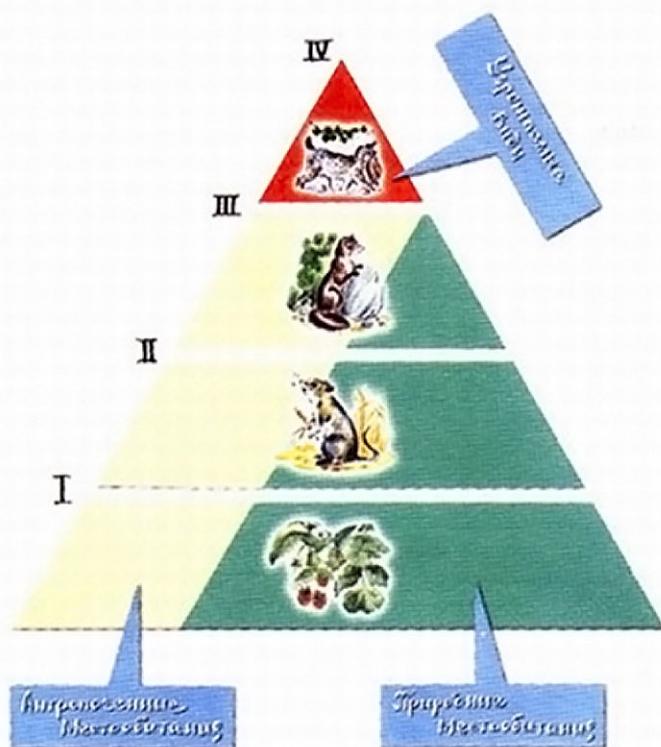


Е.А. Шварц

СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ: СООБЩЕСТВА И ЭКОСИСТЕМЫ



Москва 2004

Е.А. Шварц. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы.
М.: КМК Scientific Press, 2004, 108 с.

В монографии на основе авторского синтеза большого полевого материала и современных эколого-эволюционных теорий и гипотез анализируются научные основы сохранения природного биологического разнообразия на уровне сообществ и экосистем. Показано, что противоречие между «принципом конкурентного противоречия между «принципом конкурентного исключения» Г.Ф. Гаузе и «принципом сосуществования» П. Де Бура фактически мнимое и может быть снято учетом фактора масштаба изучаемого феномена. Оба принципа справедливы и могут сосуществовать, но данное обстоятельство не может быть использовано в качестве доказательства отсутствия длительного пути эволюционной коадаптации видов природных сообществ. На основе анализа последствий акклиматизации интродуцированных видов в природные материковые и островные экосистемы разных природных зон показана применимость ряда ключевых положений концепции «эндогенных биоценотических кризисов» к процессам, происходящим в современном экосистемном покрове. Приводится оценка эволюционных последствий антропогенного воздействия на природную биоту, на основе которой сформулированы экологические приоритеты сохранения природного биологического разнообразия.

Полученные выводы позволили представить теоретические обобщения перспективных путей и механизмов сохранения природного биоразнообразия и нетрансформированных и малотрансформированных экосистем, как условия предотвращения преждевременного глобального биоценотического кризиса. *Библ. 313 назв., 6 табл., 7 рис.*

II. Биоценотическая регуляция эволюции: концепция биоценотических (экологических) кризисов и её значение для практики сохранения природного биоразнообразия

Анализ палеонтологических данных, выполненный ведущими отечественными палеонтологами за последние десятилетия, свидетельствует о том, что в ходе геологической истории биосферы существовали довольно длительные периоды, характеризовавшиеся крайне невысокими темпами эволюционного процесса, сменявшиеся относительно краткосрочными периодами с относительно быстрыми темпами эволюционных преобразований. На основе этих данных В.А. Красиловым (Красилов 1969, 1986, 1987, 1990) была сформулирована *концепция „когерентной эволюции“ — то есть медленной эволюции в составе сложившегося биоценоза, и „некогерентной эволюции“ — быстрой эволюции, скорость которой не контролируется скоростью трансформации соответствующего биоценоза.* Для когерентной эволюции характерна канализированная специализация, для некогерентной — появление существенных новопробретений, ароморфозов (Мейен, 1987). При этом В.А. Красилов полагал, что для прерывания когерентного периода эволюции и запуска некогерентного необходимо сильное, экзогенное по отношению к биосфере внешнее воздействие — геологические кризисы (например, резкое изменение климата, падение астероида и т.п.).

Несколько позднее В.В. Жерихин (Жерихин, 1978, 1979, 1987, 1997, 2003 и др.), используя представление о когерентной и некогерентной эволюции при анализе закономерностей вымирания и новообразования таксонов ранга семейства у насекомых эпохи смены биоты мезофита биотой кайнофита (середина мелового периода), сформулировал *концепцию эндогенных биоценотических кризисов.* Эта концепция также основана на представлении о том, что эволюционный процесс в норме существенно заторможен, причем основным тормозящим фактором признается отсутствие или недостаток свободных экологических ниш — „лицензий“ в понимании В.Ф. Левченко и Я.И. Старобогатова (Левченко, Старобогатов, 1990) в стабильных биоценозах. Поэтому возможными оказываются лишь медленные изменения путем конкурентного вытеснения видов и дробления существующих ниш с сохранением основной структуры биоценоза. Лишь после разрушения структуры биоценоза возможна быстрая эволюция его членов и пере-

стройка его организации, что и интерпретируется как биоценотический кризис. Скорость эволюции в такие критические моменты может на 5-6 порядков превосходить скорость эволюции в стабильных экосистемах, а ее направление неопределенно и потому непредсказуемо*. Одновременно, В.В. Жерихин высказал предположение, что меловой кризис лишь для животных был результатом внешнего воздействия, а для биоценотического покрова в целом он был эндогенной сменой. Поскольку граница мезофита и кайнофита проводится по резкому росту разнообразия и обилия покрытосеменных растений, в качестве конкретной причины кризиса называется вытеснение характерных для мезофита голосеменных растений покрытосеменными, к которым присоединяются также молодые группы хвойных. Непосредственным механизмом такого вытеснения реконструируется перехват покрытосеменными тех местообитаний, которые прежде заселяли сообщества начальных (пионерных) стадий мезофитной сукцессии. Это блокировало возобновление мезофитных сообществ и обрекало их на вымирание. В пользу этой гипотезы говорят независимые свидетельства того, что ранние покрытосеменные были первопоселенцами нарушенных биотопов (Doyle, Hickey, 1976; Doyle, 1977; Krassilov, 1978) и что их обилие возрастает вначале в приводных сообществах и лишь значительно позднее на плакорах. Важную роль в успехе вытеснения покрытосеменными растениями ранних голосеменных сыграла коадаптация покрытосеменных растений с насекомыми-опылителями (Жерихин, 1978, 1979, 1997, 2003 и др.). Позднее сходные концепции стали предлагать и зарубежные исследователи (Bond, 1989).

Поскольку сама концепция биоценотического кризиса возникла отчасти из замеченной аналогии между событиями в середине мела и современной ситуацией (Родендорф, Жерихин, 1974), В.В. Жерихин попытался также проанализировать современную ситуацию с точки зрения ее соответствия концепции биоценотического кризиса. Важ-

* Согласно выдвинутой и развиваемой А.П.Расницыным (1987, 2002 и др.) «гипотезе адаптивного компромисса» эволюцию тормозит жесткость структуры не столько биоценозов, сколько самих организмов: в нормальных условиях всестороннего селективного контроля приспособленности эволюционные изменения если не невозможны, то крайне затруднены. Только резко односторонний (асимметричный, инадаптирующий) отбор в сильно измененных, исторически нетипичных условиях делает эволюцию более возможной, хотя и весьма непредсказуемой по вероятности и по характеру реализации. Непредсказуемое изменение одного вида провоцирует новые изменения, но и здесь лавинообразная эволюция и соответствующий кризис сообществ мало предсказуемы по характеру, как и в концепции В.В.Жерихина.

ным признаком критического состояния экосистем оказывается повышение роли в них реликтовых и ценофобных видов, ранее занимавших третьестепенное положение. На этой основе делается вывод, что воздействие человека на природу реально приближает планету к новому, антропогенно-индуцированному биоценотическому кризису, причем основная опасность такого кризиса для человека состоит не столько в гибели окружающих нас видов биоты, сколько в непредсказуемости хода и результатов самой некогерентной эволюции. В результате этой эволюции могут возникать все новые и новые формы, которые непредсказуемостью своих свойств будут постоянно дестабилизировать наше хозяйство и отвлекать столь же непредсказуемую массу сил и средств на удержание этих вредных тенденций в допустимых границах. Изложенная концепция нам, как и многим другим исследователям (Расницын, 1987, 1988), представляется весьма правдоподобной и очень важной. Более того, наши полевые исследования (Шварц, Демин, 1986; Шварц и др., 1992а; 1992б; Shvarts, Demin, 1994) фактически подтвердили ряд конкретных гипотез о механизмах таких схем.

Очевидно, что при внедрении чуждых видов может меняться функционирование эволюционно сформировавшихся экосистем, что, в конечном счете, может привести к дестабилизации биотических систем. В предельной ситуации, исходя из предсказаний концепции «биоценотических кризисов», в результате внедрения нового вида в ход первичных (экогенетических) или вторичных (демутационных) сукцессий можно ожидать широкомасштабной блокировки сукцессионной динамики экосистемного покрова в целом и, соответственно, наступление антропогенно спровоцированного «биоценотического кризиса».

Считается, что чем больше видовое богатство биоты, тем выше устойчивость организации экосистем и их резистентность к внешним воздействиям. Однако *существует принципиальное различие между общим и природным биоразнообразием, состоящее в том, что на определенных стадиях антропогенного воздействия общее биоразнообразие возрастает за счет синантропных, сорных и биогеографически чужеродных видов, тогда как природное биоразнообразие снижается* (Надеждина, 1978; Шварц, 1990; Жигарев, 1993; Hansen et al., 1991 и др.). В случае справедливости концепции «биоценотических кризисов» приоритет сохранения должен принадлежать именно природному биоразнообразию (рис. 1), а *увеличение доли сорных и чужеродных видов должно рассматриваться не как воз-*

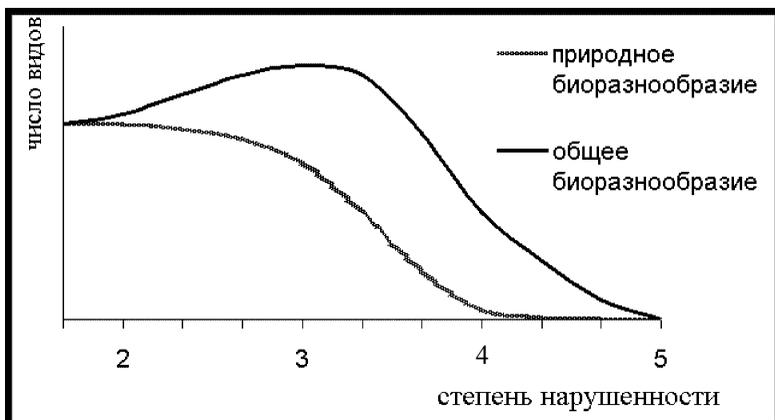


Рис. 1. Соотношение между общим и природным биоразнообразием.

растание устойчивости экосистемного покрова, а как индикатор ее потенциального снижения.

В этой связи, в настоящей книге мы считаем нужным сформулировать и попытаться найти ответы на следующие вопросы, относящиеся к экологическим аспектам сохранения биоразнообразия на уровне сообществ и экосистем:

- В чем причины взаимоисключающих выводов относительно реальности закономерностей организации и направленности эволюции природных сообществ биоты у представителей основных направлений экологии и биогеографии и достаточен ли для сохранения природного биоразнообразия видовой (популяционный) уровень охраны или необходима охрана на уровне сообществ биоты?
- Достаточна ли напряженность трофических связей, чтобы служить лимитирующим и/или структурирующим фактором в сообществах биоты?
- Существуют ли современные экологические свидетельства, подтверждающие или опровергающие выводы из концепции «биоценологических кризисов» В.В. Жерихина, сформулированной в первую очередь на палеонтологическом материале?
- Каковы современные приоритеты сохранения природного биоразнообразия России?

Очевидно, что проблематика научного экологического обоснования задач сохранения биологического разнообразия не исчерпывается этими четырьмя вопросами (о значении, например, проблематики

популяционного уровня организации живого см. Щипанов, 1992, Соколов и др., 1995 и др.). Но именно эти вопросы сегодня представляются нам актуальными и значимыми для рассмотрения комплекса теоретических проблем сохранения биологического разнообразия.

III. Реальность существования природных сообществ биоты

(Д. Симберлофф и П. Де Бур против Г.Ф. Гаузе и Чарльза Элтона)

Считается, что существует некоторая напряженность трофических связей в природных экосистемах, поэтому логично предположить, что структура сообществ должна быть адаптирована к уменьшению напряженности этих связей. На основе экспериментально установленного **«принципа конкурентного исключения»** Г.Ф. Гаузе (Гаузе, 1934, Gause, 1972 и др.), Ч. Элтон сделал вывод, что близкородственные виды должны чаще иметь разобщенные экологические ниши в силу большей конкуренции между ними (Elton, 1946). Данный вывод был дополнен Г. Хатчинсоном, показавшим возможность сосуществования эколого-морфологически сходных видов, различающихся размерами кормодобывающих аппаратов (Hutchinson, 1959 и др.).

Однако в течение последних 25 лет эти, казалось бы, хорошо научно обоснованные и общепризнанные положения подвергались все большим и большим сомнениям, скептицизму и растущему критицизму. Оказалось, что выполненные в последние десятилетия исследования на разных группах живых организмов, как разных группах животных, так и растений, не подтверждают вышеуказанные положения Г.Ф. Гаузе и Ч. Элтона. Полевые исследования показали, что виды одного рода сосуществуют более часто, чем это можно было бы ожидать при случайном распределении видов по местообитаниям. Последнее было показано на цветковых растениях, насекомых и птицах (Williams, 1964), на сосудистых растениях, муравьях и птицах на островах (Simberloff, 1970), жужелицах (Den Boer, 1980), мхах и фитопланктоне (обзор А.И. Азовского (1990)). На этом основании П. Де Бур (Den Boer, 1985, 1986) заключил, что, так как таксономически близкие виды обычно более близки и экологически, то они должны сосуществовать более часто и более тесно, чем это может быть при случайном распределении видов по различным местообитаниям. Применительно к близкородственным видам П. Де Бур предложил даже заменить **«принцип конкурентного исключения»** на **«принцип сосуществования»**.

На основе материалов полевых исследований на Валдайской возвышенности нами* было установлено, что многолетняя организация

* Полевые исследования в данном регионе проводились автором в течение 10 лет, с 1978 по 1987 гг. Кроме того, были использованы данные Валдайского стационара ИГ АН, собиравшиеся в 1974-1977 гг.

многовидовых сообществ мышевидных грызунов (10 видов) и землероек (6 видов) хорошо соответствует классическим правилам организации многовидовых сообществ животных, а именно — «принципу конкурентного исключения» Г.Ф. Гаузе и правилу ограничения размерного сходства Г. Хатчинсона (Шварц, Демин, 1986; Шварц, Замолотчиков, 1991; Шварц и др., 1992а, 1992б; Shvarts, Demin, 1994 и др.). Причем степень упорядоченности многолетней организации сообщества мышевидных грызунов оказалась настолько высокой, что оказалось возможным представить ее даже в форме т.н. **«комбинативной системы экологических ниш»** — КСЭН (Шварц, Замолотчиков, 1991; Шварц и др., 1992а и др.) — рис. 2 и основанная на нем табл. 1.

Принципиальная возможность создания **«периодических систем экологических ниш»** была описана Э. Пианкой (1981) в его известном учебнике «Эволюционная экология». Правильнее такую систему называть не *периодической*, а **«комбинативной системой»**, так как в настоящей периодической системе свойства классифицируемых объектов периодически изменяются вдоль какого-то непрерывного градиента признака, а классификационную решетку пространства двух (или в общем случае более) признаков правильнее называть «квазипериодической» или комбинативной системой или таблицей (Любичев, 1982). В качестве фактора периода в КСЭН служит динамика типов местообитаний мышевидных грызунов в сукцессионных и/или эколого-трофических рядах — открытые безлесные начальные стадии, вторичные, как правило, мелколиственные леса, коренные хвойные леса и климаксная дубрава. В качестве закономерно зависимых от стадии периода (сукцессии, эколого-трофического ряда) элементов КСЭН выступают «потенциальные экологические ниши» («лицензии») биологических типов (жизненных форм) мышевидных грызунов — зеленоядных (некорнезубых) полевок (*Microtus*, *Terricola*, *Myopus* и др.), семяядных (корнезубых) полевок (*Clethrionomys*)* и мышей (*Apodemus***).

* В Северной Америке к этому же биологическому типу мышевидных грызунов относится и род *Repinomys*, который вероятно под конкурентным влиянием полевок рода *Clethrionomys* частично переселился на стволы и кроны деревьев (Verts, Carraway, 1998).

** В Северной Америке автохтонные представители семейства мышиных (*Muridae*) отсутствуют и этот биологический тип мышевидных грызунов представлен мышевидными хомячками рода *Peromyscus*.

Рис. 2 «Комбинативная система экологических ниш» (КСЭН) мышевидных грызунов Валдайской возвышенности (Шварц, Демин, Замолодчиков, 1992): 1. (~~~~) – зеленядные полевки, 2. (----) – семяноядные полевки, 3. (—) – мыши. Типы местообитаний: I – открытые безлесные сообщества (Ia – болота, пойменные и приручьевые дуга; Iб – дуга и пустоши деградационных комплексов); II – вторичные, как правило, мелколиственные лесные сообщества; III – коренные лесные сообщества (IIIa – диаспорический субклимакс); IV – климаксные дубравы.

