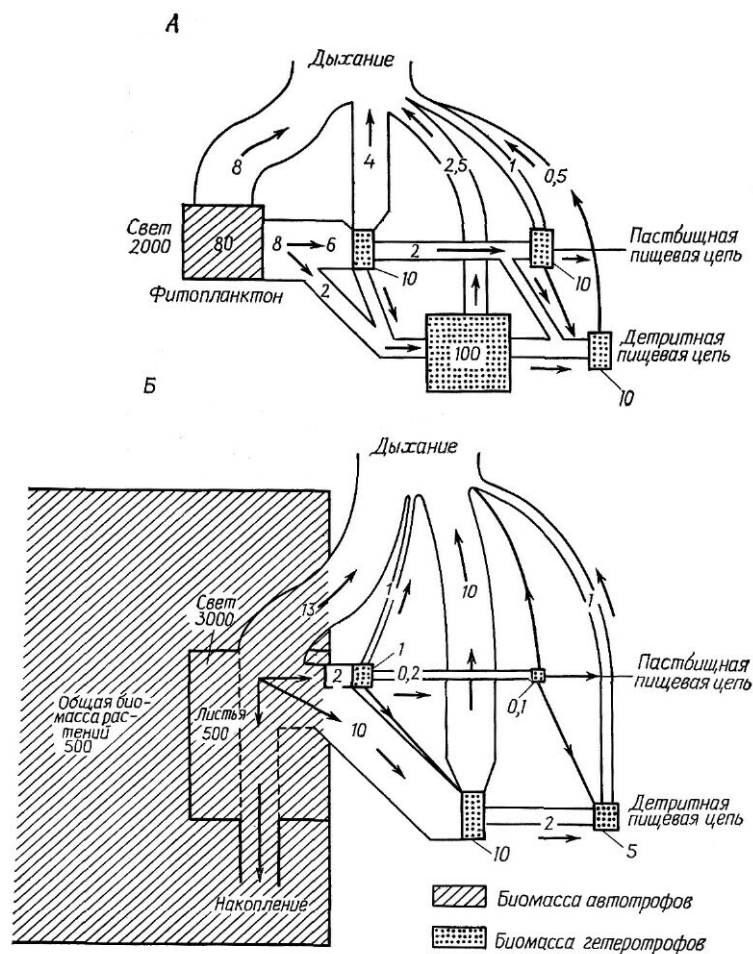


Рис. 8.9. Схема потока энергии в двух экосистемах с сильно различающимся урожаем на корню. А. Морской залив. Б. Лес. Биомасса, урожая на корню выражена в ккал/м², поток энергии — в ккал/м² в день.

степень голодания, поиск, преследование и ловля, функциональная и численная реакции, тактика избегания хищника, пространственное и временное распределение жертвы, научение хищника, интерференция у хищников и т. д. (Holling, 1965, 1966). Для преодоления этих сложностей недавно была создана новая быстро развивающаяся ветвь экологии, которую называют «системной экологией». Экологи, работающие в этой области, с помощью вычислительных машин создают модели сложных экологических систем основанные на допущении разнообразных взаимодействий между

компонентами и субкомпонентами этих систем. Используя фактический материал по влиянию каждого компонента каждого уровня на остальные компоненты (на практике подобные данные получить крайне трудно), экологи стараются создать по возможности наиболее реалистичные модели экологических систем, чтобы можно было предсказывать их реакцию на те или иные нарушения. Поскольку системный подход по сути дела является описательным и дедуктивным, сфера его приложений ограничена, так как обычно нельзя точно предсказать поведение системы за пределами тех состояний, которые имеются в исходных данных по взаимодействию между блоками.

НАСЫЩЕНИЕ ОСОБЯМИ И ВИДАМИ

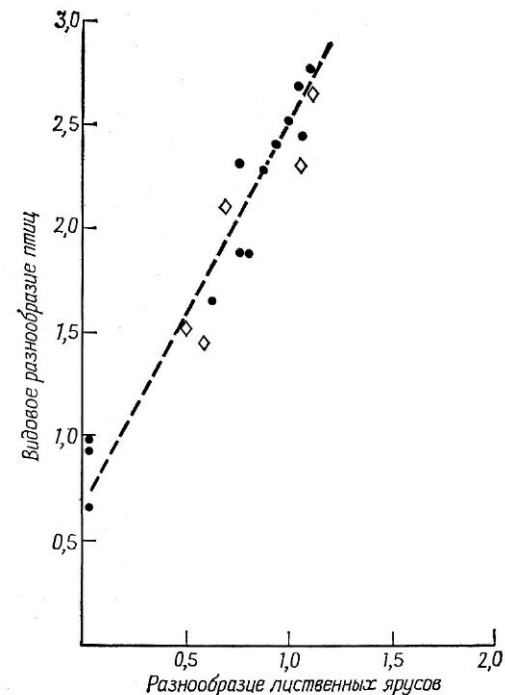
Для того чтобы в любой замкнутой экосистеме, находящейся в состоянии равновесия, сохранился баланс в бюджете энергии, вся энергия чистой продукции должна быть использована консументами и деструкторами (рис. 8.7 и уравнения на с. 304). Можно считать, что подобная идеальная система насыщена особями, поскольку они используют всю доступную энергию и ее не остается для других организмов. Однако хищники, снижая численность своей жертвы, не дают ей достичь *максимально допустимой плотности* и тем самым предотвращают истинное насыщение на низших трофических уровнях. Если это действительно так, то к «полному» насыщению приближаются только популяции хищников, находящихся на вершине пищевой цепи. Кроме того, у растений имеются приспособления, защищающие их от выедания, поэтому большая часть чистой первичной продукции, минуя животных-консументов, сразу поступает на разложение к деструкторам.

Сообщества или их части могут быть не насыщены и по другим причинам. Реальные экологические системы почти никогда не бывают совершенно закрытыми; напротив, как правило, они обмениваются веществом и энергией с другими системами. Открытое сообщество или его компонент могут быть подвержены регулярному или нерегулярному разрежению, приводящему к утрате организмов. В качестве гипотетического примера такой ситуации рассмотрим озеро, соединенное с рекой. В водоемах обоих типов имеются сообщества фито- и зоопланктона, но из реки в озеро поступает вода, лишняя организмов озерного сообщества, а с водой, идущей из озера в реку, часть озерных организмов утрачивается. Из-за постоянных потерь такая система не может стать по-настоящему насыщенной. Кроме того, поскольку физическая среда постоянно изменяется (гл. 2 и 3), а организмы реагируют на изменения с запозданием, популяции и сообщества редко достигают состояния равновесия, хотя организмы, подверженные К-отбору, иногда все-таки его достигают.

В какой степени меняется уровень насыщения особями внутри сообществ и между ними? И как эффективность переноса энергии зависит от уровня насыщения особями? Известно (гл. 6), что скорость оборота жертвы наиболее высока при промежуточных плотностях ее популяции; кроме того, промежуточные плотности жертвы позволяют хищнику достичь большей численности, чем ее максимальная плотность. Совершенно ясно, что ответы на эти вопросы имеют огромное практическое значение.

Могут ли сообщества быть насыщены *видами*? Иными словами, существует ли верхний предел числа *разных* видов в экосистеме? Если он существует и достигнут, то интродукция в сообщество нового вида либо не увенчается успехом, либо приведет к исчезновению другого вида, место которого он займет. И наоборот, если успешное вселение нового вида не будет сопровождаться исчезновением других, ранее присутствовавших видов, то это означает, что сообщество не насыщено.

Довольно скудные данные позволяют предположить, что части сообщества действительно могут быть насыщены видами, по крайней мере в пределах местообитаний. Мак-Артур и его коллеги показали, что видовое разнообразие птиц сильно коррелирует с разнообразием лиственных ярусов (рис. 8.10), причем связь одинакова для трех разных континентов — Северной Америки, Южной



Америки и Австралии. Местообитания с одинаковым количеством листы (которое оценивали по площади листовой поверхности) в трех ярусах (0—50 см, 50 см — 7,5 м и выше 7,5 м над землей) были богаче видами птиц, чем местообитания с неодинаковым количеством листы в трех ярусах. Видовое разнообразие птиц было наименьшим в тех местообитаниях, которые были представлены только одним из упомянутых ярусов растительности, как, например, луг. Интересно, что знание видового разнообразия растений не позволяет предсказывать видовое разнообразие птиц (MacArthur, MacArthur, 1961), т. е., по-видимому, птицы различают структуру, а не тип растительности. Несмотря на то что в Австралии разделение птицами нишевого пространства происходило совсем иначе, нежели в Северной Америке, видовое разнообразие птиц в местообитаниях с одинаковой структурой было почти одинаковым на обоих континентах (Recher, 1969). Приведенные данные показывают, что видовое разнообразие птиц зависит от гетерогенности пространства, кроме того, сходство результатов, полученных для разных материков, свидетельствует о насыщении этих орнитофаун видами. Однако у растений, насекомых и пустынных ящериц такой отчетливой конвергенции плотности видов выявить не удалось; по-видимому, эти группы не всегда насыщены видами (Whittaker, 1969, 1970, 1972; Pianka, 1973).

Как мы видели, число видов, обитающих вместе в данной точке пространства, может характеризоваться четко выраженным верхним пределом. Однако очевидных ограничений количества видов, живущих в данной области, не существует, потому что горизонтальное замещение видов допускает сосуществование гораздо большего их числа, нежели использование общей точки пространства внутри этой области. Мак-Артур (MacArthur, 1965) высказал предположение, что горизонтальный компонент разнообразия (между местообитаниями) в масштабе эволюционного времени непрерывно увеличивается, а разнообразие в точке остается практически постоянным. Возможно также существование верхнего предела горизонтального оборота видов.

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

Почему в одних сообществах видов больше, чем в других? Некоторые сложные сообщества, например дождевые тропические леса, состоят из многих тысяч видов разнообразных растений и животных, а другие, такие, как сообщества тундры, представлены всего лишь несколькими сотнями видов. Число видов может сильно меняться даже в пределах одной местности. Например, на лугу обычно живет гораздо меньше видов птиц, чем в соседнем с лугом лесу. Разные лесные сообщества, расположенные в одном и том же районе, обычно характеризуются низкой численностью и бед-

ным видовым составом растений и животных. Число видов обычно называют «видовым богатством» или чаще «плотностью видов».

Сообщества с одинаковой плотностью видов нередко различаются в другом отношении: в одних сообществах представлено несколько очень многочисленных видов и большое число редких видов, а в других массовые виды отсутствуют, но многие из имеющихся характеризуются умеренным обилием. Обилие — это только один из способов оценки *относительной значимости* разных видов, входящих в состав сообщества. Другими часто используемыми Показателями являются биомасса популяций и проходящий через различные видовые популяции поток энергии. Относительная значимость видов меняется как в пределах одного и того же сообщества, так и между различными сообществами. Для того чтобы правильно оценивать эти различия и понять, почему они возникают, было затрачено много усилий. Значимость разных видов в сообществе (или его части) можно удобно выразить с помощью «кривых значимости видов» (рис. 8.11). Было предложено несколько гипотетических распределений относительной значимости, каждому из которых соответствует кривая определенной формы (см. рис. 8.11 и Whittaker, 1970).

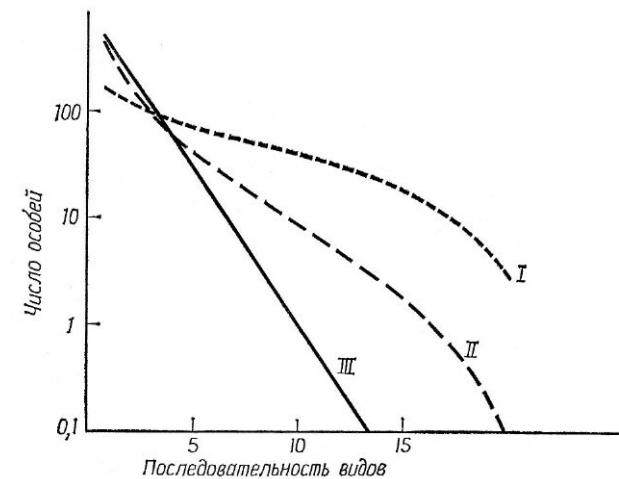


Рис. 8.11. Кривые значимости видов. Виды ранжированы в порядке убывания значимости. Кривые иллюстрируют три гипотетических случая: I — границы ниш случайны (MacArthur, 1957, 1960a); II — ниши характеризуются большим числом измерений, что порождает логнормальное распределение значимости видов (Preston, 1948, 1960, 1962a, 1962b; Whittaker, 1970, 1972); III — преобладание отдельных ниш приводит к геометрическим сериям (Motomura, 1932; Whittaker, 1970, 1972). Результаты изучения различных реальных сообществ достаточно хорошо согласуются с этими гипотетическими распределениями. При одинаковом числе видов разнообразие будет наибольшим в I и наименьшим в III. (По Whittaker, 1972.)

Понятия плотности видов и их относительной значимости представляют единое понятие *видового разнообразия*, которое возрастает с увеличением плотности видов и уравниванием значимости членов сообщества. Видовое разнообразие велико, если трудно предсказать принадлежность случайно выбранной особи к определенному виду, и невелико, если такое предсказание можно сделать точно. Например, если на кукурузном поле совершенно случайно выбрать какой-либо организм, то им скорее всего окажется растение кукурузы, однако вряд ли кто-нибудь возьмется сразу утверждать, к какому виду относится случайно выбранный организм дождевого тропического леса. В настоящее время мы не только пытаемся определить, почему разные сообщества состоят из разного числа видов с разной относительной значимостью, но и стремимся понять, как подобные различия в видовом богатстве и значимости влияют на другие свойства сообщества, например на его трофическую структуру и устойчивость.

Различия в видовом разнообразии сообществ могут быть обусловлены разными причинами. Во-первых, сообщества с высоким разнообразием могут характеризоваться широким диапазоном имеющихся ресурсов (т. е. большим пространством нишевого гиперобъема), во-вторых, ниши видов, входящих в их состав, в среднем могут иметь небольшую ширину (т. е. каждый вид может использовать лишь небольшую часть общего гиперобъема ниши). В первом случае мы говорим, что ниш «много», а во втором — что они «невелики». В-третьих, два сообщества с одинаковыми нишевым пространством и средней шириной ниши все же могут различаться по видовому разнообразию, если они различаются по уровню среднего *перекрывания ниш*, так как высокое перекрывание означает возможность существования большого числа видов, использующих любой данный ресурс (в этом случае «невелики ниши конкурентного исключения»). В-четвертых, видовое разнообразие сообществ, которые не содержат всех потенциальных видов (т. е. сообществ, «не насыщенных видами»), может меняться в той мере, в какой все доступные ресурсы используются максимально возможным числом *разных* видов (т. е. разнообразие зависит от уровня насыщения видами или от числа «пустых ниш»). Ресурсы используются неполностью крайне редко (если они вообще когда-либо недоиспользуются) даже в тех сообществах, которые представлены неполным списком видов, потому что присутствующие виды обычно расширяют сферу своей деятельности и используют все имеющиеся ресурсы, хотя эффективность их эксплуатации может быть меньше, чем у других, более приспособленных видов. (Следовательно, большинство сообществ, вероятно, эффективно насыщены особями даже тогда, когда они не насыщены видами.)

Поскольку глубокое понимание видового разнообразия сообщества неизбежно требует анализа нишевой структуры и характера разделения популяций, исследования видового разнообразия

обычно тесно связаны с изучением ниш. На практике часто бывает трудно изучать видовое разнообразие всего сообщества, и поэтому внимание уделяют только какой-либо его части («ансамблю»), например деревьям, муравьям, ящерицам или птицам. Используя три главные размерности ниш (гл. 7), общее видовое разнообразие данной области можно подразделять на пространственный, временной и трофический компоненты. Виды замещают друг друга и разделяются в каждом из этих трех измерений, вследствие чего и возникает разнообразие.

Я исследовал видовое разнообразие и взаимоотношения ниш у пустынных ящериц Северной Америки (пустыни Сонора и Мохаве), Южной Африки (пустыня Калахари) и западной Австралии (Большая пустыня Виктория) (Pianka, 1973, 1975). Ниши ящериц в этих пустынях различаются по трем основным размерностям (месту, времени и пище). Кроме того, разнообразие фактически используемых ящерицами ресурсов в данном измерении ниши, а также степень перекрывания ниш в этом измерении сильно различаются в системах разных пустынь. У североамериканских ящериц разделение произошло главным образом по пище, в пустыне Калахари разделение ниш по пище невелико, но значительны различия в использовании места и времени. В «сообществах» австралийских ящериц, которые имеют самое высокое разнообразие, в разделии ниш важную роль играют все три измерения и перекрывание заметно ослаблено. Различия видового разнообразия ящериц в разных пустынях *не* сопровождаются ярко выраженными различиями в ширине ниши, скорее они обусловлены прежде всего различиями в разнообразии ресурсов, используемых ящерицами. Кроме того, с увеличением разнообразия перекрывание ниш не возрастает, а уменьшается и достигает минимума в сообществах австралийских ящериц, имеющих наибольшее разнообразие (Pianka, 1973, 1974, 1975).

Пространственная составляющая разнообразия обусловлена дифференциальным использованием пространства различными популяциями. Для удобства эту составляющую можно разделить на горизонтальный и вертикальный компоненты. Если рассматривать местообитания в крупном географическом масштабе, то можно заметить, как виды замещают друг друга по горизонтали (это межбиотопный компонент общего разнообразия). *Внутри* местообитаний такое же замещение происходит как по горизонтали, так и по вертикали. Например, птицы делят между собой некое данное местообитание, занимая разные ярусы — низкие кустарники, стволы деревьев, нижние части крон и верхнюю зону полога. Млекопитающие и ящерицы, живущие на земле, делят микроместообитание по горизонтали — одни виды используют открытые пространства между кустами, а другие держатся вблизи специфических типов растительности, например трав, кустарников и деревьев. Таким образом, разные популяции, занимая различные микро-

местообитания, могут сосуществовать, обуславливая тем самым внутрибиотопное разнообразие. Внутрибиотопный компонент разнообразия легче всего отделять от межбиотопного в сравнительно однородных сообществах (гетерогенные сообщества, например краевые и зокклины, содержат оба компонента; см. рис. 3.17). Но даже однородное сообщество обладает внутренней структурой, так как оно представлено мозаикой повторяющихся участков, расположенных по горизонтали и по вертикали. Поскольку сообщества и местообитания переходят одно в другое, подчас бывает трудно отделить межбиотопное разнообразие от внутрибиотопного. Где «кончается» одно местообитание и «начинается» другое? Дюна постепенно уступает место песчаной равнине, а литораль сменяется сублиторалью. Проблему определения местообитания можно разрешить с помощью понятия «разнообразие в точке», т. е. видового разнообразия на каком-то небольшом участке пространства. Этот показатель с трудом поддается измерению (чтобы увидеть все виды, побывавшие в данной точке, может потребоваться очень много времени). Однако разнообразие в точке всегда будет меньше любого разнообразия местности, так как каждый вид сообщества приспособлен к своему микроместообитанию.

Если видовые популяции используют разные ресурсы, то временное разделение в масштабе суток и сезона допускает сосуществование в сообществе большего числа видов и, следовательно, может привести к повышению разнообразия. Помимо ярко выраженных различий между дневными и ночными животными известно много примеров тонкого разделения времени активности популяций.

Еще один путь увеличения разнообразия сообщества — это различия в питании. В данном случае также кроме явного разделения животных на трофические уровни (т. е. травоядных, всеядных и плотоядных) могут наблюдаться менее заметные, но не менее важные различия в характере питания видов, принадлежащих к одному трофическому уровню. Например, разные виды хищников, живущие в одной местности, могут добывать жертву разного типа или разного размера. При этом, чем крупнее хищники, тем крупнее потребляемые ими пищевые объекты (это обобщение справедливо для многих видов рыб, ящериц, хищных млекопитающих и ястребов). Кроме того, у потенциальных конкурентов диета часто может сильно различаться (см. табл. 6.4). Наконец, разнообразие защитных химических веществ растений, несомненно, способствует возникновению многочисленных потенциальных пищевых ниш для растительноядных животных, в особенности насекомых (Whittaker, 1969; Whittaker, Feeny, 1971), что в свою очередь приводит к увеличению разнообразия на более высоких трофических уровнях.

Интересно рассмотреть, как меняется видовое разнообразие в глобальном масштабе. Разнообразие живых организмов обычно велико у экватора и постепенно убывает с возрастанием широты

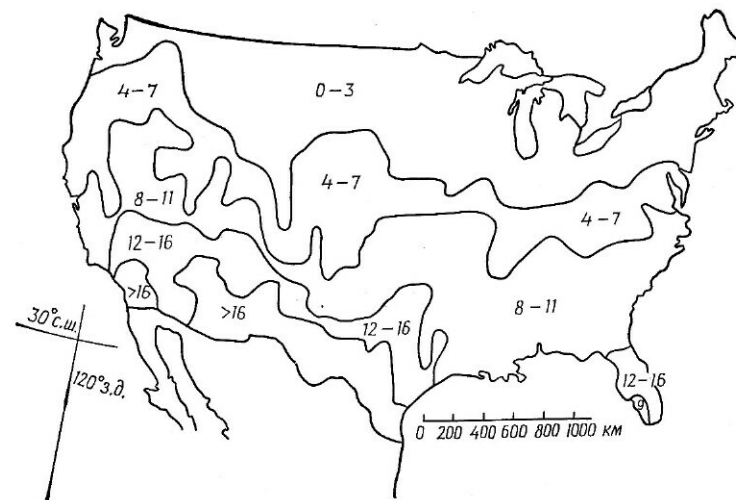


Рис. 8.12. Число видов ящериц, обнаруженных на одном квадратном градусе широты и долготы в континентальной части США. (С любезного разрешения J. J. Schall.)

как на север, так и на юг (рис. 8.12 и 8.13). Подобные «широтные градиенты» разнообразия присущи многим группам растений и животных, что, по-видимому, имеет общее объяснение. Одной из причин более высокого видового разнообразия в низких широтах по сравнению с умеренной зоной может быть богатство тропиков местообитаниями. В тропиках на большой высоте часто встречаются такие же местообитания, как в умеренной зоне, но видов в них больше. Вместе с тем в умеренной зоне по-настоящему тропические местообитания встречаются редко. Однако факт зависимости числа видов от числа местообитаний не удивителен и не представляет особого теоретического интереса. Изменчивость разнообразия в пределах местообитаний одного типа заслуживает большего внимания, так как она отражает разделение доступного нишевого пространства.

Многочисленные исследования, направленные на объяснение причин закономерного локального и широтного изменения разнообразия, породили многочисленные гипотезы и теории (табл. 8.1), каждая из которых, по-видимому, справедлива в своем случае (Pianka, 1966a). Различные механизмы, определяющие разнообразие, безусловно, не являются независимыми и некоторые из них в том или ином конкретном случае могут действовать согласованно или последовательно. Каждая гипотеза или теория вкратце сформулирована ниже; кроме того, рассмотрены некоторые пути их возможного взаимодействия.

Эти механизмы можно разделить на первичные, вторичные и

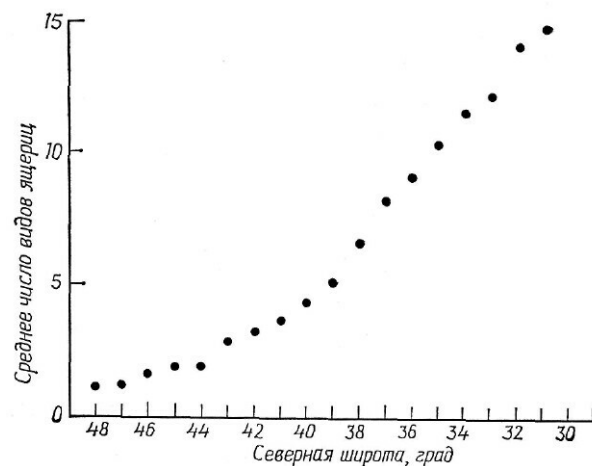


Рис. 8.13. Широтный градиент среднего числа видов ящериц на квадратный градус площади континентальной части США. (С любезного разрешения J. J. Schall.)

третичные в зависимости от того, как они действуют — через одну лишь физическую среду, через физическую и биотическую среды или через одну биотическую среду (Poulson, Culver, 1969). Глубокое понимание закономерностей изменения разнообразия в конечном счете требует изучения первичных механизмов.

1. Эволюционное время. Согласно этой теории, разнообразие возрастает с увеличением возраста сообщества, хотя правомочность подобного предположения до сих пор остается спорной. Таким образом, местообитания умеренной зоны бедны видами потому, что те из-за недавних оледенений и других геологических помех не имели достаточно времени, чтобы приспособиться к своей среде и полностью ее освоить. Тропические сообщества достигли большей «зрелости» и характеризуются высоким разнообразием благодаря тому, что они длительное время не подвергались каким-либо воздействиям и организмы имели возможность эволюционировать и занять разные ниши. Ненасыщенность сообществ умеренной зоны особыми — условие, не обязательное в теории эволюционного времени; расширение ниш часто приводит к почти полному использованию наличных ресурсов даже в бедных видами местообитаниях.

2. Экологическое время. Эта теория похожа на теорию эволюционного времени, но в ней рассматриваются более короткие, современные периоды. Здесь мы имеем дело со временем, в течение которого происходит расселение организмов, а не видообразование и эволюционная адаптация. Вновь возникшие или отдаленные участки, представляющие собой подходящие местообитания, например участок леса, сгоревший от молнии, озеро, не сообщающее-

Таблица 8.1. Различные гипотетические механизмы, определяющие видовое разнообразие и предполагаемые пути их воздействия на экологические ниши

Уровень	Гипотеза или теория	Путь воздействия
Первичный	1. Эволюционное время	Степень ненасыщенности видами
Первичный	2. Экологическое время	То же
Первичный	3. Устойчивость климата	Средняя ширина ниши
Первичный	4. Предсказуемость климата	То же
Первичный или вторичный	5. Пространственная гетерогенность	Диапазон доступных ресурсов
Вторичный	6. Продуктивность	Прежде всего средняя ширина ниши, но также и диапазон доступных ресурсов
Вторичный	7. Стабильность первичной продукции	Средняя ширина ниши и диапазон доступных ресурсов
Третичный	8. Конкуренция	Средняя ширина ниши
Первичный, вторичный или третичный	9. Разрежение	Степень допустимого перекрывания ниш и уровень конкуренции
Третичный	10. Хищничество	То же

ся с другими водоемами, или участок песчаных дюн, могут быть заселены видами не полностью из-за недостатка времени, требуемого для расселения. Многие виды обладают высокой способностью к расселению, поэтому в большинстве случаев роль этого механизма сравнительно невелика (см. также гл. 9).

3. Устойчивость климата. Устойчивым называют такой климат, который незначительно меняется по сезонам. Организмы, успешно эксплуатирующие среды с неустойчивым климатом, часто должны иметь широкие пределы толерантности, так как им приходится существовать в большом диапазоне условий. Следовательно, требуя неспециализированности, изменчивая среда благоприятствует организмам с широкими нишами. Напротив, среда с устойчивым климатом благоприятна для узкой специализации и возникновения ниш небольшой ширины. Например, растения и животные, живущие в сравнительно постоянных условиях тропиков, часто бывают высокоспециализированы в отношении мест, где они кормятся, и пищи, которую они потребляют. Ясно, что видов будет больше в том из двух местообитаний с одинаковым диапазоном доступных ресурсов, в котором каждый вид использует

небольшую часть всех ресурсов. Благодаря этому число видов должно возрастать с увеличением устойчивости климата.

4. Предсказуемость климата. Несмотря на изменчивость во времени, многие аспекты климата легко поддаются прогнозированию, потому что они довольно строго повторяются из дня в день и из года в год. Подобная цикличность позволяет организмам специализироваться, став в какой-то мере зависимыми от определенных условий среды, и учитывать характер разделения ресурсов во времени, что благоприятствует суточному и (или) сезонному разделению видов и приводит к увеличению общего разнообразия за счет временного компонента. Например, в глубоких пресноводных озерах умеренной зоны обычно наблюдается устойчивая годовая сукцессия первичных продуцентов. Основная причина такой сукцессии — сильные сезонные перепады в количестве биогенных элементов, наибольшая концентрация которых наблюдается в периоды осеннего и весеннего перемешивания (с. 79—84). Поэтому разные виды фитопланктона приспособились использовать ресурсы озера только в определенных условиях, которые регулярно повторяются из года в год. Однолетние растения пустыни Сонора (Аризона) приспособились к бимодальному характеру распределения количества осадков (рис. 2.11), при котором наблюдаются два отчетливых периода дождей — зимний и летний. К ним приурочены две разные группы видов: одна представлена растениями, семена которых прорастают в прохладных и сырых условиях (зимние однолетники), а другая — растениями, семена которых требуют для прорастания влаги и тепла (летние однолетники, цветущие поздним летом после внезапных затоплений).

5. Пространственная гетерогенность. В лесу живет больше видов птиц, чем на лугу, а в пустыне с древесной растительностью — больше видов ящериц, чем в голой пустыне; в приливной зоне, где имеются частицы разных размеров и субстраты разных типов, обитает больше видов донных беспозвоночных, чем в литорали с гомогенным илом. Местообитания, имеющие сложную структуру, очевидно, содержат большее число микроместообитаний, чем местообитания с простой структурой. Пути использования неоднородного местообитания более многообразны, чем однородного; в них обычно обитает и больше видов, которые быстро сменяют друг друга в пространстве, обуславливая тем самым высокий пространственный компонент разнообразия. Известно много случаев корреляции между структурной сложностью местообитания и видовым разнообразием соответствующей биоты (один из них уже рассматривался в этой главе, см. рис. 8.10).

6. Продуктивность. В тех местообитаниях где пищи мало, кормящиеся животные не могут позволить себе игнорировать различные типы жертвы; там же, где ее много, они могут быть более прихотливыми и ограничить свою диету только наилучшими пищевыми объектами (см. также с. 287—291). Следовательно, в

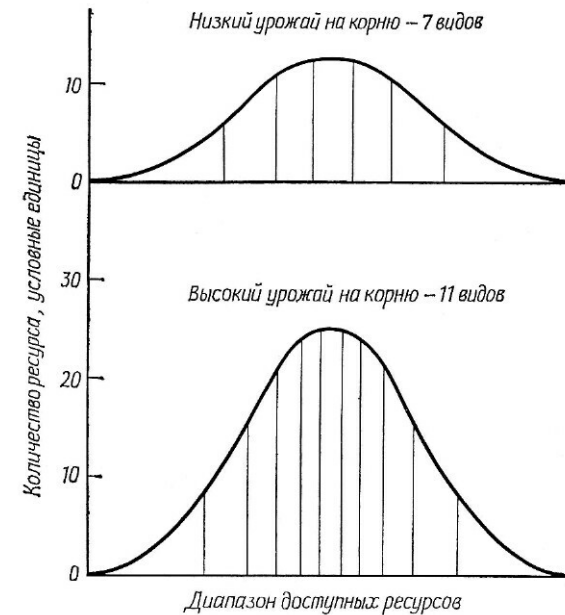


Рис. 8.14. Графическая иллюстрация возможности увеличения числа видов при возрастании обилия потребляемых ими ресурсов. Горизонтальная ось — доступные ресурсы разных типов (ранжированные любым удобным способом). Вертикальная ось — количество ресурсов каждого типа. Обе кривые ограничены одинаковыми отрезками горизонтальной оси, но высота нижней кривой вдвое больше, чем верхней. Все сегменты под кривыми, кроме крайних, имеют приблизительно одинаковую площадь, которая пропорциональна одинаковому количеству ресурса. При низком урожае на корню отдельные виды должны иметь широкие ниши, и поэтому вместе может существовать только 7 видов. Если урожай на корню удвоится, ниши могут сократиться, а число видов может возрасти до 11. (Использование ресурсов разными видами более реалистично можно изобразить с помощью перекрывающихся кривых, как показано на рис. 7.1.) (Из Pianka, 1971a.)

более продуктивных местообитаниях, т. е. там, где плотность пищи высока, выбор шире и поэтому возможностей для специализации больше, чем в менее продуктивных местообитаниях. Поскольку каждый вид использует только часть общего диапазона доступного корма, одинаковый спектр типов пищи в более продуктивной среде даст возможность существовать большему числу видов (рис. 8.14). Это возможно еще и потому, что в низкопродуктивных местообитаниях количество некоторых ресурсов не обеспечивает существования вида, а в продуктивных их хватает для успешной эксплуатации (MacArthur, 1965). В открытой пустыне, где на 1 га насчитывается лишь одно муравьиное гнездо, вряд ли будет жить популяция специализированных ящериц, питающихся муравьями;

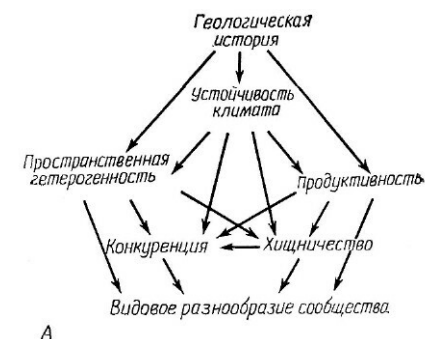
вместе с тем в другой, более богатой местности, где на 1 га насчитывается несколько гнезд, ящерицы смогут существовать.

7. Стабильность первичной продукции. Подобно тому как в условиях устойчивого и предсказуемого климата живет много видов, области с устойчивыми во времени и (или) предсказуемыми изменениями продукции обеспечивают сосуществование большего числа видов, чем это возможно в областях с изменчивой и (или) неустойчивой продуктивностью. Эти вторичные или третичные механизмы отличаются от механизмов, предлагаемых теорией устойчивости климата и его предсказуемости; в данном случае растения могут сами реагировать на климатические условия посредством своих гомеостатических адаптации и способности создавать запасы. Растения как смягчают, так и усиливают физические колебания, создавая первичную продукцию либо непрерывно и постепенно, либо в периоды нерегулярного цветения (см. также с. 251).

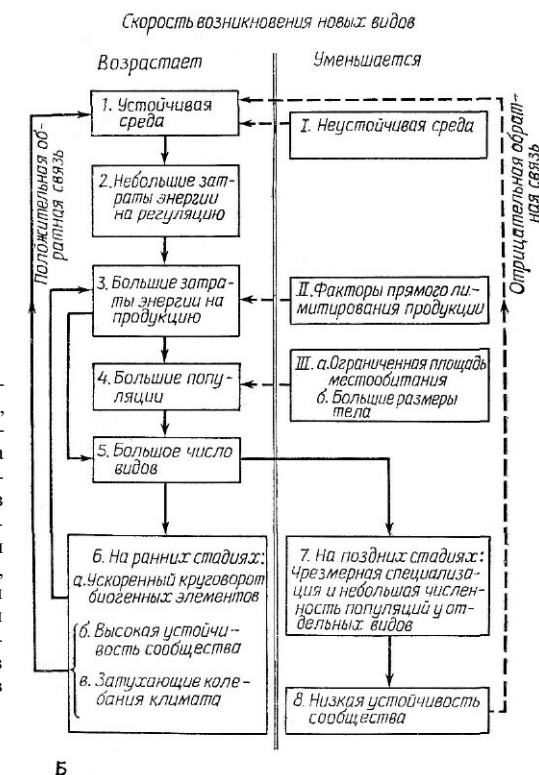
Механизмы 3, 4 и 7 (устойчивость климата, предсказуемость климата и стабильность первичной продукции) можно объединить под одним общим названием «временная гетерогенность» с целью сопоставления с «пространственной гетерогенностью» (см. также Menge, Sutherland, 1975).

8. Конкуренция. В сообществах с высоким разнообразием, например в сообществах дождевого тропического леса, размер популяций, по-видимому, близок к максимальным значениям (равновесные популяции, рассмотренные в гл. 5), поэтому внутривидовая и межвидовая конкуренция часто носят острый характер. Следовательно, отбор на конкурентоспособность (K -отбор) силен и большинство организмов, успешно существующих в этих сообществах, обладают собственной зоной конкурентного превосходства. Организмы, специализированные по пище и (или) использованию местообитаний, имеют конкурентное преимущество (см. с. 275—278), а малая ширина ниш способствует возникновению высокого разнообразия. В противоположность этому популяции, входящие в состав сообществ со сравнительно низким разнообразием, например сообществ умеренной и полярной зон, по-видимому, менее устойчивы и имеют размер, который значительно ниже максимального (оппортунистические популяции, рассмотренные в гл. 5). В результате этого части сообществ обычно бывают ненасыщены особями, а интенсивность внутривидовой и межвидовой конкуренции сравнительно невелика. В таких сообществах характер адаптации чаще определяется физической, а не биотической средой. Отбор на конкурентоспособность играет небольшую роль, но велико значение отбора на быстрое размножение (r -отбора). Подобные популяции, подверженные r -отбору, как правило, характеризуются широкими пределами толерантности и сравнительно большими нишами.

9. Разрежение. Разрежение — это непрерывное и не зависящее от плотности удаление организмов из сообщества (см. с. 308—



А



Б

Рис. 8.15. Два пути взаимодействия различных механизмов, определяющие разнообразие сообщества. А, Простая схема возможных взаимодействий гипотетических процессов. (Из Pianka, 1971a.) Б. Кибернетическая модель Коннелла и Ориаса (Connell, Orias, 1964), предложенная для объяснения процессов продуцирования и регуляции разнообразия, которая включает некоторые из 10 механизмов, приведенных в табл. 8.1.

310). Гипотеза разрежения, по сути дела, представляет собой альтернативу гипотезы конкуренции; эти механизмы, очевидно, исключают друг друга. В сообществах, которые насыщены особями не полностью, конкуренция ослаблена и сосуществование возможно без конкурентного исключения. Согласно этой гипотезе, сообщества (или части сообществ) могут быть в каком-то смысле

перенасыщены видами, поскольку число сосуществующих видов уменьшает величину, допустимую в случае полного насыщения сообщества особями. Разрежение может происходить на уровне первичных, вторичных и третичных механизмов (см. также раздел «Хищничество»). Примером разрежения первичного уровня может служить катастрофическое зимнее похолодание, приводящее к не зависящей от плотности гибели организмов (см. табл. 5.3).

10. Хищничество. Хищники могут эффективно снижать уровень конкуренции в популяции жертвы и действовать как фактор разрежения, выборочно или случайно уничтожая отдельных особей. Действительно, как показано в гл. 6 (с. 236), хищники делают возможным локальное сосуществование видов, которые в их отсутствие элиминируются благодаря конкурентному исключению. Поскольку многие хищники питаются преимущественно жертвами тех типов, которые имеют высокую численность, хищничество часто оказывается процессом, зависящим от частоты, и приводит к возрастанию разнообразия жертв.

Совершенно очевидно, что разнообразие данного сообщества может зависеть от совместного действия нескольких из упомянутых механизмов; в разных сообществах относительная значимость каждого из них, безусловно, сильно меняется. Было высказано множество предположений по поводу возможных путей взаимодействия этих механизмов; два из них показаны на рис. 8.15.

Разнообразие видов деревьев в дождевых тропических лесах

В равнинных тропиках на одном гектаре может произрастать от 50 до 100 видов деревьев. Несмотря на то что видовое разнообразие деревьев чрезвычайно высоко¹, многие из этих деревьев фенотипически почти идентичны и имеют широкие вечнозеленые листья и гладкую кору (большинство видов может определить только специалист). Многие виды встречаются редко и имеют плотность менее одного дерева на гектар. Как при такой низкой плотности может существовать большое количество сходных видов, которые все, очевидно, лимитируются светом? Объяснение причин высокого разнообразия тропических деревьев можно отнести к числу наиболее интересных и непонятных вопросов, стоящих перед экологами. Было предложено множество гипотез, но необходимых данных по этой интереснейшей проблеме, к сожалению, пока что мало.

Гипотеза истребления семян. Поскольку питание семенами в тропиках широко распространено, Джензен (Janzen, 1970) высказал предположение, что семена не могут прорасти поблизости от родительских деревьев, так как высокая плотность семян при-

влекает множество семеноядных животных (см. рис. 6.28, с. 250). Следовательно, успешно прорастающие семена, дающие пополнение, должны располагаться кольцом вокруг родительского дерева, на некотором расстоянии от него. Внутри и снаружи от этого кольца могут вырасти деревья других видов. Разнообразие тактик защиты семян (например, матрицы токсинов) привело к тому, что животные специализируются на питании семенами определенных видов. Сильное давление семеноядных животных и их специфичность в выборе семян удерживают плотность деревьев разных видов на низком уровне и создают мозаичные условия для развития проростков.

Гипотеза мозаичного распределения биогенных элементов. Число путей, по которым у растений могут возникнуть различия, несомненно, ограничено, в особенности это касается влажных тропиков, где колебания влажности почвы относительно невелики. Один из возможных механизмов поддержания высокого разнообразия растений — дифференциация в использовании различных элементов, таких, как азот, фосфор, калий, кальций, редкоземельные элементы и т. д. В соответствии с этой гипотезой каждый вид деревьев характеризуется своим специфическим набором требований; почва под деревом обедняется этими особыми ресурсами и становится непригодной для проростков того же вида. (В конце концов дерево погибает, падает и разлагается, а необходимые элементы возвращаются в фонд питательных веществ, и дерево данного вида снова получает возможность расти.) Таким образом, как и в случае гипотезы истребления семян, здесь также присутствует предположение о существовании «тени» вокруг родительского дерева, внутри которой число проростков того же вида либо невелико, либо они вовсе отсутствуют.

Гипотеза замкнутых сетей. Предположим, что вид А имеет конкурентное преимущество перед видом В, вид В в свою очередь может вытеснить вид В, если вид В побеждает в конкуренции с видом А. При такой круговой иерархии конкурентоспособности доминирование в данном месте будет непрерывно переходить от А к В, от В к В, а затем снова к А и цикл повторится. Возможно и существование таких замкнутых сетей, которые образованы гораздо большим числом видов. Подобные непрерывающиеся конкурентные взаимодействия могут поддерживать высокое разнообразие тропических деревьев.

Гипотеза нарушений. Частые нарушения, вызванные пожарами, наводнениями и бурями, могут прерывать процесс конкурентного исключения в данной местности, что приведет к высокому разнообразию (Connell, 1977). Стронг (Strong, личное сообщение) разработал один из вариантов этой гипотезы, где в качестве факторов нарушения выступают эпифиты (в тропиках обитает гораздо больше эпифитов, чем в умеренной зоне). Стронг считает, что в результате обычной для тропиков гибели падающих деревьев

¹ Такое высокое разнообразие растений, несомненно, благоприятствует развитию разнообразия животных, в особенности насекомых и птиц.

(вызванной перегрузкой эпифитами) в лесу постоянно открываются участки, где может протекать локальная вторичная сукцессия.

Упомянутые гипотезы начинаются с постановки простого вопроса: почему в любом лесу умеренной зоны число видов едва превышает дюжину? Если в тропиках обитает большое число видоспецифических истребителей семян, то почему? Почему в тропиках сильнее выражено дифференцированное использование биогенных элементов? Почему механизм замкнутой сети не приводит к возрастанию разнообразия в лесах умеренной зоны? Действительно ли нарушения чаще случаются в тропиках, и если это так, то почему? Широтные особенности каждого из предложенных механизмов в конечном счете придется связывать с изменениями основополагающих физических переменных, таких, как климат.

УСТОЙЧИВОСТЬ СООБЩЕСТВ

Были разработаны и разрабатываются многочисленные концепции устойчивости сообществ (обзоры см. у Lewontin, 1969; Rolling, 1973, и (или) Orians, 1975). К сожалению, термин «устойчивость» слишком часто оставался расплывчатым и неопределенным. Не сильно вдаваясь в подробности, теоретики постулируют существование разных связей между разнообразием и устойчивостью. Старая экологическая «мудрость» гласит, что сообщества с высоким разнообразием в определенном смысле более устойчивы, нежели простые сообщества с низким разнообразием¹. Мак-Артур (MacArthur, 1955) высказал предположение, что устойчивость популяций в сообществе должна возрасти как в результате увеличения числа пищевых звеньев, связывающих виды, так и с ростом выровненности потока энергии в разных пищевых цепях. Он утверждал, что сообщество, имеющее большое число пищевых звеньев, характеризуется широкими возможностями для регуляции и установления равновесия благодаря присутствию различных видов: если какая-нибудь популяция начинает быстро увеличиваться, то у хищников изменяется диета и они переключаются на избирательное питание этим многочисленным видом жертвы, что приводит к сдерживанию роста его популяции.

Мэй (May, 1973) попытался проверить основанное на «здоровом смысле» обобщение, согласно которому разнообразие порождает устойчивость, и пришел к выводу, что с возрастанием сложности модельных сообществ, построенных случайным образом, математи-

¹ Этот довод часто приводится для «объяснения» того, почему наш традиционный сельскохозяйственный метод — выращивание монокультур растений — приводит к нарушению устойчивости экологических систем. Популяции вредителей легко увеличиваются с экспоненциальной скоростью и быстро распространяются на полях (не удивительно, что в борьбе с вредителями мы зависим от широкого использования пестицидов!).

ческая устойчивость снижается. Однако Лоулор (Lawlor, 1977) отметил, что реальные сообщества построены неслучайно и должны находиться в рамках различных ограничений: число трофических уровней не может превышать 5—7, не могут существовать «петли» пищевой цепи, состоящие из 3 видов, в системе должен присутствовать по крайней мере один продуцент и т. д. Лоулор считает, что *любая* из случайных систем Мэя даже отдаленно не напоминает реальные экологические системы, а существование связи между сложностью и устойчивостью в крупномасштабных модельных экосистемах остается нерешенной проблемой.

Эмпирические исследования также дали противоречивые результаты (обзор см. у Goodman, 1975). Уатт (Watt, 1968) обнаружил, что канадские виды растительноядных насекомых, которые кормятся на самых разных видах деревьев, в действительности представлены *менее* устойчивыми популяциями, нежели похожие насекомые, имеющие более ограниченную диету. Уатт не привел данных по влиянию числа видов потенциальных хищников на устойчивость популяций насекомых, но их устойчивость, как и следовало ожидать, возросла с увеличением числа конкурирующих видов. Очевидно, вопрос связи между разнообразием и устойчивостью остается важной, но нерешенной проблемой в экологии сообществ.

ЭВОЛЮЦИОННАЯ КОНВЕРГЕНЦИЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭКВИВАЛЕНТНОСТЬ

У организмов, эволюционирующих независимо друг от друга, в одинаковых условиях среды иногда в ответ на одинаковое давление отбора возникают почти идентичные адаптации. Например, такие неспособные к полету птицы, как эму, африканский страус и нанду, на разных континентах занимают очень похожие экологические ниши. Засушливые районы Южной Африки заселены разнообразными молочаями, отдельные виды которых фенотипически очень близки к американским кактусам. Обитатель некоторых африканских прерий и лугов, желтогорлый длинношпорцевый конек (*Macronix croceus*) по внешнему виду и по поведению настолько похож на американского лугового трупяла (*Sturnella magna*), что даже опытный знаток птиц легко может принять эти два вида за один, хотя они принадлежат к разным семействам (рис. 8.16, А). Подобное сближение фенотипических реакций у растений и животных разного происхождения известно под названием эволюционной конвергенции. Организмы, прошедшие независимую конвергентную эволюцию, но занимающие приблизительно одинаковые ниши в разнообразных сообществах из разных частей света, известны под названием *экологических эквивалентов*. Наиболее впечатляющие примеры эволюционной конвергенции (рис. 8.16) распадаются на одну или две категории: 1) иногда такие виды яв-

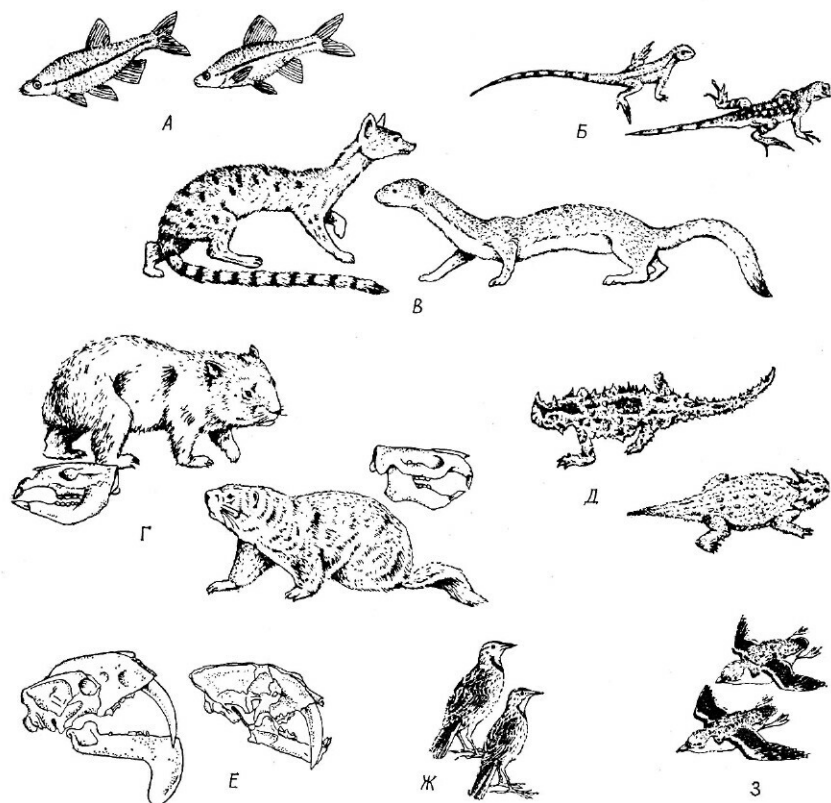


Рис. 8.16. Примеры конвергентной эволюции у животных. Два экологически сходных вида, которые эволюционировали независимо друг от друга и в разных сообществах занимают одинаковые ниши, называются экологическими эквивалентами. А. Азиатская тропическая карповая рыба *Rasbora* sp. (вверху) и африканская харацинида *Neolobias* sp. Б. Австралийская агама *Amphibolurus cristatus* (слева) и североамериканская игуана *Callisaurus draconoides*. В. Африканская циветта (слева) и американский горноста́й. Г. Австралийский сумчатый вомбат и его череп (слева); американский плацентарный лесной сурок и его череп. Д. Другая австралийская агама *Moloch horridus* (слева) и другая североамериканская игуана *Phrynosoma coronatum*. Е. Черепа двух вымерших ископаемых саблезубых хищников — южноамериканской сумчатой «кошки» *Thylacosmilus* (слева) и жившего в Северной и Южной Америке плацентарного саблезубого тигра *Smilodon*. Ж. Американская иктерида — восточный луговой трупиял *Sturnella neglecta* (вверху) и африканская мотацилида — желтогорлый длинношпорцевый конек. З. Североамериканская малая гагарка (вверху) и магелланов нырковый буревестник, принадлежащие к разным отрядам птиц. (А, В, Д, Е — по Salthe, 1972, *Evolutionary Biology*. Авторское право 1972, Holt, Rinehart and Winston Inc. Перепечатано с разрешения Holt, Rinehart, Winston. Б, Г — по Pianka, 1971a. Ж, З — по Fisher, Peterson, 1964.)

ляются компонентами относительно простых сообществ, биотические взаимодействия в которых легко поддаются прогнозу, а число способов использования среды невелико, и (или) 2) виды обитают в необычных условиях, где особенно силен отбор на установление специфического способа существования. Примером второго типа служат развившиеся независимо друг от друга сумчатые и плацентарные «саблезубые тигры» (рис. 8.16, Е), а также акулы, ихтиозавры и дельфины, имеющие обтекаемую форму тела. В толковании эволюционной конвергенции можно легко ошибиться, если уделить чрезмерное внимание поверхностному сходству и упустить из виду всегда имеющиеся различия между парами предполагаемых экологических эквивалентов.

Часто похожие экологические системы содержат довольно немного бросающихся в глаза экологических эквивалентов и представлены главным образом четко различающимися группами растений и животных. Например, несмотря на то что характер видового разнообразия птиц одинаков в лесах умеренной зоны восточной части Северной Америки и в лесах восточной Австралии (Recher, 1969, и с. 308—310), многие ниши птиц на этих континентах, по-видимому, очень сильно различаются. В Австралии часто встречаются медоеды и попугаи, а дятлы и колибри совершенно отсутствуют. Вероятно, разные виды экологической активности птиц могут комбинироваться различными способами. Например, одни и те же аспекты пищевой и пространственной ниши могут по-разному использоваться австралийскими медоедами и североамериканскими славками и колибри. Можно провести аналогию между «совокупным нишевым пространством птиц» и колодой карт: существует ограниченное число путей эксплуатации этого нишевого пространства, но каждый вид и популяции птиц имеют свой план действий или свой «расклад», который частично зависит от того, что делают остальные члены сообщества.

ЭВОЛЮЦИЯ СООБЩЕСТВ

Многие сообщества изменяются за период жизни особей, входящих в их состав. Помимо сравнительно непродолжительных изменений в масштабе экологического времени свойства сообществ находятся под влиянием эволюции и коэволюции видовых популяций, которые участвуют в долговременном формировании сообществ. Вместе с тем сообщество само является главным фактором селективной среды популяций, входящих в его состав, и его свойствами определяются многие из популяционных адаптаций. Предполагается, что так называемый «цикл развития таксона» (с. 352) вызывается биотическими реакциями на конкуренцию и хищничество или «контрадаптациями» других видов сообщества (Ricklefs, Cox, 1972). Конкуренция внутри видов и между ними приводит к эволюции нишевых различий, появление которых в свою

очередь гарантирует, что ресурсы данного сообщества, включая растения и животных, будут использоваться более или менее пропорционально их эффективному запасу (гл. 6 и 7). Как уже указывалось в настоящей главе, эволюция вида имеет и другие последствия для структуры сообщества. Эволюция жертвы приводит к уменьшению эффективности переноса энергии с одного трофического уровня на другой и к повышению устойчивости. Эволюция хищника ведет к возрастанию эффективности этого переноса и снижению устойчивости. Разнообразие жертвы, добываемой хищником, а также способность хищника изменять свою диету в ответ на изменение доступности жертвы, вероятно, влияют на устойчивость популяций жертвы, а следовательно, и на устойчивость сообщества.

Могут ли сообщества в целом быть подвержены естественному отбору? Представление об отборе на уровне сообществ и экосистем (Dunbar, 1960, 1968; Lewontin, 1970) является случаем крайнего выражения идеи группового отбора (с. 22—23). Существование отбора на этом уровне маловероятно, так как число сообществ и экосистем ограничено, а скорость их оборота невелика. Особенно важно подчеркнуть, что отбор действует только посредством *дифференциального размножения* (с. 18—22), а размножение сообщества или экосистемы представить себе чрезвычайно трудно. Организмы, составляющие сообщество, не связаны друг с другом облигатными связями. Напротив, каждый из них развивается в какой-то степени независимо от других членов сообщества и часто находится с ними в антагонистических отношениях, как это бывает в случаях хищничества и конкуренции. На деле из-за антагонизма хищника и жертвы устойчивость сообщества может даже оказаться не совместимой с эффективным переносом энергии с низших трофических уровней на высшие.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Пищевые сети и трофические уровни

Allee et al., 1949; Elton, 1927, 1949, 1966; Gallopin, 1972; Hairston, Smith, Slobodkin, 1960; Hubbell, 1973a, 1973b; Kozlovsky, 1968; Murdoch, 1966a; Odum, 1959, 1963, 1971; Paine, 1966; Phillipson, 1966.

Матрица сообщества

Levins, 1968; May, 1973; Neill, 1974; Parker, Turner, 1961; Seifert, Seifert, 1976; Vandermeer, 1970, 1972a, 1972b.

Принципы термодинамики

Bertalanffy, 1957; Brody, 1945; Gates, 1965; Odum, 1959, 1971; Paine, 1971; Phillipson, 1966; Wiegert, 1968.

Пирамиды энергии, численностей и биомассы

Elton, 1927; Kormondy, 1969; Leigh, 1965; Odum, 1959, 1963, 1971; Phillipson, 1966; Slobodkin, 1962.

Поток энергии и экологическая энергетика

Bertalanffy, 1969; Bormann, Likens, 1967; Engelman, 1966; Gates, 1965; Golley, 1960; Hairston, Byers, 1954; Hubbell, 1971; Lindemann, 1942; Mann, 1969; Margalef, 1963, 1969; Odum, 1959, 1963, 1968, 1969, 1971; Paine, 1966, 1971; Patten, 1959; Phillipson, 1966; Reichle, 1970; Schultz, 1969; Slobodkin, 1960, 1962; Teal, 1962.

Системная экология

Bertalanffy, 1969; Bormann, Likens, 1967; Caswell et al., 1972; Chorley, Kennedy, 1971; Clark et al., 1967; Dale, 1970; Foin, 1972; Forrester, 1971; Holling, 1959a, 1959b, 1963, 1964, 1965, 1966; Hubbell, 1971, 1973a, 1973b; Huffaker, 1971; Odum H., 1971; Patten, 1971, 1972, 1975, 1976; Reichle, 1970; Van Dyne, 1966; Waterman, 1968; Watt, 1966, 1968, 1973.

Насыщение особями и видами

Cody, 1970, 1973; Levins, 1968; MacArthur, 1965, 1970, 1971, 1972; MacArthur, MacArthur, 1961; Pianka, 1966a, 1973; Keener, 1969; Vandermeer, 1972a; Whittaker, 1969, 1972.

Видовое разнообразие

Arnold, 1972; Baker, 1970; Connell, Orias, 1964; Fischer, 1960; Fischer, Corbet, Williams, 1943; Futuyma, 1973; Gleason, 1922; Harper, 1969; Hutchinson, 1959; Janzen, 1971a; Johnson, Mason, Raven, 1968; Klopfer, 1962; Klopfer, MacArthur, 1960, 1961; Lack, 1945; Leigh, 1965; Loucks, 1970; MacArthur, 1960a, 1965, 1972; MacArthur, MacArthur, 1961; MacArthur, MacArthur, Preer, 1962; MacArthur, Recher, Cody, 1966; Margalef, 1958a, 1958b, 1963, 1968; Menge, Sutherland, 1976; Murdoch et al., 1972; Odum, 1969; Orias, 1969a; Paine, 1966; Patten, 1962; Pianka, 1966a, 1973, 1975; Pielou, 1975; Poulson, Culver, 1969; Preston, 1948, 1960, 1962a, 1962b; Recher, 1969; Ricklefs, 1966; Schoener, 1968a; Schoener, Janzen, 1968; Shannon, 1948; Simpson, 1949; Simpson, 1969; Smith F. E., 1970a, 1970b, 1972; Tramer, 1969; Vandermeer, 1970; Watt, 1973; Whiteside, Hainsworth, 1967; Whittaker, 1965, 1969, 1970, 1972; Whittaker, Feeny, 1971; Williams, 1944, 1953, 1964; Woodwell, Smith, 1969.

Разнообразие видов деревьев во влажных тропических лесах

Black et al., 1950; Cain, 1969; Connell, 1977; Dobzhansky, 1950; Eggeling, 1947; Gilpin, 1975b; Janzen, 1970; Jones, 1956; Richards, 1952; Ricklefs, 1977.

Устойчивость сообществ

Frank, 1968; Futuyma, 1973; Goodman, 1975; Hairston et al., 1968; Harper, 1969; Holling, 1973; Hurd et al., 1971; Lawlor, 1977; Leigh, 1965; Lewontin, 1969; Loucks, 1970; MacArthur, 1955, 1965; Margalef, 1969; May, 1971, 1973, 1975; Milsum, 1973; Murdoch, 1969; Orias, 1975; Peterson, 1975; Smith F. E., 1972; Sutherland, 1974; Usher, Williamson, 1974; Watt, 1964, 1965, 1968, 1973; Whittaker, 1972; Woodwell, Smith, 1969.

Эволюционная конвергенция и экологическая эквивалентность

Grinnell, 1924; MacArthur, Connell, 1966; Raunkaier, 1934; Recher, 1969; Salthe, 1972.

Эволюция сообществ

Darlington, 1971; Dunbar, 1960, 1968, 1972; Futuyma, 1973; Kormondy, 1969; Lewontin, 1970; Odum, 1969; Ricklefs, Cox, 1972; Whittaker, 1972; Whittaker, Woodwell, 1971.